



UNIVERSIDAD DE NARIÑO

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

DISTRIBUCIÓN POTENCIAL DE AVES ENDÉMICAS EN ECOSISTEMAS TROPICALES ANDINOS

DE COLOMBIA EN ESCENARIOS FUTUROS DE CAMBIO CLIMÁTICO GLOBAL:

PERSPECTIVAS DE CONSERVACIÓN

TESIS:

Que para obtener el título de
Magister en Ciencias Biológicas

PRESENTA:

SONIA PATRICIA MUÑOZ PÉREZ

DIRECTORES DE TESIS:

PhD. David Alexander Prieto Torres

Msc. Jhon Jairo Calderón

Ciudad Universitaria, Pasto., 2023

**DISTRIBUCIÓN POTENCIAL DE AVES ENDÉMICAS EN ECOSISTEMAS TROPICALES ANDINOS DE
COLOMBIA EN ESCENARIOS FUTUROS DE CAMBIO CLIMÁTICO GLOBAL: PERSPECTIVAS DE
CONSERVACIÓN**

Por:

SONIA PATRICIA MUÑOZ PÉREZ

Asesores:

David A. Prieto Torres, PhD.

John Jairo Calderón, MSc.

Trabajo de grado presentado como Cumplimiento Parcial de los Requisitos

Para Optar al Título de Magister en Ciencias Biológicas

Universidad de Nariño

2023

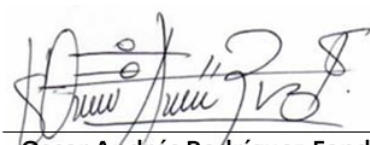
NOTA DE RESPONSABILIDAD

Las ideas y conclusiones aportadas en el siguiente trabajo son responsabilidad exclusiva del autor.

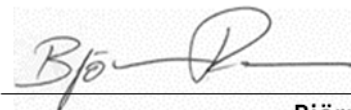
Artículo 1ro del Acuerdo No. 324 de octubre 11 de 1966 emanado del Honorable Consejo Directivo de la Universidad de Nariño.

NOTA DE ACEPTACIÓN

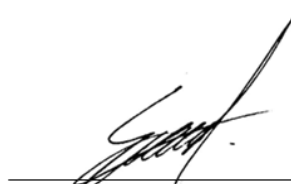
Aprobado por el Comité de Grado en cumplimiento de los requisitos exigidos por la Universidad de Nariño para optar al título de Magíster en Ciencias Biológicas



Oscar Andrés Rodríguez Fandiño
Firma Jurado



Björn Reu
Firma Jurado



Erick Alejandro García Trejo
Firma Jurado

AGRADECIMIENTOS

A mi Padre Eterno, por ser mi guía y mi fuerza en todo momento, por permitirme cumplir la realización de las metas propuestas para alcanzar este logro profesional.

A mis padres por su amor, su apoyo total, por los valores que me han inculcado, por enseñarme a ser una persona íntegra en todo. Gracias infinitas siempre.

A mis hermanas, porque a pesar de la distancia seguimos manteniéndonos muy unidas por el amor familiar.

A mi hermano, porque gracias a su talento musical, fue muy agradable el desarrollo de mi tesis, acompañada de sus hermosas melodías y composiciones.

A mis asesores de tesis por su apoyo y conocimientos aportados. Gracias al proyecto "*Vulnerabilidad de los patrones de endemismo de la biota colombiana bajo escenarios de cambio climático futuro: Priorización de áreas de conservación*", en el que participa el Dr. David A. Prieto-Torres, por el apoyo logístico proporcionado para la realización exitosa de esta tesis. Un especial agradecimiento a la Fundación Rufford por el financiamiento otorgado al proyecto 28502-B (coordinado por el Dr. David Prieto-Torres) que permitió el desarrollo de talleres para la capacitación técnica en Sistemas de Información Geográfica y análisis espaciales a estudiantes de pregrado y posgrado, proporcionaron así las herramientas y habilidades necesarias para llevar a cabo esta investigación.

A mi tío Lucho, por sus valiosas enseñanzas.

A las profesoras Floralba Zúñiga, Sonia Jácome y Ana María Rosero por todo su cariño y valiosa amistad.

A mis amigas Sandrita y Mónica por estar siempre, para escucharnos, para reírnos, para aconsejarnos y por todos los momentos compartidos.

A los profesores de la Universidad de Nariño tanto del Departamento de Biología y del programa Ingeniería en Producción Acuícola.

A los profesores Fabiola Tovar, Eduardo Rueda, Javier Flórez y sus familias, integrantes del grupo de música "CANTARAMAR" de la Parroquia Madre María de la Iglesia de la ciudad de Pasto (Colombia). Por la alegría de compartir las alabanzas y por tan bonita amistad.

... A todos: MUCHAS GRACIAS...!!!

DEDICATORIA

A Dios, mi Familia, mi país...

A mis sobrinitos Pablo Gabriel, José Camilo y Benjamín; en nombre de ellos, de las niñas y los niños del mundo entero.

En memoria de mi Ángel de siempre mi abuelita Blanca, de mi tía abuela María Pércides y de mi mejor amigo Javier Andrés Martínez.

1. RESUMEN.

El calentamiento global es un fenómeno relacionado con un inadecuado ambiente para el mantenimiento de la vida en el planeta. En la actualidad el planeta muestra una acelerada alteración climática debido a la incidencia de las actividades de tipo antrópico. Esta modificación de las condiciones climáticas sin duda ocasionaría graves alteraciones tanto a nivel de las especies como de los ecosistemas. En Colombia, la región andina representa un importante “hotspot” de biodiversidad (por sus altos niveles de endemismo de las especies) pero, al mismo tiempo, sus ecosistemas son considerados entre los más vulnerables a los efectos del cambio climático global. En este estudio se analizaron las potenciales respuestas de 53 especies de aves endémicas y casi endémicas distribuidas en este tipo de ecosistemas bajo escenarios actuales de uso de suelo y de cambio climático en el futuro (2040 y 2060). Para ello, se utilizó el enfoque de modelado de nicho ecológico (con el programa Maxent 3.4.1 y la librería “kuenm” de R) para estimar las áreas de distribución potencial de las especies. Posteriormente, se analizó los efectos de la actual pérdida de hábitat y la importancia de las áreas naturales protegidas (ANPs) en los modelos proyectados. Esta información se combinó con las técnicas sistemáticas de planificación de la conservación para delinear áreas prioritarias de conservación donde se espera que las especies persistan frente a los futuros cambios globales. Se observó en el presente que aproximadamente un 40% de la superficie predicha por los modelos es climáticamente adecuada para las especies y que corresponde de hecho a áreas con vegetación intacta, mientras que menos del 18 % de las áreas están incluidas en los límites de las ANPs. Las proyecciones para el futuro mostraron que el cambio climático podría ocasionar una reducción neta de 6.4–11.7% y 12.6–19.6% para los años 2040 y 2060, respectivamente. Estos cambios se relacionaron principalmente con aumentos para los valores de temperatura (>1,3 [2040] – 2,17 [2060] °C) en el futuro. El efecto sinérgico (i.e., el cambio climático y la actual pérdida de hábitat) representaría una amenaza de mayor riesgo ya que conduciría a reducciones netas del 63,8% (2040) y 63,44% (2060) de las distribuciones potenciales para las especies en el futuro. Adicionalmente se observó que, en los escenarios futuros, las aves andinas podrían ocupar áreas por arriba (~230 m) de su distribución altitudinal actual. Las ANPs existentes mostraron reducciones importantes (en promedio -18% [2040] y -19% [2060]) de superficie a lo largo de la distribución de especies en el futuro. Las áreas prioritarias de conservación —altamente resilientes y con vegetación intacta— identificadas se localizaron principalmente en los Departamentos de Tolima, Antioquia, Nariño, Cauca, Valle del Cauca y Meta. Estos resultados representan una importante guía en el futuro establecimiento de esfuerzos de conservación a largo plazo de la avifauna y las especies que cohabitan en los ecosistemas tropicales andinos de Colombia.

2. ABSTRACT

Global warming is a phenomenon related to an inadequate environment for the maintenance of life on the planet. At present, the planet shows an accelerated climatic alteration due to the incidence of anthropic activities. This modification of climatic conditions will undoubtedly cause serious alterations in both species and ecosystems. In Colombia, the Andean region represents an important biodiversity hotspot (due to its high levels of species endemism) but, at same time, its ecosystems are considered among the most vulnerable to global climate change. Herein, we analyzed the potential responses of 53 endemic and near-endemic bird species distributed in these ecosystems under the current land use and future climate change scenarios (2040 and 2060). For this purpose, the ecological niche modeling approach was used (with the Maxent 3.4.1 and the "*kuenm*" R package programs) to estimate the potential distribution areas for each species. Subsequently, the effects of current habitat loss and the importance of the Natural Protected Areas (NPAs) were analyzed into models. This information was combined with the systematic conservation planning technique to delineate priority areas where species are predicted to persist in the face of future global changes. Overall, results showed that ca. 40% of surface predicted as climatically suitable for species correspond to intact vegetation at current, while less than 18% of potential distribution areas are included into PAs boundaries. Projections to the future showed that climate change could represent a net reduction over to 6.4–11.7% and 12.6–19.6% for 2040 and 2060, respectively. These changes were mostly related to temperature increases (>1,3 [2040] – 2.2 [2060] °C). The synergistic effect (i.e., climate change and current habitat loss) would represent a higher risk threat as it would lead to net reduction of 63.8% (2040) and 63.44% (2060) for the species distribution into future. Models also showed that, in future scenarios, Andean bird species could occupy areas above (~230 m) its current average elevational distribution. Existing NPAs showed important reductions (on average -18 % [2040] and -19% [2060]) of surface across the species distribution in the future. The priority conservation areas —highly resilient and with intact vegetation— identified herein were located mainly in the Departments of Tolima, Antioquia, Nariño, Cauca, Valle del Cauca, and Meta. These results represent an important guide in the future establishment of long-term conservation efforts for the avifauna and species that inhabiting the Colombia's tropical Andean ecosystems.

TABLA DE CONTENIDO

	Pág.
1. ABSTRACT	7
2. RESUMEN	8
3. INTRODUCCIÓN.....	12
4. OBJETIVOS.....	15
5. MARCO TEÓRICO-ANTECEDENTES	16
5.1. Antecedentes.....	16
5.2. El clima y el cambio climático.....	19
5.3. Escenarios futuros de cambio climático.....	19
5.4. Desplazamientos altitudinales de la biota de alta montaña.....	21
5.5. Los ecosistemas andinos y las aves.....	22
5.6. Aves endémicas y casi endémicas.....	24
5.7. Modelos de nicho ecológico y distribución de especies.....	26
5.8. Modelamiento de distribuciones de especies: Algoritmo de Máxima Entropía	29
6. MATERIALES Y MÉTODOS.....	31
6.1. Área de estudio.....	31
6.2. Selección de especies.....	32
6.3. Obtención de registros y limpieza de datos de ocurrencia de las especies.....	34
6.4. Información climática, escenarios climáticos futuros y selección de variables.....	35
6.5. Modelado de nicho ecológico y distribución potencial de especies.....	37
6.6. Análisis espaciales.....	40
6.7. Identificación de áreas prioritarias para la conservación.....	42
7. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	45
7.1. Registros históricos de presencia y modelos de distribución de especies	45
7.2. Impactos del cambio climático global y la deforestación en el futuro.....	48
7.3. Identificación de áreas prioritarias para la conservación	55
8. CONCLUSIONES	60
9. RECOMENDACIONES	61
10. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	63
11. ANEXOS	74

INDICE DE TABLAS

Pág.

Tabla 1. Número de especies endémicas, casi endémicas, de interés y con información insuficiente que se encuentran de manera exclusiva y compartida entre las tres diferentes franjas altitudinales (Stiles 1998)	26
Tabla 2. Regiones de la geografía colombiana que componen cada una de las franjas altitudinales y áreas de distribución para las especies de aves endémicas y casi-endémicas del país. (Fuentes Stiles [1998] y Chaparro Herrera et al. [2013]).....	33
Tabla 3. Variables bioclimáticas propuestas por Hijimans <i>et al.</i> (2005).....	35
Tabla 4. Valores promedios de las áreas de distribución predichas y remanentes para las 53 especies analizadas a lo largo de la distribución de los ecosistemas andinos tropicales en Colombia, mostrando los porcentajes de pérdida de extensión de ocurrencia bajo escenarios de cambio climático y deforestación, así como de áreas protegidas.....	47
Tabla 5. Superficie total de Áreas Naturales Protegidas existentes y prioritarias a conservar por Departamento para la protección a largo plazo de las 53 especies de aves endémicas y casi endémicas de los ecosistemas andinos tropicales en Colombia bajo escenarios futuros de cambio global. La tabla muestra los valores individuales para los 10 primeros Departamentos de Colombia.....	58

INDICE DE FIGURAS

	Pág.
Figura 1. Valores esperados de cambio en las variables de temperatura promedio anual y precipitación anual a lo largo de la superficie continental de Colombia ante escenarios de cambio climático global futuro (2040 y 2060) considerando un “ <i>Shared Socio-economic Pathways</i> ” o SSP 370. Valores ambientales fueron estimados a partir de la información de cuatro laboratorios: BCC-CSM2-MR, CNRM-CM6-1, IPSL-CM6A-LR, MIROC6 y CanESM5.....	20
Figura 2. Diagrama BAM, ilustra los tres factores que al interactuar determinan la distribución geográfica de las especies: A: abióticos, B: bióticos y M: movimiento (Tomado de: Soberón & Peterson [2005]).....	28
Figura 3. Mapa mostrando la posición geográfica relativa de los Andes colombianos, en la que se indican en diferentes tonos de colores las franjas altitudinales, propuestas por Sitles (1998), utilizadas para demarcar el área de estudio de este proyecto de investigación.....	31
Figura 4. Patrones actuales de riqueza de especies de aves en ecosistemas tropicales andinos de Colombia.....	48
Figura 5. Proporción de cambio observado en el futuro (año 2040 y 2060) bajo dos escenarios de dispersión (dispersión vs. no dispersión) para las 53 especies de aves presentes en los ecosistemas andinos tropicales de Colombia. Los análisis comparativos fueron realizados considerando la comparación entre los estados de conservación (a) y grados de especialización de hábitat (b) de las especies.....	49
Figura 6. Patrones de riqueza de especies de aves en ecosistemas tropicales andinos de Colombia bajo escenarios de cambio climático proyectados al futuro (años 2040 y 2060) considerando dos hipótesis de dispersión para las especies.....	51
Figura 7. Mapas representativos de la proporción de cambio (ganancia vs. pérdida) esperada en los patrones de riqueza de especies para las aves endémicas y casi endémicas de los Andes tropicales de Colombia en escenarios de cambio climático global futuro (años 2040 y 2060) considerando dos hipótesis de dispersión (dispersión vs. no dispersión) para las especies.....	52
Figura 8. Áreas naturales protegidas y sitios prioritarios de conservación identificados para la protección de las aves endémicas y casi-endémicas en ecosistemas tropicales andinos de Colombia bajo condiciones climáticas actuales y futuras (2040 y 2060) con una representatividad del 30% (<i>post-2020 biodiversity framework</i> ; Woodley <i>et al.</i> 2019) del área de estudio.....	56
Figura 9. Curvas de rendimiento de los modelos de priorización de áreas de conservación para las especies de aves endémicas y casi-endémicas (n = 53) en ecosistemas tropicales andinos de Colombia bajo proyecciones climáticas actuales y futuras (años 2040 y 2060).....	57

3. INTRODUCCIÓN.

Desde la última década del siglo pasado el planeta ha estado presentando una acelerada alteración climática, la cual según el Panel Intergubernamental de Cambio Climático (IPCC; por sus siglas en inglés) continuará en el futuro cercano (Costa-Posada 2007; IPCC, 2014). Esta alteración es producto tanto de la variabilidad climática natural como de la actividad humana (Costa-Posada 2007; Bello *et al.* 2014; Wigder 2019); la cual altera la composición atmosférica y acelera los procesos naturales de variabilidad climática (IPCC, 2014). Todo esto generando una incidencia negativa en el equilibrio de los ecosistemas, especialmente en aquellos altamente degradados y modificados por las actividades antrópicas (Pearce-Higgins *et al.* 2015). De hecho, diversos estudios señalan como efectos inminentes del cambio climático la pérdida acelerada de la biodiversidad, desde modificaciones de la distribución y abundancia de las especies hasta la potencial reestructuración de las comunidades (Golicher *et al.* 2012; Prieto-Torres *et al.* 2016, 2020; Freeman *et al.* 2018).

En Colombia la contundente expresión del cambio climático global se observa hoy en día en la reducción del área de los glaciares de montaña. Existen evidencias de que el ritmo del retroceso fue mayor (con un ritmo de 20-25 metros por año) en los últimos decenios del siglo XX y el primer decenio del siglo XXI (IDEAM 2002; Pabón-Caicedo 2012). Esto es importante debido a que en el país los ecosistemas de mayor vulnerabilidad están en los Andes (IDEAM 2011), un “*hotspot*” para el planeta. Tan sólo para estas regiones del país se espera un aumento en la temperatura mayor a 2.5 °C y una reducción entre el 10 y 20% en los valores de precipitación (Watkinson *et al.* 2004). Estos datos sugieren un escenario con altas tasas de extinción de especies en la región debido a la ya reconocida alta sensibilidad a estos tipos de cambios ambientales (Wilson *et al.* 2005, Ellis *et al.* 2007, Miller-Rushing *et al.* 2008). Si las modificaciones en el clima exceden la habilidad de migrar o

de sobrevivir de las especies, la extinción parece ser el escenario resultante más probable para muchos organismos (Maggini *et al.* 2011).

Para mitigar la pérdida de la biodiversidad por los efectos del cambio climático se requiere de más información sobre las especies, incluyendo aspectos como el lugar donde se encuentran, los patrones de movimiento, abundancias relativas y el estado de sus poblaciones a lo largo del tiempo (Brook *et al.* 2008). Este tipo de información es indispensable para los responsables de las acciones pertinentes para la conservación de la biodiversidad, por ello, el desarrollo de investigaciones enfocadas en los futuros efectos del cambio climático en la distribución de las especies y ecosistemas, así como evaluar el rol de los actuales sistemas de áreas protegidas, se ha vuelto un tema prioritario para la conservación en Latinoamérica (Pearson *et al.* 2019). No obstante, y a pesar de la importancia de este tema, aún son pocos los estudios que han evaluado el efecto del cambio climático sobre los diferentes aspectos que componen a la diversidad en Colombia (e.g. Agudelo-Hz *et al.* 2019; Linero *et al.* 2020; González *et al.* 2021). Esto ha generado una fuerte discusión sobre nuestra real capacidad de mantener a largo plazo la representatividad biológica de los ecosistemas en el país (Bax & Francesconi 2019; IPBES 2019).

En el caso de las aves de Colombia, estudios previos sugieren la extinción de más de 60 especies, así como hasta una reducción del 80% de los rangos originales de distribución de las especies persistentes (e.g. Statteresfield *et al.* 1998; Noguera-Urbano *et al.* 2013; Ramírez-Villegas *et al.* 2014; Velásquez-Tibatá 2014). No obstante, la mayoría de este tipo de estudios han evaluado los potenciales impactos del cambio climático considerando grupos de especies de acuerdo con límites político-administrativos. Sin embargo, este tipo de enfoques no necesariamente corresponden ni albergan los límites naturales e información de plasticidad fenotípica de las especies, en la mayoría de los casos se han utilizado estimaciones climáticas ya desactualizadas, por lo cual aún existen importantes vacíos de información. Todo esto podría, consecuentemente,

producir estimaciones erróneas, así como el incorrecto (o poco efectivo) establecimiento de medidas de acción, mitigación y protección a largo plazo para la biota (Peterson *et al.* 2018; Araújo *et al.* 2019). Esta situación es importante considerando que las aves desempeñan funciones ecológicas (e.g. dispersión de semillas, polinización, etc.) esenciales en los ecosistemas que ayudan a mantener su estabilidad y funciones (Tanner *et al.* 2017). En este sentido, una inadecuada protección de la avifauna podría tener efectos negativos en los ecosistemas, su estabilidad y funciones (Jordano, 2016). Este tipo de información es de suma importancia considerando que actualmente existe en el sistema de áreas naturales protegidas una representación deficiente (i.e., bajo porcentaje de protección o cobertura) de la biodiversidad para estas zonas del país (Young *et al.* 2009; Oglesby & Rowe 2010; Bax & Francesconi 2019).

De lo anteriormente expuesto, en este estudio se analizaron las potenciales dinámicas de respuestas espacio-temporal de 53 especies de aves con distribución en los ecosistemas andinos de Colombia ante las alteraciones ambientales producidas por los efectos del cambio climático global y deforestación en el futuro. Específicamente, el estudio se enfocó en responder las siguientes preguntas de investigación: a) ¿Cómo afectarán las alteraciones climáticas predichas en el futuro los patrones de distribución de estas especies en Colombia para los años 2040 y 2060?; b) ¿cuáles podrían ser las aves más vulnerables a los impactos del actual uso de suelo y futuro cambio climático?; y c) ¿en qué medida el sistema actual de áreas naturales protegidas (ANPs) logrará satisfacer a largo plazo las necesidades de conservación de las aves de esta ecorregión altamente amenazada? Los resultados obtenidos permitieron evaluar los potenciales escenarios de extinción de taxones y la identificación de áreas altamente diversas que requieren inmediatas acciones de conservación.

4. OBJETIVOS

4.1. Objetivo general:

Evaluar los efectos potenciales del cambio climático global sobre los patrones de distribución geográfica de las aves endémicas y casi endémicas en los ecosistemas Andinos Tropicales de Colombia en escenarios futuros para los años 2040 y 2060, identificando áreas prioritarias de conservación para maximizar la protección de la biodiversidad en la región a mediano y largo plazo.

4.2. Objetivos específicos:

4.2.1. Estimar, mediante el enfoque de modelos de nicho ecológico, las distribuciones geográficas potenciales de las aves endémicas y casi endémicas en los ecosistemas Andinos Tropicales de Colombia para los escenarios climáticos del presente y del futuro.

4.2.2. Determinar el efecto potencial del cambio climático global y la pérdida de hábitat en las áreas de distribución geográfica de las aves endémicas y casi endémicas de los ecosistemas Andes Tropicales en Colombia para los años 2040 y 2060.

