

MODELAMIENTO DEL EFECTO DEL CAMBIO CLIMÁTICO SOBRE LA DISTRIBUCIÓN
POTENCIAL DE AVES ANDINAS.

MARÍA CAMILA DELGADO PANTOJA
JENNY ELIZABETH JIMÉNEZ GAVILANES

UNIVERSIDAD DE NARIÑO
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES
PROGRAMA DE BIOLOGÍA
SAN JUAN DE PASTO

2016

MODELAMIENTO DEL EFECTO DEL CAMBIO CLIMÁTICO SOBRE LA DISTRIBUCIÓN
POTENCIAL DE AVES ANDINAS.

MARÍA CAMILA DELGADO PANTOJA
JENNY ELIZABETH JIMÉNEZ GAVILANES

Proyecto trabajo de grado

Asesorado por:

ELKIN A. NOGUERA URBANO

M.Sc. Ciencias biológicas

JHON JAIRO CALDERÓN LEYTÓN

M.Sc. Ciencias biológicas

UNIVERSIDAD DE NARIÑO

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

PROGRAMA DE BIOLOGÍA

SAN JUAN DE PASTO

2016

NOTA DE RESPONSABILIDAD

“Las ideas y conclusiones aportadas en el trabajo de grado son responsabilidad exclusiva de los autores”

Artículo 1° del acuerdo N° 324 de Octubre de 1966 emanado por el Honorable Consejo Directivo de la Universidad de Nariño.

Nota de aceptación

Aquiles Eduardo Gutiérrez Zamora

Jurado

German Edmundo Narváez Bravo

Jurado

Elkin Alexi Noguera Urbano

Director

Jhon Jairo Calderón Leytón

Director

San Juan de Pasto, 5 de Septiembre de 2016

AGRADECIMIENTOS

A nuestros padres, hermanos, sobrinos y en general a nuestra familia, por ser nuestra fuerza y apoyo incondicional en cada una de las etapas de nuestra vida. Gracias por motivarnos y animarnos a seguir siempre nuestros sueños y por creer completamente en nosotras. ¡LOS AMAMOS!

A la Universidad de Nariño, al departamento de Biología y a su cuerpo docente por contribuir en nuestra formación como biólogas.

A Elkin Noguera, de todo corazón mil gracias por ser nuestro mentor incondicional, por su paciencia, su apoyo y total disposición en el desarrollo de nuestro trabajo de grado, le agradecemos por tomarse el tiempo de compartir sus valiosos conocimientos con nosotras y acompañarnos en cada paso de esta investigación, pero sobre todo muchísimas gracias por creer en nosotras.

A Jhon Jairo Calderón por introducirnos en el fascinante mundo de las aves. Gracias por sus valiosos comentarios, sugerencias y por su apoyo en la realización de esta investigación.

A nuestros jurados Aquiles Gutiérrez y German Narváez por su tiempo en la revisión del documento y sus valiosas sugerencias que permitieron enriquecer este trabajo.

Al Grupo de Investigación en Ecología Evolutiva por el apoyo durante el desarrollo de esta investigación.

A Edna Calpa por facilitarnos información necesaria para la realización de este trabajo, por los buenos momentos y por brindarnos su amistad.

A los compañeros de nuestra generación y demás generaciones con los que compartimos buenos momentos tanto dentro como fuera de la Universidad.

A nuestros amigos Lucero Legarda, Fernando Santander, Camilo Caguazango, Robert Zamudio y Johana Castro, por todas las buenas y malas experiencias compartidas, por hacer inolvidables cada uno de los momentos que vivimos ya fuera en campo, en el salón de clases, en un laboratorio o en cualquier rincón de la ciudad. Gracias por su apoyo y compañía incondicional, por cada locura, las buenas chelas y las buenas charlas.

DEDICATORIA

Especialmente a mis padres Rosa y Vicente, a mis hermanos Cristina y Oscar, y a mis hermosos sobrinos. A ustedes por permitirme ser todo lo que soy, por todo su amor, confianza, enseñanzas y apoyo durante toda mi vida, gracias sencillamente por existir y ser la fuerza que impulsa mi vida.

A Andrés Rodríguez, indudablemente nada hubiera sido igual sin ti a mi lado. Gracias por acompañarme en cada momento de mi vida, por tanta felicidad, por tu apoyo y amor incondicional. Infinitas gracias por todo amor!!!

A don Omar y doña Cristina por formar parte de mi vida, muchas gracias por dejarme ser parte de su hogar, por su acompañamiento y apoyo durante todo este tiempo.

A todos mis amigos, quienes siempre han alegrado cada momento, gracias por estar siempre presentes con una palabra de ánimo y una sonrisa para alentarme a continuar. Gracias mi querida Vanessa por ser esa persona especial con la que siempre puedo contar, te quiero restos!!.

A Camila por ser mi amiga incondicional y por compartir conmigo desde los momentos más bellos hasta los más adversos de esta etapa de mi vida.

A las aves, por guiar mi camino con toda su fuerza y deslumbrante belleza.

Jenny

DEDICATORIA

A mis padres María Elena y Oscar, quienes han apoyado incondicionalmente casi todas mis locuras, gracias por hacer todo para llevarme hasta donde estoy, pero sobre todo gracias por creer en mí.

A mis hermanos Oscar y Sofí, porque a pesar de no estar de acuerdo y chocar en muchas cosas la mayor parte del tiempo, siempre me permiten contar con ustedes, gracias por acompañarme siempre y hacer mejores mis días, los adoro bebes.

A mis abuelitos, gracias por su preocupación, por brindarme todo su cariño, su ejemplo y sus consejos, gracias por ser mis segundos padres.

A toda mi familia que es el motor que mueve mi vida y me impulsa siempre a seguir, los quiero muchísimo a todos.

A mis amigos y compañeros, gracias por hacer de este camino en la biología la experiencia más bonita de mi vida, gracias por los lindos recuerdos, los llevare siempre en mi corazón.

A mis amigos de la vida y demás personas que estuvieron conmigo en todo momento dándome fuerzas, animándome, sacándome sonrisas y haciéndome ver lo verdaderamente importante, gracias por hacer parte de mi vida.

A Jenny, con quien recorrí este largo pero maravilloso camino, gracias por ser mi amiga desde el primer día y por embarcarte en este proyecto conmigo.

Camila

RESUMEN

El cambio climático ocurre por procesos internos naturales de la Tierra o su aceleración puede atribuirse a la contaminación producida por procesos de actividades humanas. El cambio climático afecta a los ecosistemas andinos y la capacidad de adaptación de las aves, debido a que cambios en la temperatura y la precipitación causan una reducción de la franja de vegetación en las montañas. Debido a la necesidad de información que permita comprender los posibles impactos futuros del cambio climático, mediante el uso de modelos de nicho y herramientas de sistemas de información geográfica, se evaluaron los efectos del cambio climático sobre la distribución potencial actual y futura (años 2050 y 2070) de 20 especies de aves en los Andes del Norte, bajo dos escenarios de cambio climático, uno de estabilización de emisiones (RCP 4.5) y otro con emisiones crecientes y extremas (RCP 8.5). Los resultados obtenidos sugieren que el cambio climático en el futuro tendrá diferentes efectos sobre la distribución geográfica de las aves andinas, siendo las especies con distribuciones pequeñas y restringidas a las zonas más altas las más afectadas, cuyas áreas de distribución sufrirían fuertes reducciones (72%) en el escenario más extremo (2070, [8.5]). Por otra parte, las especies con áreas de distribución amplias se verían menos afectadas, siendo capaces de mantener gran parte de su distribución del presente estable (hasta 68%). Los mapas de riqueza mostraron que las áreas con mayor concentración de especies tienden a reducirse, desplazarse y concentrarse hacia mayores altitudes, y sugieren que las áreas climáticamente más estables se mantendrían en los páramos del departamento de Nariño en Colombia y de las provincias de Carchi, Sucumbíos, Orellana, Cañar y Azuay en Ecuador, con ganancias potenciales de especies y una mayor concentración de las mismas hacia el futuro, indicando que probablemente podrían convertirse en importantes zonas de refugio en

los ecosistemas andinos. Por lo tanto, es necesario dirigir mayores esfuerzos para el entendimiento, identificación y protección tanto de los refugios como de corredores que conecten los paisajes andinos, para empezar a implementar estrategias de conservación eficientes que permitan preservar la biodiversidad hacia el futuro.

Palabras clave: Andes del Norte, aves andinas, cambio climático, RCPs , MaxEnt.

ABSTRACT

The climate change can be driven by natural internal processes of the Earth or it is attributed to pollutants produced by human activities. Climate change affects Andean ecosystems and the ability of birds to adapt at the changes, due to changes in temperatures and precipitation cause reduction of the strip of vegetation in the mountains. Due to the need to understand the future impacts of climate change, we used Ecological Niche models and GIS tools to evaluate the effects of climate change on the current and future potential distribution (2050 and 2070) of 20 species of birds in the North Andes. Two scenarios of climate change, a stable emissions scenario (RCP 4.5) and another with increase and extreme emissions (RCP 8.5) were used in the analysis. Our results suggest that climate change in the future will have different effects on Andean birds geographical distribution. The major effect will be in species with small distributions and restricted to the highest areas, whose areas of distribution would decrease (about 72%) in the most extreme scenario for 2070 (RCP 8.5). On the other hand, the birds with wide distribution areas would be less affected, being able to maintain stable much of its present distribution (up 68%). The species richness maps indicated that some places with high richness values will be reduced, and they would move gradually to higher altitudes, and also suggest that climatically more stable areas would remain in the paramos of Nariño from Colombia, and the Carchi, Sucumbios, Orellana, Cañar and Azuay provinces from Ecuador, areas with potential richness of birds due to the move of birds from mid-latitudes towards the Andean high latitudes (paramo and bosque altoandino). Therefore a greater concentration of Andean birds will expect in Andean highlands for the future, this indicates that these areas could probably become important climatic refuges in the Andean ecosystems. Therefore, it is necessary increase the

conservation efforts aimed to understand, identify and protect the climatic refuges and biological corridors that connect the Andean landscapes to implement effective conservation strategies and mitigate the climatic change.

Keywords: Northern Andes, andean birds, climate change, RCPs, MaxEnt.

CONTENIDO

	Pág.
RESUMEN	
ABSTRACT	
1. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA	21
2. JUSTIFICACIÓN	24
3. OBJETIVOS	26
3.1 Objetivo general	26
3.2 Objetivos específicos	26
4. MARCO TEÓRICO	27
4.1 Los Andes	27
4.2 Las aves andinas	28
4.3 El clima y cambio climático	30
4.4 Modelos de circulación general y escenarios de cambio climático.	31
4.5 Cambio climático y los Andes	35
4.6 Efectos del cambio climático sobre las aves	36
4.7 Área de distribución geográfica y variables que la afectan.	38
4.8 Modelos de distribución de especies	41
4.9 Métodos para el modelamiento de distribuciones de especies.	43

4.10 Algoritmo de Máxima Entropía (MAXENT)	44
5. ANTECEDENTES	48
6. MATERIALES Y MÉTODOS	53
6.1 Área de estudio	53
6.2 Selección de especies	54
6.3 Obtención de registros de distribución geográfica	55
6.4 Obtención de variables bioclimáticas	56
6.5 Selección de variables bioclimáticas	58
6.6 Modelos de distribución potencial de especies	58
6.7 Evaluación del modelo	59
6.8 Análisis de cambios en los modelos de distribución	61
6.9 Obtención de mapas de riqueza	62
7. RESULTADOS	63
7.1 Especies seleccionadas	63
7.2 Registros de distribución geográfica	65
7.3 Modelos de distribución potencial de especies	65
7.4 Análisis de cambios en los modelos de distribución potencial de aves andinas	66
7.4.1 Porcentaje de pérdida de área	69
7.4.2 Porcentaje de expansión de área	72
7.4.3 Porcentaje de estabilidad de área	74

7. 5 Mapas de riqueza de las veinte especies de aves andinas	76
7.6 Núcleos de riqueza	82
8. DISCUSIÓN	87
8.1 Cambios en la distribución potencial de aves andinas	87
8.2 Cambios en la riqueza potencial de las veinte aves andinas	91
8.3 Limitaciones	96
9. CONCLUSIONES	99
10. RECOMENDACIONES	101
Bibliografía	102
ANEXOS	125

ÍNDICE DE FIGURAS

Pág.

- Figura 1.* Diagrama BAM, ilustra los tres factores que al interactuar determinan la distribución geográfica de las especies: A: abióticos, B: bióticos y M: movimiento (Modificado de Soberón y Peterson, 2005) 41
- Figura 2.* Mapa de los Andes del Norte. (Fuente: este estudio) 54
- Figura 3.* Curvas ROC y valor AUC de *Bradypus variegatus* obtenidas a partir del modelamiento de nicho en MAXENT. (Fuente: Phillips et al., 2011) 60
- Figura 4.* Diagramas de cajas y bigotes que representan las áreas de distribución potencial de las 20 especies de aves para el presente y el futuro 2050 y 2070, bajo los escenarios de cambio climático RCP 4.5 y RCP 8.5 69
- Figura 5.* Diagrama que representa el porcentaje de cambio en el área de distribución potencial de las especies de aves andinas. Se presentan los porcentajes de pérdida de área para el futuro 2050 y 2070, bajo los escenarios de cambio climático RCP 4.5 y RCP 8.5 72
- Figura 6.* Diagrama que representa el porcentaje de cambio en el de área de distribución potencial de las especies de aves andinas. Se presentan los porcentajes de expansión de área para el futuro 2050 y 2070, bajo los escenarios de cambio climático RCP 4.5 y RCP 8.5. 74
- Figura 7.* Diagrama que representa el porcentaje de cambio en el área de distribución potencial de las especies de aves andinas. Se presentan los porcentajes de área estable para el futuro 2050 y 2070, bajo los escenarios de cambio climático RCP 4.5 y RCP 8.5. 75
- Figura 8.* Mapa actual de la riqueza potencial de 20 especies de aves andinas 77

- Figura 9.* Mapa de riqueza potencial de 20 especies de aves andinas para el año 2050 considerando un escenario de estabilización y posterior reducción de emisiones (RCP 4.5). 78
- Figura 10.* Mapa de riqueza potencial de las 20 especies de aves andinas para el año 2070 considerando un escenario de estabilización y posterior reducción de emisiones (RCP 4.5). 79
- Figura 11.* Mapa de riqueza potencial de las 20 especies de aves andinas para el año 2050 considerando el incremento continuo de emisiones (RCP 8.5). 80
- Figura 12.* Mapa de riqueza potencial de las 20 especies de aves andinas para el año 2070 considerando el incremento continuo de emisiones (RCP 8.5). 81
- Figura 13.* Mapa de los núcleos de riqueza potencial para el presente y para los años 2050 y 2070 considerando un escenario de estabilización y posterior reducción de emisiones (RCP 4.5) 83
- Figura 14.* Mapa de los núcleos de riqueza potencial para el presente y para los años 2050 y 2070, considerando el incremento continuo de emisiones (RCP 8.5). 84
- Figura 15.* Diagrama que representa el área potencial ocupada por un determinado número de especies de aves de acuerdo a los mapas de riqueza de cada tiempo: presente, futuro 2050 y 2070 bajo los escenarios de cambio climático RCP 4.5 y RCP 8.5. 86

ÍNDICE DE TABLAS

	Pág.
Tabla 1. Desplazamientos de las zonas de vida de Holdridge (ZVH) en la alta montaña colombiana bajo un escenario de cambio climático que considera una duplicación en la concentración de CO ₂ (Fuente: IDEAM 2002)	37
Tabla 2. Métodos para el modelamiento de especies	45
Tabla 3. Variables bioclimáticas propuestas por Hijmans et al. (2005)	56
Tabla 4. Lista de especies de aves seleccionadas para el modelamiento de nicho ecológico. Se incluye la categoría de amenaza según los criterios establecidos en la declaración de Áreas de Importancia para la Conservación de las Aves (AICAS) y el libro rojo de aves de Colombia (Renjifo et al., 2014)	63
Tabla 5. Ajuste de los modelos obtenidos con el programa MAXENT para las 20 especies de aves. Se indican los valores promedio de área bajo la curva (AUC), la desviación estándar y el umbral de corte para la transformación binaria de los mapas	66
Tabla 6. Área de distribución potencial presente y futura de las especies analizadas de acuerdo a las proyecciones de dos escenarios de cambio climático. El área se presenta en kilómetros cuadrados (km ²)	68
Tabla 7. Porcentajes de cambio en las áreas de distribución de las 20 especies de aves andinas, según su contracción, expansión y estabilidad para los años 2050 y 2070 en dos RCP (4.5 y 8.5)	71

ÍNDICE DE ANEXOS

	Pág.
Anexo 1. Diagrama de flujo de los métodos.	124
Anexo 2. Variables bioclimáticas seleccionadas para la construcción de los modelos de cada especie en el programa MAXENT.	1275
Anexo 3. Número de registros de distribución geográfica de las especies de estudio. Se indican los registros obtenidos inicialmente así como los registros utilizados en el análisis.	1286
Anexo 4. Mapas de distribución potencial de las veinte especies de aves andinas, para el presente, el futuro 2050 (RCP4.5 y RCP 8.5) y el futuro 2070 (RCP4.5 y RCP 8.5) mostrando el área estable, área perdida (contracción) y área ganada (expansión) con respecto al presente..	128
Anexo 5. Áreas de contracción, expansión y estabilidad en kilómetros cuadrados (km ²) de las áreas de distribución de 20 especies de aves modeladas de acuerdo con escenarios de cambio climático futuro (2050 y 2070) y dos RCP (4.5 y 8.5).	167
Anexo 6. Área potencial ocupada por un determinado número de especies de aves en cada tiempo: presente, futuro 2050 y 2070 bajo los escenarios de cambio climático RCP 4.5 y RCP 8.5. El área se presenta en kilómetros cuadrados (Km ²).	170

1. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

El cambio climático se refiere principalmente a variaciones de la temperatura y precipitación con respecto a su media, y/o la persistencia de la variabilidad de sus propiedades durante un período prolongado (IPCC, 2014a). Este cambio puede deberse a procesos internos naturales como la emisión de gases en erupciones volcánicas y variaciones en la radiación solar (Nesje & Johannessen, 1992; Karlén & Kuylenskierna, 1996) o atribuirse a contaminantes producidos por procesos de actividades humanas (IPCC, 2014a).

El cambio climático que se ha venido observando desde mediados del siglo XIX a una velocidad preocupante y que se atribuye principalmente a actividades antropogénicas, ha ocasionado alteraciones en los sistemas físicos y biológicos en las diferentes regiones del mundo (Huntley, Collingham, Green, Hilton, Rahbek & Willis, 2006; IPCC, 2014a). Debido a que el clima es uno de los factores que afecta la distribución de las especies (Newton, 2004), el cambio climático podría llevar a las poblaciones a modificar su distribución hacia altitudes y latitudes diferentes a las que históricamente han ocupado (Ciesla, 1995; Walther, Beibner, & Burga, 2005; Gavilán, 2008).

Las aves han sido afectadas por el cambio climático (Velásquez–Tibatá, Salaman, & Graham, 2012; Ramírez–Villegas, Cuesta, Devenishe, Peralvod, Jarvisa & Arnillas, 2014). Dentro de los efectos reportados se incluyen alteraciones en el tiempo de reproducción, anidación y migración, en el tamaño de las poblaciones, cambios en la sincronización ecológica y cambios en la distribución geográfica (Crick, 2004). En cuanto a los cambios de distribución geográfica como una de las primeras respuestas ante el cambio climático (Hughes, 2000; Root, MacMynowski, Mastrandrea, & Schneider, 2005; Parmesan, 2006), las aves andinas se verían

directamente afectadas por las variaciones del clima debido a la vulnerabilidad de los ecosistemas que habitan, por ejemplo los de alta montaña (IDEAM, 2002).