4.2.3. Evaluar los cambios en los valores de representatividad de especies de aves endémicas y casi endémicas de los ecosistemas Andes Tropicales dentro del sistema actual de áreas protegidas de Colombia en escenarios futuros de cambio climático.

4.2.4. Identificar áreas de alta concentración de especies con pocos grados de protección que puedan complementar el actual sistema nacional de áreas protegidas en la región para el futuro cercano.

5. MARCO TEÓRICO-ANTECEDENTES

5.1. Antecedentes

Recientemente se ha incrementado notoriamente el número de investigaciones sobre los ecosistemas de los Andes del Norte y los potenciales impactos del cambio climático en la biodiversidad de estos ecosistemas. De hecho, en los 15 últimos años se han realizado diversos estudios en Colombia, Ecuador y Perú (e.g. Cuesta *et al.* 2008; Delgado & Suárez-Duque 2009; Martínez & Remache 2011; Urbina-Cardona 2011; Velásquez-Tibatá *et al.* 2013; Ramírez-Chávez & Noguera-Urbano 2014; Ramírez-Villegas *et al.* 2014) que evalúan el efecto de estas perturbaciones ambientales —mediante el uso de modelos de nicho ecológico y de distribución de especies— en los patrones de distribución en la biota en general de los Andes Tropicales.

Delgado y Suárez-Duque (2009) estimaron que para 413 especies vegetales en la Reserva Ecológica El Ángel-Bosque protector de Golondrinas en el norte de Ecuador, el cambio climático podría producir que la mayoría de las especies tiendan a colonizar altitudes más elevadas, lo que produciría una alteración de los ecosistemas naturales. Por ello, argumentan al respecto, la necesidad e importancia de promover la formación de corredores biológicos para la migración y conservación de la biodiversidad de esta zona. Por otro lado, Martínez y Remache (2011), utilizando las condiciones climáticas definidas por el modelo HadCM3 bajo los escenarios A2 y B2, concluyeron la necesidad de establecer como sitios prioritarios de conservación aquellos donde las formaciones vegetales presenten estabilidad climática a lo largo del tiempo. Adicionalmente, Cuesta y colaboradores (2008) analizaron posibles efectos del calentamiento global para los años 2050 y 2080 en algunas especies de plantas y aves en los Andes Tropicales, encontrando impactos extremadamente severos, especialmente para aquellas especies de los páramos o los valles xerofíticos: más del 50% de los casos analizados mostraron claros patrones de reducción en las áreas potenciales de distribución en el futuro.

Bonaccorso y Menéndez (2012) estudiaron el efecto del cambio climático y de la pérdida de hábitat sobre la distribución potencial del corcovado frenticolorado *Odontophorus erythrops*, encontrando que la magnitud de las amenazas potenciales para la conservación de la especie presenta variaciones a lo largo del rango de distribución: para las poblaciones en Ecuador la pérdida de hábitat (debido al uso actual de la tierra) representa la mayor amenaza, mientras que para las poblaciones en Colombia lo es el efecto del cambio climático. Un caso similar es el reportado por Lizcano *et al.* (2015) y Ortega-Andrade *et al.* (2015) para la especie *Tapirus pinchaque*, un mamífero distribuido en los Andes desde Colombia hasta Perú, en escenarios de cambio climático global para el año 2050. Para esta especie los modelos sugieren que el efecto sinérgico del cambio climático y la pérdida de hábitat representa la principal amenaza al reducir en más del 40% el área de extensión de la especie. Por ello, dada la preferencia de *T. pinchaque* por los hábitats de bosques de tierras altas y páramos, su rango de distribución restringido y el pequeño tamaño de su población, se debe mantener su estado actual de conservación como especie en peligro crítico (CR) de extinción (Lizcano *et al.*, 2016).

En Colombia, Urbina-Cardona (2011) estudió el impacto del cambio climático en los gradientes de diversidad y patrones de endemismo de anfibios y reptiles del país, detectando que las especies tanto de anfibios como de reptiles más vulnerables serán aquellas que habitan ambientes andinos (páramos) y presentan rangos altitudinales estrechos. Asimismo, Alarcón y Pabón (2013) al analizar la distribución espacial de las formaciones vegetales en Colombia bajo cambio climático encontraron mayor frecuencia de reducciones en los patrones de distribución más drásticos y con mayor intensidad para el período 2070 – 2100 en las formaciones vegetales del páramo y las regiones alto-andinas. López (2014) identificó que —al menos para la distribución potencial de *Quercus humboldtii* en los años 2020, 2050 y 2080— las variables climáticas de mayor influencia en los cambios de distribución son: el rango de temperatura promedio diurna, la

estacionalidad de la temperatura y precipitación, el clima isotérmico, la temperatura media del trimestre más frío, la precipitación anual y la altitud.

Velásquez–Tibatá *et al.* (2013) evaluaron los efectos del cambio climático sobre la distribución, estructura de la comunidad y conservación de aves amenazadas y de rango restringido en las áreas protegidas de Colombia. Los resultados de este estudio sugieren que en el futuro las especies perderán, en promedio, entre 33 y 43% de su área actual de distribución actual, reportando incluso que hasta 18 especies pueden llegar a perder por completo su área de distribución (es decir, posibles extinciones). Por ello, sugieren la necesidad de establecer áreas protegidas adicionales que permitan realizar seguimiento de las dinámicas poblacionales de las especies e implementar estrategias de gestión activas para contrarrestar los efectos del cambio climático. Estos patrones fueron igualmente encontrados por Ramírez-Chávez y Noguera-Urbano (2014), así como por Delgado y Jiménez (2016) en sus estudios al respecto del efecto que tienen las variaciones climáticas en las áreas de distribución de especies andinas (incluyendo aves y mamíferos): las especies con distribuciones pequeñas y restringidas a zonas más altas serán más afectadas, con fuertes reducciones en sus áreas de distribución (72%) en el escenario más extremo, así como la presencia de áreas climáticamente estables en los páramos de los departamentos de Nariño y Tolima, las que probablemente deberían convertirse en importantes zonas de refugio en los ecosistemas andinos. En este sentido, Ramírez–Villegas *et al.* (2014) sugieren que las medidas de adaptación para contrarrestar los impactos negativos del cambio climático en la biota de los Andes Tropicales requerirán de una red de paisaje con un enfoque basado en la conservación, que no solo incluya a las áreas protegidas sino también sus zonas de amortiguamiento y corredores.

5.2. El clima y el cambio climático

El panel intergubernamental de cambio climático (IPCC; por sus siglas en inglés) define el cambio climático como *“un cambio en el estado del clima que puede ser identificado por los cambios en la media y/o la variabilidad de sus propiedades que persiste durante un período prolongado (décadas o más)”* (Thornes 2002). Este cambio puede deberse a procesos internos naturales o a cambios antropogénicos persistentes en la composición de la atmósfera o en el uso del suelo. Mientras que la Convención Marco sobre el Cambio Climático (CMNUCC; por sus siglas en inglés) lo define como *“un cambio de clima atribuido directa o indirectamente a la actividad humana, que altera la composición de la atmósfera mundial y que se suma a la variabilidad natural del clima observada durante períodos de tiempo comparables”*. Sin importar la definición utilizada, lo realmente resaltante es observar que en la actualidad este proceso ha incrementado su velocidad debido a la influencia de actividades antrópicas. Los diferentes estudios realizados estiman que, para finales del siglo XXI, el aumento de la temperatura de la superficie terrestre podría estar entre 2,6 y 4,8 °C, y que el ascenso en el nivel medio del mar podría ser entre 45 y 82 cm. Además, es probable que la precipitación incremente en las latitudes altas y en el Ecuador y que disminuya en las zonas subtropicales (IPCC 2014).

5.3. Escenarios futuros de cambio climático

Ante el evidente cambio climático es necesario el desarrollo de investigaciones que permitan el enfoque de recursos y demás acciones que favorezcan un mayor conocimiento de esta problemática que afecta a todos los componentes de los ecosistemas. Por tal razón la comunidad científica ha promovido el desarrollo de estimaciones, conocidas como modelos de circulación general de la atmósfera (MCG), con las cuales es posible realizar predicciones de escenarios climáticos futuros (Moss 2010). Estos modelos se definen como estimaciones integrales donde se

simulan los flujos de energía, masa y cantidad de movimiento entre la superficie terrestre y las diferentes capas que constituyen la atmósfera (Oglesby 2010, van Vuuren *et al.* 2011). Estos MCGs propician una mejor comprensión de las interacciones de los ecosistemas, el sistema climático, las actividades y condiciones humanas, de tal manera que la aplicación de estos modelos constituye una ciencia donde se utilizan los conceptos básicos de ecología favorecidos por la ayuda de las nuevas tecnologías.

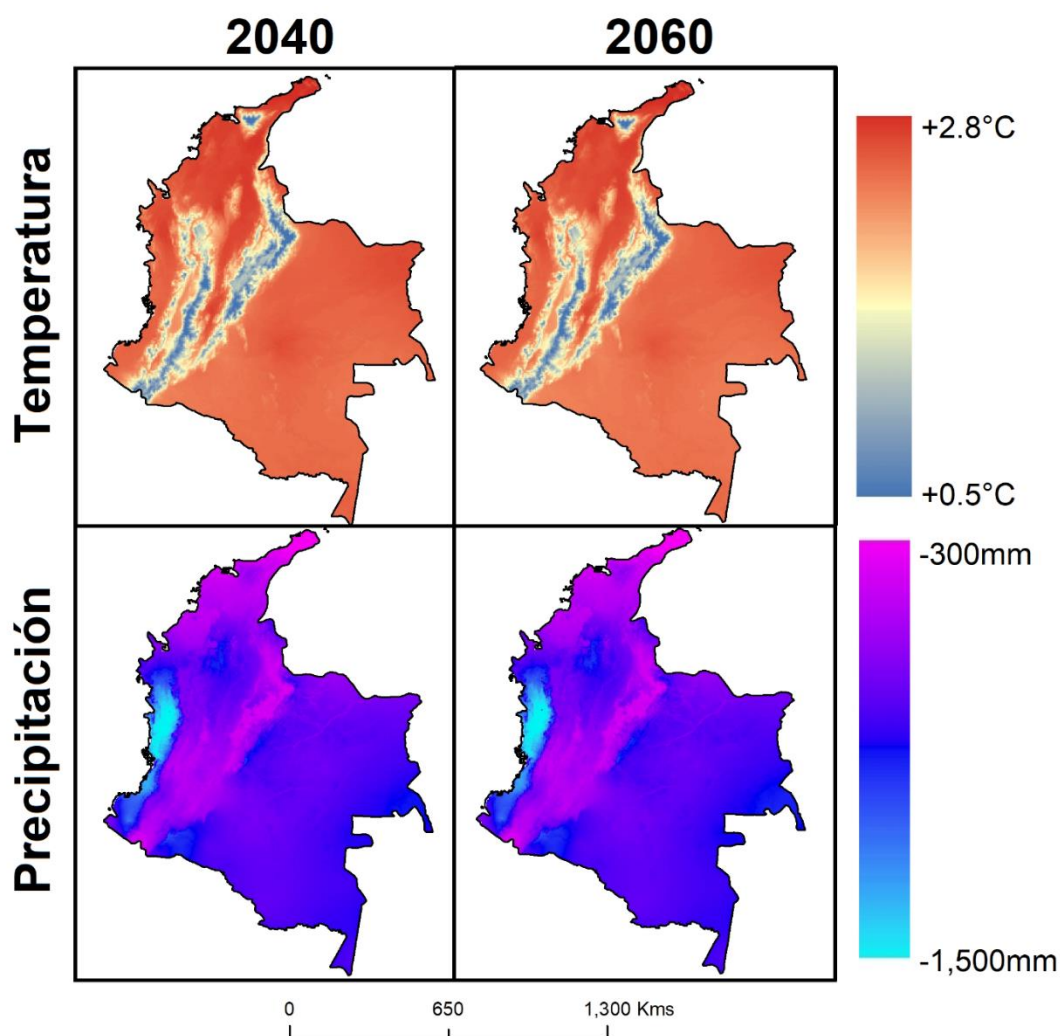


Figura 1. Valores esperados de cambio en las variables de temperatura promedio anual y precipitación anual a lo largo de la superficie continental de Colombia ante escenarios de cambio climático global futuro (2040 y 2060) considerando un “Shared Socio-economic Pathways” o SSP 370. Valores ambientales fueron estimados a partir de la información de cuatro laboratorios: BCC-CSM2-MR, CNRM-CM6-1, IPSL-CM6A-LR, MIROC6 y CanESM5

En el 2019-2020, la comunidad científica desarrolló un nuevo conjunto de escenarios para facilitar la evaluación e investigación futura del cambio climático, escenarios con información más detallada para generar modelos climáticos que permitan realizar una mayor exploración del impacto de las diferentes políticas sobre el clima y evaluar los costos y beneficios de los objetivos climáticos a largo plazo (Sellar *et al.* 2020). Dichos escenarios recibieron el nombre de “*Shared Socio-economic Pathways*” o SSP, los cuales complementan la información de datos sobre emisiones de gases de efecto invernadero, de gases reactivos, uso y cobertura del suelo, así como de las concentraciones de emisiones de ozono y aerosoles provistos (van Vuuren *et al.* 2011). El IPCC eligió un conjunto de cuatro estimaciones los cuales representan cada uno un conjunto más amplio de escenarios que conducen a las características específicas de forzamiento radiactivo (Moss 2010), desde los niveles más bajos de estabilización (SSP 126), los intermedios (SSP 245 y SSP 370) al escenario de muy altos valores de emisión (SSP 585). Para el caso particular de Colombia, las estimaciones futuras en el escenario intermedio SSP 370 (Figura 1) muestran modificaciones promedio en el clima asociadas principalmente a un aumento en la temperatura mayor a 2.1 °C, así como una reducción entre el 10 y 20% en los valores de precipitación (Riahi *et al.* 2017; Zelinka *et al.* 2020; Boucher *et al.* 2020).

5.4. Desplazamientos altitudinales de la biota de alta montaña

Diversos estudios sugieren que los cambios de temperatura y precipitación, provocados como resultado del calentamiento global están impulsando condiciones que promueven la expansión de los rangos de distribución de especies en regiones como los polos y hacia elevaciones en latitudes templadas. Sin embargo, hasta el momento las evidencias son escasas en los trópicos, en donde el gradiente de temperatura latitudinal poco profundo hace que los cambios de pendiente ascendente sean más probables que los cambios en los polos (Colwell *et al.* 2008). En este sentido, la temperatura constituye un factor determinante para la distribución altitudinal de las especies,

donde como respuesta al cambio climático global se han observado desplazamientos verticales (hacia arriba y hacia abajo). De esta forma, se verían favorecidas aquellas especies que habitan zonas bajas, mientras que para las que históricamente se han ubicado en las cimas, se observa una reducción de sitios disponibles por lo cual el escenario más probable sería su extinción (Wilson *et al.* 2005; Golicher *et al.* 2012; Prieto Torres *et al.* 2016, 2020).

Por otra parte, es importante observar que los ecosistemas andinos se encuentran localizados en regiones donde las condiciones climáticas son bastante estables, esto debido a su posición geográfica (latitud). Esta condición promueve poca especialización fisiológica a variables como la temperatura por parte de las especies (entre ellas las aves) que allí habitan —contrario a lo que se observa en las especies distribuidas en lugares de latitudes templadas. Para las especies que habitan en estos últimos ecosistemas deben enfrentarse a cambios ambientales estacionales, lo que les confiere una adaptación corporal más amplia a las altas modificaciones en la temperatura ambiental para así garantizar su sobrevivencia (Sekercioglu *et al.* 2008; Freeman *et al.* 2018).

5.5. Los ecosistemas andinos y las aves

Dentro de los grupos taxonómicos de vertebrados, las aves representan un conjunto de especies carismáticas relativamente fáciles de observar e identificar, por lo cual la obtención de datos biológicos es mucho más fácil especialmente para las técnicas de modelado (Austin & Van Niel, 2011). De hecho, estas características particulares de las aves permiten emplearlas para detectar los impactos de las alteraciones (pérdida o fragmentación) del hábitat y el cambio climático en la biodiversidad y ecosistemas (Tanner *et al.* 2017; Velasquez-Tibata *et al.* 2014). Por ello, frecuentemente son utilizadas por científicos y conservacionistas como indicadores ecológicos y promotores de políticas de conservación.

El levantamiento de Los Andes, hace unos seis millones de años, permitió la creación de nuevos ambientes con diferentes y extensos gradientes de latitud, altitud y humedad, a los cuales las especies de las tierras bajas suramericanas e incluso de áreas alpinas de las zonas templadas pudieron dispersarse, adaptarse e incluso promover procesos de especiación (Bellard 2012). Actualmente los Andes se dividen en tres regiones: los Andes del Norte, Andes Centrales y los Andes Meridionales (Josse *et al.* 2009). Los Andes del Norte están constituidos por la región andina tropical de Venezuela Occidental, Colombia; Ecuador y el Norte del Perú (Josse *et al.* 2009), los cuales constituyen un punto “*hostpot*” de biodiversidad a escala global. No obstante, esta diversidad no se distribuye de la misma forma a lo largo de los Andes, una mayor riqueza de especies se observa a menor latitud y altitud y altitudes medias, mientras que en toda la región el recambio de especies es alto y la riqueza disminuye al aumentar la aridez (Velásquez-Tibatá *et al.* 2013).

El paisaje andino también probablemente ha promovido la formación de especies de zona de montaña a lo largo de gradientes ambientales pronunciados, lo que ha favorecido la enorme heterogeneidad de ambientes y la diversidad de aves en países como Colombia. Sin embargo, cada cordillera tiene una avifauna única con varias especies endémicas. En los Andes del Norte habitan más de 1.400 especies de aves, de las cuales alrededor de 64 géneros y 153 especies (excluidas las acuáticas) habitan en páramo y puna. Las familias más representativas son: Tinamidae, Columbidae, Trochilidae, Picidae, Furnariidae, Tyrannidae, Motacillidae y Emberizidae (Renjifo & Amaya-Villarreal 2017). Sin embargo, la riqueza de las aves andinas es alta desde latitudes bajas hasta los 1.500 m.s.n.m. en los Andes tropicales y hasta los 2.600 m.s.n.m en los Andes Colombianos y disminuye drásticamente hacia la línea arbórea. Mientras que para muchos grupos taxonómicos generalmente la riqueza de especies es mayor en zonas medias de las laderas andinas y en las tierras bajas adyacentes (Velásquez-Tibatá *et al.* 2013).

5.6. Aves endémicas y casi endémicas

El concepto de endemismo se ha definido utilizando diferentes criterios y varias perspectivas (Young *et al.* 2002). Las dos definiciones más comúnmente utilizadas hacen referencia al área de distribución total y límites políticos. La primera de ellas define una especie como “endémica” si su área de distribución es pequeña (inferior a 50.000 Km²); mientras que la segunda se define con base en si la distribución geográfica de la especie se encuentra restringida a los límites políticos de un país o nación (Ramwala & Miller 2012; Chaparro-Herrera *et al.* 2013; Noguera-Urbano 2017). Estos dos criterios pueden ser útiles para definir prioridades. Sin embargo, ambas definiciones conllevan ventajas y desventajas. Por ejemplo, el asignar especies a un país permite realizar seguimientos concretos, definir responsabilidades estatales y mantener una cuidadosa observación sobre la situación de estas. Si bien el concepto de endemismo ha sido largamente discutido, dada las escalas geográficas y taxonómicas, la falta de protección de estos taxones daría lugar a grandes pérdidas de diversidad única en el planeta por lo cual deben considerarse como prioritarias de conservación e incorporarse en los futuros esfuerzos por los entes gubernamentales del país.

No obstante, es necesario tener en cuenta que la distribución de las especies no se rige por términos políticos y que en ocasiones los hábitats donde desarrollan su ciclo de vida pueden estar compartidos entre varios países, haciendo confuso establecer con certeza la responsabilidad de su conservación (Anderson & Martínez-Meyer 2004). Por lo anterior, la definición en términos políticos permitiría la asignación de especies a otras categorías relacionadas como casi-endémica, la cual corresponde a aquellas especies que no se restringen solo a un país. Sin embargo, la definición de límites o proporciones de área que deben ser compartidas entre países y que identifican a una especie como casi-endémica aún es un parámetro subjetivo y arbitrario. Dicho término no ha sido ampliamente utilizado, aunque ha sido empleado en plantas y animales con diversos criterios al

igual que el término de endémico (Kenney *et al.* 2012). En el caso de las aves la definición comúnmente utilizada sigue la propuesta de Stiles (1998), en donde una especie es considerada como casi-endémica cuando presenta la mitad o más de su distribución en un país, con extensiones menores hacia uno o más países vecinos.

Para Colombia el listado publicado de las especies endémicas y casi-endémicas fue elaborado por Stiles en 1998. Este trabajo se ha convertido en material de referencia para la mayoría de los estudios ornitológicos, debido a que permite la catalogación de las especies en determinadas áreas a diferentes grupos de interés apoyando y justificando la consolidación de áreas protegidas para las especies (Devenish *et al.* 2009; Renjifo *et al.* 2014). No obstante, tal como lo menciona Stiles (1998), este listado es dinámico y cambiante debido a los aspectos inherentes de la biología de las especies y al conocimiento que se tiene de ellas. Por ello, es importante promover que el listado de especies endémicas y casi-endémicas sea actualizado de manera periódica. Chaparro-Herrera *et al.* (2013) presentaron el listado actualizado de aves Endémicas y Casi-Endémicas para Colombia, el cual incluye la evaluación de 1,639 especies, de las cuales 79 especies se categorizaron como endémicas de Colombia y 193 como casi-endémicas., se reportaron cinco especies en la categoría casi-endémica por área, 19 especies de interés y 16 en la clasificación de información insuficiente (Tabla 1). La zona Andina es en donde más especies endémicas se encuentran, concentradas principalmente en la franja media (800-2400 m.s.n.m.) con mayor número para la Sierra Nevada de Santa Marta, el Andén Pacífico y la Cordillera Oriental. Las casi-endémicas están compartidas principalmente con Ecuador y Panamá en el lado Pacífico.