En estudios realizados por el Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales (IDEAM) para los Andes Colombianos, en general, se indica que si se duplica la emisión de CO₂ se esperaría un aumento en la temperatura entre 2.5 y 3°C y una reducción en la precipitación entre el 10 y 20%. En los Andes, las variaciones de los dos elementos climáticos producen ascensos de las zonas bioclimáticas y sus límites en períodos cortos de tiempo, estos desplazamientos de las zonas de vida tendrían un gran impacto en la distribución de las especies principalmente en las endémicas. Posiblemente las aves andinas modificarían su área de distribución en búsqueda de condiciones ambientales adecuadas para su existencia (Holt, 1990; Melillo, Prentice, Farquhar, Schulze, & Sala, 1995).

En este sentido se han realizado algunos estudios relacionados con los efectos del cambio climático en aves utilizando modelos de distribución de especies. Por ejemplo, Cuesta et al. (2008) estudiaron los posibles efectos del calentamiento global sobre el nicho climático de especies de plantas y aves en los Andes Tropicales. Velásquez–Tibatá et al. (2012) evaluaron los efectos del cambio climático en la distribución de aves amenazadas y de rango restringido en áreas protegidas de Colombia, concluyendo que las predicciones son desalentadoras. Noguera–Urbano et al. (2013) analizaron el efecto de las variaciones climáticas en las áreas de distribución de aves y mamíferos andinos bajo las condiciones pasado, presente y futuro, en los páramos y zonas de alta montaña nariñense. Mientras que Ramírez–Villegas et al. (2014) analizaron cambios en su distribución con el propósito de diseñar estrategias de conservación en Colombia. Estos estudios reportan efectos negativos para la mayoría de las especies, como la pérdida de gran parte de su área de distribución total e incluso la pérdida completa de la misma, llevando a

varias especies a la extinción. Sin embargo es necesario evaluar el efecto del cambio climático en la distribución de las aves enfocados directamente sobre los Andes del Norte para proveer información útil en programas de mitigación. Teniendo en cuenta lo anterior nos hemos planteado la siguiente pregunta de investigación:

¿Cuál es la influencia del cambio climático sobre las distribuciones de aves en los Andes del Norte?

Hipótesis

El cambio climático modificará las áreas de distribución de las aves andinas principalmente ocasionando reducciones en las mismas así como desplazamientos hacia altitudes mayores en búsqueda de condiciones climáticas adecuadas

2. JUSTIFICACIÓN

Los Andes del Norte abarcan las tierras altas y valles de la región andina tropical en Venezuela occidental, Colombia, Ecuador y norte de Perú. En esta zona se encuentran más de 1.400 especies de aves (15% del total mundial) (Josse et al., 2009), muchas de las cuales presentan alguna categoría de amenaza (Herzog & Kattan, 2012). Se ha reportado que 366 especies de aves son de distribución restringida a los Andes del Norte (Herzog & Kattan, 2012), atributo que las condicionaría a tener mayores riesgos por efecto del ascenso de la franja de la vegetación impulsado por el cambio climático.

Los actuales estudios del efecto del cambio climático sobre las aves andinas se han realizado considerando unidades geopolíticas (Velásquez–Tibatá et al., 2012, Ramírez–Villegas et al., 2014), sin considerar directamente unidades naturales como los Andes del Norte para el análisis. En estudios del efecto del cambio climático el incluir unidades naturales o de movilidad para las aves permite obtener modelos más robustos y por lo tanto generalizaciones menos sesgadas sobre los cambios en las distribuciones de las especies (Soberón & Peterson, 2005; Soberón & Nakamura, 2009).

Las aves se han considerado como indicadores biológicos debido a que son sensibles a cambios ambientales, a su versatilidad ecológica, viven en diferentes hábitats y a que son relativamente fáciles de observar e identificar (Järvinen & Väisänen, 1979; Järvinen, 1983). Estas características permiten emplearlas para detectar alteraciones del hábitat o fragmentación y cambio climático (Becker, 2003). Las aves son uno de los grupos mejor estudiados y con mayores registros, por lo que constituyen un grupo adecuado para aplicar los modelos de distribución de especies (VanDerWal, Shoo, Graham, & Williams, 2009).

Las predicciones de modelos de distribuciones de aves han sido una herramienta ampliamente utilizada en biogeografía, conservación, ecología evolutiva y en respuestas de la fauna ante el cambio climático en los últimos años (Peterson, Sánchez, Soberón, Bartley, Buddemeier & Navarro, 2001; Velázquez–Tibatá et al., 2012; Ramírez–Villegas et al., 2014).

Debido a la alta riqueza de aves en los Andes del Norte, la realización de análisis en los cambios de las distribuciones por influencia de variaciones del clima para conocer el efecto del cambio climático, son necesarios para establecer programas de conservación y de mitigación ante este fenómeno (Peterson et al., 2001; Pliscoff, & Fuentes–Castillo, 2011; Virkkala, Pöyry, Heikkinen, Lehtikoinen & Valkama, 2014). Se espera que el cambio climático tenga impactos negativos adicionales sobre las aves andinas (Sala et al., 2000), por lo que este tipo de estudios proveerán información para enfrentar dichos impactos. Por lo tanto, en este trabajo se pretende evaluar los efectos que podría tener el cambio climático sobre las distribuciones de aves andinas, a partir del uso de modelos de nicho en los Andes del Norte para realizar generalizaciones en la región.

3. OBJETIVOS

3.1 Objetivo general

Evaluar los efectos del cambio climático sobre la distribución geográfica de 20 especies de aves andinas en los Andes del Norte.

3.2 Objetivos específicos

1. Estimar la distribución potencial actual y en condiciones de cambio climático para el 2050 y 2070 de 20 especies de aves en los Andes del Norte, a partir del modelamiento de sus nichos ecológicos.
2. Analizar los cambios en la distribución potencial de 20 especies de aves en los Andes del Norte, como efecto del cambio climático previsto para los años 2050 y 2070, utilizando herramientas de análisis biogeográfico.

4. MARCO TEÓRICO

4.1 Los Andes

Los Andes, por ser la cadena montañosa tropical más larga del mundo con gradientes extensos de latitud, altitud y humedad, constituyen uno de los lugares con mayor biodiversidad en la Tierra, y al igual que muchos sistemas montañosos, se caracterizan por altos niveles de endemismo (Herzog et al., 2010). La topografía quebrada y la heterogeneidad ambiental de las montañas de los Andes están asociadas con una gran diversidad de ambientes, desde bosques premontanos densos y altos en el piedemonte cálido hasta la vegetación achaparrada o abierta a elevaciones altas y frías, que pueden albergar una variedad de especies con diferentes necesidades ecológicas (van der Hammen, 1992; Cadena, 2011).

Desde una perspectiva histórica, los Andes completaron su levantamiento hace unos seis millones de años (Mioceno) y alcanzaron su altura actual hace tres millones de años (Plioceno) (van der Hammen, 1992). El levantamiento de los Andes creó nuevos ambientes a los cuales las especies de las tierras bajas suramericanas e incluso de áreas alpinas de las zonas templadas pudieron dispersarse y adaptarse (Cadena, 2011). El paisaje andino probablemente también ha promovido el origen de especies de zona de montaña a lo largo de gradientes ambientales pronunciados y ha desempeñado un papel crucial en la diversificación de las faunas de tierras bajas al separar grandes bloques de bosques tropicales como el Chocó y la Amazonia, en donde los Andes han actuado como una barrera para la dispersión (Cadena, 2011).

En cuanto a la división histórica de la cordillera de los Andes, actualmente se reconocen los Andes septentrionales o del Norte, los Andes Centrales y los Andes Australes o Patagónicos

(Lavenu, 2006). En este trabajo nos referiremos a los Andes del Norte los cuales se componen por la región andina tropical de Venezuela occidental, Colombia, Ecuador y norte de Perú (Josse et al., 2009). Los Andes venezolanos están conformados por la cordillera de Mérida, constituida por la Sierra de La Culata y la Sierra Nevada, así como por la serranía de Perijá que limita con Colombia y es la porción más septentrional de los Andes orientales colombianos (Josse et al, 2009).

Los Andes colombianos se separan en tres cadenas montañosas: la cordillera Occidental, la Central y la Oriental, que corren en sentido más o menos paralelo de norte a sur a lo largo de buena parte del país, separadas por los amplios valles de los ríos Magdalena y Cauca (Renjifo, Franco–Maya, Amaya–Espinel, Kattan, & López-Lanús, 2002). 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 (Cadena, 2011).

Los Andes del sur del Ecuador y del norte del Perú forman un sistema intrincado de nudos, algunos de los cuales van de norte a sur y algunos de este a oeste. Conforme la cordillera se dirige al sur pierde altitud y también humedad hasta llegar a la confluencia del río Chinchipe con el Marañón y el Huancabamba, en el límite conocido como la depresión de Huancabamba, depresión que delimita los Andes del Norte de los Andes centrales (Josse et al., 2009).

4.2 Las aves andinas

Los Andes del Norte son un Hotspot o punto caliente de biodiversidad a escala global y se caracterizan por albergar una gran cantidad de especies y altos niveles de endemismo (Graham,

Silva, & Velásquez–Tibatá, 2011). 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 altitudes medias, mientras que en toda la región el recambio geográfico de especies (diversidad beta) es alto y la riqueza disminuye al aumentar la aridez (Herzog et al., 2010).

La riqueza de las aves andinas es alta desde altitudes bajas hasta los 1500 m.s.n.m en los Andes tropicales y hasta los 2600 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 (Herzog et al., 2010).

Con respecto a la latitud, a lo largo de la mayor parte de los Andes, la diversidad de las aves es casi constante, aunque tiende a disminuir hacia el sur, específicamente en el centro de Bolivia donde el clima se vuelve más seco y estacional (Herzog et al., 2010). “En la ladera occidental andina, la diversidad de aves es mayor alrededor del Ecuador y mucho más baja más al sur, en las laderas áridas de Perú y en el Altiplano al sur de Perú y Bolivia” (Herzog et al., 2010, p. 8).

Según García–Moreno y Fjeldså (2000) la diversificación de la avifauna andina se originó durante el período de levantamiento de los Andes del Norte y con la formación gradual de nuevos hábitats desde el mioceno. Del mismo modo Bleiweiss (1998) apoya esta idea relacionando la rápida radiación de colibríes con los grandes cambios geológicos y climáticos de los Andes que crearon nuevos hábitats desde el mioceno inferior.

Por otra parte, en los Andes del Norte habitan más de 1400 especies de aves, de las cuales alrededor de 64 géneros y 153 especies (excluidas las de agua dulce) habitan en páramo y puna.

Las familias más representativas son: Tinamidae, Columbidae, Trochilidae, Picidae, Furnariidae, Tyrannidae, Motacillidae, Emberizidae y la subfamilia Carduelinae (Viullemier, 1969).

4.3 El clima y cambio climático

El clima es el resultado de la interacción de diferentes elementos atmosféricos y biofísicos, elementos como la temperatura, presión atmosférica, viento, humedad y precipitación. Así mismo, algunos factores biofísicos y geográficos pueden determinar el clima en diferentes regiones, como por ejemplo: el relieve, latitud, altitud, los sistemas orográficos, las masas de agua, la distancia al mar, las corrientes oceánicas, entre otros (Brenes & Saborío, 1995).

El clima puede verse afectado por cualquier factor que altere el equilibrio que existe entre la energía de la radiación solar que ingresa a la Tierra y la radiación terrestre saliente. La energía proveniente del sol que llega a la Tierra en forma de radiación electromagnética es en parte reflejada y en parte retenida en el planeta (Barros, 2005). La Tierra absorbe esta radiación, sobre todo en su superficie y en la parte baja de la atmósfera, luego ésta es redistribuida por las circulaciones atmosféricas y oceánicas o es irradiada nuevamente al espacio en longitudes de onda más largas (por ejemplo: infrarrojas). Un cambio en el balance energético del sistema climático global o parte de él, se denomina forzamiento radiativo (IPCC, 2014a).

El cambio climático, según el Panel Intergubernamental de Cambio Climático (IPCC) se define 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)”. 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) 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". La CMNUCC establece una distinción entre el cambio climático atribuible a las actividades humanas que alteran la composición atmosférica y la variabilidad climática debida a causas naturales (IPCC, 2014a).

En las últimas décadas el cambio climático ha causado grandes impactos en los sistemas físicos y biológicos en las diferentes regiones del mundo (IPCC, 2014a; IPCC, 2014b). Se han reportado aumentos en el nivel del mar, pérdida de los glaciares, cambios extremos en eventos meteorológicos y climáticos tales como el aumento de precipitaciones intensas y sequías en varias regiones (Frich et al., 2002; Trenberth, 2011; IPCC, 2014a). De igual forma, el cambio climático está provocando alteraciones de la biodiversidad a nivel mundial (Parmesan & Yohe, 2003).

Las especies responden de muchas maneras a los cambios en las condiciones climáticas, así por ejemplo se observan cambios fenológicos, fisiológicos, cambios en la dinámica trófica, en la migración, entre otros (Lovejoy, 2008; Larsen et al., 2012; IPCC, 2014a). Debido a que muchas de las respuestas a los cambios del clima están asociadas, pueden desencadenar extinciones en cascada y cambios en la abundancia, modificando profundamente las comunidades ecológicas y los servicios ecosistémicos (Lovejoy, 2008; Larsen et al., 2012).

4.4 Modelos de circulación general y escenarios de cambio climático.

Diversos centros de predicción del clima y cambio climático en el mundo han desarrollado modelos de circulación general de la atmósfera (MCG) que permiten realizar proyecciones del

clima a diferentes épocas, y crear escenarios de la condición climática más probable. Actualmente existe un gran número de modelos cuya proyección del clima para un determinado periodo de tiempo dependerá tanto del modelo en si, como del escenario de emisión usado (Magaña, 2010; Hijmans, Cameron, Parra, Jones, & Jarvis, 2015).

La comunidad científica ha utilizado estos modelos y escenarios para comprender mejor las interacciones de los ecosistemas, el sistema climático, las actividades y condiciones humanas (Moss et al., 2010). Los modelos son algoritmos matemáticos que simulan todas las partes y procesos del sistema climático de la Tierra y estiman los flujos de energía, masa y cantidad de movimiento entre la superficie terrestre y las distintas capas de la atmósfera en cada celda en las que divide el planeta (Cornejo, Díaz, Acuña, Oria, Carrillo & Fano, 2004; Oglesby & Rowe, 2010; Magaña, 2010).

Para estimar los cambios climáticos futuros proyectados para los años 2050 y 2070, se utilizará el modelo de circulación general Community Climate System Model, versión 4 (CCSM4), formado por cuatro componentes diferentes que simulan simultáneamente la atmósfera, el océano, la superficie terrestre y el hielo marino, y un componente central de acoplamiento que intercambia información entre éstos, también incluye un enfoque más realista en la distribución de las frecuencias de fenómenos como el Niño–Oscilación del Sur y la oscilación de Madden–Julian (Gent et al., 2011).

Así mismo los escenarios de emisión permiten calcular las concentraciones globales y el forzamiento radiativo correspondiente, generando una proyección del clima global (Magaña, 2010). Estos ayudan a evaluar la incertidumbre de la contribución humana al cambio climático, la respuesta del sistema de la Tierra a las actividades humanas y las consecuencias de los diferentes enfoques para la mitigación y adaptación (Moss et al., 2010).

En el 2007, 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 explorar el impacto de las diferentes políticas sobre el clima y evaluar los costos y beneficios de los objetivos climáticos a largo plazo (van Vuuren et al., 2011a).

En este sentido se identificaron escenarios de emisiones que incluyen datos sobre emisiones de gases de efecto invernadero, de gases reactivos, uso y cobertura del suelo y concentraciones de emisiones de ozono y aerosoles, escenarios que recibieron el nombre de vías representativas de concentración o RCPs (van Vuuren et al., 2011a). “La palabra “vía” hace referencia a que no sólo los niveles de concentración a largo plazo son de interés, sino también la trayectoria tomada con el tiempo para llegar a ese resultado. La palabra "representativas" significa que cada RCP representa un conjunto más amplio de escenarios en la literatura que conducen a las características específicas de forzamiento radiativo” (van Vuuren et al., 2011a; Moss et al., 2010).

En septiembre del 2007 el IPCC eligió cuatro RCPs, los cuales se nombraron según el nivel de forzamiento radiativo previsto para el 2100, entre los que se incluyó un escenario de mitigación, con un nivel de forzamiento muy bajo (RCP 2.6), dos escenarios medios de estabilización (RCP 4.5 y RCP 6) y un escenario muy alto de emisión (RCP 8.5).

El RCP2.6 es un escenario con niveles muy bajos de concentración de gases de efecto invernadero, también llamado de pico y declive, su nivel de forzamiento radiativo inicialmente es de alrededor de $3,1 \text{ W/m}^2$ para mediados de siglo, y luego regresa a 2.6 W/m^2 para el año 2100 (van Vuuren et al., 2011b). Este escenario asume que las emisiones de CO_2 y gases de efecto invernadero se reducirán en más de un 90% para el 2100, debido al uso de bioenergía, la

captura y almacenamiento de carbono e incluso de energía nuclear y a las políticas climáticas implementadas (van Vuuren et al., 2011b).

El RCP4.5 es un escenario de estabilización que prevé que las emisiones de CO₂ se estabilizarán en el 2080 cuando el forzamiento radiativo total sea de 4.5 W/m² y se mantendrá estable hasta el 2100 sin sobrepasar el nivel previsto a largo plazo (Thomson et al., 2011). Este escenario asume que todas las naciones se comprometerán a mitigar las emisiones de diferentes gases a la atmósfera al mismo tiempo y de manera efectiva, pagando por estas e implementando políticas de mitigación, como la implementación de tecnologías de captura de carbono y almacenamiento geológico, el incremento del uso de energía renovable y energía nuclear, además de la disminución del consumo general de energía y de combustibles fósiles (Thomson et al., 2011).

El RCP6 es un escenario de estabilización en el que el forzamiento radiativo total se estabiliza en 6 W/m² poco después del 2100, debido a la aplicación de una serie de tecnologías, políticas climáticas y estrategias para la reducción de emisiones de gases de efecto invernadero (Masui et al., 2011). Prevé que las emisiones de gases de efecto invernadero tienen su pico en el 2060 y luego declinan.

El RCP8.5 se caracteriza por que las emisiones de gases de efecto invernadero y las concentraciones se incrementarán considerablemente en el tiempo sin estabilizarse, llegando a un forzamiento radiativo de 8.5 W/m² al final del siglo. Este escenario asume un alto crecimiento de la población (12 billones para 2100), bajos ingresos, pocas mejoras energéticas como de cambio tecnológico y la no implementación de políticas climáticas, lo que a largo plazo llevará a una alta demanda de energía, incremento en el uso de la tierra y altas emisiones de gases de efecto invernadero (Riahi et al., 2011).

4.5 Cambio climático y los Andes

En los países de los Andes del Norte, la temperatura media anual se ha incrementado alrededor de 0,8 ° C durante el siglo XX (Marengo et al., 2011). Debido a la tendencia de retroceso de los glaciares, el continuo aumento de las tasas de deforestación por la expansión de la agricultura, la intensificación de la degradación del suelo y su ubicación en grandes altitudes se espera que los ecosistemas altoandinos, especialmente aquellos en los trópicos, enfrenten fuertes efectos del cambio climático durante el siglo XXI (Bradley, Vuille, Diaz, & Vergara, 2006; IPCC, 2014b). Lo que ocasionará cambios importantes a nivel de especies y de interacciones bióticas, trayendo consecuencias negativas sobre la biodiversidad y los servicios ecosistémicos en estas zonas (IPCC, 2014b).

En estudios realizados por el IDEAM para los próximos 50 años en los Andes Colombianos y considerando una duplicación de CO₂ en la atmosfera, se espera un aumento en la temperatura entre 2.5 y 3°C y una reducción en la precipitación entre un 10 y 20%, lo que probablemente llevaría al ascenso de las zonas bioclimáticas y sus límites hasta de unos 400 a 500 metros en un tiempo corto (IDEAM, 2002). Esto significaría migraciones altitudinales de los límites de las zonas de vegetación, es decir que el espacio dejado por la nieve será ocupado por el superpáramo y el espacio dejado por el superpáramo será colonizado por el páramo, mientras que el bosque altoandino ampliará su límite superior y probablemente perderá espacio en su límite inferior al colonizar la parte inferior del páramo (Flórez, 2000).