Tabla 1. Número de especies endémicas, casi endémicas, de interés y con información insuficiente que se encuentran de manera exclusiva y compartida entre las tres diferentes franjas altitudinales (Stiles 1998). Los acrónimos en las columnas al gradiente altitudinal de distribución de las especies: A= Tierras bajas para especies cuyos límites superiores de distribución están alrededor de los 1200 m.s.n.m; B= Elevaciones medias para especies que se distribuyen entre 1200 y 2400 m.s.n.m; y C= Elevaciones altas, para especies cuyos límites inferiores caen únicamente por encima de 2000 m.s.n.m.

	FRANJAS ALTITUDINALES						Total
	A	A+B	B	B+C	C	A+B+C	
ENDÉMICAS (+EXTINTA)	13	9	18	21	17	1	79
CASI-ENDÉMICAS (CE.A)	56	56	25	32	18	6	193
INFORMACIÓN INSUFICIENTE	4	4	7	0	1	0	16
DE INTERÉS	8	2	2	0	6	1	19
TOTAL	81	71	52	53	42	8	307

Tomado de: Chaparro Herrera et al. (2013). Listado Actualizado de Aves Endémicas y Casi-Endémicas para Colombia.

5.7. Modelos de nicho ecológico y distribución de especies

Un área de distribución hace referencia a la superficie geográfica en donde se encuentra un taxón y se relacionará con sus actividades de alimentación, reproducción, transición, descanso y socialización dentro de un ecosistema (Zunino & Zullini, 2003). Por ello, el área de distribución de una especie puede considerarse como *“aquella fracción del espacio geográfico donde dicha especie está presente e interactúa de manera no efímera con el ecosistema”* (Soberón & Peterson 2005). Esto implica una manifestación de las interacciones complejas entre las características intrínsecas de los organismos (e.g. tolerancia ambiental e historia de vida) y las del ambiente (Brown *et al.* 1996). Es importante señalar que los límites de las áreas de distribución nunca son estáticos, ya que en cada zona ocurren avances y retrocesos constantemente (Krebs 1985). No obstante, es bien conocido que en las zonas *“fronterizas”* de estas áreas las condiciones de favorabilidad hacia las especies son menores para su tolerancia, siendo los lugares con las presiones bióticas más altas (Holt & Keitt 2005; Kirkpatrick & Barton 1997).

Recientemente, debido a la amplia gama de lenguajes de programación, la gran difusión de información geoespacial y el desarrollo de técnicas SIG aplicadas, la generación de modelos de distribución de especies ha tenido un desarrollo importante (Magaña 2010; Galindo *et al.* 2010). Los modelos generados con estas técnicas se utilizan entre otros para la gestión de recursos, la evaluación de impactos, la planificación de la conservación, el diseño de reservas, gestión de hábitats, modelación de poblaciones, comunidades y ecosistemas, restauración ecológica, evaluación de riesgo de especies invasoras, y analizar los efectos del cambio climático sobre especies y ecosistemas (Austin 2011).

En este sentido, un modelo se define como *“una representación parcial de la realidad que refleja algunas de sus propiedades. Son simplificaciones debidas tanto a la necesidad de reducir la complejidad del objeto real como a nuestro desconocimiento de muchas de sus propiedades”* (Mateo *et al.* 2012). No obstante, es importante entender que los modelos de distribución de especies se utilizan cuando lo que se quiere es modelar el área ocupada por la especie, mientras que los modelos de nicho ecológico son de las herramientas más utilizadas para estimar áreas de distribución potencial o el área invadible (Jeschke & Strayer 2008). El área ocupada, es la región donde la probabilidad de encontrar a una especie es alta, aquí coinciden los factores A, B y M del diagrama BAM (Figura 2) mientras que el área potencial, es la región que tiene las condiciones scenopoéticas favorables para la especie y el área invadible, es aquella que tiene tanto estas condiciones favorables como un ambiente biótico adecuado (Escobar *et al.* 2018).

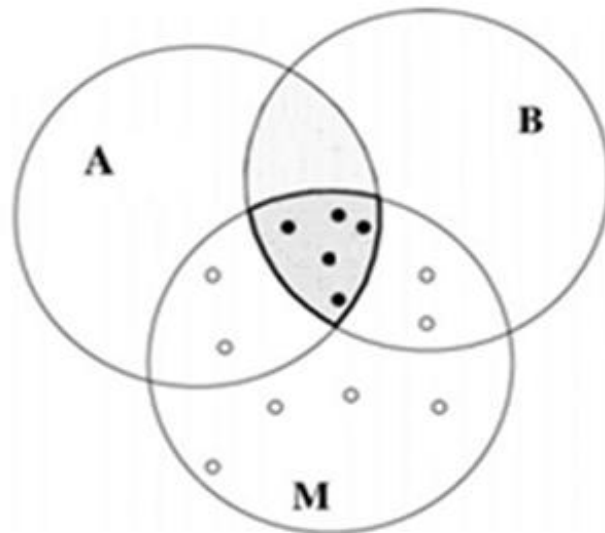


Figura 2. Diagrama BAM, ilustra los tres factores que al interactuar determinan la distribución geográfica de las especies: A: abióticos, B: bióticos y M: movimiento (Tomado de: Soberón & Peterson [2005]).

Estos modelos se basan en la teoría de nicho ecológico (Hutchinson 1957) ya que modelan una porción del “nicho fundamental existente” y del “nicho realizado” de las especies que puede definirse como “nicho climático” (Pearson & Dawson 2005). El nicho climático o “Grinneliano” es un aspecto del nicho realizado de un ecosistema o de un organismo, donde se excluyen varias limitaciones ambientales basadas en el suelo, la topografía, las interacciones bióticas (como la competencia o la depredación), entre otros (e.g. Pearson *et al.* 2006).

Grinnell (1917) definió el nicho como los factores ambientales que permiten que la especie sobreviva. Por otro lado, Elton (1927) definió el nicho como el rol funcional de una especie dentro de la comunidad biótica. Sin embargo, Hutchinson (1957) definió el nicho como un espacio conceptual multidimensional, cuyas “*n*” dimensiones están definidas por factores ambientales que permiten que la especie sobreviva, diferenciando entre el nicho fundamental que es el conjunto de combinaciones de variables que permiten la supervivencia de la especie y el nicho realizado, que es el espacio ocupado por la especie y que está limitado por factores bióticos. En este sentido, Hutchinson (1957) diferenció tres importantes conceptos a la hora de estimar las áreas de

distribución de las especies: 1) Nicho fundamental o conjunto de condiciones escenopoéticas necesarias para que una especie sobreviva; 2) Nicho fundamental existente o condiciones escenopoéticas del nicho fundamental que existen en un tiempo y en un espacio dado); 3) Nicho realizado, el cual es parte del nicho fundamental existente en donde se incluyen las interacciones biológicas con otras especies (Soberón & Nakamura 2009; Soberón *et al.* 2015).

5.8. Modelamiento de distribuciones de especies: Algoritmo de Máxima Entropía

Existe gran variedad de técnicas de modelación de la potencial distribución geográfica de especies, las cuales se han clasificado según el fundamento matemático que utilizan o si requieren localidades de presencia y ausencia o únicamente de presencia (Thuiller *et al.* 2008). Los más utilizados son los modelos estadísticos de regresiones, como los Modelos Lineales Generalizados (GLM) y los Modelos Aditivos Generalizados (GAM), los métodos de clasificación como *Random Forest* (RF) y *Boosted Regresión Trees* (BRT), los métodos de “empaquetamiento” como BIOCLIM y ENFA, y los basados en algoritmos específicos como GARP y MAXENT (Rose & Burton 2009).

El algoritmo MAXENT es un método de uso general para hacer predicciones con una formulación matemática basada en la máxima entropía (es decir la más cercana a la uniformidad). El programa tiene una serie de aspectos, como el uso de pseudoausencias y su rendimiento eficiente con pocas muestras, que lo hacen adecuado para el modelado de distribución de especies (Stankowski & Parker 2010). Este algoritmo realiza la estimación de la distribución probabilística a partir de la distribución de los datos de ocurrencia de la especie y su relación con las condiciones ambientales en toda el área de estudio (Soberón & Nakamura 2009). Es decir, el programa calcula la distribución de una especie sobre un espacio geográfico dado mediante la relación entre las localidades de colecta y las características ambientales (Körner 2007). Mientras mejor representadas estén las condiciones ambientales con los registros de presencia de la especie, se

obtendrá un registro más amplio de información y el modelo va a estar más aproximado al nicho de la especie (Stankowski & Parker 2010).

En función de las variables ambientales el modelo arroja como resultado un valor de idoneidad del hábitat para la especie, en donde un valor alto (1) de la función de distribución indica condiciones favorables para la presencia de la especie mientras que un valor bajo (0) indica lo contrario (Phillips *et al.* 2006). En cuanto a las ventajas prácticas que ofrece MAXENT encontramos que: (1) solo requiere datos de presencia e información ambiental para el área de estudio, esto es importante porque en la mayoría de los casos no contamos con datos de “reales” ausencias de las especies; (2) su distribución probabilística tiene una definición matemática concisa; (3) tiene un enfoque generativo en lugar de discriminativo, lo que podría ser ventajoso cuando se dispone de una cantidad limitada de datos de entrenamiento (muestras pequeñas); (4) permite utilizar predictores continuos o categóricos, e incorporar interacciones entre diferentes variables; y (5) la salida del modelo es continua (esta puede categorizarse empleando distintos umbrales) (Stankowski & Parker 2010).

Si bien los resultados del modelo generado por MaxEnt permiten identificar las zonas de mayor idoneidad ambiental para la presencia de las especies, es necesario considerar el desarrollo de análisis adicionales que permitan validar estas zonas como viables para el establecimiento y supervivencia de las poblaciones (Hanspach *et al.* 2011; Peterson *et al.* 2011). Además, es importante considerar que existen diversas fuentes de incertidumbre asociadas (e.g. precedencia de los datos de presencia de las especies, métodos de interpolación de las variables ambientales, selección de variables, funcionamiento de los algoritmos, transformación de los mapas potenciales de distribución, etc.) que deben evaluarse y tomar en cuenta durante la elaboración de los modelos (Peterson *et al.* 2011; Aiello-Lammens *et al.* 2015; Qiao *et al.* 2015; Robertson *et al.* 2016; Pérez-Navarro *et al.* 2021).

6. MATERIALES Y MÉTODOS

6.1. Área de estudio

Los Andes del Norte abarcan un área de aproximadamente 490.000 Km² y una extensión total sobre los 2.000 Km, desde los 11° N (en la Sierra Nevada en el norte de Colombia y la Cordillera Andina de Venezuela) hasta los 6° S (en el Abra de Porculla - Depresión de Huancabamba, en el norte de Perú). Esta región está caracterizada por una variada topografía, clima, geología e historia biogeográfica, por lo cual una gran variada y alta diversidad de flora y fauna (Bax & Francesconi 2019). De hecho, muchas de las especies que habitan esta región presentan rangos de distribución restringidos o están limitadas a las cimas de las montañas (Flórez 2000).

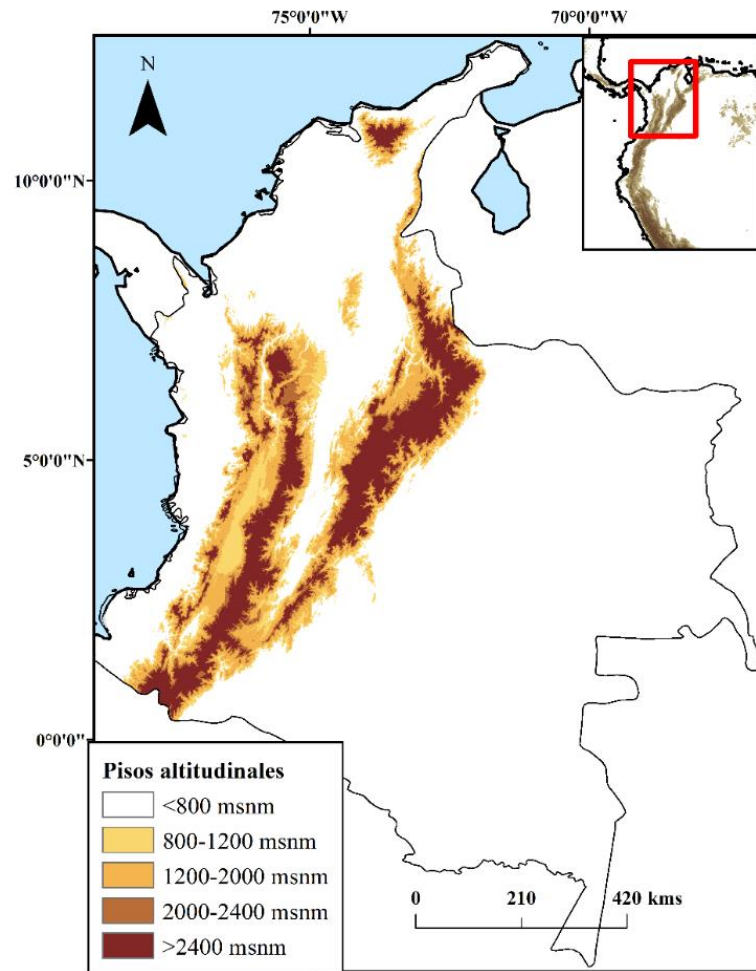


Figura 3. Mapa mostrando la posición geográfica relativa de los Andes colombianos, en la que se indican en diferentes tonos de colores las franjas altitudinales, propuestas por Sitles (1998), utilizadas para demarcar el área de estudio de este proyecto de investigación. Fuente: Elaboración propia.

Los Andes colombianos (Figura 3) se separan en tres cadenas montañosas: las Cordilleras Occidental, Central y Oriental que corren en sentido más o menos paralelo de norte a sur a lo largo de buena parte del país, estas dan lugar a numerosos valles, cañones, mesetas y un sistema fluvial cuyos principales ríos son el Cauca y el Magdalena (Josse *et al.* 2009). La existencia de estas montañas no solo ha contribuido a la enorme heterogeneidad de ambientes y a la diversidad de aves colombianas, sino que también ha causado cambios en su distribución debido a su efecto sobre el clima, además de diferenciaciones en sus poblaciones, de manera que cada cordillera tiene una avifauna única con varias especies endémicas (La Sorte & Jetz 2010). Para el presente estudio, siguiendo a Stiles (1998) más las adiciones propuestas por Chaparro-Herrera *et al.* (2013), se delimitaron las zonas de interés en Colombia de acuerdo con las franjas altitudinales de distribución de los organismos. Los detalles sobre las regiones que componen cada franja altitudinal están proporcionados en la tabla 2.

6.2. Selección de especies

De acuerdo con los criterios propuestos por Stattersfield *et al.* (1998), se seleccionaron las especies de aves que se encuentran referidas como de distribución restringida únicamente a los ecosistemas tropicales andinos dentro de los límites geográficos de Colombia y/o aquellas con al menos un 50% de su distribución total conocida reportada en los límites nacionales (ver Chaparro-Herrera *et al.* 2013). Es importante resaltar que, para este estudio, se definieron como especies de aves andinas a todas aquellas que presenten una distribución geográfica altitudinal superior a los 2.000 m.s.n.m.; el cual corresponde al límite inferior de distribución definido para el bosque alto andino en Sudamérica (Romero 2012). Adicionalmente, considerando que el número de datos disponibles para la realización de los modelos puede afectar directamente su rendimiento — incrementando los valores de incertidumbre especialmente durante proyecciones espacio-

temporales (Pearson *et al.* 2007)—, en este estudio solo se seleccionaron aquellas especies con al menos 15 datos de presencia independientes.

Tabla 2. Regiones de la geografía colombiana que componen cada una de las franjas altitudinales y áreas de distribución para las especies de aves endémicas y casi-endémicas del país. (Fuentes: Stiles [1998] y Chaparro Herrera *et al.* [2013]).

Franja Altitudinal	Regiones
Tierras bajas límites superiores 800-1200 m.n.s.m.	<ul style="list-style-type: none"> - Andén del Pacífico. - Partes alta y media del valle del río Cauca. - Alto valle del río Magdalena. - Vertiente oriental de Norte de Santander. - Llanos Orientales. - Región Amazónica.
Elevaciones medias entre 1200-2000 m.s.n.m y 2000-2400 m.s.n.m.	<ul style="list-style-type: none"> - Sierra Nevada de Santa Marta. - Serranía de Perijá-Motilones. - Vertiente occidental de la cordillera Occidental - Enclaves secos de los ríos Dagua y Patía. - Laderas del Valle del río Cauca: para formas que se restringen a la ladera occidental y oriental - Laderas más al norte de la cordillera Occidental y Central y la ladera nororiental de la Central hacia el sur hasta aproximadamente el límite sur de Caldas. - Laderas del alto valle del río Magdalena (Tolima y Huila) - Vertiente occidental de la cordillera Oriental (sur de Cesar hasta Cundinamarca) - Vertiente oriental de la cordillera Oriental con: parte norte desde Boyacá hasta el sur de Meta y parte sur en Caquetá, Nariño y Putumayo. - Lado colombiano de la Serranía del Darién en la frontera con Panamá
Elevaciones altas por encima de 2000 m.s.n.m.	<ul style="list-style-type: none"> - Sierra Nevada de Santa Marta; - Serranía de Perijá-Motilones; - Cordillera Occidental; - Cordillera Central; - Cordillera Oriental con: altiplano Cundiboyacense.

Para la nomenclatura de los nombres de familias y especies de las aves seleccionadas, se utilizó la propuesta taxonómica del *IOC World Bird List* (disponible en: <http://www.worldbirdnames.org/>). Además, a cada una de las especies se les asignó, de acuerdo con la lista roja de la UICN (disponible en <https://www.iucnredlist.org/>), los niveles o categorías de

amenazas correspondientes, considerando: EX = Extinta, EW = Extinta en estado silvestre, CR = en peligro crítico, EN = En peligro, VU = Vulnerable, NT = Casi amenazada, LC = Preocupación menor, DD = Datos insuficientes.

6.3. Obtención de registros y limpieza de datos de ocurrencia de las especies

Se realizó la construcción de una base de datos contentiva de los registros geográficos puntuales de ocurrencia de 53 especies de aves, a partir de una compilación de la información disponible en las bases de datos online de acceso abierto correspondientes al Sistema de Información sobre Biodiversidad de Colombia (SIB-Colombia; <http://data.sibcolombia.net/>) y el portal de la *Global Biodiversity Information Facility* (GBIF; <http://www.gbif.org/species>). Las descargas de los datos del portal GBIF se realizó mediante la librería “*rgbif*” (Chamberlain *et al.* 2019) del programa estadístico R (R-Core Team 2018). Subsecuentemente, considerando la potencial fuente de error (al no poder verificar directamente los ejemplares depositados en las colecciones colaboradoras de estos portales online) los datos compilados para cada especie fueron sometidos a un protocolo de limpieza y validación, el cual incluyó: (a) retirar todos aquellos registros que no presentaran información taxonómica en los niveles de género, especie y/o subespecie, (b) eliminar los registros sin coordenadas geográficas (latitud y longitud) o que estas fueran ambiguas o de dudosa procedencia; (c) eliminar ocurrencias repetidas en más de una fuente de datos reteniendo solo un registro de acuerdo a una distancia mínima de separación definida en la librería “*spThin*” del programa estadístico R (Aiello-Lammens *et al.* 2015); y (d) la valoración de los datos de presencia cuyos intervalos temporales de obtención correspondan a los últimos 20 años calendario y que por ende, no coincidan con el de las capas climáticas utilizadas para la elaboración de los modelos (Pérez-Navarro *et al.* 2020). La validación de datos que no coinciden con los intervalos temporales de las capas climáticas fue realizada siguiendo la metodología propuesta por Prieto-

Torres *et al.* (2020). Todas las coordenadas geográficas fueron transformadas al sistema geodésico “WGS84”.

6.4. Información climática, escenarios climáticos futuros y selección de variables

Los datos bioclimáticos globales del presente se descargaron de la página de Worldclim ver. 2.1 (<http://www.worldclim.org/data/worldclim21.html>), los cuales incluyen un conjunto de 19 variables bioclimáticas predefinidas (Tabla 3) que presentan un conglomerado de las características actuales de precipitación y temperatura de la superficie terrestre del planeta (Hijimans *et al.* 2005; Fick & Hijimans 2017).

Tabla 3. Variables bioclimáticas propuestas por Hijimans *et al.* (2005)

Bio1	Temperatura media anual
Bio2	Rango medio diurno (media mensual (temperatura máx. –temperatura mínima))
Bio3	Isotermalidad (BIO2/BIO7) (* 100)
Bio4	Temperatura Estacional (desviación estándar *100)
Bio5	Temperatura máxima del mes más caliente
Bio6	Temperatura mínima del mes más frío
Bio7	Rango anual de temperatura (BIO5-BIO6)
Bio8	Rango anual de temperatura (BIO5-BIO6)
Bio9	Temperatura media del cuartil más seco
Bio10	Temperatura media del cuartil más caliente
Bio11	Temperatura media del cuartil más frío
Bio12	Precipitación anual
Bio13	Precipitación del mes más húmedo
Bio14	Precipitación del mes más seco
Bio15	Estacionalidad de la precipitación (Coeficiente de variación)
Bio16	Precipitación del cuartil más húmedo
Bio17	Precipitación del cuartil más seco
Bio18	Precipitación del cuartil más caliente
Bio19	Precipitación del cuartil más frío

De la misma plataforma, se obtuvieron las diferentes estimaciones climáticas propuestas para los escenarios futuros (disponibles en: <https://www.worldclim.org/data/cmip6/cmip6climate.html>) en los años 2040 y 2060. Con la

finalidad de evaluar los potenciales cambios de distribución de las especies bajo escenarios climáticos al futuro, se utilizó un escenario intermedio representativo de medidas socioeconómicas compartidas (SSP3 7.0 por sus siglas en inglés; Stoerk *et al.* 2018) de acuerdo con las estimaciones climáticas de nueva generación (CMIP6) propuestos por el IPCC. Para ello se consideró la información aportada por los MGCs de cuatro diferentes laboratorios: BCC-CSM2-MR, CNRM-CM6-1, IPSL-CM6A-LR, MIROC6, CanESM5. Estos MGCs han sido referidos como estimaciones de los valores de precipitación en los campos de la zona media atmosférica de los océanos ecuatoriales y, en consecuencia, como una mejor simulación de los efectos del fenómeno del ENSO —un patrón climático recurrente que implica cambios en la temperatura de las aguas en la parte central y oriental del Pacífico Tropical (Watanabe *et al.* 2010, Bi *et al.* 2013). Todas las variables obtenidas para los escenarios climáticos (presente y futuros) fueron visualizadas en el programa QGIS y transformadas a formato ASCII “raster”, con una resolución espacial de ~5 Km².

Es importante considerar que la correlación y multidimensionalidad existente entre las variables bioclimáticas puede afectar el adecuado desarrollo de los modelos, obstaculizando la correcta caracterización de los nichos ecológicos (incluso sobre ajustando los modelos) de las especies (Dormann *et al.* 2013). Por ello, para cada especie se realizó una selección de variables mediante el uso de dos enfoques metodológicos: (1) implementación de un filtro compuesto de valores de correlación de Pearson menores a 0.8 y un valor de Inflación de Varianza (VIF) igual a 10, utilizando las librerías “*corplot*” y “*usdm*” (Naimi 2015) en el programa R; y (2) un subconjunto que incluyó cuatro variables derivadas de un análisis de componentes principales (PCA) para las capas bioclimáticas originales (Hanspach *et al.* 2011). De esta manera se obtuvieron dos combinaciones posibles de variables ambientales para cada especie, las cuales fueron utilizadas y evaluadas durante la construcción de los mejores modelos tal como lo sugieren Cobos *et al.* (2019a, 2019b).

6.5. Modelado de nicho ecológico y modelos de distribución potencial de especies

Se utilizó el software de MaxEnt como el algoritmo para la realización de los análisis debido a que: (a) se ha demostrado que MaxEnt muestra un alto rendimiento predictivo cuando —como en este estudio— solo hay disponibles datos de presencia, especialmente cuando hay más de 15 puntos de ocurrencia disponibles para cada especie (Elith *et al.* 2011); y (b) hasta la fecha, este es el único algoritmo disponible que permite realizar un protocolo de calibración para evaluar la complejidad del modelo y la selección de los mejores parámetros de modelado (ver Muscarella *et al.* 2014; Cobos *et al.* 2019b).

Previo a la ejecución del modelado, para cada especie se determinó el área de accesibilidad o dispersión histórica ("M" según Soberón & Peterson 2005) a fin de ser utilizadas como área de calibración individual de los modelos (i.e., espacio geográfico en el cual se realiza la construcción y validación de la distribución potencial de las especies; Barve *et al.* 2011). El establecimiento de estas áreas (correspondiente a un polígono SIG con el que se recortaron las capas climáticas) fue realizado individualmente, mediante la intercepción de los puntos de ocurrencia de cada especie con el mapa de provincias biogeográficas del Neotrópico (Morrone 2014) y los ecosistemas terrestres de las eco regiones propuestas por Olson *et al.* (2001). Esta metodología, ampliamente utilizada en la literatura del modelado ecológico (e.g. Peterson *et al.* 2011; Ortega-Andrade *et al.* 2015; Prieto-Torres *et al.* 2020; Atauchi *et al.* 2020), se basa en el supuesto de que ambas regiones pueden definir los límites históricos (evolución) y ecológicos/fisiológicos (dispersión) de las especies en el espacio geográfico donde se distribuyen.

Se utilizó el paquete "*kuenm*" R en el programa R (Cobos *et al.* 2019b) para realizar un protocolo de calibración, en dos pasos, que permitió evaluar la complejidad del modelo, para cada especie (Merow *et al.* 2014). En este sentido, el paquete permite encontrar los parámetros que generen los modelos con mejor rendimiento y con la menor complejidad posible. Para esto, en

primer lugar se construyeron los modelos usando el 75% de los registros de presencia como datos de calibración del modelo y el otro restante 25% para la evaluación interna considerando dos combinaciones de posibles variables ambientales (ver arriba sección de información climática), 16 tipos de respuesta del modelo (clases de características: L, Q, LQ, LP, QP, P, T, LT, QT, LQP, LP, QPT, LQP, LQT, LPT, PT) y 15 valores multiplicadores de regularización (RM: 0.5–8.0) (Merow *et al.* 2014; Cobos *et al.*, 2019b). Este paso se realizó con la finalidad de evaluar una amplia gama de modelos candidatos ($n = 480$) y seleccionar el o los mejores en función de la significación estadística de la prueba ROC parcial > 1.0 ; (Peterson *et al.* 2008), el Criterio de información de Akaike (AICc) (Merow *et al.* 2014), así como por la tasa de omisión más baja (Anderson *et al.* 2003).

Posteriormente, en un segundo paso, se crearon los modelos finales utilizando el 75% de los registros de localidad como datos de entrenamiento y el restante 25% para la evaluación interna. En este caso, la configuración de los parámetros de tipos de respuesta del modelo (clases de entidad) y los valores del multiplicador de regularización (RM) son definidos de acuerdo con los valores obtenidos para el o los mejores modelos candidatos para cada especie durante el primer paso de calibración. Todos los modelos se desarrollaron implementando un valor de 500 iteraciones con 10 réplicas y fueron proyectados a los escenarios climáticos futuros (recortados geográficamente al área M de cada especie) permitiendo la extrapolación y sujeción en proyecciones de Maxent (Elith *et al.* 2010, 2011). Esta última opción permitió identificar posibles condiciones de hábitats nuevos, basadas en valores extremos de las variables ecológicas que podrían considerarse adecuadas para la especie en los escenarios climáticos futuros (Guevara *et al.* 2018; Fitzpatrick *et al.* 2018; Peterson *et al.* 2018). Para cada especie, los mejores modelos finales fueron seleccionados utilizando la prueba ROC parcial y el AICc.

Se utilizaron los valores medios en las réplicas como un medio de resumir las predicciones del modelo para cada escenario climático (Campbell *et al.* 2015) y de esta forma generar mapas

binarios para cada uno de los períodos de tiempo analizados, aplicando un umbral de omisión de entrenamiento del 10%, basado en los datos de ocurrencia utilizados para calibrar modelos para cada especie (Peterson *et al.* 2011; Liu *et al.* 2013). Es importante tener en cuenta que no existe una regla establecida para determinar dichos umbrales, ya que su selección comúnmente depende del conjunto de datos utilizado o los objetivos del modelo, y variará entre las especies. En este estudio utilizamos este umbral de omisión de entrenamiento del 10% porque otorga un mayor valor a los registros de presencia que los puntos de fondo generados por Maxent, lo que nos permite minimizar, en cierta medida, los errores de comisión (sobre predicción) en los mapas binarios. Adicionalmente, para proporcionar una verificación adicional de la confiabilidad de las transferencias de modelos para cada especie, utilizando la librería “*ntbox*” de R (Osorio-Olvera *et al.* 2020), se calculó también la métrica MOP a fin de considerar aquellas estimadas de distribución potencial en el futuro que corresponden a una extrapolación estricta del modelo (es decir, áreas de transferencia con valores fuera del rango de climas en el área de calibración). Estas zonas corresponderían a áreas de mayor incertidumbre y requieren ser tratadas como de suma precaución al interpretar la probabilidad de presencia de especies en tales áreas (ver Alkische *et al.* 2017).

Finalmente, considerando que para cada especie se obtuvieron un total de 10 modelos de distribución potencial en el futuro (dos años [2040 y 2060] × un escenario SSP × cinco MGC), se estableció un protocolo de ensamble para la obtención de los valores promedio de predicción. En este sentido, para cada especie se obtuvieron dos mapas generales de distribución geográfica potencial en el futuro: 2040 SSP3 7.0 y 2060 SSP3 7.0. Estos mapas finales se generaron a partir de sobreponer las proyecciones de los mapas binarios (presencia-ausencia) de los cinco MGC y considerar como “áreas idóneas de distribución” para la especie solo los sitios en los que al menos tres de los modelos coincidan (Prieto-Torres *et al.* 2020).

6.6. Análisis espaciales

Considerando que la capacidad de dispersión de las especies puede afectar directamente el éxito de colonización de nuevas áreas de idoneidad en el futuro, en este trabajo efectos del cambio climático en las áreas potenciales de distribución de las especies fueron evaluados bajo dos supuestos de dispersión (Peterson *et al.* 2002; Prieto-Torres *et al.* 2020): “no dispersión” vs. “dispersión contigua”. En el primero, el más desfavorable para las especies, se asumió que las especies simplemente no pueden dispersarse y habitarán únicamente aquellas porciones de las áreas de distribución que siguen siendo idóneas en el futuro; mientras que en el segundo supuesto se asumió que las especies podrán dispersarse a través del hábitat continuo dentro de sus áreas de accesibilidad histórica (es decir M) pudiendo así incluso colonizar nuevas áreas en el futuro (Peterson *et al.* 2002; Jeschke & Strayer 2008).

La proporción de cambio (ganancia o pérdida) en las áreas potenciales de distribución de las especies por efectos del cambio climático se determinó mediante la sumatoria de mapas binarios de presencia de los escenarios climáticos analizados. Se consideró como ganancia en áreas potenciales de distribución cuando la cantidad de píxeles predichos como idóneos en el futuro sea mayor a los estimados para el escenario presente, caso contrario será considerado como una contracción (pérdida) en los rangos de distribución (Young *et al.* 2009). Para evaluar la relación entre los cambios en las áreas de distribución de las especies con los valores de temperatura y precipitación en el futuro, se estimaron los perfiles climáticos para las áreas predichas en el futuro como “pérdida” dentro de la distribución de las especies y se calcularon las diferencias de valores entre los climas del presente y futuro (Cobos & Bosch 2018; Atouchi *et al.* 2020). Adicionalmente, para cada especie se calculó la proporción de área climáticamente estable, es decir aquellos sitios de la geografía que permanecen como idóneos en todos los escenarios climáticos analizados

(Collevatti *et al.* 2013). Todas las sumatorias de mapas se realizaron utilizando la librería “*raster*” de R (Hijmans *et al.* 2005).

Para evaluar los potenciales cambios altitudinales en los patrones de distribución de las especies en cada uno de los escenarios climáticos considerados, se estimaron los valores promedios de elevación en los cuales se observan las áreas potenciales de distribución estimadas para las especies en cada escenario climático considerado (Ortega-Andrade *et al.* 2015; Atauchi *et al.* 2020). Los valores de elevación se obtuvieron a partir de un modelo digital de elevación, con una resolución espacial de 1Km², descargado directamente del proyecto Hydro 1K (USGS 2001). Además, para evaluar si las especies pueden ser más vulnerables al efecto del clima futuro de acuerdo con rangos de distribución (especialistas de hábitat vs. generalistas) y/o estado actual de conservación (amenazadas vs. no amenazadas), se utilizó una prueba de análisis de varianza de dos vías comparando los valores de proporción de cambio en la distribución (presente vs. futuro) de las especies (Prieto-Torres *et al.* 2020). Para ello, la normalidad en la distribución de los datos se evaluó mediante un Lillie-test en el programa R.

Por otra parte, para estimar el efecto de la deforestación y/o pérdida del hábitat en las áreas de idoneidad para la distribución de las especies, se utilizó un mapa de cobertura de vegetación terrestre (Defourny *et al.* 2016) con una resolución espacial de 5Km². Esto es importante considerando que en los últimos años la mancha urbana ha tenido un fuerte impacto en la modificación y perturbación del entorno natural. Para ello, el mapa de cobertura vegetal fue reclasificado en dos categorías: “vegetación intacta” vs. “áreas perturbadas”. Esta última categoría agrupó todas aquellas zonas urbanas, bosques secundarios, áreas deforestadas, áreas de cultivo y los pastos para la cría del ganado. En este sentido, para cada escenario climático se calculó el porcentaje de áreas de distribución potencial de cada especie coincidente con aquellas áreas naturales intactas (e.g. Ortega-Andrade *et al.* 2015; Atauchi *et al.* 2020). Finalmente, la estimación de

los valores de representatividad de las especies dentro del sistema actual de Áreas Naturales Protegidas (ANPs) de Colombia se realizó calculando en cada escenario climático la proporción de las áreas de distribución de las especies dentro de los límites de estos espacios de conservación. Para ello, se compararon los mapas de distribución de las especies y las áreas protegidas existentes (Belle *et al.* 2018).

6.7. Identificación de áreas prioritarias para la conservación

Se utilizó el programa ZONATION 4.0.0b (Moilanen *et al.* 2011, 2014) para identificar áreas complementarias de conservación en cada uno de los escenarios climáticos a estudiar. ZONATION establece una priorización jerárquica de las áreas de la región de estudio, lo que permite la identificación de zonas claves para la conservación de especies (o las áreas para una expansión de una red de reservas existente) en función de las distribución de sus atributos (e.g. especies, ecosistemas, etc.) y considerando a la vez las diferentes variables de “penalización” (e.g. grado de deforestación, costo del uso de suelo, etc.) utilizadas para producir una priorización del paisaje (Di Minin *et al.* 2014; Moilanen *et al.* 2014).

Siguiendo las recomendaciones y métodos aplicados por Nori *et al.* (2016) en su estudio de vertebrados endémicos de la región del Gran Chaco, la definición de áreas prioritarias de conservación fue realizada utilizando los algoritmos *Core-Area Zonation* (CAZ) y *Additive benefit function* (ABF). El algoritmo CAZ prioriza la rareza, minimizando la menor pérdida biológica, ya que da una mayor importancia a la selección de aquellos píxeles que contengan ocurrencias especies raras, mientras que ABF prioriza la selección de áreas con un mayor número de especies o riqueza (Moilanen *et al.* 2014). La definición de áreas prioritarias de conservación a largo plazo fue realizada asignando pesos de prioridad a las especies en función de sus estados de conservación (LC = 1, NT = 2, VU y DD = 3, EN = 4 y CR = 5) y el grado de restricción geográfica dentro de los límites del país

(altamente restringidas = 3; con rangos intermedios de distribución = 2; y amplia distribución en Colombia = 1). De esta manera se da mayor prioridad de protección a aquellas especies endémicas de Colombia y con rangos de distribución más pequeños. La definición de los rangos de distribución de las especies se realizó de acuerdo con la proporción de área en el país utilizada (Ramírez-Albores *et al.* 2021): aquellas que ocupan menos del 50% del país (altamente restringidas); aquellas con rangos intermedios de distribución; las que ocupan o están presentes en más del 50% del territorio nacional (amplia distribución).

Por otra parte, considerando que no todas las especies se pueden proteger adecuadamente en el interior de áreas altamente modificadas (Pimm *et al.* 2014), se asignaron pesos negativos (o de "penalización") a los píxeles del paisaje correspondientes a cultivos o zonas de urbanización. De esta manera el programa evita seleccionar áreas altamente modificadas (Moilanen *et al.* 2011; Faleiro *et al.* 2013). Las áreas de cultivo, deforestación y zonas urbanizadas fueron obtenidas a partir de un mapa de cobertura del suelo reclasificado (Defourny *et al.* 2016) y el de Huella Humana Terrestre Global (Venter *et al.* 2016). Finalmente, las áreas protegidas fueron utilizadas como una máscara jerárquica (es decir, son seleccionadas como la primera opción en el análisis), un enfoque utilizado para el estudio de la expansión óptima y equilibrada de los actuales sistemas de protección (Di Minin *et al.* 2014). Los análisis fueron desarrollados mediante la función de "edge removal" (eliminación de bordes), obligando al programa a aumentar la conectividad entre las áreas de conservación prioritarias (Moilanen *et al.* 2014).

De acuerdo a las metas establecidas en el Convenio de Diversidad Biológica, del cual Colombia es país firmante, para este estudio se propuso como meta de conservación un valor promedio de representatividad del 30% (*post-2020 biodiversity framework*; Woodley *et al.* 2019) de las áreas de distribución de la región de estudio. Los análisis de priorización de áreas de conservación fueron desarrollados incluyendo las distribuciones presentes e hipótesis futuras para

cada especie serán incluidas en forma conjunta mediante la función de iteración del ZONATION implementada en Carrol *et al.* (2010). Posteriormente, los resultados obtenidos de los dos algoritmos (incluyendo tanto los valores de representatividad de especies como los mapas espaciales de áreas prioritarias de conservación) se compararon para la delimitación de áreas concesos que permitan definir las áreas aquellas zonas de interés en conservación (es decir, de gran riqueza de especies endémicas con poco o escaso nivel protección) para maximizar a mediano y largo plazo la protección de estos componentes de la biodiversidad (e.g., Nori *et al.* 2016; Prieto-Torres *et al.* 2018; Ramírez-Albores *et al.* 2021).

7. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Los ecosistemas andinos en Colombia constituyen un patrimonio natural de invaluable riqueza porque suministran una amplia gama de servicios ecosistémicos, estratégicos para el bienestar humano y el desarrollo sustentable del país (Pabón Caicedo 2012; Velasquez-Tibatá *et al.* 2012, 2014). Los resultados obtenidos en este estudio coinciden con la idea de que en el siglo XXI se producirán cambios negativos significativos en los patrones de distribución de la biota de alta montaña como consecuencia del cambio climático (Ortega-Andrade *et al.* 2015; Alkische *et al.* 2017; Agudelo *et al.* 2019). De hecho, las tendencias aquí observadas han sido reportadas igualmente para otros grupos taxonómicos en la región andina de Suramérica (Bonaccorso & Menéndez 2012; Prieto-Torres *et al.* 2016; Alkische *et al.* 2017; Agudelo *et al.* 2019; Atauchí *et al.* 2020). Lamentablemente, impactos a mayor o menor escala incidirán directamente no solo en la distribución de especies — promoviendo consecuentemente cambios en la biodiversidad, la alteración y transformación de hábitats— sino también dentro de las funciones e integridad de los ecosistemas (Golicher *et al.* 2012; Freeman *et al.* 2018). Así mismo, se muestra que el sistema actual de ANPs no es suficiente para salvaguardar estas especies (Bax & Francesconi 2019). Esto conlleva a un escenario sombrío y desalentador para la mayoría de estas especies altamente vulnerables y con altos riesgos de extinción en el futuro (Lovejoy & Hannah 2019).

7.1. Registros históricos de presencia y modelos de distribución de especies.

En total, luego de implementar el proceso de depuración y limpieza de datos, se obtuvieron 6.098 registros independientes para las 53 especies analizadas, las cuales incluyen 27 familias y 13 órdenes. Esto representa, en promedio, 115 registros por especies, siendo la especie con menor cantidad de registro *Henicorhina negreti* ($n = 15$) y la de mayor número de datos *Forpus conspicillatus* ($n = 1.237$). De acuerdo con la lista roja de especies amenazadas de la IUCN, 27 de las especies incluidas en este estudio se encuentran actualmente en la categoría de preocupación

menor, mientras que 17 especies son consideradas como casi amenazadas, 6 como vulnerables y 3 como en peligro de extinción (Anexo 1).

Los modelos de idoneidad climática se caracterizaron por presentar valores altos para la prueba ROC-partial (en promedio = $1,49 \pm 0,20$; $P < 0.05$), así como una baja tasa de omisión de datos de evaluación (en promedio = $3,00 \pm 0,08\%$) y un índice AICc promedio de $1.680,47 \pm 3.055,11$. Estos valores de rendimiento indican que los modelos de distribución fueron estadísticamente mejores que el azar, por lo que se consideraron adecuados para la reconstrucción de las condiciones climáticas que definen el nicho ecológico de las especies. Los parámetros de configuración de los modelos (incluyendo el rasgo de salida [“feature”], el múltiplo de regularización y el conjunto final de variables climáticas utilizadas) de cada especie se presentan en el Anexo 1.

Para la distribución total de las aves endémicas y casi-endémicas de los andes colombianos en el presente se estimó, en promedio, una extensión de idoneidad climática de 142.975 Km (Tabla 4). La especie *Picumnus granadensis* se mostró como la de menor rango de distribución (13.850 Km), mientras que *Forpus conspicillatus* fue el ave con la mayor superficie de extensión (489.650 Km). En promedio, las 53 especies presentaron una distribución altitudinal de $1.681,35 \pm 678,936$ m.s.n.m., siendo la especie *Trogon comptus* la que ocupa áreas a menor elevación promedio (499,58 m.s.n.m.) y *Muscisaxicola alpinus* la localizada a mayores alturas (promedio de 3.106,63 m.s.n.m.). Por otra parte, se observó que en promedio un 41% de la superficie de distribución potencial estimada para las especies permanece actualmente como áreas con vegetación intacta, y un 13% de la superficie se encuentra dentro de alguna de las categorías de ANPs presentes en la región andina.

Las áreas de distribución potencial estimadas para las especies en Colombia representan, en promedio, el 81,8% de la distribución total conocida de las especies. De esta superficie, un estimado de 30% del área predicha como idóneas por los modelos permanece como zonas de vegetación intacta en Colombia, mientras que, en promedio un 17,7% de la superficie estimada

como idónea para las especies están dentro de las ANPs del país. Las áreas estimadas como de mayor riqueza de especies cubrieron una superficie de 65,425 Km y se localizan a lo largo de las cordilleras del occidente y centro, principalmente en los departamentos de Antioquia (17,85%), Valle del Cauca (16,70%), Cauca (14,95%), Tolima (13,26%), y Huila (12,42%). Un ~10% de estas áreas de alta riqueza se superponen con las áreas de alta deforestación y pérdida de hábitat, mientras que un 20,5% de la superficie está incluida en algún ANPs (Figura 4).