Lo anterior indica que se verá una tendencia del ecosistema de páramo a desplazarse hacia arriba casi en su totalidad y a sufrir una fuerte reducción hasta de una cuarta parte de su

extensión actual (Tabla 1), por lo que se espera que varias especies difícilmente puedan encontrar su ambiente propio, poniendo en peligro de extinción a la mayoría de ellas, especialmente a las endémicas.

La localización de los ecosistemas de alta montaña hace que los ascensos en las zonas de vida generen una reducción en el área de los ecosistemas y una disminución importante de su diversidad biológica, haciéndolos vulnerables al cambio climático (IDEAM, 2002).

4.6 Efectos del cambio climático sobre las aves

En los últimos años se han acumulado evidencias del efecto de las variaciones en el clima sobre las aves (Hughes, 2000; Parmesan, 2006). El clima es uno de los factores que tiene mayor influencia en la dinámica poblacional de las aves, ya que además de afectar su tasa metabólica, también afecta directa o indirectamente su comportamiento, como por ejemplo en actividades de alimentación, cortejo y éxito reproductivo (Newton, 1998). Las poblaciones de aves pueden sufrir efectos catastróficos causados por eventos meteorológicos extremos como sequías prolongadas o temporadas frías extremas. Estos efectos pueden manifestarse incluso a largo plazo (Stenseth, Mysterud, Ottersen, Hurrell, Chan & Lima, 2002).

El cambio climático también afecta la distribución y abundancia de las aves, dentro de las diferentes respuestas de las especies para reajustarse a estos cambios, una de las mayores tendencias en las especies tropicales es desplazar su distribución hacia altitudes mayores (Parmesan & Yohe, 2003), 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 (Colwell, Brehm, Cardelus, Gilman & Longino, 2008).

Algunas aves tropicales de montaña ya están cambiando sus rangos de distribución y se ha reportado que están colonizando alturas mayores en respuesta al cambio climático (Pounds, Fogdon & Cambell, 1999). Con respecto a estos desplazamientos de distribución, las especies de los Andes especialmente podrían verse afectadas de varias maneras, por ejemplo: declinación o desaparición de especies en altitudes bajas debido a su desplazamiento hacia alturas superiores, extinción de especies de alta montaña para las que no existe posibilidad de migración a altitudes superiores, incapacidad de las especies para desplazarse a nuevas áreas adecuadas. Así mismo las aves andinas podrían estar en riesgo de extinción como consecuencia de la alteración de las interacciones interespecíficas, los cambios en la fenología, la variabilidad en la disponibilidad de recursos, entre otros (Larsen et al., 2012).

TABLA 1

Desplazamientos de las zonas de vida de Holdridge (ZVH) en la alta montaña colombiana bajo un escenario de cambio climático que considera una duplicación en la concentración de CO₂

Zona de vida de Holdridge de alta montaña	Equivalente Cuatrecasas	Área ZVH desplazada (% Total)	Equivalente Cuatrecasas (% Total)
Matorral Desértico Montano		69.14	
Bosque Húmedo Montano		31.11	
Bosque muy Húmedo Montano	Subpáramo	40.79	47.60
Bosque Pluvial Montano		73.64	
Páramo subandino	Páramo	44.87	75.75
Páramo pluvial subalpino		76.47	
Tundra pluvial alpina	Superpáramo	85.20	85.20
Nieve	Nieve	94.48	94.48

Nota: Tomado de IDEAM (2002)

4.7 Área de distribución geográfica y variables que la afectan.

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” (Zunino & Palestrini, 1991, p. 86.), es una manifestación de las interacciones complejas entre las características intrínsecas de los organismos (por ejemplo: tolerancia ambiental e historia de vida) y las del ambiente (Brown, Stevens & Kaufman, 1996).

El área de distribución de una especie o taxón se puede caracterizar por algunos atributos entre los cuales encontramos el tamaño, la ubicación geográfica y la continuidad (Espinosa, Morrone, Llorente & Flores, 2002). De modo operacional es reconocida en el mapa como la superficie que encierra el conjunto de las localidades (áreas ocupadas) donde la especie ha sido colectada o registrada (Cabrera & Willink, 1973). Es decir, que en un mapa se expresan las localidades como puntos y una vez que todos estén establecidos, se puede delimitar el área de distribución de la especie delineando un polígono con los puntos que se encuentran en los límites exteriores del conjunto de localidades (Lomolino, Sax & Brown, 2004).

La distribución potencial es el área donde se encuentran las condiciones ambientales disponibles para la sobrevivencia de la especie (Anderson & Martínez-Meyer, 2004). Es referida como potencial porque incluyen todos los lugares que las especies podrían ocupar si fueran capaces de dispersarse allí. Por lo tanto, los rangos actuales de muchas especies son probablemente menores que sus rangos potenciales (Newton, 2003; Peterson, Soberón, Anderson, Pearson, Martínez-Meyer, Nakamura & Araújo, 2011).

La distribución potencial de cualquier especie depende de distintos factores como: 1) las condiciones climáticas, sus requerimientos de hábitat y alimento; 2) el espacio geográfico con las condiciones adecuadas para su existencia; y 3) su área de origen y su capacidad de dispersión,

además de los eventos históricos que le han permitido llegar a aquellas áreas con condiciones adecuadas.

Las áreas de distribución son dinámicas, ya que las especies al igual que las condiciones del hábitat de las que dependen, cambian en el tiempo. Sin embargo, hay especies que aún se encuentran limitadas a las regiones donde se originaron, mientras que otras se han extendido a regiones alejadas de su área ancestral. Adicionalmente muchas especies han sido eliminadas por acción humana de algunas áreas impidiéndoles su expansión o recolonización, limitando su distribución actual (Newton, 2003).

Algunas especies tienen áreas de distribución pequeñas debido a que las condiciones particulares que requieren sólo se encuentra en áreas pequeñas, o porque no son capaces de dispersarse a otras áreas en donde se producen estas condiciones (Newton, 2003). Por el contrario, otras especies tienen áreas de distribución amplias debido a que las condiciones que necesitan se encuentran en grandes áreas, o porque tienen suficiente capacidad de dispersión para llegar a zonas nuevas (Newton, 2003).

El área de distribución de una especie está determinada por diversos factores que operan con diferentes intensidades y en diferentes escalas. Cuando estos factores interactúan de forma dinámica producen una entidad compleja y fluida que se conoce como la distribución geográfica de una especie (Soberón & Peterson, 2005). Así, Soberón y Peterson (2005) destacan cuatro clases de factores que determinan las áreas en las cuales las especies se encuentran:

- 1) Factores ambientales, los cuales no dependen de la dinámica poblacional de la especie y son independientes de la presencia o la abundancia de la especie. La región geográfica que tiene condiciones ambientales favorables para que la especie sobreviva se denomina A, y es la

expresión geográfica de lo que Jackson y Overpeck (2000) denominan como nicho potencial y lo que Peterson et al. (2011) como nicho fundamental existente, que es la intersección del nicho fundamental con el conjunto de ambiente que actualmente existen en el paisaje en cuestión.

2) El conjunto de variables o factores bióticos que están dinámicamente unidos a la población (interacciones) y se denota con la letra B.

3) Las regiones que han sido accesibles para que la especie se disperse y se simboliza con la letra M.

4) La capacidad de evolución y de adaptación de las poblaciones de las especies ante las nuevas condiciones.

La intersección de $B \cap A \cap M$ determina la región en la que la especie puede encontrarse, mientras que la intersección $B \cap A$ define la distribución potencial de la especie, lo que se denomina el diagrama BAM (Fig.1).

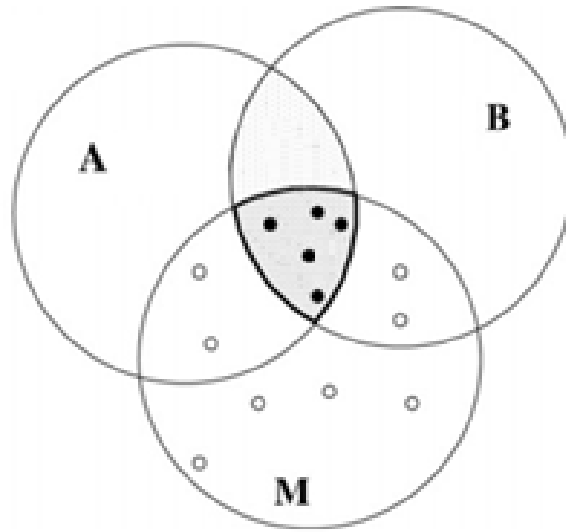


Figura 1. Diagrama BAM, ilustra los tres factores que al interactuar determinan la distribución geográfica de las especies: A: abióticos, B: bióticos y M: movimiento (Modificado de Soberón & Peterson, 2005)

4.8 Modelos de distribución de especies

Recientemente, debido a la amplia gama de lenguajes de programación, la gran difusión de información geoespacial y el desarrollo de técnicas SIG aplicadas a la generación de modelos de distribución de especies han tenido un desarrollo importante (Ferrier, 2002). 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 predicción de los efectos del cambio climático sobre especies y ecosistemas (Franklin, 2009).

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, Felicísimo & Muñoz, 2011).

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 una de las herramientas más utilizadas para estimar áreas de distribución potencial o el área invadible (Soberón & Nakamura, 2009). 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 (Fig. 1), mientras que el área potencial, es la región que tiene las condiciones scenopoéticas favorables para la especie y el área invadible, es la región que tiene tanto estas condiciones favorables como un ambiente biótico adecuado para la especie (Soberón, 2015).

Estos modelos se basan en la teoría de nicho ecológico (Hutchinson, 1957), ya que modelan una porción del “nicho fundamental” de las especies que puede definirse como “nicho climático” (Pearson & Dawson, 2003). El nicho climático 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 (Pearson & Dawson, 2003). Existen diferentes conceptos de nicho como los propuestos por: Hutchinson, Elton y Grinnell (Soberón & Nakamura, 2009).

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.

Por otro lado, Elton (1927) definió el nicho como el rol funcional de una especie dentro de la comunidad biótica. Grinnell (1917) definió el nicho como los factores ambientales que permiten que la especie sobreviva, diferenció tres tipos: 1) Nicho fundamental o conjunto de condiciones escenopoyéticas necesarias para que una especie sobreviva; 2) Nicho fundamental existente o condiciones escenopoyéticas 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, 2015).

4. 9 Métodos para el modelamiento de distribuciones de especies.

Actualmente existe gran variedad de técnicas de modelación de la distribución geográfica de especies o ecosistemas (Tabla 2), las cuales se han clasificado ya sea según el fundamento matemático que utilizan, o si requieren localidades de presencia y ausencia o únicamente de presencia (Arreola, 2013). Las más utilizadas son las relacionadas a 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 (Pliscoff & Fuentes–Castillo, 2011).

4.10 Algoritmo de Máxima Entropía (MAXENT)

El algoritmo MAXENT es un método de uso general para hacer predicciones o inferencias a partir de información incompleta con una formulación matemática basada en la entropía. Éste 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 (Phillips et al., 2006). Este algoritmo realiza la estimación de la distribución probabilística objeto a partir de la distribución de máxima entropía (es decir la más cercana a la uniformidad), sujeta a un conjunto de restricciones impuestas por la información disponible en relación con los registros observados de ocurrencia y las condiciones ambientales en toda el área de estudio (Phillips et al., 2006).

TABLA 2*Métodos para el modelamiento de distribución de especies*

Nombre	Método	Tipo de datos	Tipo de variables	Tipo de resultados	Autor
BIOCLIM	Modelo de “sobre”	Presencia	Datos de ocurrencia y variables ambientales.	Define la “envoltura” climática de una especie y predice su distribución potencial, clasificando cada punto de ocurrencia como adecuado o inadecuado.	Nix (1986).
DOMAIN	Distancias multivariadas	Presencia	Datos de ocurrencia y variables ambientales.	Calcula distribuciones potenciales en base en un rango estandarizado, midiendo la similitud de cada punto.	Carpenter, Gillison & Winter (1993).
LIVES	Distancias multivariadas	Presencia	Datos de ocurrencia y variables ambientales.	Predice la idoneidad de hábitat y la distribución potencial en base a la teoría del factor limitante. Predice la idoneidad de una celda candidata en términos del factor limitante ambiental, también predice el factor más limitante o el potencial factor limitante en la celda.	Li & Hilbert (2008).
GLM	De regresión: modelo lineal generalizado	Presencia y ausencia	Datos de ocurrencia y variables ambientales.	Modelan la distribución de especies y las relaciones ecológicas de forma realista con una sólida base estadística.	Austin (2002).
GAM	De regresión: modelo aditivo generalizado	Presencia y ausencia	Datos de ocurrencia y variables ambientales.	Modelan la distribución de especies utilizando suavizadores no paramétricos de datos definidos, para adaptarse a las funciones no lineales.	Austin (2002).
GDM	Modelo de disimilitud generalizada	Presencia y ausencia	Datos de ocurrencia de comunidades y variables ambientales.	Analiza y predice patrones espaciales de recambio en la composición de la comunidad (diversidad beta) entre pares de sitios en función de las diferencias ambientales entre estos.	Ferrier, Manion, Elith, & Richardson (2007).
MAXENT	Máxima entropía	Presencia	Datos de ocurrencia y variables ambientales.	Estima la distribución potencial de las especies mediante la búsqueda de la distribución de máxima entropía.	Phillips, Anderson, & Schapire (2006).
BRT	Árboles de regresión	Presencia y ausencia	Datos de ocurrencia y variables ambientales.	Modelan la distribución de especies, se utilizan porque son buenos en la selección de las variables relevantes y pueden modelar las interacciones.	Friedman, Hastie & Tibshirani (2000).

El algoritmo de Máxima entropía implementado en el programa MAXENT utiliza datos de presencia y pseudoausencia, donde las celdas o píxeles del área de estudio sirven para estimar la probabilidad de la distribución. Las celdas con datos de presencia constituyen los puntos de muestreo y las variables que se usan para elaborar el modelo son variables de clima, altitud, categoría de suelo, tipo de vegetación u otras variables ambientales (Phillips et al., 2006). 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 (Pawar, Koo, Kelley, Ahmedc, Chaudhuri & Sarkar, 2007).

Este método optimiza la distribución ya que está de acuerdo con todo lo que es conocido (inferido de las condiciones ambientales en que se ha observado la especie), pero evita hacer suposiciones no apoyadas por los datos (Phillips et al., 2006). Mientras mejor representadas estén las condiciones ambientales con los registros de presencia de la especie, habrá un pool más amplio de información, y el modelo va a estar más aproximado al nicho fundamental, generando datos más apegados a la realidad.

Asimismo, MAXENT genera “pseudoausencias” que son puntos escogidos al azar por el programa con base en los registros ingresados, estos remplazan metodológicamente a los datos de ausencia, comparando el modelo con estos datos generados al azar y no con ausencias reales, estimando con mayor precisión las posibles localidades de distribución de las especies (Phillips et al., 2006). 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).

Entre las ventajas prácticas que tiene MAXENT encontramos que: 1) Solo requiere datos de presencia e información ambiental para el área de estudio. 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. 5) La salida del modelo es continua (esta puede categorizarse empleando distintos umbrales) y sus resultados pueden manejarse utilizando Sistemas de Información Geográfica, entre otras (Phillips et al., 2006; Phillips & Dudik, 2008).

5. ANTECEDENTES

En los últimos años se ha generado un gran interés por parte de los investigadores en estudiar los efectos del cambio climático en diferentes taxones, esto gracias al avance de técnicas como el modelamiento de distribución de especies. Dichas técnicas han permitido realizar predicciones y evaluaciones de las distribuciones potenciales. Por otra parte, hay una creciente necesidad de información que permita comprender los posibles impactos futuros del cambio climático para poder diseñar medidas de mitigación y de conservación oportunas para la protección de las especies.

En este sentido, en los Andes del Norte se han realizado varios trabajos entre los cuales se destacan los de Delgado y Suárez–Duque (2009), quienes estimaron los impactos del cambio climático con modelos de distribución de 413 especies vegetales en la Reserva Ecológica El Ángel– Bosque Protector Golondrinas en el norte del Ecuador. La tendencia general de las especies mostró que colonizarán altitudes más elevadas, cambiando la estructura de los ecosistemas naturales actuales. Concluyeron que para afrontar potenciales impactos en la flora de ecosistemas de montaña es necesario formar corredores que conecten altitudinalmente áreas naturales protegidas, que permitan la migración y por ende la conservación de la biodiversidad.

Feeley y Silman (2010) evaluaron el impacto de los errores de georreferenciación y la importancia de mejorar el filtro de datos para las estimaciones de las distribuciones altitudinales, áreas de hábitat y riesgos de extinción relativos predichos. Estos investigadores estimaron las distribuciones de 1.000 especies de plantas andinas y amazónicas bajo un cambio climático con un incremento en la temperatura de 4.5°C. Concluyeron que los errores de georreferenciación

tienden a sobreestimar la cantidad de hábitat climáticamente adecuado para las especies y subestima los riesgos de extinción de especies debido al calentamiento global.

Martínez y Remache (2011) evaluaron los efectos del cambio climático en la distribución espacial de los ecosistemas remanentes de los Andes de Ecuador. Utilizaron las condiciones climáticas definidas por el modelo HadCM3 bajo los escenarios A2 y B2. Concluyeron que los cambios esperados a finales de siglo bajo el escenario B2 serían equivalentes a los esperados a mediados de siglo bajo el A2. Las zonas donde las formaciones vegetales actuales fueron estables deberán ser de interés para la conservación con el fin de mantener actuales características de esos ecosistemas. Por otro lado, aquellos sitios que no fueron adecuados para ninguna de las formaciones deberán priorizarse para la investigación y el manejo especial.

Urbina–Cardona (2011) realizó un estudio de gradientes andinos en la diversidad y patrones de endemismo en anfibios y reptiles de Colombia. Plantea que las especies de anfibios y reptiles más vulnerables al cambio climático en Colombia son aquellas que habitan ambientes andinos (y páramos) y presentan rangos altitudinales estrechos.

Suárez del Moral y Chacón–Moreno (2011) recolectaron información climática proveniente de estaciones meteorológicas y generaron información topográfica a partir de un modelo digital de elevación con la finalidad de dilucidar la interacción que puede existir entre variables ambientales y variaciones en la ubicación altitudinal del bosque de páramo. Con el modelo obtenido evaluaron la distribución potencial del bosque de páramo ante aumentos de temperatura y disminución de las precipitaciones según proyecciones del IPCC, y encontraron que la disminución del área del bosque de páramo sería del 7 al 36%.

Bonaccorso y Menéndez (2012) estudiaron el efecto de la pérdida de hábitat y el cambio climático global en la distribución potencial del corcovado frenticolorado (Aves: *Odontophorus*

erythropros), el cual se distribuye en las tierras bajas del pacífico Ecuatoriano, el Chocó y el piedemonte andino, desde el sur de Ecuador hasta Colombia. Ellos encontraron que las amenazas potenciales para la conservación de la especie no tienen las mismas magnitudes a lo largo de su rango de distribución, siendo la pérdida de hábitat la amenaza más grave para las poblaciones del Ecuador y la pérdida de distribución potencial por efecto del cambio climático sería más dramática en Colombia.

Alarcón y Pabón (2013), estudiaron el cambio climático y la distribución espacial de las formaciones vegetales en Colombia. Encontraron que las formaciones vegetales sufren cambios hacia los pisos altitudinales más bajos y provincias de menor humedad, el cambio más drástico ocurre en el escenario A2 para el período 2070–2100. Las formaciones vegetales que más se afectarían son las de páramo y las altoandinas, que desaparecerían a mediados del siglo XXI.

López (2014), utilizando modelos de distribución de especies predijo la distribución potencial de *Quercus humboldtii* bajo los escenarios de cambio climático A2 y B2 para los periodos del 2020, 2050 y 2080. Estableciendo que las variables climáticas más influyentes en la distribución de *Q. humboldtii* son el rango de temperatura promedio diurna, la estacionalidad de la temperatura y la precipitación, isothermalidad, temperatura media del trimestre más frío, precipitación anual y altitud.

Más recientemente, Ortega–Andrade et al. (2015) modelaron el nicho ecológico de *Tapirus pinchaque* usando MAXENT, con el fin de evaluar su adaptación potencial a escenarios de cambio climático presentes y futuros. Evaluaron los efectos de la pérdida de hábitat debido al uso actual de la tierra, la disponibilidad de los ecosistemas y la importancia del Sistema Ecuatoriano de Áreas Protegidas. Considerando el efecto de la pérdida de hábitat, se produjo una reducción del área del 17%, y el efecto del cambio climático representó una reducción neta de

hasta 37.86%. Con base en estos resultados y debido al rango restringido de *T. pinchaque*, su preferencia por los bosques de tierras altas y páramos, y el pequeño tamaño de su población estimada en los Andes, sugieren mantener su estado actual como en peligro crítico (CR) en el Ecuador.

Utilizando modelos de distribución de especies, también se han desarrollado algunos estudios relacionados con los efectos del cambio climático en aves de los Andes Tropicales, entre estos se encuentran algunos estudios realizados en Colombia, Ecuador y Perú (Cuesta, Peralvo y Ganzenmüller, 2008; Velásquez–Tibatá et al., 2012; Noguera–Urbano et al. 2013; Ramírez–Villegas et al., 2014).

Cuesta et al. (2008) estudiaron posibles efectos del calentamiento global para los años 2050 y 2080 sobre el nicho climático de algunas especies de plantas y aves en los Andes Tropicales. Sin embargo, se trató de un estudio preliminar con una metodología parcial. Encontraron que los efectos del cambio climático sobre la biota andina podrían ser extremadamente severos, con patrones similares para las aves y plantas estudiadas. En general existe una consistente contracción de los nichos climáticos de las aves en el escenario B2 (2050) (18%), y del 27% en el escenario A2 (2080). Un patrón importante es que la mayoría de las especies que sufrirían considerables pérdidas están en su mayoría restringidas a los páramos o a los valles xerofíticos de la región.

Velásquez–Tibatá et al. (2012) evaluaron los efectos del cambio climático sobre la distribución, estructura de la comunidad y conservación de aves amenazadas y de rango restringido, en áreas protegidas de Colombia, mediante modelos de distribución de especies. Se proyecta que las especies perderán en promedio entre 33 y 43% de su área de distribución total, bajo el clima futuro, y hasta 18 especies pueden perder su rango climáticamente adecuado por

completo. Concluyeron que es necesario establecer áreas protegidas adicionales, realizar seguimiento de las especies proyectadas, y evaluar la necesidad de implementar estrategias de gestión activas para contrarrestar los efectos del cambio climático.

Noguera–Urbano et al. (2013) analizaron el efecto que tienen las variaciones climáticas en las áreas de distribución de 20 especies (aves y mamíferos) andinas bajo las condiciones pasado (última máxima glaciación), presente y futuro (escenarios A2 y B1 2080), en los páramos y zonas de altamontaña nariñense. De manera general para las especies de aves, encontraron una mayor área de distribución potencial en el pasado, un área intermedia en el presente, y para las proyecciones en los diferentes futuros encontraron casos con reducciones de área, y algunos casos con aumentos del área de distribución. Con respecto al futuro pesimista, encontraron efectos negativos, en donde todas las especies sufrieron una reducción de su área de distribución, Los investigadores sugirieron que para mitigar el impacto del cambio climático en las especies de aves, es necesaria la focalización de esfuerzos de conservación en localidades actuales, protección del hábitat y minimización de presiones.

Finalmente, Ramírez–Villegas et al. (2014) usaron modelos de distribución de especies para diseñar estrategias de conservación de los Andes Tropicales bajo el cambio climático, para ello modelaron especies de aves y plantas vasculares, y encontraron importantes impactos negativos. Proponen que la adaptación a estos impactos requeriría una red de paisaje con enfoque basado en la conservación, incluyendo las áreas protegidas, sus zonas de amortiguamiento y corredores.

6. MATERIALES Y MÉTODOS

6.1 Área de estudio

Los Andes del Norte comprenden la región andina tropical desde Venezuela hasta el norte de Perú (Fig. 2) (Josse et al., 2009), abarcan un área aproximada de 490.000 km². Se componen de diferentes ecorregiones terrestres: Bosques Montanos de Santa Marta, Bosques Montanos de la Cordillera Oriental, Bosques Montanos de los Andes de Venezuela, Bosques Montanos de los Andes noroccidentales, Bosques Montanos del Valle del Cauca, Bosques Montanos del Valle del Magdalena, Bosques Montanos del oriente de la Cordillera Real, Páramo de Santa Marta, Páramos de los Andes Venezolanos, Páramos Norandinos, Páramos de la Cordillera Central, Bosque seco del Valle del Magdalena, Bosque seco del Valle del Cauca, Bosque seco del Valle del Patía (Olson et al., 2001; WWF, 2015).

La variada topografía, el clima, la geología y la historia biogeográfica de la región han facilitado el desarrollo de muchos hábitats y comunidades biológicas. De hecho, las laderas oriental y occidental de algunos de los principales valles en esta ecorregión tienen diferencias en la diversidad de plantas y animales, y muchas de estas especies tienen rangos restringidos o están limitadas a las cimas de las montañas (WWF, 2015).

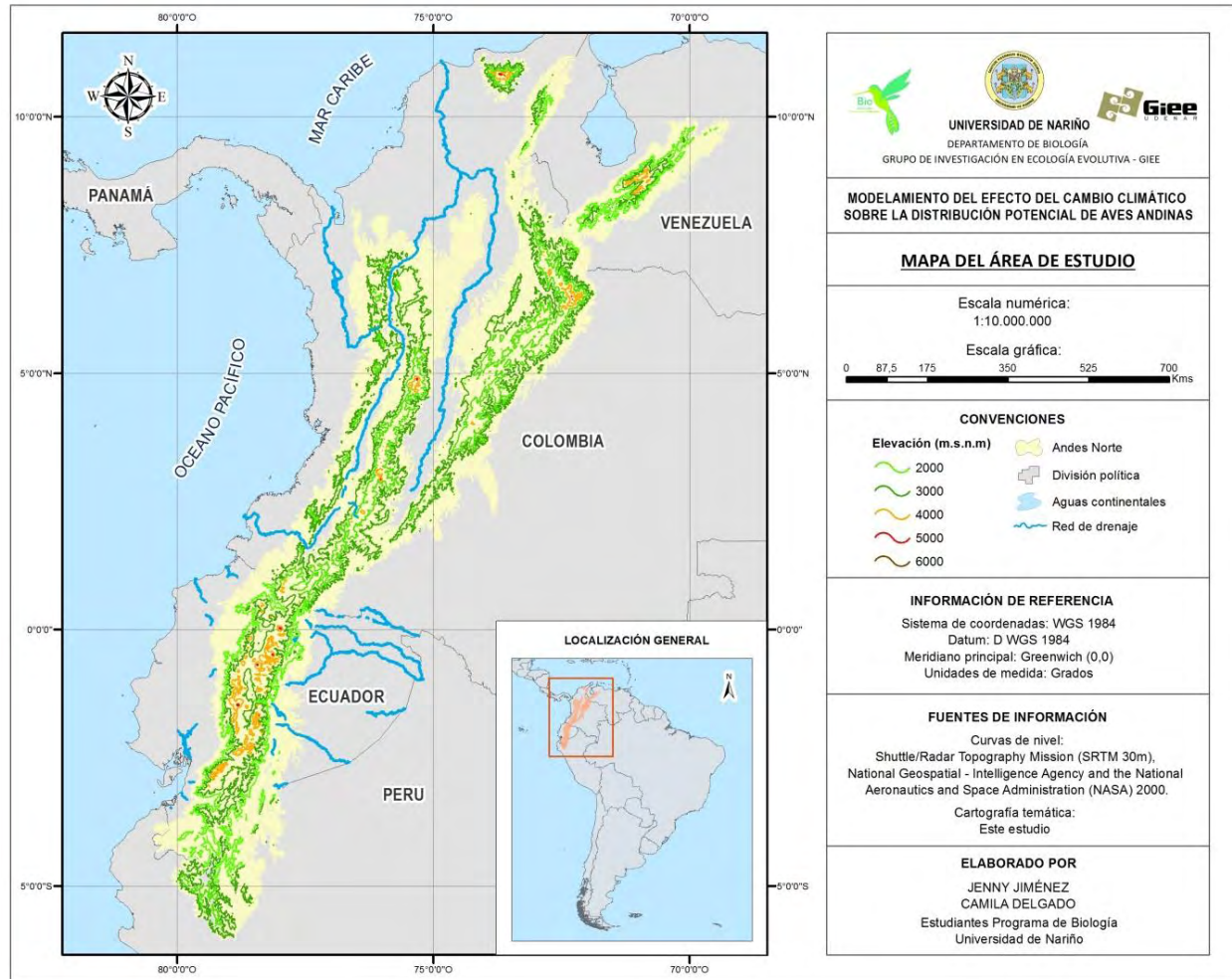


Figura 2. Mapa de los Andes del Norte. (Fuente: este estudio)

6.2 Selección de especies

Se seleccionaron 20 especies de aves con distribución en las zonas altoandinas de los Andes del Norte. Se definieron como especies de aves andinas a aquellas que tienen una distribución altitudinal a partir del límite inferior del bosque altoandino en Sudamérica (2000 m.s.n.m.; Föster, 2001; Romero, 2012). En la selección de las especies se consideraron aquellas que tuvieron al menos 15 datos de ocurrencia, lo cual permite obtener un modelo predictivo robusto

(Cuesta et al., 2008). Se tuvieron en cuenta especies con categorías de vulnerabilidad o amenaza y sin ninguna categoría para inspeccionar su respuesta ante el cambio climático.

6.3 Obtención de registros de distribución geográfica

Los datos de presencia fueron obtenidos de las siguientes bases de datos: Data aves de la Asociación GAICA, el sistema de Información sobre Biodiversidad de Colombia (SIB–Colombia; <http://data.sibcolombia.net/>), el Sistema Mundial de Información sobre Biodiversidad (GBIF, <http://www.gbif.org/species>) y literatura especializada.

La consistencia nomenclatural y geográfica de los registros fue evaluada siguiendo los protocolos de limpieza de datos propuestos por Chapman (2005) y Noguera–Urbano & Escalante (2014). Los registros inconsistentes fueron verificados o descartados. Los registros duplicados, los datos atípicos y no georreferenciados también fueron descartados. Los anteriores procedimientos se realizaron en el programa *Microsoft Excel 2010*.

Con el fin de reducir el sobreajuste por sesgos en el muestreo y obtener mejores modelos se aplicó un protocolo de filtrado geográfico a las localidades de cada especie utilizando herramientas del paquete “*spThin*” del programa R versión 3.2.1. Este filtro consistió en disminuir la densidad de registros eliminando al azar aquellos puntos que estén cerca uno del otro dentro de 10 km. Esta distancia se ha recomendado para ambientes heterogéneos como los Andes para reducir el sesgo en el muestreo sin disminuir excesivamente el número de localidades disponibles para el modelamiento (Pearson, Raxworthy, Nakamura & Peterson, 2007; Anderson & Raza, 2010; Radosavljevic & Anderson, 2013; Boria, Olson, Goodman & Anderson, 2014).

6.4 Obtención de variables bioclimáticas

Los datos bioclimáticos globales del presente se descargaron en formato raster a una resolución de 30 arc segundo de la página de Worldclim (http://www.worldclim.org/cmip5_30s) en donde están disponibles libremente. Las capas bioclimáticas del presente fueron propuestas por Hijmans et al. (2005), a partir de la interpolación de datos promedio mensuales de estaciones meteorológicas en una resolución de 30 arc segundos (1 km²), dentro de un intervalo temporal desde 1950 hasta el 2000.

Las 19 variables bioclimáticas (Tabla 3) derivan de la precipitación total mensual y la temperatura promedio mensual, mínima y máxima. Estas variables representan promedios anuales (por ejemplo: la temperatura media anual, precipitación anual) estacionalidad (por ejemplo: el rango anual de temperatura y precipitación) y factores ambientales extremos o limitantes (por ejemplo: la temperatura del mes más frío, el más cálido, y la precipitación del trimestre más seco y más lluvioso).

TABLA 3

Variables bioclimáticas propuestas por Hijmans et al. (2005)

Convención	Tipo de variable	Unidades
Bio_1	Temperatura promedio anual	°C * 10
Bio_2	Rango medio diario	°C * 10
Bio_3	Isotermalidad (BIO2/BIO7)*100	
Bio_4	Estacionalidad en temperatura (desviación estándar * 100)	
Bio_5	Temperatura máxima del periodo más caliente	°C * 10
Bio_6	Temperatura mínima del periodo más frío	°C * 10
Bio_7	Rango anual de temperatura (BIO5–BIO6)	°C * 10
Bio_8	Temperatura media en el trimestre más lluvioso	°C * 10
Bio_9	Temperatura promedio en el trimestre más seco	°C * 10
Bio_10	Temperatura promedio en el trimestre más caluroso	°C * 10

Bio_11	Temperatura promedio en el trimestre más frío	°C * 10
Bio_12	Precipitación anual	Mm
Bio_13	Precipitación en el periodo más lluvioso	Mm
Bio_14	Precipitación en el periodo más seco	Mm
Bio_15	Estacionalidad de la precipitación (coef. de variación)	
Bio_16	Precipitación en el trimestre más lluvioso	Mm
Bio_17	Precipitación en el trimestre más seco	Mm
Bio_18	Precipitación en el trimestre más caluroso	Mm
Bio_19	Precipitación en el trimestre más frío	Mm

Se descargaron las variables bioclimáticas del futuro 2050 y 2070 para el modelo CCSM4 y los escenarios de cambio climático RCP 4.5 y RCP 8.5 en formato raster a una resolución de 30 arc segundo. Estas variables siguen las mismas convenciones que las variables del presente y fueron obtenidas del portal de Worldclim (http://www.worldclim.org/cmip5_30s). La escala de 30 arc segundo (1 km²) usada tanto para el presente como para el futuro permite detectar la influencia de las variables bioclimáticas sobre las distribuciones de las especies (Beck et al., 2012; Jetz, McPherson & Guralnick, 2012; Wisz et al., 2012). Es decir que pixeles de 1km² permiten hacer inferencias y generalizaciones a escalas regional, local, e incluso a escala microlocal (Witz et al., 2012).

Definir el espacio geográfico de movilidad hipotética de la especie es importante para el modelamiento ya que su extensión puede afectar la salida y evaluación del modelo (VanDerWal, Shoo, Graham, & Williams, 2009; Barve et al., 2011). Por tanto, las variables bioclimáticas fueron recortadas tomando un polígono de los Andes o de los Andes del Norte en el programa ArcGis 10.1 según el área de distribución de cada especie. Las variables bioclimáticas recortadas fueron proyectadas al sistema de coordenadas WGS84.

6.5 Selección de variables bioclimáticas

La correlación entre variables bioclimáticas puede afectar el desarrollo adecuado de los modelos de nicho ecológico, obstaculizar su caracterización y producir modelos sobreajustados (Peterson et al., 2011). Una de las metodologías propuestas para disminuir la correlación y los problemas que esta conlleva es identificar las variables menos correlacionadas y usarlas en la generación de los modelos (Baselga & Araújo, 2009).

Por lo tanto, para analizar la correlación entre las variables como primer paso se realizó una extracción de los valores climáticos para las localidades de registro de cada especie, usando las 19 variables del tiempo presente propuestas por Hijmans et al., 2005 y funciones del paquete “*dismo*” del programa R versión 3.2.1. Con los valores bioclimáticos obtenidos para cada especie, se aplicó una prueba de correlación de Spearman entre pares de variables en el programa R versión 3.2.1. descartando aquellas que tuvieran valores de correlación superiores a 0,7 (Dormann et al., 2013). Las variables con correlación menor a 0,7 fueron retenidas para el cálculo del modelo de cada especie y se indican en el Anexo 2.

6.6 Modelos de distribución potencial de especies

Se obtuvieron modelos de distribución potencial de cada especie a partir del cálculo de nichos ecológicos en el programa MAXENT 3.3.3.k (<https://www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent/>; Phillips et al. 2006), el cual requiere como datos de entrada los registros de presencia de las especies y la inclusión de información ambiental (variables bioclimáticas). Los modelos fueron proyectados al futuro usando las capas bioclimáticas de los años 2050 y 2070 bajo los escenarios

de cambio climático RCP 4.5 y RCP 8.5 (http://www.worldclim.org/cmip5_30) para el modelo CCSM4.

Para cada especie se obtuvieron 25 modelos (réplicas), con 10000 puntos de background y salida logística, con opción bootstrapping de muestras, cálculo de gráficas de Jackknife para medir la importancia de las variables y con muestras de datos de entrenamiento (75%) y de prueba (25%) para evaluar los modelos.

6.7 Evaluación del modelo

Para la evaluación de los modelos se utilizó el valor del área bajo la curva (AUC) de la gráfica de la característica operativa del receptor (ROC). Esta prueba ha sido generalmente utilizada en la evaluación de modelos de distribución de especies. La curva ROC es una representación gráfica que describe la relación entre la proporción de presencias observadas predichas correctamente (sensibilidad) y la proporción de ausencias observadas predichas incorrectamente ($1 -$ especificidad) de todos los umbrales posibles (Pearson, 2007).

En una curva ROC (Fig. 3), se observan tanto una curva roja para los datos de entrenamiento, como una azul para los datos de prueba. Éstas serán idénticas si no se dividen los datos en dos grupos, mientras que si los datos se dividen en un grupo para el entrenamiento (datos de entrenamiento) y otro para probar el modelo (datos de prueba) generalmente la curva roja (entrenamiento) mostrará un mayor AUC que la curva azul (prueba) (Phillips, Dudik y Schapire, 2011).

La curva roja representa el ajuste del modelo a los datos de entrenamiento, la azul indica el grado de ajuste del modelo a los datos de prueba y es la prueba real de la capacidad predictiva del modelo, mientras que la línea negra representa lo que se esperaría si el modelo no fuese

mejor que el azar. Entre más cerca se encuentre la curva azul del tope superior izquierdo (eje Y: sensibilidad), mejor será el modelo para predecir las presencias en los datos de prueba. Por otro lado si la línea azul (prueba) se ubica por debajo de la línea negra, indica que el modelo es peor que el azar (Phillips et al., 2011).