Tabla 4. Valores promedios de las áreas de distribución predichas y remanentes para las 53 especies analizadas a lo largo de la distribución de los ecosistemas andinos tropicales en Colombia, mostrando los porcentajes de pérdida de extensión de ocurrencia bajo escenarios de cambio climático y deforestación, así como de áreas protegidas

	Promedio	Desviación estándar (Min-Máx)
Presente		
Áreas de Idoneidad climática	142.975 Km ²	± 86.142,50 Km ²
Distribución altitudinal	1.681,35 m.s.n.m.	± 678,936 m.s.n.m.
% Áreas vegetación Intacta	58,620 Km ²	± 31.842,5 Km ²
% Distribución dentro de ANPs	13.00 %	6.88 %
% Reducción de rangos de distribución por CCG		
Año 2040 Dispersión	6.40 %	±11.61 %
Año 2040 No dispersión	11.67 %	±7.76 %
Año 2060 Dispersión	12.57 %	±22.21 %
Año 2060 No Dispersión	19.63 %	±16.43 %
% Reducción de rangos de distribución CCG + Deforestación		
Año 2040 Dispersión	63.71 %	±14.71
Año 2040 No dispersión	63.90 %	±14.82
Año 2060 Dispersión	63.36 %	±14.40
Año 2060 No Dispersión	63.53 %	±15.26
Áreas Climáticamente estables		
% Áreas de distribución	79.76 %	±16.38
% Vegetación intacta	36.61 %	±15.26
% Áreas de distribución deforestada	-62.20 %	±17.44
% Distribución dentro de ANPs	19.09 %	±8.73

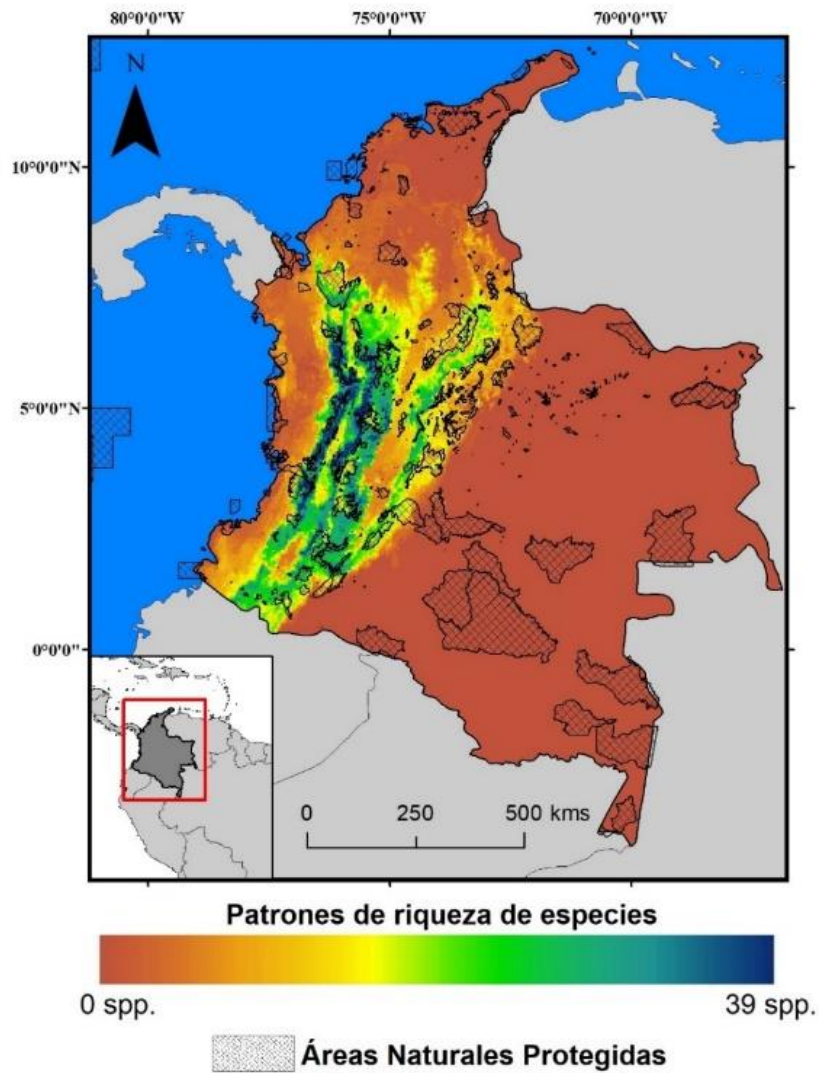


Figura 4. Patrones actuales de riqueza de especies de aves en ecosistemas tropicales andinos de Colombia.

7.2. Impactos del cambio climático global y la deforestación

De manera general, e independientemente del escenario de dispersión considerado, se observó un efecto negativo (reducción) en los patrones de distribución geográfica de las especies en Colombia como consecuencia de las modificaciones del clima en el futuro (Tabla 4). Bajo los supuestos de capacidad de dispersión, los modelos mostraron una reducción promedio de $6,4 \pm 11,61\%$ y $12,57 \pm 22,21\%$ de la superficie de distribución estimada para las especies en los años 2040 y 2060, respectivamente. Por su parte, los escenarios de no dispersión muestran reducciones

potenciales que van desde los $11,67 \pm 7,76\%$ (2040) hasta $19,63 \pm 16,43\%$ (2060). Las especies que se verán más afectadas (con reducciones promedio mayores al 30% de superficie) por los efectos del cambio climático en el futuro serán *Coeligena prunellei* (-98,9%), *Muscisaxicola alpinus* (-43,53%) y *Cyanolyca pulchra* (-30,58%). De hecho, los modelos sugieren como hipótesis más probable que, ante un escenario de no dispersión, la especie *C. prunellei* podría incluso extinguirse en el futuro cercano. Por su parte, las especies que podrían verse menos afectadas en el futuro serían *Myrmotherula pacifica* (1,98%), *Amazilia amabilis* (1,81%), *Trogon comptus* (1,66%), *Synallaxis subpudica* (1,49%), *Tangara johannae* (0,86%) y *Vireo masteri* (0,89%) las cuales muestran en promedio reducciones menores al 5% incluso ante escenarios de dispersión nula. El ANOVA (Figura 5) muestra que no existen diferencias significativas entre las proporciones de cambios observados en el futuro para las especies de acuerdo con sus estados de conservación en la actualidad ($F = 1,791$; $gl = 2$; $P = 0,17$) ni con sus grados de especialización de hábitat ($F = 0,985$; $gl = 1$; $P = 0,32$).

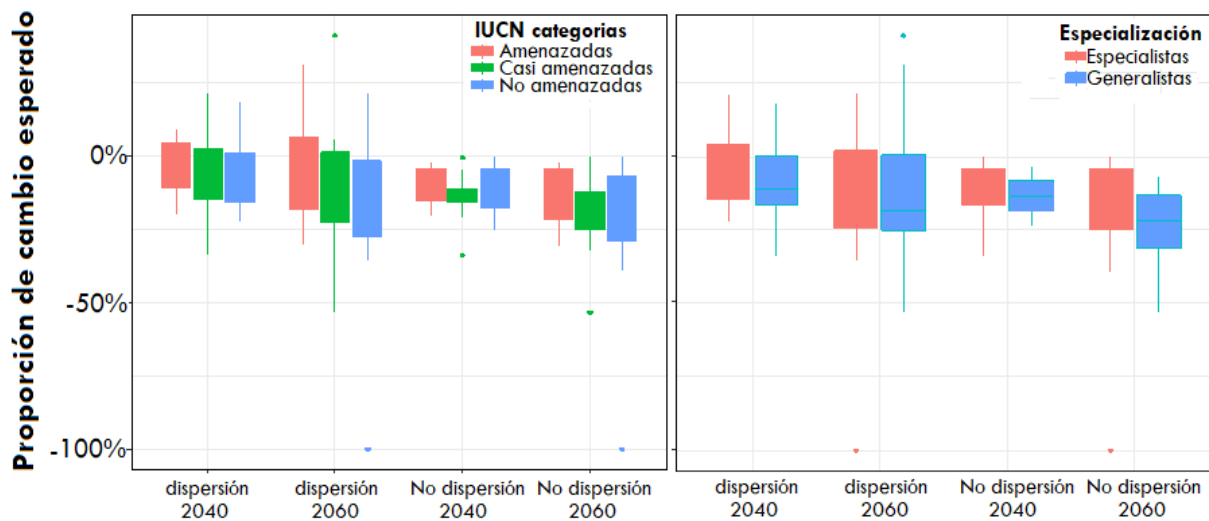


Figura 5. Proporción de cambio (reducción vs. incremento) esperado para el área de distribución de las 53 especies de aves presentes en los ecosistemas andinos tropicales de Colombia bajo escenarios de cambio climático en el futuro (año 2040 y 2060) considerando los dos escenarios de dispersión (dispersión vs. no dispersión). Los análisis comparativos fueron realizados considerando la comparación entre los estados de conservación (a) y grados de especialización de hábitat (b) de las especies.

En promedio, el $79,76 \pm 16,38\%$ de las áreas de distribución predichas en Colombia para estas especies corresponde de hecho, a áreas climáticamente estables. Las especies con mayor

porcentaje de áreas con estabilidad climática son *Capito hypoleucus* (100%), *Habia gutturalis* (99,59%), *Myrmotherula pacifica* (99,47%) y *Chlorochrysa nitidissima* (98,60%). Por su parte, las especies con menor proporción de áreas climáticamente estables fueron: *C. prunellei* (0,0%) *Muscisaxicola alpinus* (46,7%) y *Cyanolyca pulchra* (61,1%). De acuerdo con el análisis MOP, no se encontraron superficies predichas como idóneas en los mapas de distribución en el futuro que correspondan a regiones con climas no análogos (es decir nuevos). En este sentido, la existencia de áreas de extrapolación estricta no debe ser considerada como un factor condicionante en los resultados obtenidos. De hecho, es importante señalar que los análisis de los perfiles climáticos de las áreas que se pierden en el futuro (respecto al presente) para las especies muestran que estos sitios donde la distribución tiende a desaparecer corresponden a áreas donde la temperatura se incrementa en promedio $>1,3$ (2040) – $2,2$ (2060) °C de la media anual del presente, mientras que los patrones de precipitación tienden a incrementarse tanto para la precipitación anual ($>40,21$ [2040] – $11,07$ [2060] mm) y el trimestre más húmedo ($>16,40$ [2040] – $18,50$ [2060] mm).

En el futuro, las áreas con mayor riqueza de especies de aves se observaron igualmente en los departamentos de Antioquia, Valle del Cauca, Cauca, Tolima y Huila. No obstante, el número de especies por sitio en el futuro podría variar negativamente con valores promedios de $15,53 \pm 8,71$ (dispersión) – $14,78 \pm 8,43$ (no dispersión) spp. para el 2040 y de $14,64 \pm 8,69$ (dispersión) – $13,72 \pm 8,22$ (no dispersión) spp. en el 2060. De hecho, las áreas de mayor riqueza de especies (Figura 6) identificadas en el futuro mostraron reducciones entre 10,43% (dispersión)–22,16% (no dispersión) y 20,56% (dispersión)–35,58% (no dispersión) para los años 2040 y 2060, respectivamente. Estas áreas siguen estando localizadas a lo largo de las cordilleras del occidente y centro. En la Figura 7 se muestran los valores de cambio esperados en la riqueza de especie por sitio para los escenarios futuros. En promedio, indiferentemente del año y escenario analizado, un 9,15% de la superficie remanente para las áreas de alta concentración de riqueza de especies coinciden con zonas de altos

grados de modificación antrópica, y un 20,5% estaría dentro de alguna categoría de protección en el sistema nacional de ANPs (Figura 6). Asimismo, los modelos sugieren un cambio altitudinal tanto en los patrones de distribución individual para las especies como en los patrones de riqueza general en el futuro, observando intervalos de distribución más altos (en promedio $229,62 \pm 563,47$ m.s.n.m.) al compararlos con el presente. Las especies con un mayor grado de desplazamiento fueron *Cyanolyca pulchra* (+252,29 m.s.n.m.), *Phaethornis anthophilus* (+251,04 m.s.n.m.) y *Thalurania colombica* (+244,29 m.s.n.m.).

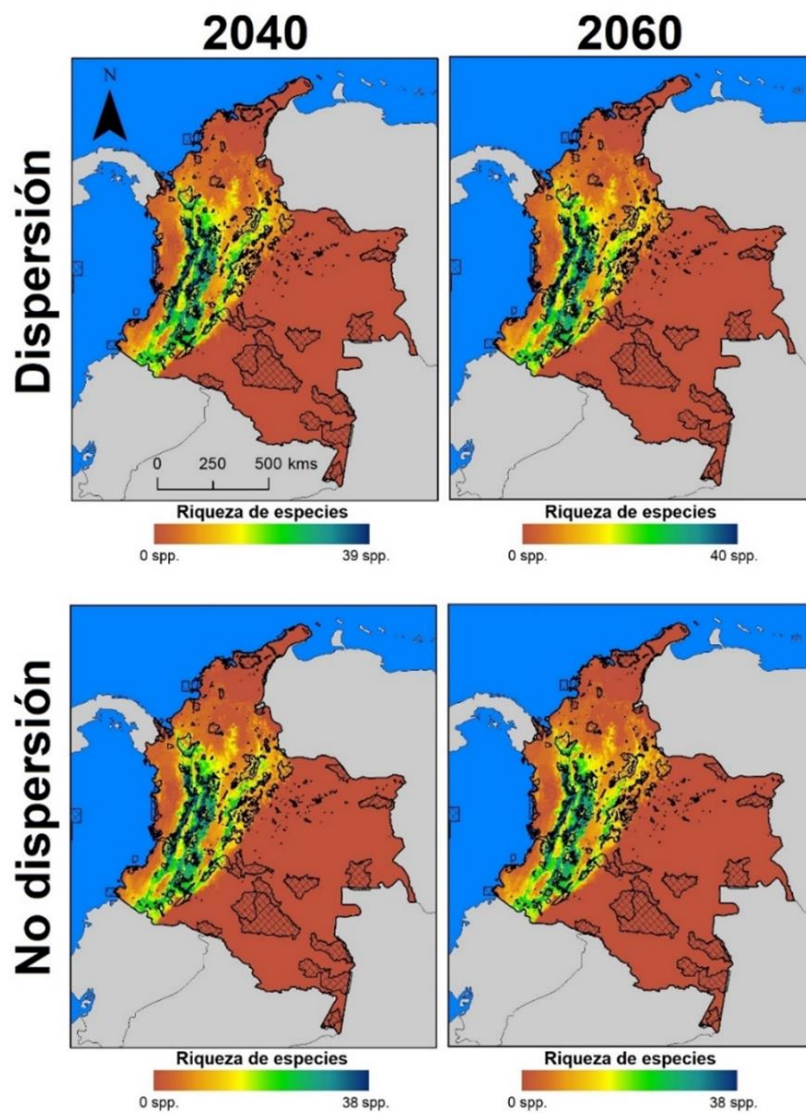


Figura 6. Patrones de riqueza de especies de aves en ecosistemas tropicales andinos de Colombia bajo escenarios de cambio climático proyectados al futuro (años 2040 y 2060) considerando dos hipótesis de dispersión para las especies.

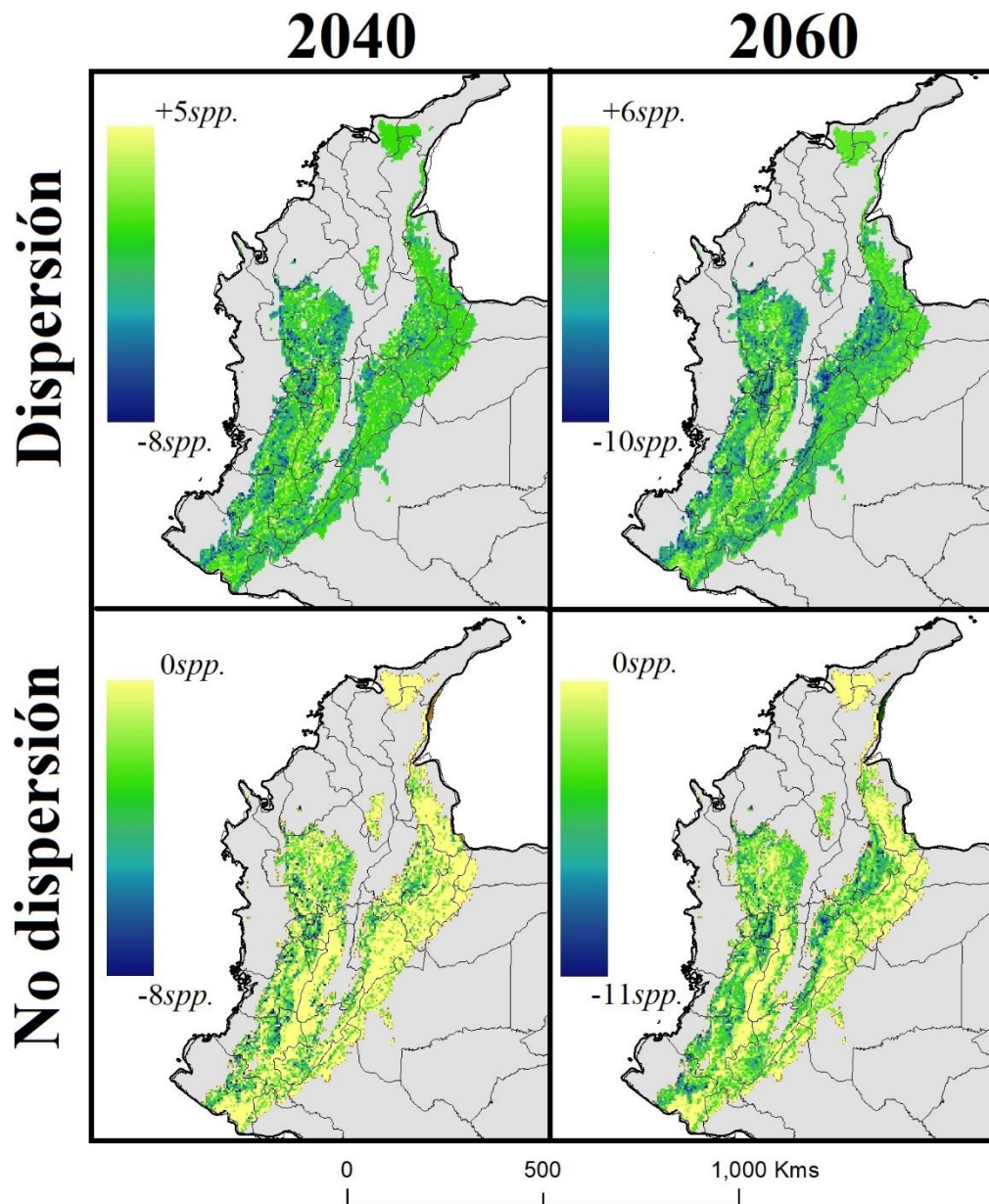


Figura 7. Mapas representativos de la proporción de cambio (ganancia vs. pérdida) esperada en los patrones de riqueza de especies para las aves endémicas y casi endémicas de los Andes tropicales de Colombia en escenarios de cambio climático global futuro (años 2040 y 2060) considerando dos hipótesis de dispersión (dispersión vs. no dispersión) para las especies.

Tal como se ha mostrado en diversos estudios, el clima es uno de los factores que ejerce mayor influencia en la dinámica poblacional de las aves, debido a que este afecta su tasa metabólica y su comportamiento (La Sorte *et al.* 2009; Miller-Rushing *et al.* 2009). De hecho, el alto grado de endemismo de aves observado en los ecosistemas andinos (mayor que en ningún otro lugar de

América del Sur continental) se debe a sus pequeñas áreas de distribución y requerimientos ambientales especializados para su desarrollo y sobrevivencia (La Sorte & Jetz 2010). No obstante, estas especies endémicas se ven especialmente amenazadas por la alteración humana del medio ambiente y el cambio climático (Atauchi *et al.* 2020). Los resultados obtenidos mostraron que en Colombia este tipo de especies sufrirían reducciones drásticas de su distribución en el futuro, especialmente al considerar los escenarios de no dispersión para las especies (Tabla 4). Esta tendencia puede deberse a que con el cambio climático estas especies (típicamente de nichos climáticos estrechos) no son capaces de encontrar condiciones idóneas dentro de los climas disponibles, especialmente si consideramos que la alta fragmentación del paisaje impediría los desplazamientos de individuos entre parches en el paisaje.

Es probable que la severidad de los impactos del cambio climático se intensifique en la biota de alta montaña, debido a la alta proporcionalidad de especies de rango restringido que conforman este tipo de ecosistemas; especialmente considerando que el rápido incremento en los valores de temperatura y las altas tasas de destrucción de los hábitats podrían fácilmente alterar la conectividad entre las poblaciones de estas especies (Golicher *et al.* 2012; Freeman *et al.* 2018). Esto debido a que, a diferencia de las regiones templadas, en los trópicos los gradientes altitudinales de temperatura son mucho más pronunciados que los latitudinales. No obstante, en aquellas especies donde las alteraciones ambientales excedan la capacidad fisiológica para adaptarse rápidamente el tamaño poblacional podría disminuir y por consecuencia afectar su supervivencia en el futuro (Colwell *et al.* 2008; Freeman *et al.* 2018). Esto es particularmente importante considerando que los cambios en la temperatura e intensidad de la precipitación han sido referidos como agentes promotores de la reducción de las poblaciones de aves ya que, por ejemplo, ante períodos cálidos y secos la disponibilidad de fuentes de alimentos, como insectos y frutas, tiende a ser menor (Ellis *et al.* 2007; Atauchi *et al.* 2020). De acuerdo con los resultados podríamos esperar

que estas tendencias negativas continúen en el futuro, especialmente por las variaciones anuales de temperatura, precipitación y humedad atmosférica (Wilson *et al.* 2005). Además, el costo metabólico que las especies realizarían a nivel individual como resultados de las respuestas para ascender a zonas altitudinales diferentes a sus hábitats originales, tal como sugieren los resultados obtenidos, incrementaría la posibilidad de una disminución de sus poblaciones (Duque *et al.* 2015).

Sin embargo, estos resultados deben tomarse en cuenta con precaución debido a que predecir la capacidad adaptativa de las especies a nuevas condiciones es sumamente difícil y depende de otros importantes atributos como capacidad reproductiva, tamaño corporal e incluso especialización de la alimentación que no fueron evaluados en este estudio. En este sentido, es necesario la realización de estudios orientados a evaluar la capacidad adaptativa de las especies a corto plazo, ya que de lo contrario el futuro y riesgos de extinción de estas podría incluso ser peor a lo estimado en este estudio (La Sorte & Jetz 2010; Golicher *et al.* 2012; Fitzpatrick *et al.* 2018; Freeman *et al.* 2018; Prieto-Torres *et al.* 2018, 2020).

Los ascensos altitudinales estimados en este estudio sugieren cambios importantes en la biota andina que pudiesen incluso generar comunidades no análogas en el futuro (Ellis *et al.* 2007; Colwell *et al.* 2008; Freeman *et al.* 2018). Esta rápida y nueva reorganización de especies alteraría tanto sus interacciones como su dinámica, así, algunas se enfrentarían a nuevas presiones de competencia o depredación mientras que otras podrían liberarse de sus interacciones bióticas anteriores, afectándose también interacciones muy importantes como la polinización y/o la dispersión de semillas (Wilson *et al.* 2005; Tanner *et al.* 2007; Gonzáles *et al.* 2021), así como los servicios ecosistémicos para el bienestar humano. Es importante tener en cuenta lo anteriormente expuesto, considerando que en los últimos 200 años la biota endémica distribuida en los ecosistemas andinos del país se ha visto altamente impactada (Bax & Francesconi 2019, Agudelo-Hz *et al.* 2019), donde incluso se ha reportado para la avifauna de los Andes del Norte la extinción de

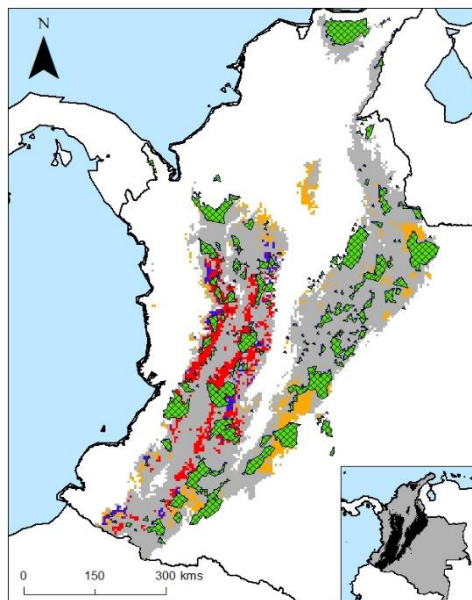
más de 60 especies, así como hasta una reducción del 80% de las áreas originales de distribución de las especies persistentes (Statteresfield *et al.* 1998). Por ello, desde un punto de vista estratégico, se requiere de información objetiva y crítica para tomar mejores decisiones sobre la protección de la biodiversidad (Jones *et al.* 2018; Pearson *et al.* 2019). Para los países en desarrollo como Colombia, donde los recursos económicos para la conservación son limitados, esto es crucial para los formuladores de políticas (Woodley *et al.* 2020; Maxwell *et al.* 2020).

7.3. Identificación de áreas prioritarias para la conservación

En cuanto a las ANPs de Colombia, se observó que estas cubren en promedio un $18,01 \pm 6,88\%$ de las áreas de distribución de las especies en el presente. Las especies con la mayor proporción de áreas de distribución dentro de alguna categoría de protección en el país fueron *Muscisaxicola alpinus* (36,07%), *Eriocnemis mosquera* (29,32%), *Metallura williami* (27,93%) y *Atlapetes pallidinucha* (26,05%). Las especies de aves con menor grado de protección (<7% de la superficie) a nivel nacional son: *Picumnus granadensis* (5,05%), *Capito hypoleucus* (5,9%) y *Euphonia concinna* (6,65%). Por otro lado, para los escenarios climáticos del futuro se observó que estas ANPs podrían —independientemente del supuesto de dispersión— mostrar reducciones en la superficie protegida de las especies tanto para el año 2040 ($18,70 \pm 7,99\%$ [dispersión] y $18,63 \pm 8,14\%$ [no dispersión]) como 2060 ($19,10 \pm 8,54\%$ [dispersión] y $19,04 \pm 8,73\%$ [no dispersión]). Sólo en un 30,19% (n = 16 spp.) de los casos se observó, en promedio y bajo escenarios de dispersión de las especies, tendencias a un incremento ($16,84 \pm 20,05\%$) en la proporción de superficie protegida en el futuro. En promedio, sólo un $19,09 \pm 8,73\%$ de las áreas climáticamente estables (es decir, predichas en todos los escenarios) para las especies corresponden a superficie bajo alguna categoría de protección en el país.

De acuerdo con la meta de conservación de al menos proteger un 30% de la superficie del área de estudio, los resultados de las prioritizaciones realizadas muestran que se requiere incorporar una superficie adicional de 25.900 Km² (Figura 7). Consecuentemente, al considerar nuestra prioritización, la cobertura de protección aumentaría sustancialmente la representatividad de la red de ANPs cubriendo en promedio más del 30% de los rangos de distribución de la avifauna de los ecosistemas andinos de Colombia (Figura 8). Los resultados de las prioritizaciones realizadas con las reglas de ABF (criterio de riqueza) y CAZ (criterio de rareza) mostraron una coincidencia espacial del 21,8% (5.650 Km²). Estas zonas prioritarias de conservación —altamente resilientes y con vegetación intacta— se localizan principalmente en los Departamentos de Tolima, Antioquia, Nariño, Cauca y Valle del Cauca (Tabla 5). En términos generales, los bajos valores de consenso entre las áreas identificadas por los algoritmos indican que en la zona occidental-central de los Andes de Colombia se puede encontrar alta concentración (i.e. riqueza) de especies endémicas, posiblemente con áreas de distribución extensas o amplias, mientras que en la zona oriental se localizan especies endémicas con áreas de distribución muy pequeñas que no se encuentran en otra parte del país, por lo cual se le considera como una zona con especies raras aunque en menor cantidad.

Figura 8. Áreas naturales protegidas y sitios prioritarios de conservación identificados para la protección de las aves endémicas y casi-endémicas en ecosistemas tropicales andinos de Colombia bajo condiciones climáticas actuales y futuras (2040 y 2060) con una representatividad del 30% (post-2020 biodiversity framework; Woodley et al. 2019) del área de estudio. Colores en mapa representan: áreas naturales protegidas (verde), sitios prioritarios según los criterios de riqueza de especies (regla ABF: rojo) y rareza o endemismos (regla CAZ; amarillo), así como los sitios consenso (azul) entre ambos criterios.



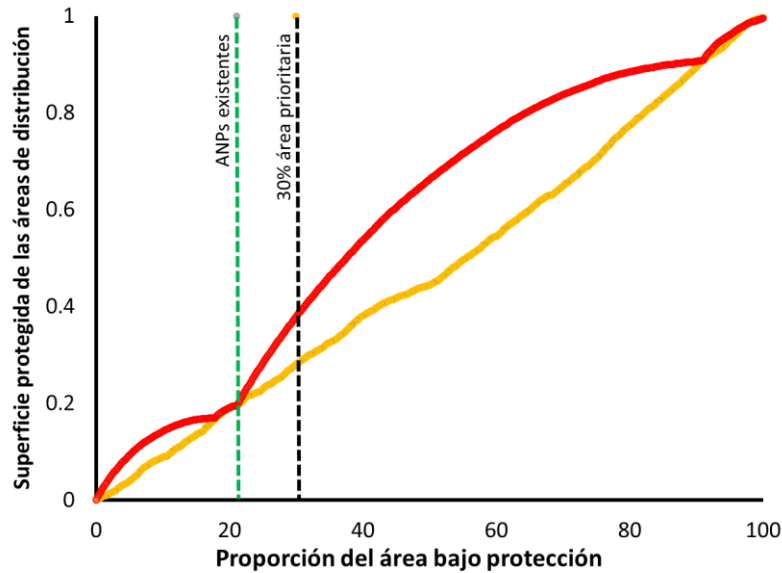


Figura 9. Curvas de rendimiento de los modelos de priorización de áreas de conservación para las especies de aves endémicas y casi-endémicas ($n = 53$) en ecosistemas tropicales andinos de Colombia bajo proyecciones climáticas actuales y futuras (años 2040 y 2060). Colores en la gráfica corresponden a los resultados obtenidos utilizando los criterios de ABF (rojo) y CAZ (amarillo).

Finalmente, es importante señalar la existencia de cuatro áreas clave para aumentar la conectividad del paisaje en la región (Figura 7): (1) Corredor noroccidental, desde el Parque Natural Nacional (P.N.N.) Las Orquídeas hasta la Reserva Forestal Protectora Río Bravo; (2) Corredor central, desde el Embalse el Peñol y Cuenca del Río Guatapé hasta el P.N.N. Nevado del Huila; (3) corredor centro-sur, conectando al P.N.N. de Serranía de los Churumbelos Auka Wasi, P.N.N. Complejo Volcánico Doña Juana Cascabel y P.N.N. Purace, además de la Reserva Forestales Protectora Nacional Cuenca Alta del Río Mocoa; y (4) corredor oriental, conectando al Parque Natural Regional Miraflores Picachos con el P.N.N. Sumapaz (incluyendo al P.N.N. Cordillera de los Picachos).

Tabla 5. Superficie total de Áreas Naturales Protegidas existentes y prioritarias a conservar por Departamento para la protección a largo plazo de las 53 especies de aves endémicas y casi endémicas de los ecosistemas andinos tropicales en Colombia bajo escenarios futuros de cambio global. La tabla muestra los valores individuales para los 10 primeros Departamentos de Colombia.

Departamento	Superficie de Áreas Protegidas (Km)	Áreas prioritarias según ABF (Km)	Áreas prioritarias según CAZ (Km)	Áreas prioritarias consenso (Km)
Tolima	3.000 (5,27%)	2.350 (9,07%)	4.625 (17,86%)	1.450 (25,67%)
Antioquia	7.125 (12,51%)	3.750 (14,48%)	4.150 (16,02%)	1.125 (19,91%)
Nariño	1.400 (2,46%)	2.100 (8,11%)	1.750 (6,76%)	650 (11,50%)
Cauca	2.675 (4,69%)	2.050 (7,92%)	3.450 (13,32%)	50 (0,89%)
Valle del Cauca	4.550 (7,99%)	100 (0,39%)	4.750 (18,34%)	50 (0,89%)
Meta	4.300 (7,55%)	3.175 (12,26%)	350 (1,35%)	300 (5,31%)
Caquetá	2.900 (5,09%)	2.450 (9,46%)	400 (1,54%)	375 (6,64%)
Boyacá	4.700 (8,25%)	1.925 (7,43%)	200 (0,77%)	200 (3,54%)
Caldas	400 (0,70%)	150 (0,58%)	2.300 (8,88%)	125 (2,21%)
Chocó	200 (0,35%)	1.225 (4,73%)	400 (1,54%)	300 (5,31%)
Otros	25.700 (45,13%)	6.625 (25,58%)	3.525 (13,61%)	1.025 (18,14%)
TOTAL	56.950 (100,00%)	25.900 (100,00%)	25.900 (100,00%)	5.650 (100,00%)

Aunque las áreas naturales protegidas han sido y son reconocidas como un instrumento muy importante para la conservación de la biodiversidad (Atuchi *et al.* 2020; Bax *et al.* 201; Bonaccorso *et al.* 2012; Devensih *et al.* 2009; Gonzales *et al.* 2021; Nori *et al.* 2016; Prieto-Torres 2016), los resultados obtenidos para Colombia refuerzan la idea de que las actuales ANPs no son ahora eficaces ni serán suficientes para salvaguardar la avifauna de los ecosistemas andinos. Considerando además el evidente grado de amenaza en el que se encuentran actualmente estos ecosistemas —tanto por factores como el CCG, los cambios de uso de suelo, la deforestación y las actividades agropecuarias— es importante que se promuevan la creación de nuevos sitios de conservación, que sirvan incluso como corredores ecológicos, para las poblaciones remanentes y resilientes en el tiempo (Bax & Francesconi 2019).

Este estudio representa una valiosa guía sobre cuales áreas requieren inmediatas acciones de protección para la conservación a largo plazo de la avifauna y las especies que cohabitan en los ecosistemas tropicales andinos de Colombia, aportando con información básica para que

autoridades y sociedad civil puedan trabajar de manera conjunta en el diseño y decreto de futuros planes de acción enfocados a reducir los riesgos de extinción de las poblaciones remanentes para estas especies. Además, es importante incrementar el financiamiento y desarrollo de más investigaciones de este tipo, así como el monitoreo en campo de las poblaciones existentes, para de esta manera lograr contribuir al conocimiento sobre nuestra biodiversidad y al establecimiento de una planificación eficiente para su conservación a largo plazo (Oglesby *et al.* 2010; Nori *et al.* 2016). Fallar en proteger estas especies resultaría en la pérdida de un componente y propiedades únicas de la diversidad en el mundo (Stattersfield *et al.* 1998). No obstante, para lograr esto es indispensable fomentar y motivar la participación de las comunidades dentro de iniciativas de manejo sustentable, restauración y/o conservación del paisaje. El uso de estrategias como el “pago por servicios ecosistémicos” para preservar los remanentes forestales puede ser un enfoque muy útil para ello. Se deben tomar acciones ahora, dado que las posibilidades de una conservación exitosa disminuyen drásticamente con el paso del tiempo.

8. CONCLUSIONES

- El cambio climático global afectará negativamente los patrones de distribución de las especies endémicas y casi endémicas de los ecosistemas tropicales andinos en Colombia, con una marcada tendencia a la reducción de áreas climáticamente idóneas disponibles en el futuro independientemente de su categoría de amenaza y/o su especificidad de hábitat. Estas modificaciones en el clima podrían afectar directamente la supervivencia de las especies e incrementar los riesgos de extinción en el futuro.

- Tanto el cambio climático global como la deforestación son individualmente factores de amenaza para la biodiversidad. Sin embargo, la acción simultánea de estas amenazas representa el factor de mayor riesgo para la sobrevivencia de las especies en el futuro debido a que más del 20% de las especies estudiadas sufrirían una reducción mayor al 75% de sus áreas de distribución actual.

- Los resultados obtenidos en el presente estudio son coincidentes con la idea de que durante el siglo XXI los cambios más significativos en la distribución de las especies serán (incluyendo desplazamientos altitudinales) observados en biota de ecosistemas de montaña. Ante los aumentos de temperatura y la variación de precipitación anual algunas especies podrían no persistir a menos que sean capaces de moverse a elevaciones más altas, donde se espera que las condiciones sean óptimas.

- Las zonas de la cordillera Oriental y el Macizo Colombiano representan las áreas donde se estima la mayor proporción de cambio en los patrones de riqueza de especies.

- El sistema actual de áreas naturales protegidas del país no es ni será suficiente para la protección a largo plazo de estas especies ante los escenarios de cambio global en clima y uso de suelo. Por lo tanto, se requieren medidas urgentes que contribuyan a proteger este componente de la biodiversidad colombiana.

9. RECOMENDACIONES

- Debido a que se espera que el cambio climático desplace significativamente a las especies y ocasione, consecuentemente, alteraciones en las comunidades biológicas, es necesario continuar desarrollando más investigaciones que permitan entender las dinámicas y capacidades de respuesta de los taxones. Es prioritario establecer programas de monitoreo en campo que permitan comprobar los desplazamientos altitudinales predichos en este trabajo, así como la capacidad de colonización en nuevas áreas. Además, es importante repetir este tipo de trabajos considerando otros grupos taxonómicos importantes como anfibios, reptiles, mamíferos y plantas. Este tipo de información es de crucial para lograr un verdadero y efectivo establecimiento de medidas de adaptación y mitigación dentro de las políticas ambientales del país.

- Las áreas climáticas estables aquí detectadas deben ser consideradas como objetos de estudios para futuras investigaciones sobre ecología y potenciales medidas de manejo y protección (e.g. plan de manejo y/o reforestación) por parte de los tomadores de decisiones para la recuperación este tipo de ecosistemas altamente vulnerables en Colombia. Estas áreas prioritarias representan sitios de alta concentración (riqueza) y rareza de especies endémicas en el país, pero al mismo tiempo se muestran como altamente resilientes a los efectos del cambio climático y uso de suelo. Los tomadores de decisión en conservación —principalmente en los departamentos de Tolima, Antioquia, Nariño, Cauca y el Valle del Cauca— podrían utilizar estas áreas como sitios para la implementación de planes pilotos de manejo trabajando conjuntamente con las comunidades locales para salvaguardar la biodiversidad a largo plazo.

- Considerando que en Colombia las ANPs existentes muestran importantes vacíos de conservación para este componente de la biodiversidad, es necesario tomar en cuenta las áreas identificadas en este trabajo como de alto valor ecológico para el establecimiento a corto y mediano

plazo de nuevas áreas protegidas y/o corredores biológicos que permitan maximizar la conectividad ecológica y grados de protección de la biodiversidad en los ecosistemas tropicales andinos del país.

10. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Agudelo-Hz, W. J., Urbina-Cardona, N., & Armenteras-Pascual, D. (2019). Critical shifts on spatial traits and the risk of extinction of Andean anurans: an assessment of the combined effects of climate and land-use change in Colombia. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 17(4), 206-219. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2019.11.002>
- Aiello-Lammens, M. E., Boria, R. A., Radosavljevic, A., Vilela, B., & Anderson, R. P. (2015). spThin: an R package for spatial thinning of species occurrence records for use in ecological niche models. *Ecography*, 38(5), 541-545. <https://doi.org/10.1111/ecog.01132>
- Alarcón Hincapié, J. C., & Pabón Caicedo, J. D. (2013). El Cambio Climático y la Distribución Espacial de las Formaciones Vegetales en Colombia. *Colombia Forestal*, 16(2), 171-185. http://www.scielo.org.co/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0120-07392013000200004&lng=en&tlng=es.
- Alkische, A. A., Peterson, A. T., & Samy, A. M. (2017). Climate change influences on the potential geographic distribution of the disease vector tick *Ixodes ricinus*. *Plos One*, 12(12), e0189092. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0189092>
- Anderson, R. P., & Martínez-Meyer, E. (2004). Modeling species' geographic distributions for preliminary conservation assessments: an implementation with the spiny pocket mice (*Heteromys*) of Ecuador. *Biological Conservation*, 116(2), 167-179. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(03\)00187-3](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(03)00187-3)
- Araújo, M. B., Anderson, R. P., Márcia Barbosa, A., Beale, C. M., Dormann, C. F., Early, R., Garcia, R. A., Guisan, A., Maiorano, L., Naimi, B., O'Hara, R. B., Zimmermann, N. E., & Rahbek, C. (2019). Standards for distribution models in biodiversity assessments. *Science Advances*, 5(1), eaat4858. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aat4858>
- Arizmendi, M., Prieto-Torres, D., Nuñez Rosas, L., & Figueroa, D. (2021). Most Mexican hummingbirds lose under climate and land-use change: Long-term conservation implications. *Perspectives in Ecology and Conservation*. 19. 487-499. [10.1016/j.pecon.2021.07.001](https://doi.org/10.1016/j.pecon.2021.07.001).
- Atauchi, P. J., Auca-Chutas, C., Ferro, G., & Prieto-Torres, D. A. (2020). Present and future potential distribution of the endangered *Anairetes alpinus* (Passeriformes: Tyrannidae) under global climate change scenarios. *Journal of Ornithology*, 161(3), 723-738. <https://doi.org/10.1007/s10336-020-01762-z>
- Austin, M. P., & Van Niel, K. P. (2010). Improving species distribution models for climate change studies: variable selection and scale. *Journal of Biogeography*, 38(1), 1-8. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02416.x>
- Barve, N., Barve, V., Jiménez-Valverde, A., Lira-Noriega, A., Maher, S. P., Peterson, A. T., Soberón, J., & Villalobos, F. (2011). The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecological Modelling*, 222(11), 1810-1819. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2011.02.011>
- Bax, V., & Francesconi, W. (2019). Conservation gaps and priorities in the Tropical Andes biodiversity hotspot: Implications for the expansion of protected areas. *Journal of Environmental Management*, 232, 387-396. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2018.11.086>
- Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W., & Courchamp, F. (2012). Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters*, 15(4), 365-377. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01736.x>
- Belle, E., Kingston, N., Burgess, N., Ali, N., & MacKinnon, K. (2018). *Protected Planet Report 2018*. United Nations Environment Programme. https://livereport.protectedplanet.net/pdf/Protected_Planet_Report_2018.pdf

- Bello, J.C., Báez Jimeno, M., Gómez, M. F., Orrego, O., Nägele, L., Cárdenas López, D., Cárdenas Toro, J., Castaño, N., Caycedo-Rosales, P., Claro Carrascal, R. A., Correa, H. L., Corzo, G., Cubillos, C., Cusva, A., del Campo A., N., Echeverry, M., Etter, A., García Castro, N. J., Gómez Ahumada, M. F., González, I., ... & Zuluaga, P. (2014). *Biodiversidad 2014: Estado y tendencias de la biodiversidad continental de Colombia*. Primera edición. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. pp.102.
- Bi, D., Dix, M., Marsland, S., O'Farrell, S., Rashid, H., Uotila, P., Hirst, A., Kowalczyk, E., Golebiewski, M., Sullivan, A., Yan, H., Hannah, N., Franklin, C., Sun, Z., Vohralik, P., Watterson, I., Zhou, X., Fiedler, R., Collier, M., ... Puri, K. (2013). The ACCESS coupled model: description, control climate and evaluation. *Australian Meteorological and Oceanographic Journal*, 63(1), 41-64. <https://doi.org/10.22499/2.6301.004>
- Bonaccorso, E., & Menéndez, P. A. (2012). Efecto del cambio climático y el deterioro del hábitat en la distribución del corvocado frenticolorado: implicaciones para su conservación. *Cienciamérica: Revista de Divulgación Científica de la Universidad Tecnológica Indoamericana*, 1 (1), 18-28.
- Boucher, O., Servonnat, J., Albright, A.L., Aumont, O., Balkanski, Y., Bastrikov, V., ... & Vuichard, N. (2020). Presentation and evaluation of the IPSL-CM6A-LR climate models. *Journal of Advances in Modeling Earth Systems* 12: e2019MS002010. <https://doi.org/10.1029/2019MS002010>
- Brook, B., Sodhi, N., & Bradshaw, C. (2008). Synergies among extinction drivers under global change. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(8), 453-460. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.03.011>
- Brown, J. H., Stevens, G. C., & Kaufman, D. M. (1996). THE GEOGRAPHIC RANGE: Size, Shape, Boundaries, and Internal Structure. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27(1), 597-623. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.27.1.597>
- Campbell, L. P., Luther, C., Moo-Llanes, D., Ramsey, J. M., Danis-Lozano, R., & Peterson, A. T. (2015). Climate change influences on global distributions of dengue and chikungunya virus vectors. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 370(1665), 20140135. <https://doi.org/10.1098/rstb.2014.0135>
- Carroll, C., Dunk, J. R., Moilanen, A., 2010. Optimizing resiliency of reserve networks to climate change: multispecies conservation planning in the Pacific Northwest, USA. *Glob. Change Biol.* 16, 891-904. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.01965.x>
- Chamberlain, S., Barve, V., Mcglinn, D., Oldoni, D., Desmet, P., Geffert, L. & Ram, K. (2019). Rgbif: Interface to the Global Biodiversity Information Facility API. R package version 1.2.0, <https://CRAN.R-project.org/package=rgbif>
- Chaparro-Herrera, S., Echeverry-Galvis, M.A., Córdoba-Córdoba, S., & Sua-Becerra, A. (2013). Listado actualizado de las aves endémicas y casi endémicas de Colombia. *Biota Colombiana*, 14(2), 235-272.
- Cobos, M. E., Peterson, A. T., Osorio-Olvera, L., & Jiménez-García, D. (2019). An exhaustive analysis of heuristic methods for variable selection in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecological Informatics*, 53, 100983. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2019.100983>
- Cobos, M.E & Bosch, R.A (2018) Recent and future threats to the Endangered Cuban toad *Peltophryne longinasus*: potential additive impacts of climate change and habitat loss. *Oryx* 52: 116–125.
- Collevatti, R. G., Lima-Ribeiro, M. S., Diniz-Filho, J. A. F., Oliveira, G., Dobrovolski, R., & Terribile, L. C. (2013). Stability of Brazilian Seasonally Dry Forests under Climate Change: Inferences for Long-Term Conservation. *American Journal of Plant Sciences*, 04(04), 792-805. <https://doi.org/10.4236/ajps.2013.44098>