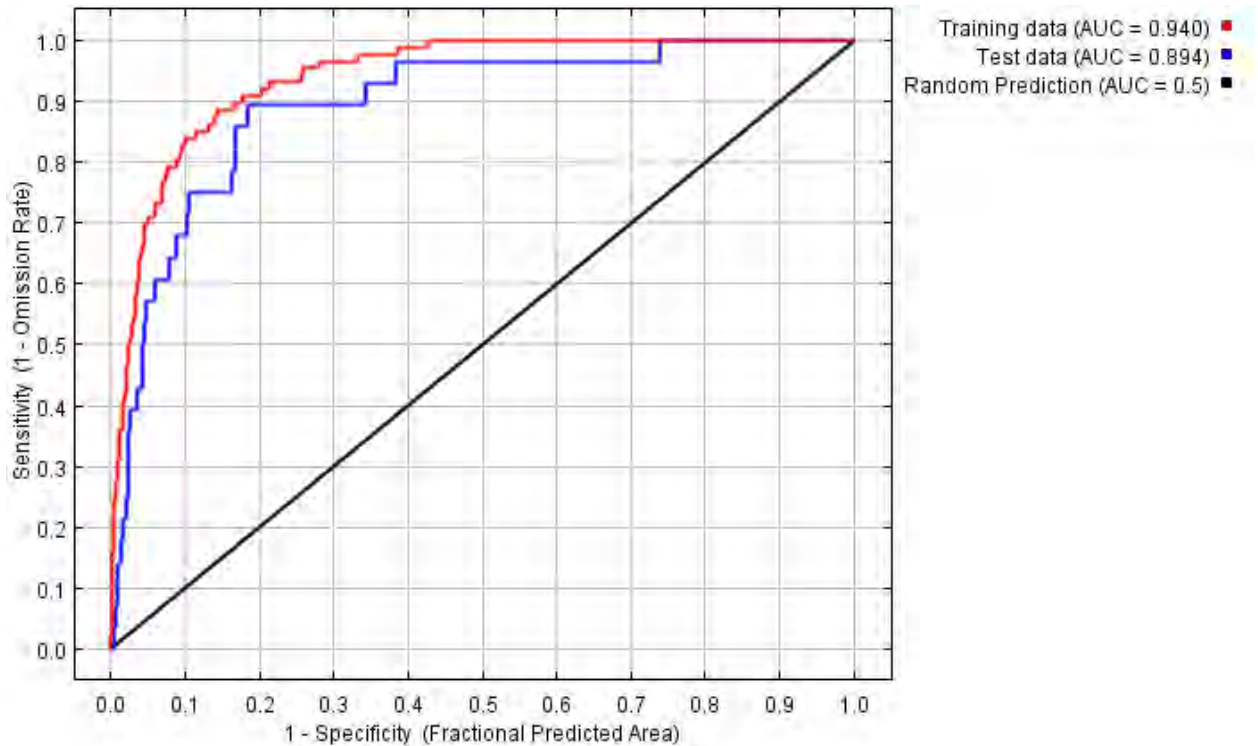


Figura 3. Curvas ROC y valor AUC de *Bradypus variegatus* obtenidas a partir del modelamiento de nicho en MAXENT. (Fuente: Phillips et al., 2011)

De la curva ROC deriva el índice AUC (Area Under the Curve) el cual comprende valores entre 0 y 1, en donde 1 indica que todos los casos se han clasificado correctamente y la capacidad de predicción del modelo es mejor que el azar, mientras que un valor de 0.5 indica que

el modelo no es mejor que el azar y los valores menores que 0.5 indican que el modelo clasifica erróneamente más casos que el azar (Pearson, 2007; Mateo et al., 2011).

Se seleccionaron los modelos promedios de las 25 réplicas obtenidas para cada especie, el modelo promedio debe tener un valor de $AUC > 0.7$ indicando que tiene un buen ajuste y a partir del cual se ha propuesto que los modelos pueden ser aceptados para su análisis (Fielding & Bell, 1997).

6.8 Análisis de cambios en los modelos de distribución

Los modelos de nicho seleccionados para cada especie fueron transformados a mapas binarios de distribución. Los mapas binarios representan la distribución potencial de la especie, y están estructurados por 1 (presencia potencial) y 0 (ausencias) (Kramer–Schadt et al., 2013). La transformación a mapas binarios se realizó en el programa ArcGis 10.1 usando la herramienta *Spatial Analysis/Map Algebra/Raster calculator*. Como umbral de corte se tomó el décimo percentil de las presencias de entrenamiento, el cual excluye el 10% de las localidades que tienen los valores predichos más bajos, ya que estos pueden representar poblaciones efímeras, migrantes, errores en la obtención de registros o la presencia de condiciones inusuales del microclima dentro de una celda (Morueta–Holme, Fløjgaard & Svenning, 2010; Radosavljevic & Anderson, 2013).

Para cada especie se estimaron los cambios en las áreas de distribución ejecutando sumas y restas de raster, con ayuda de la herramienta *Spatial Analysis/Raster calculator* del programa ArcGis 10.1. Se tomó como base de comparación los mapas de distribución del presente, todos los cambios de área fueron descritos como porcentaje de áreas estables (aquella superficie que no cambian a través del tiempo), pérdida de área o contracción (la disminución de la superficie

presente) y ganancia de área o expansión (aumento de la superficie presente). Para diferenciar dichos cambios en las áreas se calculó el porcentaje de píxeles predichos en transformarse en hábitat adecuado o no respectivamente en el futuro en relación al total de píxeles que conforman la distribución actual (Broennimann, Thuille, Hughes, Midgley, Alkernalde & Guisan, 2006). Las superficies de las áreas de distribución potencial fueron estimadas como el producto del número de píxeles por 1 km^2 ($1 \text{ pixel} = 1 \text{ km}^2$), que es la escala aproximada de cada pixel.

A partir de las áreas de distribución obtenidas para el presente y para el futuro se realizaron diagramas de cajas y bigotes para poder comparar el efecto del cambio climático en los escenarios analizados.

Las especies fueron ordenadas de mayor a menor cambio para describir las tendencias de los cambios en diagramas de correlación (Especies vs porcentaje de área estable, pérdida de área y ganancia de área).

6.9 Obtención de mapas de riqueza

Se obtuvieron mapas de riqueza potencial actual y de riqueza potencial en los escenarios futuros de las veinte aves andinas, mediante la suma de los mapas de distribución de todas las especies en cada tiempo en el programa ArcGis 10.1. Los mapas de riqueza permitieron evaluar el mantenimiento y/o alteración de la riqueza por influencia del cambio climático. A partir de estos mapas de riqueza potencial se extrajeron los mapas de riqueza máxima (20 especies) para cada tiempo y escenario, y mediante la superposición de estas capas se obtuvieron los mapas de núcleos de riqueza para el escenario RCP 4.5 y RCP 8.5. Se anexa el diagrama de flujo de los métodos (Anexo 1).

7. RESULTADOS

7.1 Especies seleccionadas

Se seleccionaron 20 especies de aves (Tabla 4) con distribución en las zonas altoandinas de los Andes del Norte representadas en 6 familias y 3 ordenes, de estas especies ocho presentan alguna categoría de amenaza como: NEO 10 (Especies restringidas a los Andes del Norte), NT (Especies Casi Amenazadas), A2 (Especies de Distribución Restringida) y CO2a (Especies Casi Endémicas de Colombia).

TABLA 4

Lista de especies de aves seleccionadas para el modelamiento de nicho ecológico. Se incluye la categoría de amenaza según los criterios establecidos en la declaración de Áreas de Importancia para la Conservación de las Aves (AICAS) y el libro rojo de aves de Colombia (Renjifo et al., 2014)

Familia	Nombre científico	Nombre común	Categoría de amenaza
Cotingidae	<i>Ampelion rubrocristatus</i> (Orbigny & Lafresnaye, 1837)	Cotinga crestada	
Falconidae	<i>Phalcoboenus carunculatus</i> (Des Murs, 1853)	Curiquina	A2, CO2a, NEO 10
Grallariidae	<i>Grallaria quitensis</i> (Lesson, 1844)	Tororoí leonado	
Grallariidae	<i>Grallaria rufula</i> (Lafresnaye, 1843)	Tororoí flautista	
Thraupidae	<i>Anisognathus igniventris</i> (Orbigny & Lafresnaye, 1837)	Clarinero Escarlata	
Thraupidae	<i>Anisognathus lacrymosus</i> (Du Bus de Gisignies, 1846)	Tangara lacrimosa	

Thraupidae	<i>Hemispingus superciliaris</i> (Lafresnaye, 1840)	Hemispingus cejiblanco	
Thraupidae	<i>Thlypopsis ornata</i> (Sclater, 1859)	Zarcerito pechirufu	NT
Thraupidae	<i>Iridosornis rufivertex</i> (Lafresnaye, 1842)	Musguerito Paramuno	NEO 10
Thraupidae	<i>Buthraupis eximia</i> (Boissonneau, 1840)	Montero paramuno	A2, NEO 10
Thraupidae	<i>Dubusia taeniata</i> (Boissonneau, 1840)	Dubusia diadema	
Thraupidae	<i>Urothraupis stolzmanni</i> (Berlepsch & Taczanowski, 1884)	Azulejo pechinegro	NEO 10
Trochilidae	<i>Aglaeactis cupripennis</i> (Bourcier, 1843)	Colibrí Paramuno	
Trochilidae	<i>Coeligena lutetiae</i> (Delattre & Bourcier, 1846)	Inca soldado	NEO 10
Trochilidae	<i>Chalcostigma herrani</i> (Delattre & Bourcier, 1846)	Colibrí corbatero	NEO 10
Trochilidae	<i>Oxypogon guerinii</i> (Boissonneau, 1840)	Barbudito Paramuno	NEO 10
Tyrannidae	<i>Mecocerculus leucophrys</i> (D'Orbigny & Lafresnaye, 1837)	Tiranuelo gorgiblanco	
Tyrannidae	<i>Ochthoeca frontalis</i> (Lafresnaye, 1847)	Pitajo coronado	
Tyrannidae	<i>Ochthoeca fumicolor</i> (Sclater, PL, 1856)	Pitajo ahumado	
Tyrannidae	<i>Phyllomyias nigrocapillus</i> (Lafresnaye, 1845)	Tiranuelo capinegro	

7.2 Registros de distribución geográfica

Se obtuvo un total de 27553 registros de distribución de las 20 especies de aves seleccionadas, los cuales después de aplicar los protocolos de limpieza de datos se redujeron a 1879 registros que formaron parte del análisis (Anexo 3).

El 93% de los registros se descartaron porque presentaron errores de georreferenciación, no tenían datos de longitud o latitud, tenían errores de nomenclatura taxonómica, eran duplicados y/o se eliminaron después de aplicar el filtro geográfico de 10 km.

7.3 Modelos de distribución potencial de especies

Se obtuvieron un total de 100 modelos promedios de distribución potencial para cada especie, un mapa de distribución del presente, dos mapas para el futuro 2050 (RCP4.5 y RCP 8.5) y dos mapas para el futuro 2070 (RCP4.5 y RCP 8.5) (Anexo 4), así como las respectivas áreas de contracción, expansión y estabilidad en km² con respecto al presente (Anexo 5).

Los modelos obtenidos para las 20 especies de aves presentaron un buen ajuste con valores de AUC promedio mayores a 0,7, indicando que las predicciones realizadas son estadísticamente confiables al acercarse a 1, valor máximo de AUC (Tabla 5). Los modelos de mayor ajuste fueron los de *Aglaeactis cupripennis* y *Ochthoeca frontalis* (0.975), mientras que el de menor ajuste fue el de *Buthraupis eximia* (0.881).

TABLA 5

Ajuste de los modelos obtenidos con el programa MAXENT para las 20 especies de aves. Se indican los valores promedio de área bajo la curva (AUC), la desviación estándar y el umbral de corte para la transformación binaria de los mapas

Especie	AUC promedio	Desviación estándar de AUC	Umbral de corte (10 percentile training presence)
<i>Ampelion rubrocristatus</i>	0.954	0.01	0.4028
<i>Phalcoboenus carunculatus</i>	0.952	0.03	0.2498
<i>Grallaria quitensis</i>	0.91	0.03	0.2795
<i>Grallaria rufula</i>	0.958	0.01	0.3542
<i>Anisognathus igniventris</i>	0.964	0.01	0.3861
<i>Anisognathus lacrymosus</i>	0.951	0.02	0.3302
<i>Buthraupis eximia</i>	0.881	0.07	0.3847
<i>Dubusia taeniata</i>	0.939	0.02	0.3509
<i>Iridosornis rufivertex</i>	0.938	0.02	0.3201
<i>Thlypopsis ornata</i>	0.959	0.01	0.303
<i>Urothraupis stolzmanni</i>	0.933	0.04	0.2874
<i>Hemispingus superciliaris</i>	0.974	0.01	0.0767
<i>Aglaeactis cupripennis</i>	0.975	0.01	0.3923
<i>Chalcostigma herrani</i>	0.936	0.03	0.3265
<i>Coeligena lutetiae</i>	0.947	0.03	0.1751
<i>Oxypogon guerinii</i>	0.936	0.02	0.286
<i>Mecocerculus leucophrys</i>	0.965	0.01	0.3744
<i>Ochthoeca frontalis</i>	0.975	0.01	0.2463
<i>Ochthoeca fumicolor</i>	0.968	0.01	0.3704
<i>Phyllomyias nigrocapillus</i>	0.964	0.01	0.3014

7.4 Análisis de cambios en los modelos de distribución potencial de aves andinas

Los mapas de distribución potencial para el presente y el futuro 2050 y 2070 indicaron que *Iridosornis rufivertex* y *Anisognathus lacrymosus* son las especies con la mayor área de

distribución potencial (Tabla 6). Mientras que *Phalacrocorax carunculatus* (Tabla 6) es la especie con la menor área de distribución potencial en los Andes del Norte.

En los diagramas de cajas y bigotes que representan las áreas de distribución potencial de las 20 especies de aves para el presente y para el futuro, se observa que el tamaño de las áreas de distribución cambia a través del tiempo por efecto del cambio climático (Fig. 4). Se pudo determinar un patrón general de reducción en los tamaños de las áreas de distribución de las especies andinas hacia el futuro 2050 y 2070, debido a que las áreas de distribución en el presente son mayores en comparación con las áreas de los otros años analizados, alcanzando un valor máximo de 198.124 km² y un valor mínimo de 44.199 km² (Tabla 6). Ya que en los diagramas del futuro 2050 y 2070 se puede observar que tanto el tamaño de las cajas, las medianas, así como los valores mínimos y máximos de las áreas potenciales son menores respecto al presente y disminuyen gradualmente para cada año (Fig. 4).

La menor reducción en las áreas de distribución probablemente ocurrirá en el año 2050 (RCP 4.5) y la mayor reducción en el año 2070 (RCP 8.5), siendo la caja de este año la de menor tamaño y la que alcanza un bajo valor máximo y mínimo de aproximadamente 160.000 km² y 14.000 km² respectivamente (Fig. 4). Por otra parte, los diagramas para los años 2050 (RCP 8.5) y 2070 (RCP 4.5) se ubican entre valores intermedios y se observa que tanto las cajas, las medianas y los bigotes, son muy similares para estos años y RCPs específicos, indicando que los tamaños de las áreas de distribución de las aves podrían sufrir efectos similares bajo los escenarios de cambio climático de estabilización para el año 2070 y el escenario pesimista para el 2050.

TABLA 6

Área de distribución potencial presente y futura de las especies analizadas de acuerdo a las proyecciones de dos escenarios de cambio climático. El área se presenta en kilómetros cuadrados (km²).

Especie	Área en Km ²				
	Presente	Futuro 2050		Futuro 2070	
		RCP 4.5	RCP 8.5	RCP 4.5	RCP 8.5
<i>Ampelion rubrocristatus</i>	80,578	61,824	53,139	59,006	45,300
<i>Phalcoboenus carunculatus</i>	44,199	26,327	23,104	19,704	14,984
<i>Grallaria quitensis</i>	103,541	65,140	53,698	54,889	36,439
<i>Grallaria rufula</i>	102,665	79,817	70,548	76,703	59,089
<i>Anisognathus igniventris</i>	81,753	81,693	72,735	77,430	60,001
<i>Anisognathus lacrymosus</i>	197,358	179,643	176,755	178,180	164,180
<i>Buthraupis eximia</i>	75,874	56,735	55,409	54,817	47,878
<i>Dubusia taeniata</i>	150,386	114,158	109,561	113,648	97,035
<i>Iridosornis rufivertex</i>	198,124	176,103	172,827	175,680	162,440
<i>Thlypopsis ornata</i>	76,497	70,477	66,537	66,318	48,846
<i>Urothraupis stolzmanni</i>	73,715	53,781	49,368	48,167	36,837
<i>Hemispingus superciliaris</i>	193,497	164,163	154,467	159,583	136,950
<i>Aglaeactis cupripennis</i>	48,308	31,412	25,334	25,657	16,950
<i>Chalcostigma herrani</i>	63,232	38,980	33,876	31,841	22,175
<i>Coeligena lutetiae</i>	146,058	135,682	118,533	115,205	83,435
<i>Oxypogon guerinii</i>	74,358	55,157	54,216	55,447	49,792
<i>Mecocerculus leucophrys</i>	104,100	80,075	69,513	76,365	54,015
<i>Ochthoeca frontalis</i>	105,008	77,022	63,760	70,057	52,448
<i>Ochthoeca fumicolor</i>	98,296	71,849	58,353	65,433	46,237
<i>Phyllomyias nigrocapillus</i>	163,634	146,033	137,438	143,384	119,384

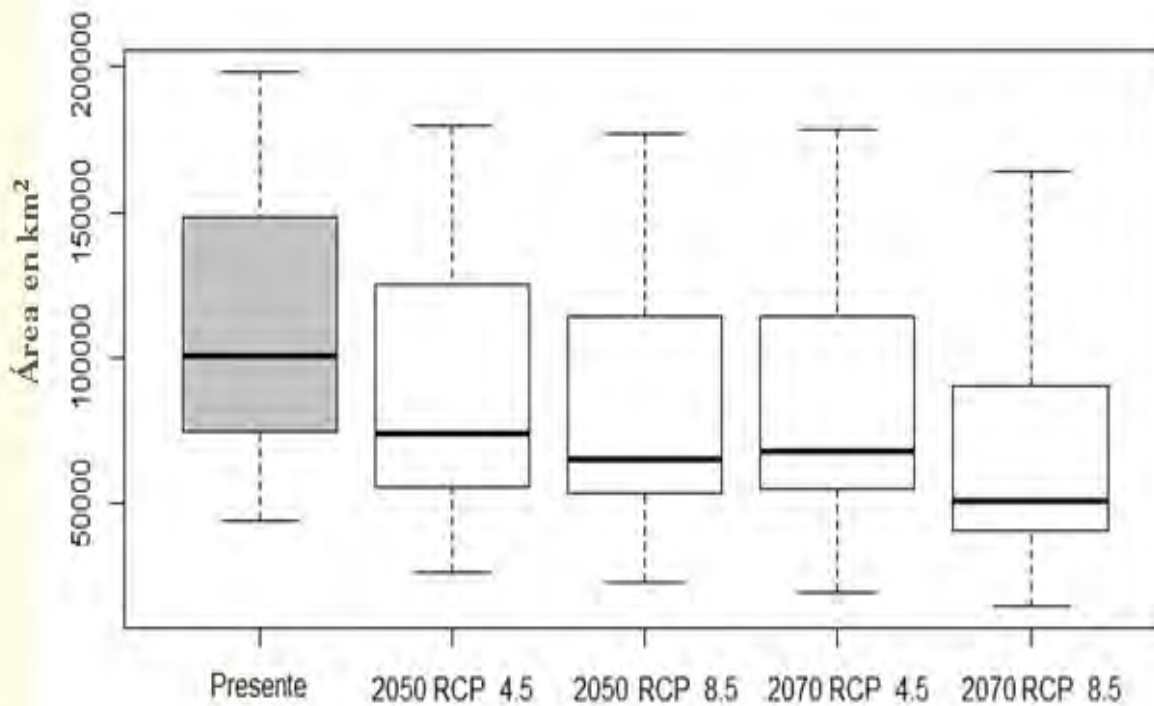


Figura 4. Diagramas de cajas y bigotes que representan las áreas de distribución potencial de las 20 especies de aves para el presente y el futuro 2050 y 2070, bajo los escenarios de cambio climático RCP 4.5 y RCP 8.5

7.4.1 Porcentaje de pérdida de área

Para el año 2050 se esperan altos porcentajes de reducción en las áreas, los cuales varían desde 17% hasta 46% para el escenario de estabilización (RCP 4.5), mientras que reducciones más intensas del área de distribución se esperan para el escenario pesimista (RCP 8.5), con porcentajes que alcanzan hasta el 54% (Tabla 7). Los porcentajes de pérdida de área de distribución potencial proyectados para el año 2070 estarían en un rango entre 21% y 58% para el RCP 4.5 y alcanzarían el 72% para el escenario pesimista (Fig. 5, Tabla 7).

Las especies que podrían verse más afectadas por el cambio climático y que presentarían una mayor contracción de su área de distribución potencial en los dos escenarios de cambio climático para los años del futuro son *Phalcoboenus carunculatus*, *Chalcostigma herrani*, *Grallaria quitensis* y *Aglaeactis cupripennis* con pérdidas de área de hasta 72, 69, 68 y 67%, respectivamente (Fig.5, Tabla 7). Mientras que *Phyllomyias nigrocapillus*, *Anisognathus lacrymosus*, *Hemispingus superciliaris* e *Iridosornis rufivertex* tendrían los menores porcentajes de reducción de área (Tabla 7).

TABLA 7

Porcentajes de cambio en las áreas de distribución de las 20 especies de aves andinas, según su contracción, expansión y estabilidad para los años 2050 y 2070 en dos RCP (4.5 y 8.5)

Especie	Futuro 2050 RCP 4.5			Futuro 2050 RCP 8.5			Futuro 2070 RCP 4.5			Futuro 2070 RCP 8.5		
	Contracción	Expansión	Estable	Contracción	Expansión	Estable	Contracción	Expansión	Estable	Contracción	Expansión	Estable
	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%
<i>Thlypopsis ornata</i>	21	13	79	28	15	72	24	11	76	47	11	53
<i>Phyllomyias nigrocapillus</i>	20	9	80	26	10	74	23	10	77	38	11	62
<i>Aglaeactis cupripennis</i>	40	5	60	51	3	49	49	2	51	67	2	33
<i>Anisognathus lacrymosus</i>	22	13	78	25	15	75	24	15	76	33	16	67
<i>Coeligena lutetiae</i>	17	9	83	27	8	73	29	8	71	49	6	51
<i>Hemispingus superciliaris</i>	18	3	82	23	3	77	21	3	79	33	4	67
<i>Mecocerculus leucophrys</i>	29	6	71	40	7	60	34	7	66	54	6	46
<i>Ochthoeca fumicolor</i>	30	3	70	43	2	57	36	3	64	55	2	45
<i>Oxyopogon guerinii</i>	30	4	70	33	6	67	33	8	67	45	12	55
<i>Ochthoeca frontalis</i>	29	3	71	42	3	58	36	3	64	54	4	46
<i>Ampelion rubrocristatus</i>	33	10	67	45	11	55	38	12	62	58	14	42
<i>Anisognathus igniventris</i>	23	22	77	35	24	65	29	23	71	52	26	48
<i>Dubusia taeniata</i>	30	6	70	36	9	64	33	8	67	46	11	54
<i>Grallaria rufula</i>	30	7	70	39	8	61	33	8	67	51	9	49
<i>Iridosornis rufivertex</i>	22	10	78	25	12	75	23	11	77	32	14	68
<i>Buthraupis eximia</i>	33	8	67	37	10	63	36	9	64	48	11	52
<i>Chalcostigma herrani</i>	46	8	54	52	6	48	54	4	46	69	4	31
<i>Grallaria quitensis</i>	44	7	56	54	6	46	52	5	48	68	3	32
<i>Phalcoboenus carunculatus</i>	43	3	57	53	5	47	58	2	42	72	6	28
<i>Urothraupis stolzmanni</i>	32	5	68	39	6	61	38	3	62	54	4	46

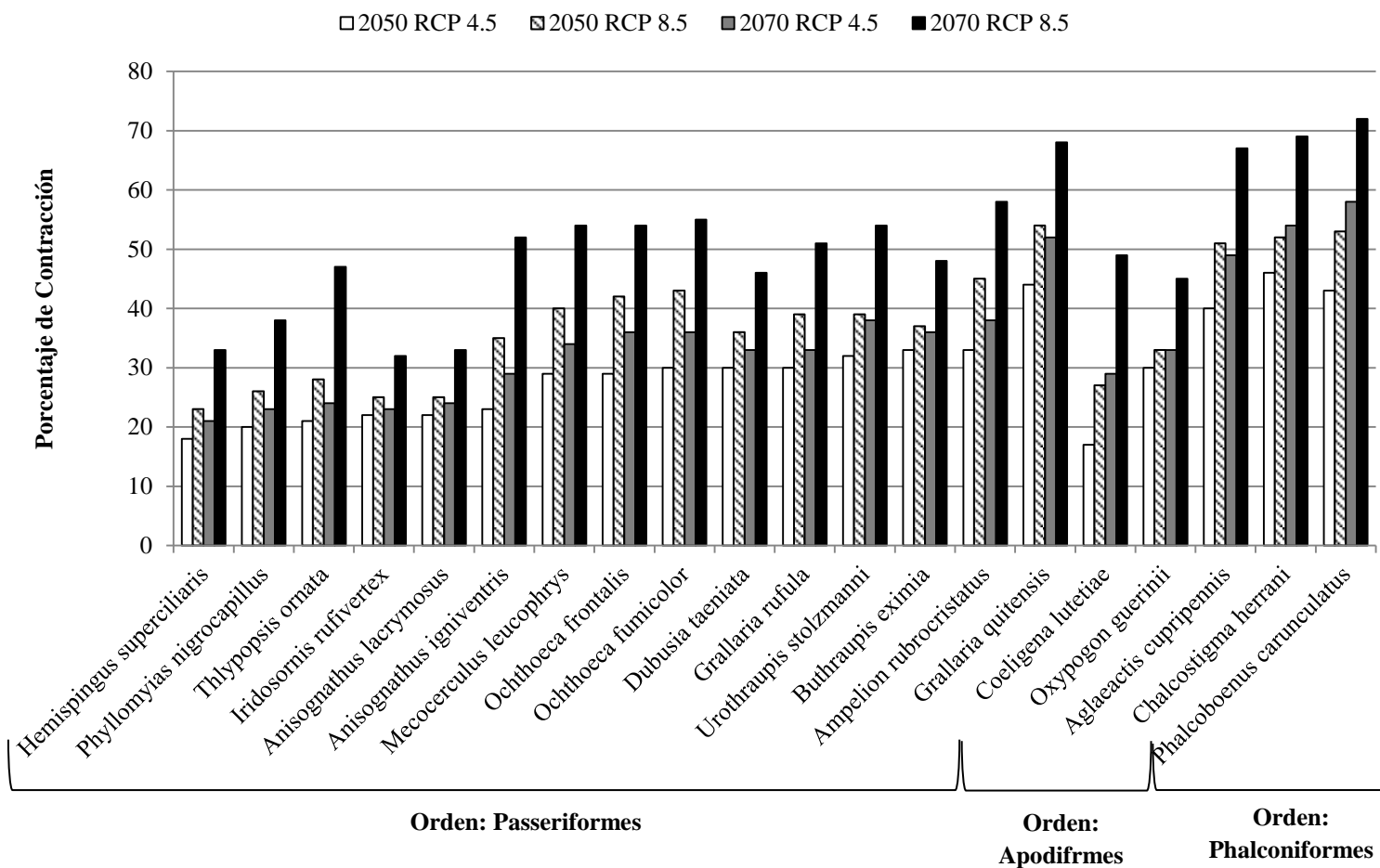


Figura 5. Diagrama que representa el porcentaje de cambio en el área de distribución potencial de las especies de aves andinas. Se presentan los porcentajes de pérdida de área para el futuro 2050 y 2070, bajo los escenarios de cambio climático RCP 4.5 y RCP 8.5

7.4.2 Porcentaje de expansión de área

A pesar de que las áreas de distribución de las especies de aves mostraron una tendencia a la contracción en el futuro, se observó que algunas especies podrían recuperar unos pocos kilómetros, con bajos porcentajes de expansión (Fig.6). Estos porcentajes de aumento de área

encontrados para los años del futuro y en los dos escenarios de cambio climático van tan sólo desde un 2% hasta un 26% de área ganada (Fig. 6, Tabla 7).

Las especies que tendrían una mayor expansión de su área son *Anisognathus igniventris*, *Thlypopsis ornata*, *Anisognathus lacrymosus* e *Iridosornis rufivertex* con hasta 26, 15, 16 y 14% respectivamente. Mientras que las especies con menos expansión en su área fueron *Aglaeactis cupripennis*, *Phalcoboenus carunculatus*, *Grallaria quitensis* y *Chalcostigma herrani* con hasta 5, 6, 7 y 8% de área ganada respectivamente (Tabla 7).

Por otra parte, se observó que gran parte de las especies con los mayores valores de expansión a su vez tendrían los porcentajes de área estable más altos. Por el contrario las especies con menores valores de expansión en su área son aquellas que tendrían un mayor porcentaje de reducción en la misma (Anexo 5).

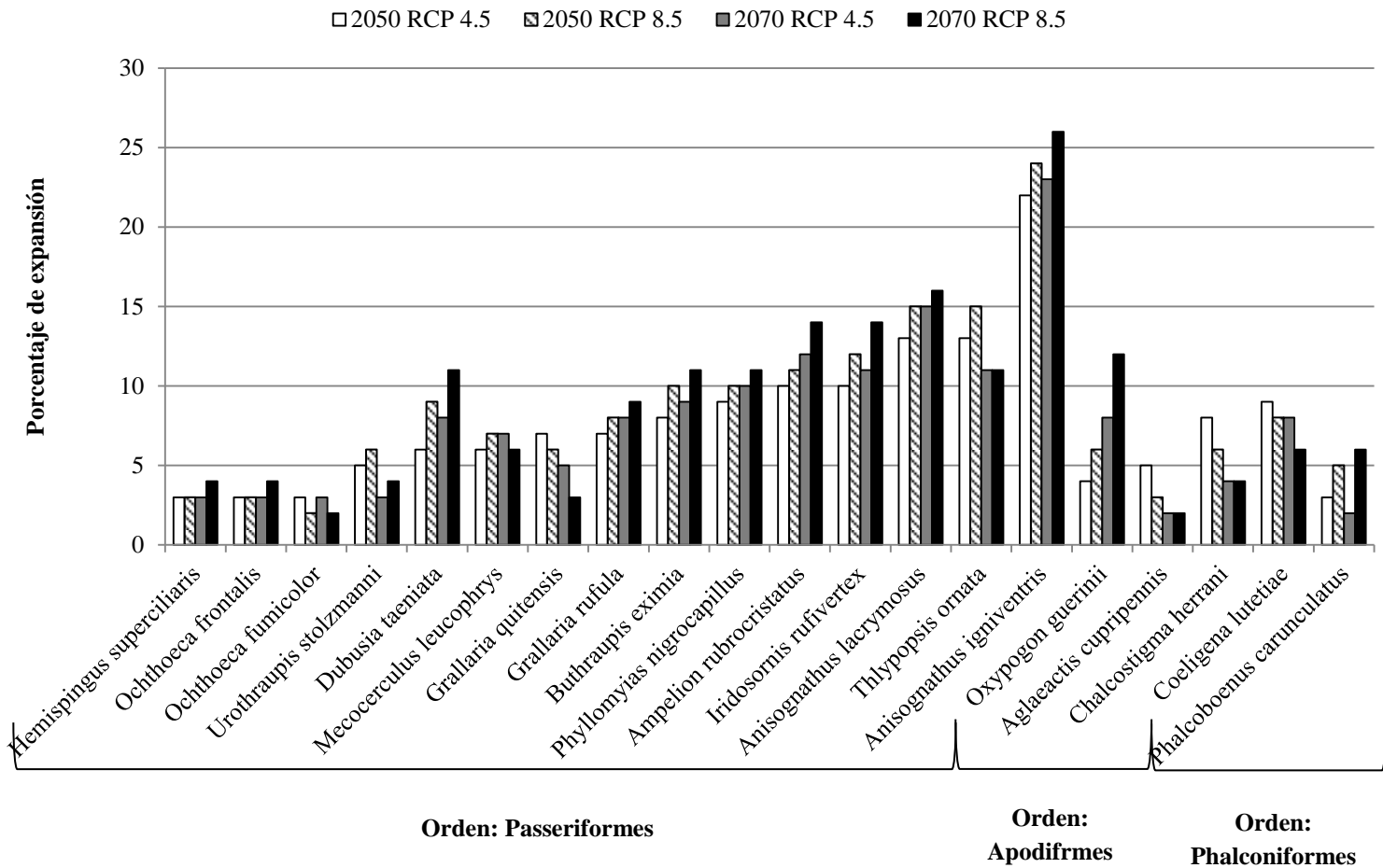


Figura 6. Diagrama que representa el porcentaje de cambio en el de área de distribución potencial de las especies de aves andinas. Se presentan los porcentajes de expansión de área para el futuro 2050 y 2070, bajo los escenarios de cambio climático RCP 4.5 y RCP 8.5.

7.4.3 Porcentaje de estabilidad de área

En cuanto a la estabilidad de las áreas, todas las especies conservaron una parte de la distribución potencial del presente. Sin embargo, el área de distribución estable presenta una tendencia a la reducción gradual hacia el futuro, principalmente para el escenario pesimista. Las proyecciones realizadas para el año 2050 en el RCP 4.5 mostraron porcentajes más altos de estabilidad donde

las áreas se mantuvieron en un rango que va desde el 54% hasta el 83%, y disminuyen en el RCP 8.5 alcanzando hasta un 77% (Tabla 7). Por otra parte, para el año 2070 las áreas se mantuvieron menos estables a través del tiempo con porcentajes que van desde 42% hasta 79% para el RCP 4.5 y de hasta el 68% para el RCP 8.5 (Fig. 7, Tabla 7).

Las especies con mayor tendencia a mantener áreas de distribución más estables hacia el futuro son *Phyllomyias nigrocapillus*, *Anisognathus lacrymosus*, *Hemispingus superciliaris* e *Iridosornis rufivertex* las cuales logran conservar hasta un 80, 78, 82 y 78 % del área del presente respectivamente (Fig. 7, Tabla 7).

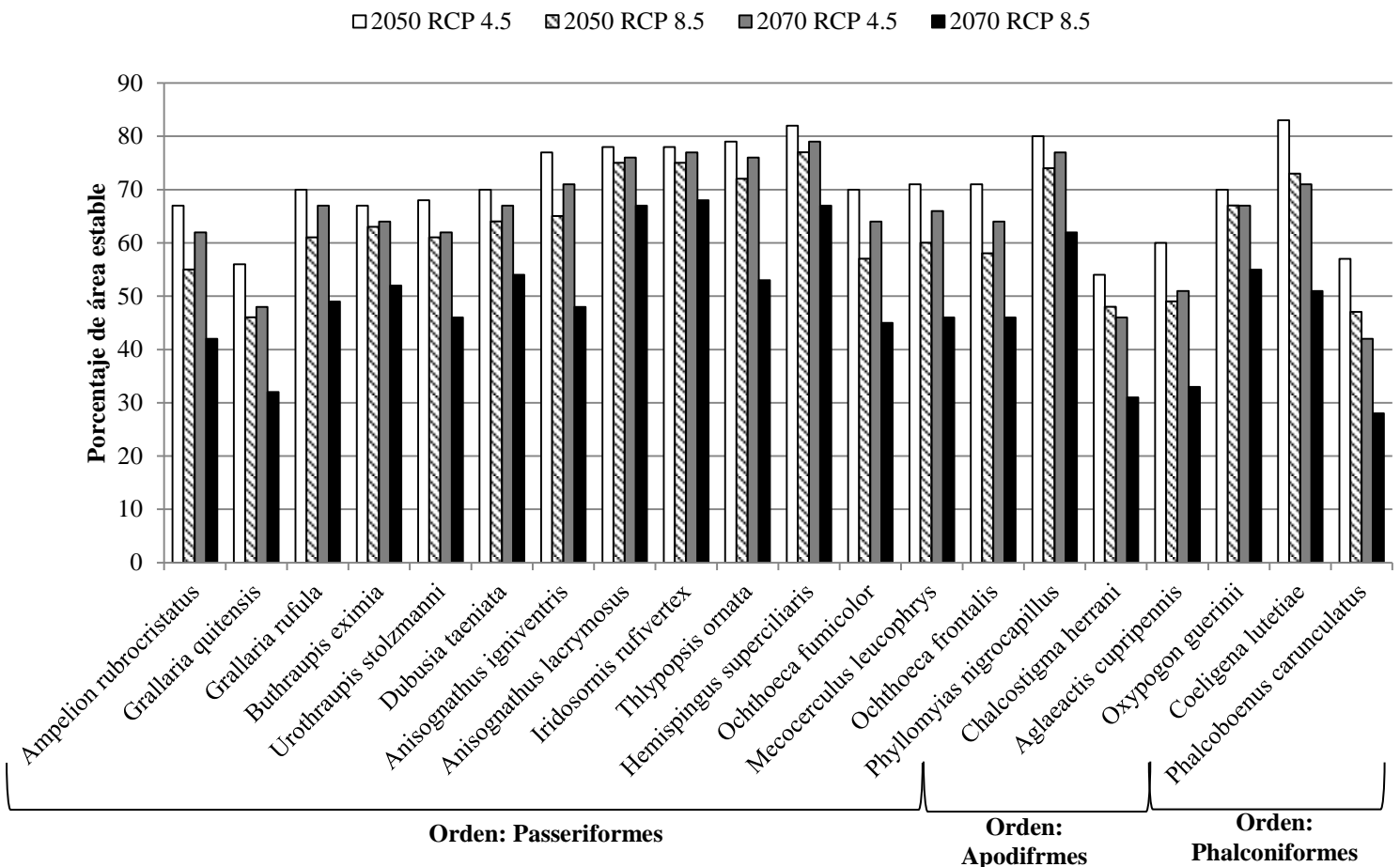


Figura 7. Diagrama que representa el porcentaje de cambio en el área de distribución potencial de las especies de aves andinas. Se presentan los porcentajes de área estable para el futuro 2050 y 2070, bajo los escenarios de cambio climático RCP 4.5 y RCP 8.5.

7. 5 Mapas de riqueza de las veinte especies de aves andinas

En el mapa de riqueza obtenido para el presente (Fig. 8) se observó amplias regiones con una alta riqueza de especies (>17 especies), las cuales se encuentran principalmente en la cordillera Central de Colombia y en la cordillera Oriental de Ecuador. Mientras que un menor número de especies se encuentran en las cordilleras Occidental y Oriental de Colombia (a excepción de algunas áreas que presentan alta riqueza), en la cordillera de Mérida en Venezuela y la cordillera Real Oriental en Perú.

La mayor concentración de especies observada en Colombia ocurre en la cordillera Oriental en el páramo de Sumapaz, así como en gran parte de la cordillera Central, la cual se extiende desde el Macizo Colombiano, hasta la Serranía de San Lucas. Mientras que en el Ecuador estas áreas se encuentran entre el Nudo de Mojanda Cajas y el Cajas.