- Colwell, R. K., Brehm, G., Cardelus, C. L., Gilman, A. C., & Longino, J. T. (2008). Global Warming, Elevational Range Shifts, and Lowland Biotic Attrition in the Wet Tropics. *Science*, 322(5899), 258-261. <https://doi.org/10.1126/science.1162547>
- Convention on Biological Diversity (CBD), 2010. *Strategic plan for biodiversity 2011–2020*. Montreal: Convention on Biological Diversity. URL: <https://www.cbd.int/sp/> (Accessed 25 November 2021).
- Costa-Posada, C. (2007). La adaptación al cambio climático en Colombia. Universidad de los Andes. *Revista de Ingeniería*, 26, 74-80. <https://doi.org/10.16924/revinge.26.9>
- Cuesta-Camacho, F., Peralvo, M., & Ganzenmüller, A. (2008). Posibles efectos del calentamiento global sobre el nicho climático de algunas especies en los Andes Tropicales. *Páramo y cambio climático Serie Páramo*, 23, 15-38.
- Defourny, P., Brockmann, C., Bontemps, S., Achard, F., Boettcher, M., Maet, T. D., & Hoffman, L. (2016). A consistent 300 m global land cover and land cover change time series from 1992 to 2015 derived from multi-mission reprocessed archives. *In Proceedings of the GOCF-GOLD Land Cover Meeting*, The Hague, The Netherlands.
- Delgado, MC., & Jiménez, J. (2016). *Modelamiento del efecto del cambio climático sobre la distribución potencial de aves andinas*. [Tesis inédita de Pre-grado, Universidad de Nariño]. San Juan de Pasto, Nariño, Colombia.
- Delgado, T., & Suárez-Duque, D. (2009). Efectos del cambio climático en la diversidad vegetal del corredor de conservación comunitaria reserva ecológica el ángel-bosque protector golondrinas en el norte del Ecuador. *Ecología Aplicada*, 8(2), 27-36.
- Devenish, C., Díaz-Fernández, D.F., Clay, R.P., Davidson, I., & Yépez-Zabala, I. (2009). *Important Bird Areas Americas - Priority sites for biodiversity conservation*. Quito, Ecuador. Bird Life International Conservation Series No. 16.
- Di Minin, E., Veach, V., Lehtomäki, J., Montesino Pouzols, F., & Moilanen, A. (2014). *A quick introduction to Zonation*. Helsinki, Unigrafia OY.
- Dormann, C. F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., Marquéz, J. R. G., Gruber, B., Lafourcade, B., Leitão, P. J., Münkemüller, T., McClean, C., Osborne, P. E., Reineking, B., Schröder, B., Skidmore, A. K., Zurell, D., & Lautenbach, S. (2012). Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*, 36(1), 27-46. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x>
- Duque, A., Stevenson, P.R., & Feeley, K.J. (2015). Thermophilization of adult and juvenile tree communities in the northern tropical Andes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(34), 10744-10749.
- Elith, J., Kearney, M., & Phillips, S. (2010). The art of modelling range-shifting species. *Methods in Ecology and Evolution*, 1(4), 330-342. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210x.2010.00036.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, C.J., Coppins, B.J., Dawson, T.P., & Seaward, M.R.D. (2007). Response of British lichens to climate change scenarios: Trends and uncertainties in the projected impact for contrasting biogeographic groups. *Biological Conservation*, 140(3–4), 217–235. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.08.016>
- Elton, C.S. (1927). *Animal ecology*. New York, Macmillan Co.
- Escobar, L. E., Qiao, H., Cabello, J., & Peterson, A. T. (2018). Ecological niche modeling re-examined: A case study with the Darwin's fox. *Ecology and Evolution*, 8(10), 4757-4770. <https://doi.org/10.1002/ece3.4014>

- Faleiro, F. V., Machado, R. B., & Loyola, R. D. (2013). Defining spatial conservation priorities in the face of land-use and climate change. *Biological Conservation*, *158*, 248-257. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.09.020>
- Favreau, J. M., Drew, C. A., Hess, G. R., Rubino, M. J., Koch, F. H., & Eschelbach, K. A. (2006). Recommendations for Assessing the Effectiveness of Surrogate Species Approaches. *Biodiversity and Conservation*, *15*(12), 3949-3969. <https://doi.org/10.1007/s10531-005-2631-1>
- Fick, S. E., & Hijmans, R. J. (2017). WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International journal of climatology*, *37*(12), 4302-4315.
- Fitzpatrick, M. C., Blois, J. L., Williams, J. W., Nieto-Lugilde, D., Maguire, K. C., & Lorenz, D. J. (2018). How will climate novelty influence ecological forecasts? Using the Quaternary to assess future reliability. *Global Change Biology*, *24*(8), 3575-3586. <https://doi.org/10.1111/gcb.14138>
- Florez, A. (2000). Geomorfología de los páramos. En: *Rangel-Ch, J.O. Colombia Diversidad Biótica III. La región de vida paramuna*. Bogotá, Universidad Nacional de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales.
- Freeman, B. G., Scholer, M. N., Ruiz-Gutierrez, V., & Fitzpatrick, J. W. (2018). Climate change causes upslope shifts and mountaintop extirpations in a tropical bird community. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *115*(47), 11982-11987. <https://doi.org/10.1073/pnas.1804224115>
- Galindo, M.L., de Miguel, C., & Ferrer, J. (2010). *Gráficos vitales del Cambio Climático para América Latina y El Caribe. Edición especial para la CP16/CP-RP 6, México*. PNUMA, CEPAL, PNUMA/GRID-Arendal.
- Golicher, D.J., Cayuela, L., & Newton, A.C. (2012). Effects of climate change on the potential species richness of Mesoamerican forests. *Biotropica*, *44*(3), 284–293. <https://doi.org/10.1111>
- González, V. H., Cobos, M. E., Jaramillo, J., & Ospina, R. (2021). Climate change will reduce the potential distribution ranges of Colombia's most valuable pollinators. *Perspectives in Ecology and Conservation*, *19*(2), 195-206.
- Grinnell, J. (1917). The Niche-Relationships of the California Thrasher. *The Auk*, *34*(4), 427-433. <https://doi.org/10.2307/4072271>
- Guevara, L., Gerstner, B. E., Kass, J. M., & Anderson, R. P. (2017). Toward ecologically realistic predictions of species distributions: A cross-time example from tropical montane cloud forests. *Global Change Biology*, *24*(4), 1511-1522. <https://doi.org/10.1111/gcb.13992>
- Guevara, L., Morrone, J. J., & León-Paniagua, L. (2019). Spatial variability in species' potential distributions during the Last Glacial Maximum under different Global Circulation Models: Relevance in evolutionary biology. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, *57*(1), 113-126. <https://doi.org/10.1111/jzs.12238>
- Hanspach, J., Kühn, I., Schweiger, O., Pompe, S., Klotz, S., 2011. Geographical patterns in prediction errors of species distribution models. *Glob. Ecol. Biogeogr* *20*, 779-788. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00649.x>
- Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G., & Jarvis, A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, *25*, 1965-1978. <https://doi.org/10.1002/joc.1276>
- Holt, R. & Keitt, T. (2005). Species' borders: a unifying theme in ecology. *Oikos*, *108*, 3–6
- Hutchinson, G. E. (1957). Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, *22*, 415-427. <https://doi.org/10.1101/sqb.1957.022.01.039>
- IDEAM (2002). Los glaciares Colombianos, expresion del cambio climatico global. *Technical Report*, 1–19. Retrieved from [papers2://publication/uuid/35796EFC-653A-46CA-B34F-65F95C082041](https://publications2://publication/uuid/35796EFC-653A-46CA-B34F-65F95C082041)

- IDEAM (2011). Instituto de Hidrología y Meteorología. *Fuertes impactos del cambio climático en los páramos de Colombia*. Boletín de Prensa. Bogotá, Colombia.
- Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services [IPBES] (2019) *The IPBES Global Assessment on Biodiversity and Ecosystem Services*. Bonn, Germany: Secretariat of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services.
- IPCC (2014). Intergovernmental Panel on Climate Change: Summary for policymakers. En C. B. Field, *In: Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. United Kingdom and New York, Cambridge University Press.
- Jeschke, J. M., & Strayer, D. L. (2008). Usefulness of Bioclimatic Models for Studying Climate Change an Invasive Species. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1134(1), 1-24. <https://doi.org/10.1196/annals.1439.002>
- Josse, C., Cuesta, F., Navarro, G., Barrena, V., Cabrera, E., Chacón-Moreno, E., Ferreira, W., Peralvo, M., Saito, J., & Tovar, A. (2009). *Ecosistemas de los Andes del Norte y Centro. Bolivia, Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela*. Secretaría General de la Comunidad Andina, Programa Regional ECOBONA Intercooperation, CONDESAN-Proyecto Páramo Andino, Programa BioAndes, EcoCiencia, NatureServe, IAvH, LTA-UNALM, ICAE-ULA, CDC-UNALM, RUMBOL SRL. Lima.
- Kenney, S., Ravilious, C., Kemsey, J., Corrigan, C., Bertzky, B., Burgess, N., & Besançon, C. (2012). *Protected Plant Report 2012: Tracking progress towards global targets for protected areas*. United Nations Environment Programme World Conservation Monitoring Centre.
- Kirkpatrick, M. & Barton, N. (1997). Evolution of a species' range. *The American Naturalist*, 150, 1–23
- Körner, C. (2007). The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(11), 569-574. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.09.006>
- Krebs, C. (1985). *Ecología: Estudio de la Distribución y la Abundancia*, Segunda Edición. S.A. de C.V. México, Harla, 753
- La Sorte, F., & Jetz, W. (2010). Avian distributions under climate change: towards improved projections. *The Journal of Experimental Biology*, 213, 862-869. <https://doi.org/10.1242/jeb.038356>
- La Sorte, F., Lee, T.M., Wilman, H., & Jetz, W. (2009). Disparities between observed and predicted impacts of climate change on winter bird assemblages. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276, 3167–3174. <https://doi: 10.1098/rspb.2009.0162>
- Linero, D., Cuervo-Robayo, A. P., & Etter, A. (2020). Assessing the future conservation potential of the Amazon and Andes Protected Areas: Using the woolly monkey (*Lagothrix lagotricha*) as an umbrella species. *Journal for Nature Conservation*, 58, 125926.
- Liu, C., Berry, P. M., Dawson, T. P., & Pearson, R.G. (2013). Selecting thresholds for the prediction of species occurrence with presence-only data. *Journal of biogeography*, 40(4), 778-789. <https://doi.org/10.1111/jbi.12058>
- Lizcano, D., Prieto-Torres, D.A, & Ortega-Andrade, M. (2015). Distribución de la danta de montaña (*Tapirus pinchaque*) en Colombia: importancia de las áreas no protegidas para la conservación en escenarios de cambio climático. En L. C.-U. *In: Payán E, Conservación de grandes vertebrados en áreas no protegidas de Colombia, Venezuela y Brasil*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humbolt, pp115–129. Bogotá.
- Lizcano, D.J., Amanzo, J., Castellanos, A., Tapia, A. & Lopez-Malaga, C.M. 2016. *Tapirus pinchaque*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T21473A45173922.

- <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T21473A45173922.en>. Accessed on 29 November 2022.
- López Álvarez, D.C. (2014). *Predicción de la futura distribución potencial de Quercus humboldtii bajo diferentes escenarios de cambio climático*. (Tesis de maestría, Universidad San Francisco de Quito). Colegio de Posgrados, Ecuador. <http://repositorio.usfq.edu.ec/handle/23000/3100>
- Lovejoy, T. E., & Hannah, L. J. (Eds.). (2019). *Biodiversity and climate change*. Yale University Press.
- Magaña, V. R. (2010). *Guía para generar y aplicar escenarios probabilísticos regionales de cambio climático en la toma de decisiones*. Mexico. INE, Embajada británica en México, Tecnológico de Monterrey.
- Maggini, R., Lehmann, A., Kéry, M., Schmid, H., Beniston, M., Jenni, L., & Zbinden, N. (2011). Are Swissbirds tracking climate change?. *Ecological Modelling*, 222(1), 21–32. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2010.09.010>.
- Martínez, C., & Remache, G. (2011). Ecuador: vegetación natural y cambio climático en los Andes de Ecuador. En Á. M. Felicísimo (coord), *FORCLIM, Bosques y cambio global. 2. Colombia – Ecuador*. CYTED, Madrid, 138 p.
- Mateo, R.G., Felicísimo, A.M. & Muñoz, J. (2012). Modelos de distribución de especies: Una revisión sintética. *Revista Chilena de Historia Natural*, 84(2), 217–240. <https://doi.org/10.4067/s0716078x2011000200008>
- Maxwell, S.L., Cazalis, V., Dudley, N. Maxwell, S.L., Cazalis, V., Dudley, N., Hoffman, M., Rodrigues, A. S.L., Stolton, S., Visconti, P., Woodley, S., Kingston, N., Lewis, E., Maron, M., Strassburg, B.N., Wenger, A., Jonas, H.D., Venter, O., Watson, J.E.M. (2020). Area-based conservation in the twenty-first century. *Nature* 586, 217–227. <https://doi.org/10.1038/s41586-020-2773-z>
- Merow, C., Smith, M. J., Edwards, T. C., Guisan, A., McMahon, S. M., Normand, S., Thuiller, W., Wüest, R. O., Zimmermann, N. E., & Elith, J. (2014). What do we gain from simplicity versus complexity in species distribution models? *Ecography*, 37(12), 1267-1281. <https://doi.org/10.1111/ecog.00845>
- Miller-Rushing, A. J., Lloyd-Evans, T. L., Primack, R. B., & Satzinger, P. (2008). Bird migration times, climate change, and changing population sizes. *Global Change Biology*, 14(9), 1959–1972. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01619.x>
- Moilanen, A., Pouzols, F.M., Meller, L., Veach, V., Arponen, A., Leppänen, J., & Kujala, H. (2014). *Zonation–Spatial conservation planning methods and software. Version 4. User manual*. University of Helsinki, Finland.
- Morrone, J.J. (2014). Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. *Zootaxa*, 3782(1), 1-110. <http://11646/zootaxa.3782.1.1>
- Moss, R. H., Edmonds, J. A., Hibbard, K. A., Manning, M. R., Rose, S. K., van Vuuren, D. P., Carter, T. R., Emori, S., Kainuma, M., Kram, T., Meehl, G. A., Mitchell, J. F. B., Nakicenovic, N., Riahi, K., Smith, S. J., Stouffer, R. J., Thomson, A. M., Weyant, J. P., & Wilbanks, T. J. (2010). The next generation of scenarios for climate change research and assessment. *Nature*, 463(7282), 747-756. <https://doi.org/10.1038/nature08823>
- Muscarella, R., Galante, P. J., Soley-Guardia, M., Boria, R. A., Kass, J. M., Uriarte, M., & Anderson, R. P. (2014). ENMeval: An R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for Maxentecological niche models. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(11), 1198-1205. <https://doi.org/10.1111/2041-210x.12261>
- Naimi, B., 2015. usdm: Uncertainty analysis for species distribution models. R package version 1. Available at: <https://cran.r-project.org/web/packages/usdm/> (Accessed November 15, 2020).
- Noguera-Urbano, E.A. (2017). Endemism: differentiation of the concept, methods and applications. *Acta Zoológica Mexicana*, 33(1), 89-107.

- Noguera–Urbano, E.A., Ramírez, F., y Calderón–Leyton, J.J. (2013). Efecto del cambio climático sobre la distribución de aves y mamíferos en los páramos y zonas de alta montaña nariñense. Informe Técnico. Asociación GAICA
- Nori, J., Torres, R., Lescano, J.N., Cordier, J.M., Periago, M. E., & Baldo, D. (2016). Protected areas and spatial conservation priorities for endemic vertebrates of the Gran Chaco, one of the most threatened ecoregions of the world. *Diversity and Distributions*, 22(12), 1212-1219. <https://doi.org/10.1111/ddi.12497>
- Oglesby, R., & Rowe, C. (2010). *La ciencia del cambio climático. Manual práctico para tomadores de decisiones en Mesoamérica*. B. I. Desarrollo. Ed, Nueva York.
- Olson, D.M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E.D., Burgess, N.D., Powell, G.V., Underwood, E.C., D’Amico, J.A., Itoua, I., Strand, H.E. & Morrison, J.C. et al. (2001). Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth Aof terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity. *BioScience*, 51(11), 933-938.
- Ortega-Andrade, H.M., Prieto-Torres, D.A., Gómez-Lora, I., & Lizcano, D.J (2015). Ecological and Geographical Analysis of the Distribution of the Mountain Tapir (*Tapirus pinchaque*) in Ecuador: Importance of Protected Areas in Future Scenarios of Global Warming. *Plos One*, 10(3), e0121137. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0121137>
- Osorio-Olvera, L., Lira-Noriega, A., Soberón, J., Peterson, A.T., Falconi, M., Contreras-Díaz, R.G., Martínez-Meyer, E., Barve, V., Barve, N. 2020. ntbox: An r package with graphical user interface for modelling and evaluating multidimensional ecological niches. *Methods Ecol. Evol.* 11, 1199-1206. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13452>
- Pabón Caicedo, J. D. (2012). Cambio climático en Colombia: Tendencias en la segunda mitad del siglo XX y escenarios posibles para el siglo XXI. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 36(139), 261-278.
- Pearce-Higgins, J.W., Eglington, S.M., Martay, B., & Chamberlain, D.E. (2015). Drivers of climate change impacts on bird communities. *Journal of Animal Ecology*, 84(4), 943–954. <https://doi.org/10.1111.12364>
- Pearson, R. G., Raxworthy, C. J., Nakamura, M., Peterson, A. T., 2007. Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *J Biogeogr* 34, 102-117. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01594.x>
- Pearson, R., Martínez-Meyer, E., Velázquez, M.A., Caron, M., Corona-Núñez, R.O., Davis, K., ... & Díaz, R.L. (2019). Research priorities for maintaining biodiversity’s contributions to people in Latin America. *UCL Open Environment* 1, 002
- Pearson, R.G. & Dawson, T.P. (2005). Long-distance plant dispersal and habitat fragmentation: Identifying conservation targets for spatial landscape planning under climate change. *Biological Conservation*, 123(3), 389–401. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.12.006>
- Pearson, R.G. (2006). Climate change and the migration capacity of species. *Trends in Ecology and Evolution*, 21(3), 111–113. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.11.022>
- Pérez-Navarro, M. A., Broennimann, O., Esteve, M. A., Moya-Perez, J. M., Carreño, M. F., Guisan, A., & Lloret, F. (2021). Temporal variability is key to modelling the climatic niche. *Diversity and Distributions*, 27(3), 473-484.
- Peterson, A. T., Ortega-Huerta, M.A., Bartley, J., Sánchez-Cordero, V., Soberón, J., Buddemeier, R. H., & Stockwell, D. R. (2002). Future projections for Mexican faunas under global climate change scenarios. *Nature*, 416 (6881), 626-9.
- 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>

- Peterson, A. T., Soberón, J., Pearson, R. G., Anderson, R. P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M., & Araújo, M. B. (2011). *Ecological Niches and Geographic Distributions (MPB-49)*. Amsterdam University Press.
- Peterson, A.T., Cobos, M.E., & Jiménez-García, D. (2018). Major challenges for correlational ecological niche model projections to future climate conditions. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1429(1), 66-77. <https://doi.org/10.1111/nyas.13873>
- Phillips, S.J., Anderson, R.P., & Schapire, R.E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190, 231-259. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
- Pimm, S.L., Jenkins, C.N., Abell, R., Brooks, T.M., Gittleman, J.L., Joppa, L.N., Raven, P.H., Roberts, C.M., & Sexton, J.O. (2014). The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection. *Science*, 344(6187), 1246-1252. <https://doi.org/10.1126/science.1246752>
- Plasencia-Vázquez, A. H., Escalona-Segura, G., & Esparza-Olguín, L. G. (2014). Modelación de la distribución geográfica potencial de dos especies de psitácidos neotropicales utilizando variables climáticas y topográficas. *Acta Zoológica Mexicana (N.S.)*, 30(3), 471-490. <https://doi.org/10.21829/azm.2014.30372>
- Prieto-Torres, D. A., & Rojas-Soto, O. R. (2016). Reconstructing the Mexican Tropical Dry Forests via an Autoecological Niche Approach: Reconsidering the Ecosystem Boundaries. *Plos One*, 11(3), e0150932. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0150932>
- Prieto-Torres, D. A., Nori, J., & Rojas-Soto, O. R. (2018). Identifying priority conservation areas for birds associated to endangered Neotropical dry forests. *Biological Conservation*, 228, 205-214. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.10.025>
- Prieto-Torres, D. A., Rojas-Soto, O. R., Santiago-Alarcon, D., Bonaccorso, E., & Navarro-Sigüenza, A. G. (2020). Diversity, Endemism, Species Turnover and Relationships among Avifauna of Neotropical Seasonally Dry Forests. *Ardeola*, 66(2), 257-277. <https://doi.org/10.13157/arla.66.2.2019.ra1>
- Qiao, H., Soberon, J. & Peterson, T. A. (2015). No silver bullets in correlative ecological niche modeling: insights from testing among many potential algorithms for niche estimation. *Methods Ecology*, 6, 1126–1136.
- R Core Team (2018) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- Ramírez-Albores, J. E., Prieto-Torres, D. A., Gordillo-Martínez, A., Sánchez-Ramos, L. E., & Navarro-Sigüenza, A. G. (2020). Insights for protection of high species richness areas for the conservation of Mesoamerican endemic birds. *Diversity and Distributions*, 27(1), 18-33. <https://doi.org/10.1111/ddi.13153>
- Ramírez-Chaves, H. E., Noguera-Urbano, E. A., & Rodríguez-Posada, M. E. (2014). Mamíferos (Mammalia) del departamento de Putumayo, Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 37(143), 263-286. <https://doi.org/10.18257/raccefyn.9>
- Ramirez-Villegas, J., Cuesta, F., Devenish, C., Peralvo, M., Jarvis, A., & Arnillas, C. A. (2014). Using species distributions models for designing conservation strategies of Tropical Andean biodiversity under climate change. *Journal for Nature Conservation*, 22(5), 391-404. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2014.03.007>
- Rangwala, I., & Miller, J. R. (2012). Climate change in mountains: a review of elevation-dependent warming and its possible causes. *Climatic Change*, 114(3-4), 527-547. <https://doi.org/10.1007/s10584-012-0419-3>

- Renjifo, L. M., Gómez, M. F., Velásquez-Tibatá, J., Amaya-Villarreal, Á. M., Kattan, G. H., Amaya-Espinel, J. D., & Burbano-Girón, J. (2013). *Libro rojo de aves de Colombia: Vol. I* [Libro electrónico]. Pontificia Universidad Javeriana. <http://hdl.handle.net/20.500.11761/32545>.
- Riahi, K., Van Vuuren, D. P., Kriegler, E., Edmonds, J., O'Neill, B. C., Fujimori, S., ... & Tavoni, M. (2017). The shared socioeconomic pathways and their energy, land use, and greenhouse gas emissions implications: an overview. *Global Environmental Change*, 42, 153-168.
- Robertson, M.P., Visser, V., & Hui, C. (2016). Biogeo: an R package for assessing and improving data quality of occurrence record datasets. *Ecography* 39:394–401. <https://doi.org/10.1111/ecog.02118>
- Romero, J. (2012). El bosque Alto-Andino: una oportunidad para llevar al educando al aprendizaje significativo y las estrategias de conservación. [Tesis inédita de maestría. Universidad Nacional de Colombia], Bogotá D.C.
- Rose, N.-A., & Burton, P. J. (2009). Using bioclimatic envelopes to identify temporal corridors in support of conservation planning in a changing climate. *Forest Ecology and Management*, 258, S64-S74. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.07.053>
- Sekercioglu, C.H., Schneider, S.H, Fay, J.P., & Loarie, S. (2007). Climate Change, Elevational Range Shifts, and Bird Extinctions. *Conservation Biology*, 22(1), 140-150. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2007.00852.x>
- Sellar, A. A., Walton, J., Jones, C. G., Wood, R., Abraham, N. L., Andrejczuk, M., Andrews, M. B., Andrews, T., Archibald, A. T., Mora, L., Dyson, H., Elkington, M., Ellis, R., Florek, P., Good, P., Gohar, L., Haddad, S., Hardiman, S. C., Hogan, E., ... Griffiths, P. T. (2020). Implementation of U.K. Earth System Models for CMIP6. *Journal of Advances in Modeling Earth Systems*, 12(4), e2019MS001946. <https://doi.org/10.1029/2019ms001946>
- Soberon, J., & Nakamura, M. (2009). Niches and distributional areas: Concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(2), 19644-19650. <https://doi.org/10.1073/pnas.0901637106>
- Soberon, J., & Peterson, A. T. (2005). Interpretation of Models of Fundamental Ecological Niches and Species' Distributional Areas. *Biodiversity Informatics*, 2(0), 1-10. <https://doi.org/10.17161/bi.v2i0.4>.
- Stankowski, P. A., & Parker, W. H. (2011). Future distribution modelling: A stitch in time is not enough. *Ecological Modelling*, 222(3), 567-572. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2010.10.018>
- 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, 846. ISBN0-946888-33-7
- Stiles, F.G. (1998). Especies de aves endémicas y casi endémicas de Colombia. En *M. E. Chaves, Informe Nacional sobre el estado de la biodiversidad 1998-Colombia*. Instituto Alexander von Humboldt, PNUMA, Ministerio del Medio Ambiente. Pp: 378-385 y 428-432. Santa Fé de Bogotá.
- Stoerk, T., Wagner, G., Ward, R. E., 2018. Policy brief—Recommendations for improving the treatment of risk and uncertainty in economic estimates of climate impacts in the sixth Intergovernmental Panel on Climate Change assessment report. *Rev. Environ. Econ. Policy* 12, 371-376. <https://doi.org/10.1093/reep/rey005>
- Tanner, E. P., Elmore, R. D., Fuhlendorf, S. D., Davis, C. A., Dahlgren, D. K., & Orange, J. P. (2017). Extreme climatic events constrain space use and survival of a ground-nesting bird. *Global Change Biology*, 23(5), 1832-1846. <https://doi.org/10.1111/gcb.13505>
- Thuiller, W., Albert, C., Araújo, M. B., Berry, P. M., Cabeza, M., Guisan, A., Hickler, T., Midgley, G. F., Paterson, J., Schurr, F. M., Sykes, M. T., & Zimmermann, N. E. (2008). Predicting global change

- impacts on plant species' distributions: Future challenges. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 9(3-4), 137-152. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2007.09.004>
- Urbina-Cardona, J. N. (2011). Gradientes andinos en la diversidad y patrones de endemismo en anfibios y reptiles de Colombia: posibles respuestas al cambio climático. *Revista Facultad de Ciencias Básicas*, 7(1), 74 – 91.
- USGS (2001). Obtenido de Science for a changing world.U.S. Geological Survey:<https://www.usgs.gov/>.
- van Vuuren, D. P., Edmonds, J., Kainuma, M., Riahi, K., Thomson, A., Hibbard, K., Hurtt, G. C., Kram, T., Krey, V., Lamarque, J.-F., Masui, T., Meinshausen, M., Nakicenovic, N., Smith, S. J., & Rose, S. K. (2011). The representative concentration pathways: an overview. *Climatic Change*, 109(1-2), 5-31. <https://doi.org/10.1007/s10584-011-0148-z>
- Velásquez-Tibatá, J. (2014). Cambio climático y biodiversidad. *Biodiversidad 2014. Reporte de estado y tendencias de la biodiversidad continental de Colombia*, 27-28. <https://doi.org/10.21068/b001.2014.208>
- Velásquez-Tibatá, J., Salaman, P., & Graham, C. H. (2013). Effects of climate change on species distribution, community structure, and conservation of birds in protected areas in Colombia. *Regional Environmental Change*, 13(2), 235-248. <https://doi.org/10.1007/s10113-012-0329-y>
- Venter, O., Sanderson, E. W., Magrath, A., Allan, J. R., Beher, J., Jones, K. R., Possingham, H. P., Laurance W. F., Wood, P., Fekete, B. M., Levy, M. A., & Watson, J. E. M. (2016). Sixteen years of change in the global terrestrial human footprint and implications for biodiversity conservation. *Nature Communications*, 7(1), 1-11. <https://doi.org/10.1038/ncomms12558>
- Watanabe, M., Suzuki, T., O'ishi, R., Komuro, Y., Watanabe, S., Emori, S., Takemura, T., Chikira, M., Ogura, T., Sekiguchi, M., Takata, K., Yamazaki, D., Yokohata, T., Nozawa, T., Hasumi, H., Tatebe, H., & Kimoto, M. (2010). Improved Climate Simulation by MIROC5: Mean States, Variability, and Climate Sensitivity. *Journal of Climate*, 23(23), 6312-6335. <https://doi.org/10.1175/2010jcli3679.1>
- Watkinson, A. R., Gill, J. A., & Hulme, M. (2004). Flying in the face of climate change: a review of climate change, past, present and future. *Ibis*, 146, 4-10. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919x.2004.00321.x>
- Weit, T. & Simko, V. (2017). R package “corrplot”: visualization of a Correlation Matrix (Version 0.84).<https://github.com/taiyun/corrplot>.
- Wilson, R. J., Gutiérrez, D., Gutiérrez, J., Martínez, D., Agudo, R., & Monserrat, V. J. (2005). Changes to the elevational limits and extent of species ranges associated with climate change. *Ecology Letters*, 8(11), 1138-1146. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00824.x>
- Woodley, S., Locke, H., Laffoley, D., MacKinnon, K., Sandwith, T., Smart, J., 2019. A review of evidence for area-based conservation targets for the post-2020 global biodiversity framework. *Parks* 25, 31-46. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.CH.2019.PARKS-25-2SW2.en>
- Young, B. E., Franke, I., Hernandez, P. A., Herzog, S. K., Paniagua, L., Tovar, C., & Valqui, T. (2009). Using Spatial Models to Predict Areas of Endemism and Gaps in the Protection of Andean Slope Birds. *The Auk*, 126(3), 554-565. <https://doi.org/10.1525/auk.2009.08155>
- Young, K.R., C. Ulloa, J.L. Luteyn y S. Knapp. (2002). Plant Evolution and Endemism in Andean South America. *The Botanical Review*, 68(1), 4-21. Doi: 10.1663/0006-8101(2002)068[0424:E]2.0.CO;2
- Zelinka, M. D., Myers, T. A., McCoy, D. T., Po-Chedley, S., Caldwell, P. M., Ceppi, P., ... & Taylor, K. E. (2020). Causes of higher climate sensitivity in CMIP6 models. *Geophysical Research Letters*, 47(1), e2019GL085782. <https://doi.org/10.1029/2019GL085782>

Zunino, M., & Zullini, A. (2003). *Biogeografía: la dimensión espacial de la evolución* (Vol. 259). México: Fondo de Cultura Económica.

Anexo 1. Lista de especies de aves seleccionadas para el modelamiento de Nicho Ecológico y distribución potencial de especies. Para cada una de las especies se indican los parámetros de configuración (incluyendo el número de registros, el set de variables usadas, el rasgo de salida y el múltiplo de regularización) y de evaluación (porcentaje de omisión de datos, ROC-Parcial y AICc) para los modelos obtenidos, Asimismo, se indica el valor del umbral utilizado en cada caso para la conversión de los mapas de idoneidad climática en mapas de distribución de las especies.

	Familia	Especies	Categoría IUCN	Valor del Umbral	Variables medioambientales	Número de registros 5Km	Rasgo de salida	Múltiplo de regularización	ROC-Parcial	AICc	% Omisión de datos
1	Trochilidae	<i>Amazilia amabilis</i> (Gould, 1853)	LC	0.413	PC1, PC2, PC3, PC4	41	qpt	1.4	1.51265	650.62	0.000
2	Trochilidae	<i>Amazilia cyanifrons</i> (Bourcier, 1843)	LC	0.394	bio1, bio2, bio3,bio4,bio13,bio15,bio17	34	p	0.8	1.39566	440.70	0.000
3	Ramphastidae	<i>Andigena laminirostris</i> (Gould, 1851)	NT	0.0903	bio2, bio3,bio4,bio11,bio16,bio17	28	lqp	0.8	1.86563	374.12	0.000
4	Paserillidae	<i>Atlapetes flaviceps</i> (Chapman, 1912)	NT	0.551	PC1, PC2, PC3, PC4	19	t	1.8	1.41926	247.17	0.000
5	Paserillidae	<i>Atlapetes fuscolivaceus</i> (Chapman, 1914)	NT	0.506	PC1, PC2, PC3, PC4	19	t	1.2	1.30523	253.22	0.333
6	Paserillidae	<i>Atlapetes pallidinuca</i> (Boissonneau, 1840)	LC	0.317	PC1, PC2, PC3, PC4	431	lt	2.5	1.29041	6342.22	0.043
7	Capitonidae	<i>Capito hypoleucus</i> (Salvin, 1897)	VU	0.56	PC1, PC2, PC3, PC4	19	l	2	1.56148	234.96	0.000
8	Cotingidae	<i>Cephalopterus penduliger</i> (P.L.Sclater, 1859)	VU	0.431	bio2, bio3,bio4,bio6,bio14,bio16	33	lt	1.6	1.26005	461.55	0.200
9	Thamnophilidae	<i>Cercomacra parkeri</i> (G.R.Graves, 1997)	LC	0.38	PC1, PC2, PC3, PC4	28	t	0.8	1.60377	421.14	0.000
10	Thraupidae	<i>Chlorochrysa nitidissima</i> (P.L.Sclater, 1874)	NT	0.36	PC1, PC2, PC3, PC4	25	q	0.8	1.47537	340.57	0.000
11	Troglodytidae	<i>Cinnycerthia unirufa</i> (Lafresnaye, 1840)	LC	0.243	bio2,bio3,bio4,bio6,bio14,bio15,bio16	364	qpt	1.6	1.31546	5363.46	0.034
12	Troglodytidae	<i>Cistothorus apolinari</i> (Chapman, 1914)	EN	0.516	bio3,bio6,bio7,bio12,bio15	18	t	1.2	1.74045	205.16	0.000
13	Trochilidae	<i>Coeligena lutetiae</i> (Delattre & Bourcier, 1846)	LC	0.49	PC1, PC2, PC3, PC4	47	p	5.5	1.55996	712.02	0.000
14	Trochilidae	<i>Coeligena prunellei</i> (Bourcier, 1843)	VU	0.519	PC1, PC2, PC3, PC4	26	qp	1.4	1.32869	320.11	0.000
15	Accipitridae	<i>Cryptoleucopteryx plumbea</i> (Salvin, 1872)	NT	0.15	bio2,bio3,bio4, bio5,bio13,bio15	33	lq	0.4	1.70305	412.55	0.000
16	Corvidae	<i>Cyanolyca pulchra</i> (Lawrence, 1876)	NT	0.291	bio2,bio3,bio4,bio6,bio13,bio15	71	lq	0.4	1.65201	921.59	0.000
17	Thamnophilidae	<i>Drymophila caudata</i> (P.L.Sclater, 1855)	NT	0.556	PC1, PC2, PC3, PC4	28	pt	1.6	1.21276	421.53	0.000
18	Trochilidae	<i>Eriocnemis derbyi</i> (Delattre & Bourcier, 1846)	NT	0.342	PC1, PC2, PC3, PC4	18	qt	1.6	1.48234	248.61	0.000

	Familia	Especies	Categoría IUCN	Valor del Umbral	Variables medioambientales	Número de registros 5Km	Rasgo de salida	Múltiplo de regularización	ROC-Parcial	AICC	% Omisión de datos
19	Trochilidae	<i>Eriocnemis mosquera</i> (Delattre & Bourcier, 1846)	LC	0.27	PC1, PC2, PC3, PC4	29	lqt	1.4	1.84516	387.86	0.000
20	Fringillidae	<i>Euphonia concinna</i> (P.L.Sclater, 1855)	LC	0.357	bio2,bio3,bio4,bio6,bio12,bio15,bio17	61	lq	0.4	1.74895	820.49	0.000
21	Psittacidae	<i>Forpus conspicillatus</i> (Lafresnaye, 1848)	LC	0.248	bio2,bio3,bio4,bio6,bio12,bio14,,bio15	1237	p	0.4	1.30781	19549.87	0.045
22	Scolopacidae	<i>Gallinago nobilis</i> (P.L.Sclater, 1856)	NT	0.184	bio3, bio4,bio6,bio7,bio15,bio16	91	qp	0.6	1.52075	1325.43	0.000
23	Cardinalidae	<i>Habia cristata</i> (Lawrence, 1875)	LC	0.323	bio2,bio3,bio4,bio6,bio15,bio16	58	lq	0.4	1.71923	790.15	0.000
24	Cardinalidae	<i>Habia gutturalis</i> P.L.Sclater, 1854)	NT	0.246	PC1, PC2, PC3, PC4	58	q	0.4	1.39621	830.75	0.000
25	Trochilidae	<i>Haplophadia lugens</i> (Gould, 1851)	NT	0.347	bio2,bio3,bio6,bio14,bio15	17	lt	1	1.35673	246.92	0.333
26	Trochilidae	<i>Heliangelus exortis</i> (Fraser, 1840)	LC	0.228	bio2,bio3,bio4,bio6,bio14,bio15,bio16	380	qt	1.6	1.38049	5443.57	0.049
27	Troglodytidae	<i>Henicorhina negreti</i> (P.G.W.Salaman, Coopmans, T.M.Donegan, M.Mulligan, A.Cortes, S.L.Hilty & L.A.Ortega, 2003)	VU	0.201	PC1, PC2, PC3, PC4	15	lq	0.4	1.80347	185.77	0.000
28	Icteridae	<i>Hypopyrrhus pyrohypogaster</i> (Tarragon, 1847)	VU	0.237	PC1, PC2, PC3, PC4	77	qp	1	1.55616	1111.34	0.000
29	Thrauphidae	<i>Iridosornis porphyrocephalus</i> (P.L.Sclater, 1856)	NT	0.445	PC1, PC2, PC3, PC4	168	qp	4.5	1.21787	2347.44	0.074
30	Strigidae	<i>Megascops petersoni</i> (Fitzpatrick & O'Neill, 1986)	LC	0.178	bio2,bio3,bio4,bio6,bio14,bio16	88	q	1.8	1.16353	1232.60	0.143
31	Trochilidae	<i>Metallura williami</i> (Delattre & Bourcier, 1846)	LC	0.238	PC1, PC2, PC3, PC4	35	lt	0.8	1.60318	484.67	0.000
32	Tyrannidae	<i>Muscisaxicola alpinus</i> (Jardine, 1849)	LC	0.196	bio3;bio4,bio6,bio7,bio13,bio15	83	lp	0.8	1.80254	1071.47	0.000
33	Tyrannidae	<i>Myiarchus apicalis</i> (P.L.Sclater & Salvin, 1881)	LC	0.323	bio2,bio3,bio4,bio6,bio14,bio15,bio16	223	t	1.6	1.30485	3140.93	0.028
34	Parulidae	<i>Myioborus ornatus</i> (Boissonneau, 1840)	LC	0.363	PC1, PC2, PC3, PC4	628	lq	0.6	1.20124	9231.68	0.050
35	Thamnophilidae	<i>Myrmotherula pacifica</i> (Hellmayr, 1911)	LC	0.253	PC1, PC2, PC3, PC4	227	q	0.4	1.11473	3482.34	0.028
36	Odontophoridae	<i>Odontophorus hyperythrus</i> (Gould, 1858)	NT	0.306	bio2,bio3,bio4,bio6,bio14,bio15,bio16	127	qp	0.6	1.36678	1742.78	0.050
37	Odontophoridae	<i>Odontophorus melanonotus</i> (Gould, 1861)	VU	0.309	bio2,bio3,bio4,bio15,bio16	16	p	0.4	1.78736	200.47	0.000
38	Cracidae	<i>Ortalis columbiana</i> (Hellmayr, 1906)	LC	0.24	bio2,bio3,bio4,bio6,bio12,bio14,bio15	90	lt	3.5	1.62021	1142.94	0.000
39	Cracidae	<i>Penelope perspicax</i> (Bangs, 1911)	EN	0.37	PC1, PC2, PC3, PC4	60	t	1.4	1.72594	762.30	0.000

	Familia	Especies	Categoría IUCN	Valor del Umbral	Variables medioambientales	Número de registros 5Km	Rasgo de salida	Múltiplo de regularización	ROC-Parcial	AICC	% Omisión de datos
40	Trochilidae	<i>Phaethornis anthophilus</i> (Bourcier, 1843)	LC	0.309	bio2,bio3,bio4,bio6,bio13,bio14,bio15	55	lq	0.4	1.63307	778.91	0.000
41	Falconidae	<i>Phalcooenus carunculatus</i> (Des Murs, 1853)	LC	0.206	PC1, PC2, PC3, PC4	53	l	8	1.51759	709.96	0.250
42	Picidae	<i>Picumnus granadensis</i> (Lafresnaye, 1847)	LC	0.38	PC1, PC2, PC3, PC4	68	lt	1.6	1.84824	738.15	0.000
43	Cardinalidae	<i>Piranga rubriceps</i> (G.R.Gray, 1844)	LC	0.401	bio2,bio3,bio4,bio6,bio12,bio14	35	lqp	0.8	1.63308	542.28	0.000
44	Rhynocriptidae	<i>Scytalopus latebricola</i> (Bangs, 1899)	NT	0.458	bio2,bio3,bio4,bio11,bio12,bio15	16	t	1.2	1.36038	256.18	0.000
45	Rhynocriptidae	<i>Scytalopus rodriguezi</i> (Krabbe, P.G.W.Salaman, A.Cortes, A.Quevedo, L.A.Ortega & C.D.Cadena, 2005)	EN	0.263	bio3,bio4,bio6,bio7,bio12,bio14	27	lqt	1.4	1.67276	354.27	0.000
46	Semnornithidae	<i>Semnornis ramphastinus</i> (Jardine, 1855)	NT	0.5	bio2,bio3,bio4,bio6,bio15,bio16	40	t	3.5	1.48970	557.74	0.000
47	Furnariidae	<i>Synallaxis subpudica</i> (P.L.Sclater, 1874)	LC	0.188	PC1, PC2, PC3, PC4	29	l	0.8	1.68649	359.87	0.000
48	Thrauphidae	<i>Tangara johannae</i> (Dalmás, 1900)	NT	0.332	PC1, PC2, PC3, PC4	72	t	1	1.34396	1012.26	0.000
49	Trochilidae	<i>Thalurania colombica</i> (Bourcier, 1843)	LC	0.296	bio2,bio3,bio4,bio6,bio13,bio14,bio15	313	qpt	2.5	1.35489	4848.60	0.040
50	Furnariidae	<i>Thripadectes flammulatus</i> (Eyton, 1849)	LC	0.214	bio2,bio3,bio4,bio6,bio14,bio15,bio16	136	lqp	1.2	1.49905	2011.34	0.000
51	Trogonidae	<i>Trogon comptus</i> (Zimmer, 1948)	LC	0.289	PC1, PC2, PC3, PC4	78	t	1	1.37870	1175.33	0.000
52	Tyrannidae	<i>Uromyias agilis</i> (P.L.Sclater, 1856)	LC	0.316	PC1, PC2, PC3, PC4	41	p	1.6	1.41868	615.48	0.000
53	Vireonidae	<i>Vireo masteri</i> (P.G.W.Salama & F.G.Stiles, 1996)	NT	0.297	bio2,bio3,bio4,bio6,bio14,bio15,bio16	5	q	0.6	1.30915	1201.558	0.071