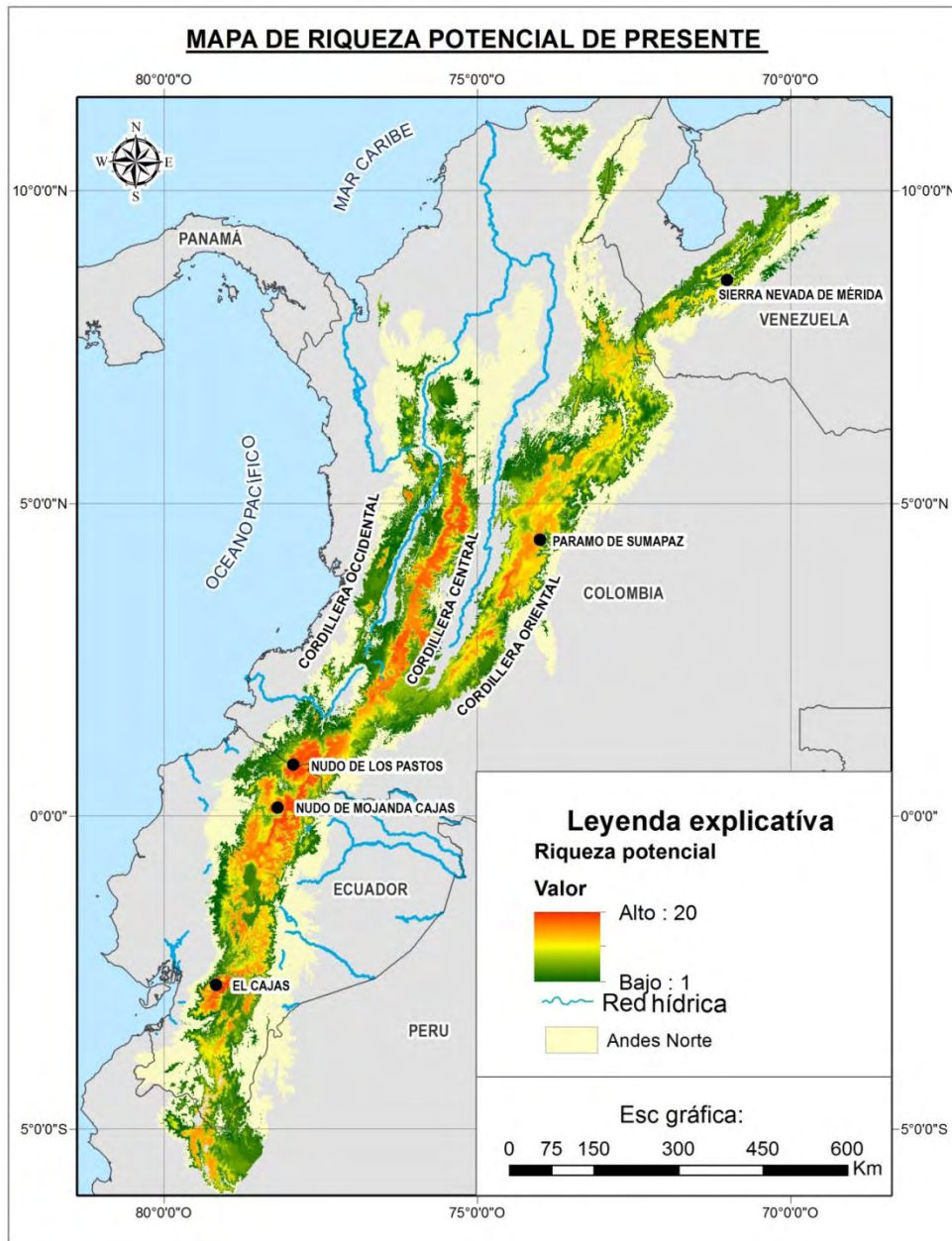


Figura 8. Mapa actual de la riqueza potencial de 20 especies de aves andinas

En el mapa de riqueza obtenido para el año 2050 bajo el escenario de estabilización (RCP 4.5) (Fig. 9) se observó que las áreas de mayor riqueza tienden a reducir su tamaño y que empiezan a desplazarse hacia las zonas más altas en las montañas. A pesar de que dichas áreas tienden a disminuir, seguirían manteniéndose en el Nudo de los Pastos, así como en algunos

departamentos de la Cordillera Central y Oriental en Colombia. Mientras que en Ecuador estas zonas se mantendrían en las mismas regiones que ocupaban en el presente.

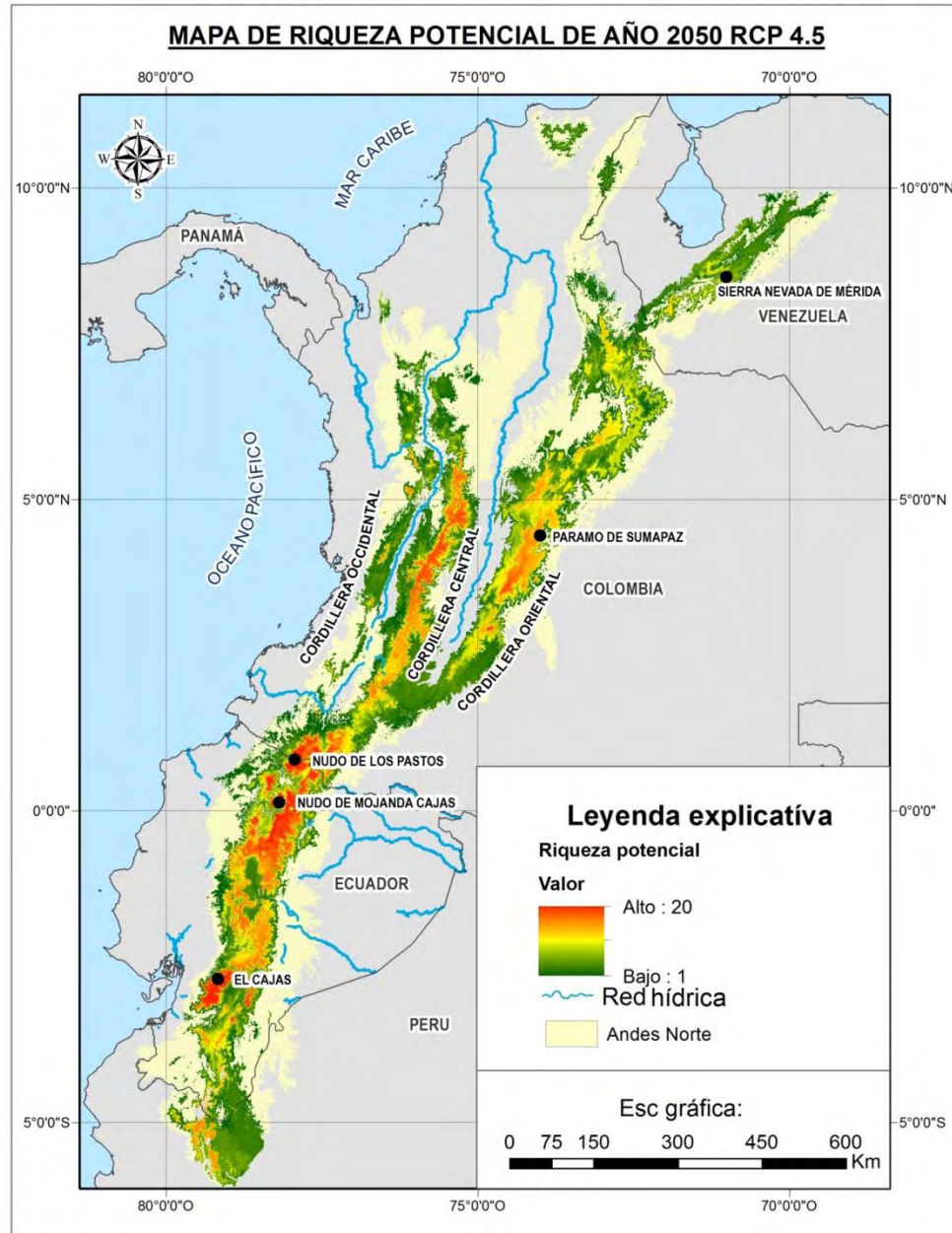


Figura 9. Mapa de riqueza potencial de 20 especies de aves andinas para el año 2050 considerando un escenario de estabilización y posterior reducción de emisiones (RCP 4.5).

En cuanto al mapa de riqueza previsto para el año 2070 bajo el escenario de estabilización (Fig. 10) se observó una marcada tendencia de reducción y desplazamiento de las áreas de mayor riqueza hacia mayores altitudes. En este sentido se observó que se mantienen pequeñas áreas remanentes principalmente en los páramos de la cordillera Central de Colombia y en la cordillera Oriental del Ecuador.

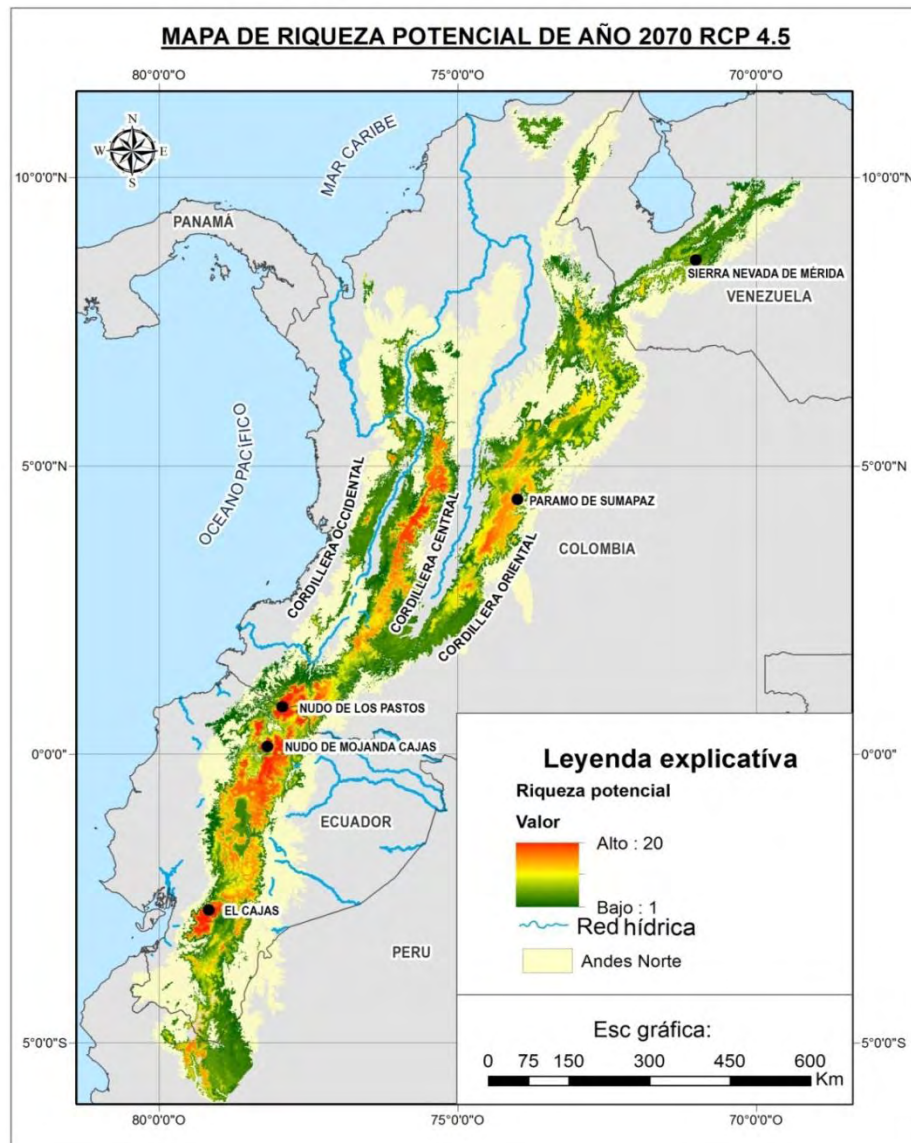


Figura 10. Mapa de riqueza potencial de las 20 especies de aves andinas para el año 2070 considerando un escenario de estabilización y posterior reducción de emisiones (RCP 4.5).

Para el año 2050 bajo el escenario pesimista (RCP 8.5) (Fig. 11) se observa una marcada tendencia de contracción en cuanto a las áreas de mayor riqueza de especies, en donde en Colombia solo se conservarían en algunas áreas reducidas de la cordillera Central y en el Nudo de los Pastos, mientras que para el Ecuador a pesar de la alta contracción en las áreas, estas seguirían manteniéndose en las mismas regiones del presente.

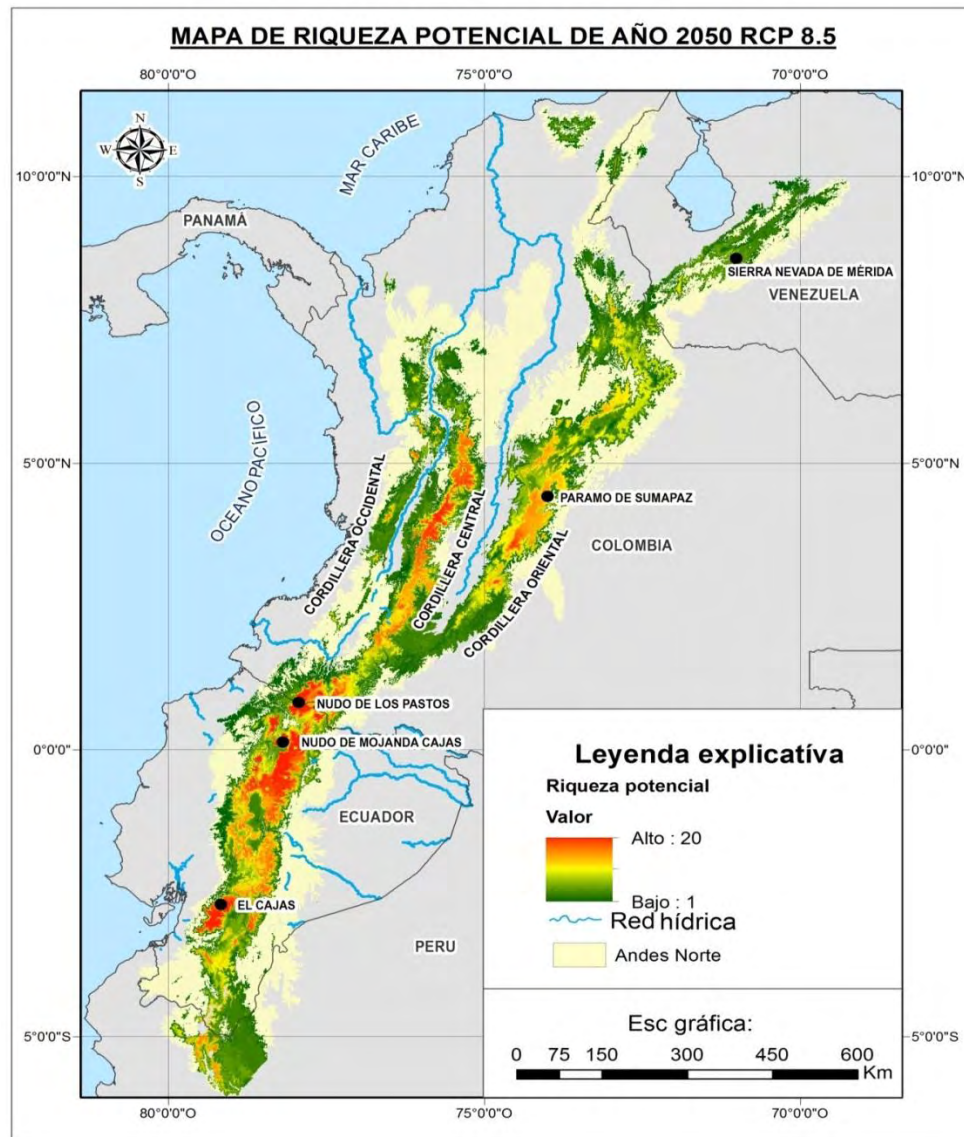


Figura 11. Mapa de riqueza potencial de las 20 especies de aves andinas para el año 2050 considerando el incremento continuo de emisiones (RCP 8.5).

El mapa de riqueza para el año 2070 bajo el escenario pesimista (Fig. 12) muestra los efectos más drásticos del cambio climático, en donde las áreas de mayor acumulación de especies que se encontraban en el presente tienden a concentrarse y se restringen casi por completo a los páramos de las cordilleras Central de Colombia y la Oriental del Ecuador.

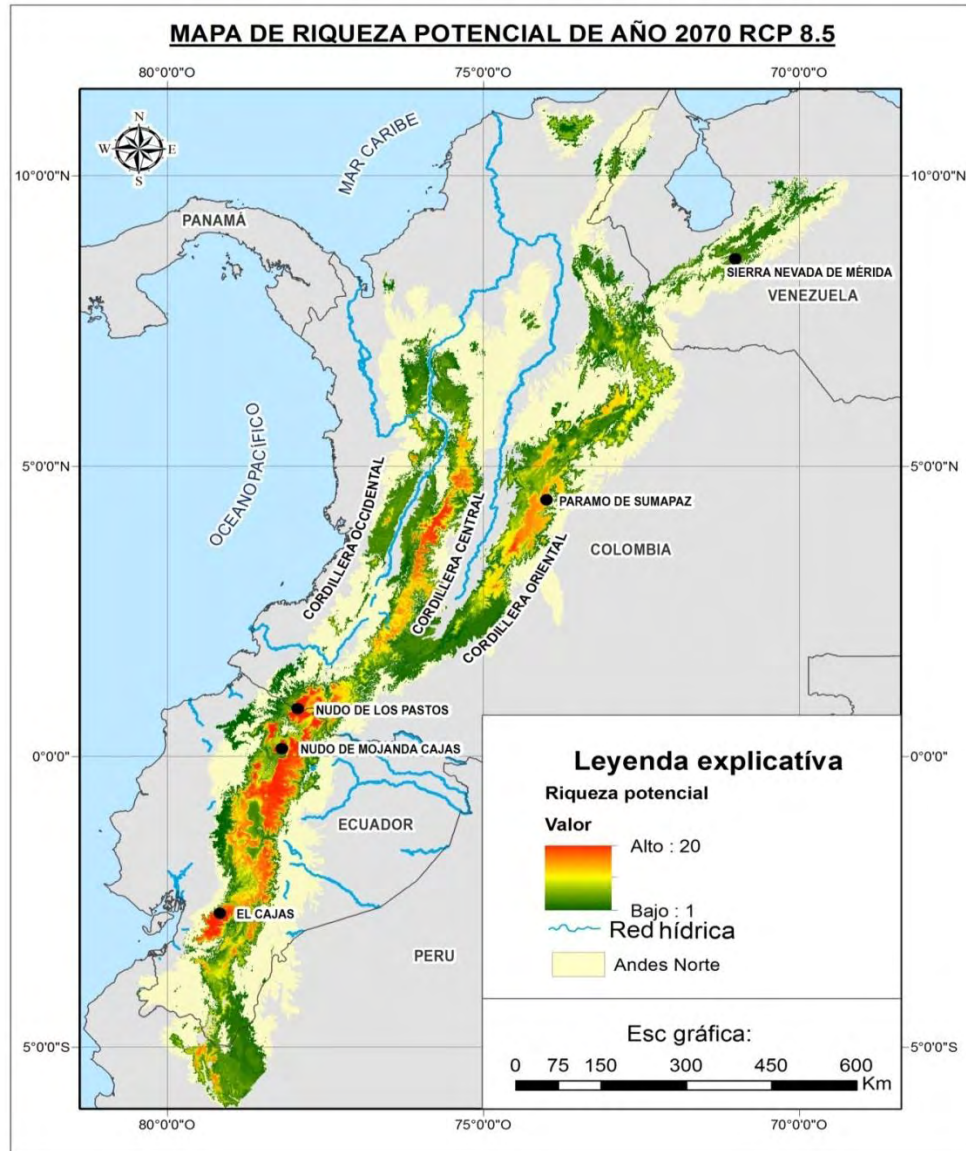


Figura 12. Mapa de riqueza potencial de las 20 especies de aves andinas para el año 2070 considerando el incremento continuo de emisiones (RCP 8.5).

7.6 Núcleos de riqueza

Los núcleos de riqueza (20 especies) observados para el presente se encuentran en los departamentos de Nariño, Cauca y Huila en Colombia, mientras que en el Ecuador se encuentran entre las cordilleras Occidental y Real en las provincias del Carchi, Imbabura, Sucumbíos, Pichincha, Orellana, Cañar y Azuay en Ecuador (Fig. 13, 14).

Para el RCP 4.5 tanto para el año 2050 como para el 2070 los núcleos de riqueza, se mantendrían solo en el departamento de Nariño en Colombia, mientras que en el Ecuador estas zonas se mantendrían en las provincias de Carchi, Imbabura, Sucumbíos, Pichincha y Azuay (Fig. 13).

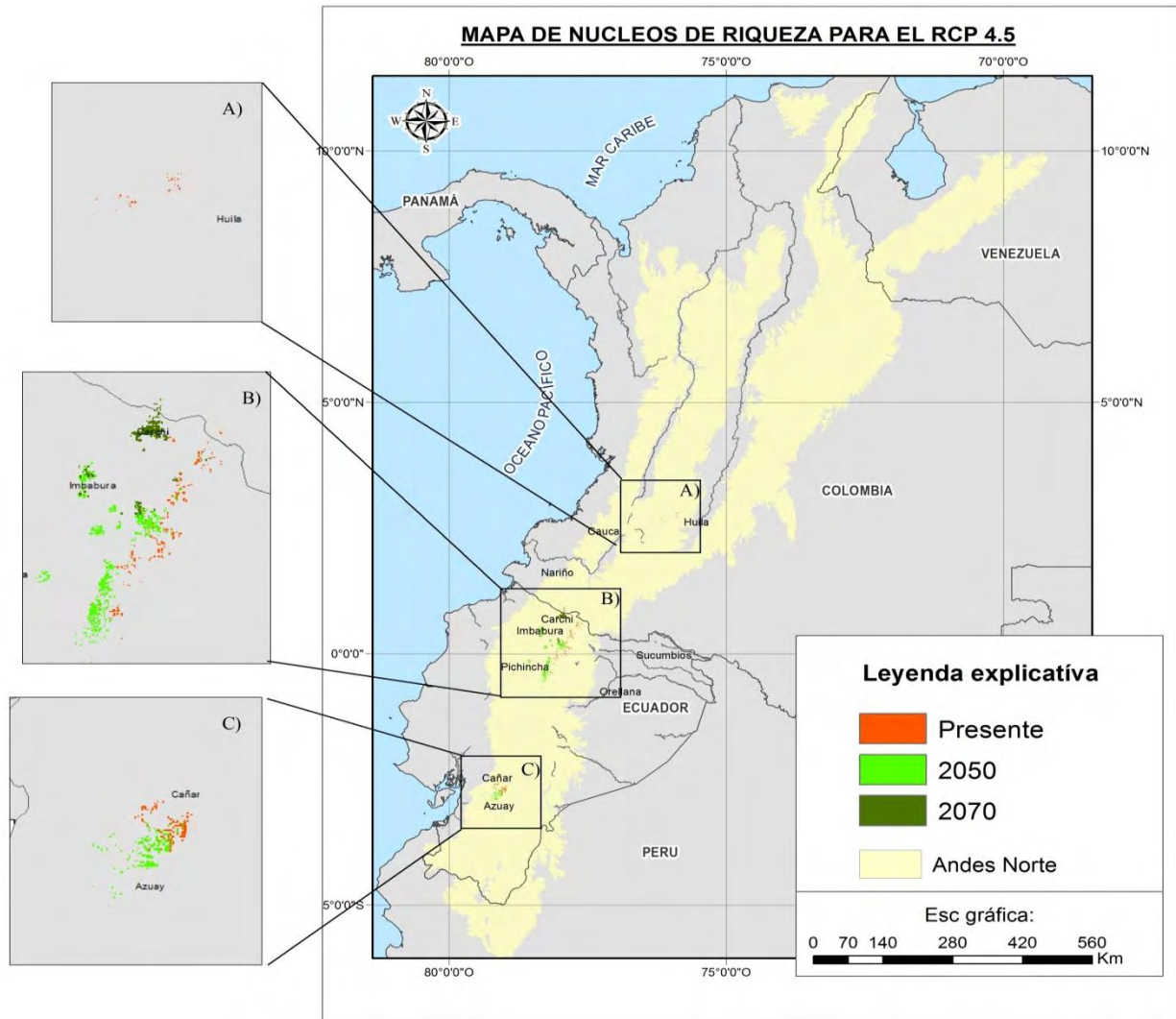


Figura 13. Mapa de los núcleos de riqueza potencial para el presente y para los años 2050 y 2070 considerando un escenario de estabilización y posterior reducción de emisiones (RCP 4.5).

Para el RCP 8.5 tanto para el año 2050 como para el 2070 los núcleos de riqueza muestran una tendencia de contracción con respecto al escenario de estabilización. Para este tiempo, estos núcleos se restringen a los páramos de las cordilleras Central de Colombia en

Nariño y en la Occidental del Ecuador en Carchi, Imbabura, Sucumbíos, Pichincha, Cañar y Azuay (Fig. 14).

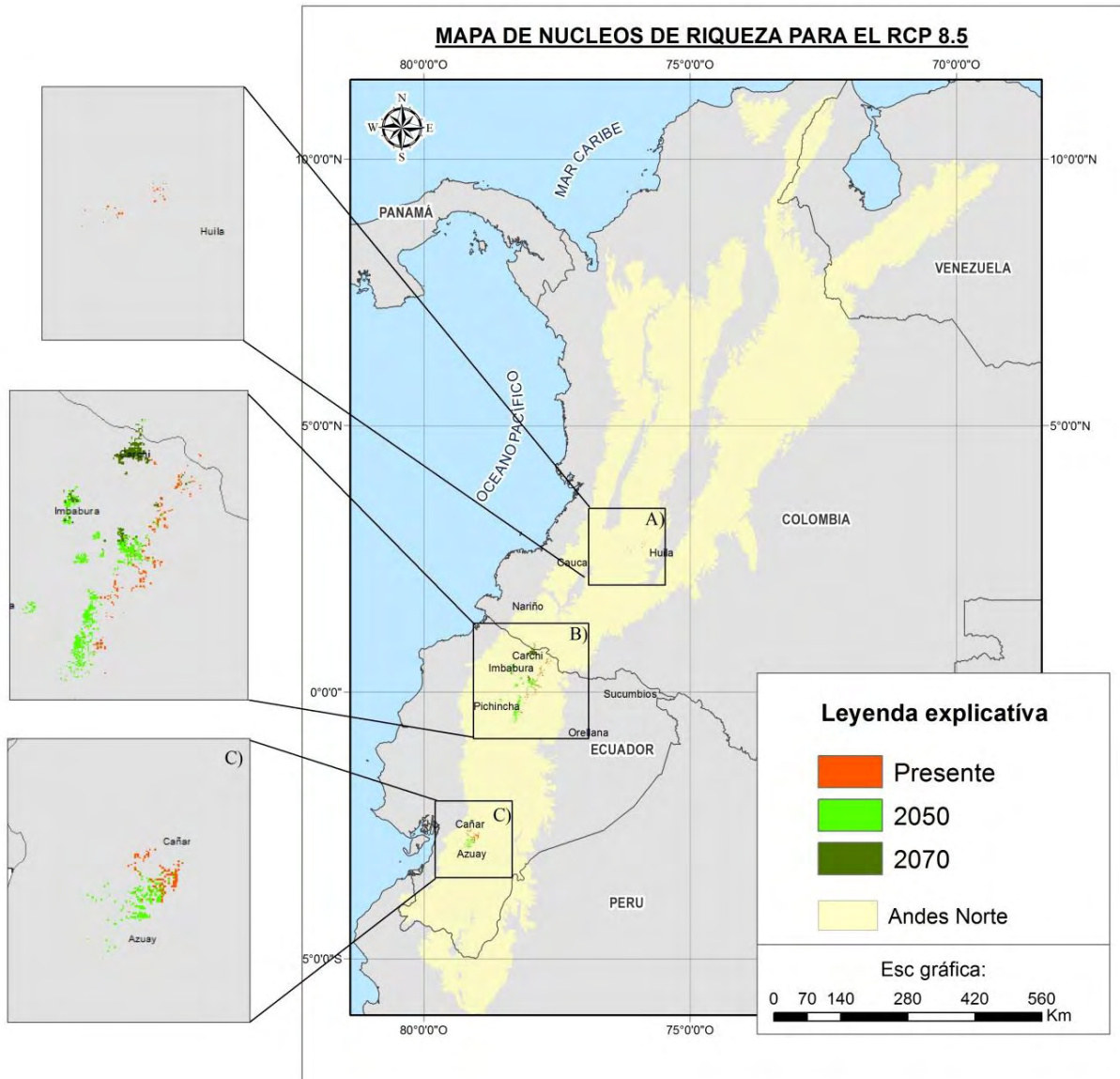


Figura 14. Mapa de los núcleos de riqueza potencial para el presente y para los años 2050 y 2070, considerando el incremento continuo de emisiones (RCP 8.5).

El área ocupada por los núcleos de riqueza (20 especies) en el presente es de 480km², siendo menor en comparación con el área ocupada por los núcleos en el futuro 2050 y 2070 los cuales llegan a abarcar un área de hasta 1.344km², a excepción del año 2070 en el escenario pesimista, en el cual los núcleos de riqueza abarcan un área que disminuye hasta 275km² (Anexo 6).

En la figura 15 se puede observar que en el presente existen más zonas en donde se acumulan una gran cantidad de especies (10 a 19 especies) abarcando un área mayor que la esperada en el futuro 2050 y 2070, donde se aprecia una disminución notable en el tamaño de estas áreas. Por otra parte, las zonas en donde hay una menor acumulación de especies (1 a 4 especies) son menores en el presente y aumentan hacia el futuro 2050 y 2070 bajo los dos escenarios de cambio climático, dejando más zonas con un menor número de especies.

Cabe destacar que la línea de tendencia para el año 2070 bajo el RCP 8.5 es la que más contrasta con el presente y en general se encuentra por debajo de los otros escenarios analizados presentando menos zonas donde se integra una mayor cantidad de especies. Mientras que las otras líneas (2050 RCP 4.5, 2050 RCP 8.5 y 2070 RCP 4.5) aunque difieren del presente muestran valores más cercanos entre sí.

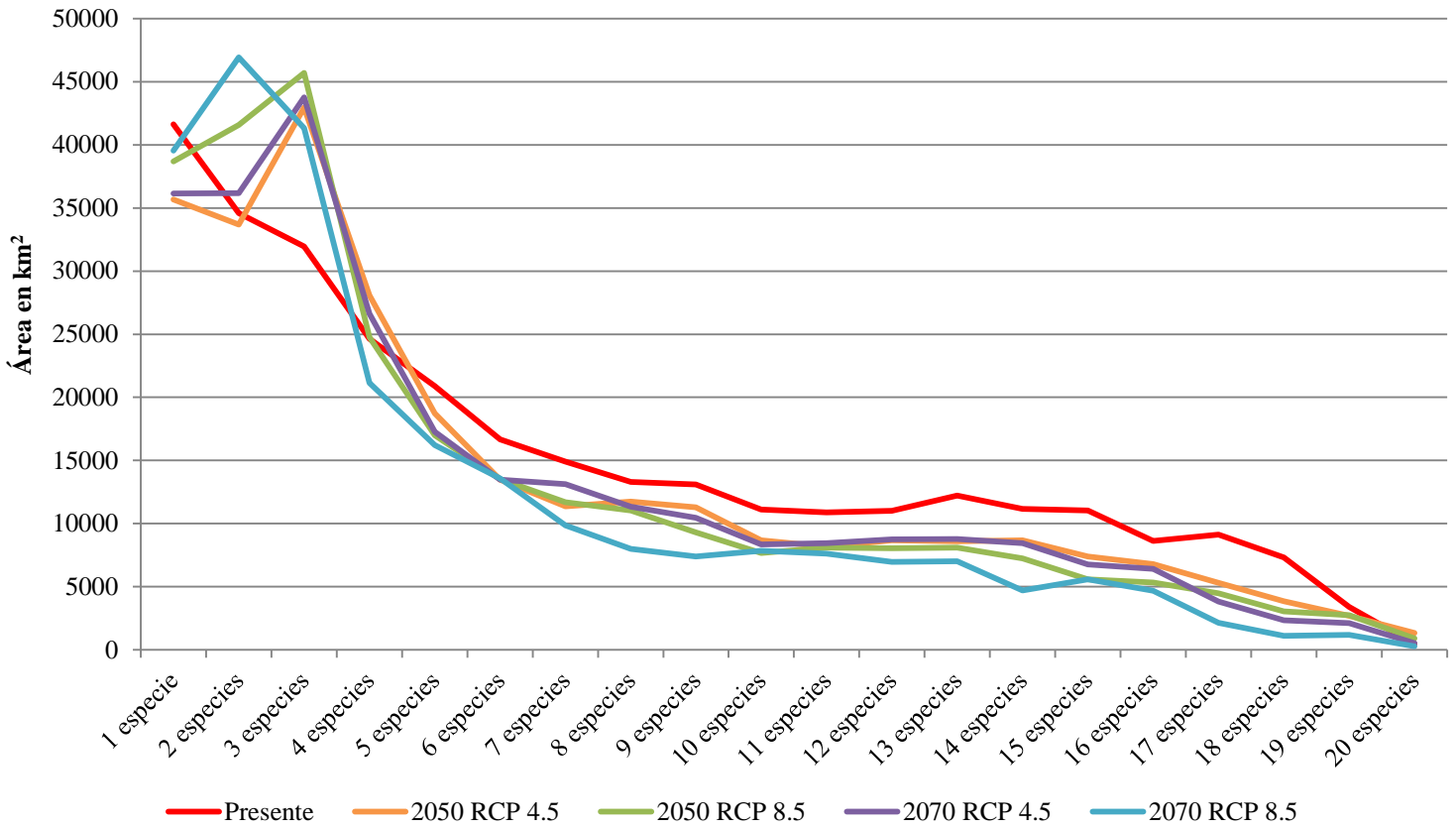


Figura 15. Diagrama que representa el área potencial ocupada por un determinado número de especies de aves de acuerdo a los mapas de riqueza de cada tiempo: presente, futuro 2050 y 2070 bajo los escenarios de cambio climático RCP 4.5 y RCP 8.5.

8. DISCUSIÓN

8.1 Cambios en la distribución potencial de aves andinas

Se espera que en el futuro el cambio climático tenga diferentes efectos sobre la distribución geográfica de las aves andinas (Parmesan, 2006; Velásquez–Tibatá et al., 2012 y Ramírez–Villegas et al., 2014). Respecto a esto se observaron especies cuyas áreas de distribución potencial sufrirían efectos negativos con reducciones drásticas en su rango, así como especies que se verían menos afectadas ante este. Sin embargo, la tendencia general para las especies de aves fue la reducción en sus áreas hacia el futuro con altos porcentajes de contracción para los escenarios de estabilización y pesimista, llegando a pérdidas máximas de 54% en el 2050 y 72% en el 2070.

Los efectos del cambio climático más drásticos se observaron en el escenario pesimista, el cual representa un alto crecimiento de la población, pocas mejoras energéticas, tecnológicas y la ausencia de políticas climáticas, así como altas demandas energéticas, incrementos en el uso de la tierra y altas emisiones de gases de efecto invernadero (Riahi et al., 2011). El cambio climático y sus consecuencias en el medio ambiente y en la sociedad, están determinados por la respuesta del sistema terrestre a los cambios en el forzamiento radiativo, pero estos cambios en el forzamiento radiativo dependerán en gran parte de como la humanidad responda a través de cambios en las tecnologías, economías, políticas y estilos de vida (Moss et al., 2010). Nuestros resultados señalan que los efectos del cambio climático sobre las aves andinas podrían ser similares en los años 2050 (RCP 8.5) y 2070 (RCP 4.5), indicando que si la humanidad sigue por el camino del escenario pesimista, los efectos del cambio climático ocurrirían a una velocidad mucho mayor de lo que se esperaría bajo el escenario de estabilización, es decir que las

reducciones de las áreas que ocurrirían para el año 2070 (RCP 4.5) podrían adelantarse 20 años, manifestándose en el año 2050. Este acelerado cambio climático en un corto plazo en la escala del tiempo, desafiaría los procesos de adaptación y evolución de las especies andinas (Ortiz & Zapata, 2010).

En términos generales nuestros resultados son más desalentadores que los propuestos para las aves amenazadas en áreas protegidas de Colombia, para las cuales las reducciones del área de distribución promedio en el 2050 podrían estar entre 33 y 43% si se considera un escenario optimista y pesimista respectivamente (Velásquez–Tibatá et al., 2012). Se debe considerar que las diferencias en los porcentajes entre este y otros estudios se podrían deber a los escenarios climáticos usados y la selección de especies de aves analizadas. Por ejemplo, Velásquez–Tibatá et al. (2012) incluyeron escenarios de cambio climático que actualmente son considerados desajustados, ya que las metas de reducción de gases de efecto invernadero no se alcanzaron (IPCC 2014a). Además, ellos incluyeron aves que habitan diferentes tipos de zonas de vida en Colombia, mientras que este estudio se limita a aves andinas.

Los resultados obtenidos concuerdan con los proyectados para otras especies de aves andinas. Por ejemplo para aves de altamontaña en Nariño se esperan reducciones de hasta el 70% para el 2080 bajo un escenario pesimista (Noguera–Urbano et al., 2013). Así mismo Ramírez–Villegas y colaboradores (2014) encuentran este tipo de efectos del cambio climático sobre la distribución de aves en los Andes Tropicales bajo un escenario pesimista y proyectan efectos más drásticos para las áreas de la mayoría de especies reduciéndose hasta en 50% para el año 2020, principalmente por su restricción a condiciones de altamontaña.

En este estudio, los efectos más severos y negativos del cambio climático sobre las áreas de distribución potencial se observaron en *Phalcoboenus carunculatus*, *Chalcostigma herrani*,

Grallaria quitensis y *Aglaeactis cupripennis*. Estas aves presentaron áreas de distribución potencial pequeñas y restringidas al páramo y al subpáramo, además sus poblaciones están confinadas a altas elevaciones, principalmente por encima de los 2600 m.s.n.m. (Hilty & Brown, 1986; Fjeldså & Krabbe, 1990; Ridgely & Greenfield, 2001). En las regiones altas de las montañas, se espera que las especies tengan mayores restricciones laterales y verticales para su distribución (La Sorte & Jetz, 2010). Por tanto, las especies de aves que están adaptadas a los ambientes de zonas más altas, sufrirán reducciones más drásticas en su distribución y en sus poblaciones a causa del cambio climático (Thomas, 2004; Parmesan, 2006; Jetz, Wilcove & Dobson, 2007; Ramírez-Villegas et al., 2014).

Se ha planteado que las aves con distribuciones restringidas son más vulnerables a la extinción, ya que pueden verse afectadas por pequeños eventos estocásticos como heladas o incendios (With & King, 1999; Huggett, 2004; Jetz et al., 2007; Işik, 2011), los cuales son frecuentes en condiciones de cambio climático. Esto se debe a que con el cambio climático se reduce el tamaño de los nichos climáticos disponibles (Kadmon, Farber & Danin, 2003; Deutsch, Tewksbury, Huey, Sheldon, Ghalambor, Haak & Martin, 2008; Dillon, Wang & Huey, 2010; Khaliq, Hof, Prinzing, Böhning-Gaese & Pfenninger, 2014). Además disminuye la continuidad del paisaje y se forman pequeños fragmentos aislados (Velásquez-Tibatá et al., 2012). Probablemente las reducciones en las áreas de distribución obtenidas en este estudio, sean un indicio de que el cambio climático incrementaría el riesgo de las aves andinas por la reducción de ambientes disponibles especialmente en paisajes fragmentados como es el caso de los Andes (Sodhi, Brook & Bradshaw, 2009; Larsen et al., 2012).

Por otra parte, se ha sugerido que las áreas de distribución amplias podrían actuar como un amortiguador contra el cambio climático (Jetz et al., 2007). Lo cual se pudo evidenciar en este

estudio, donde especies con áreas de distribución potencial más grandes como *Phyllomyias nigrocapillus*, *Anisognathus lacrymosus*, *Hemispingus superciliaris* e *Iridosornis rufivertex*, se verían menos afectadas ante el cambio climático. Estas especies se distribuyen entre el bosque altoandino y el subpáramo por lo que tendrían mayores posibilidades de responder favorablemente a las modificaciones del clima y posiblemente podrían evadir los cambios desplazándose a mayores altitudes, a diferencia de las que se encuentran restringidas a zonas más altas (Hilty & Brown, 1986; Fjeldså & Krabbe, 1990; Ridgely & Greenfield, 2001; Jetz et al., 2007; Bravo-Cadena, Sánchez, Rojas & Gelviz-Gelvez, 2011).

Considerando que la distribución actual de cada especie es distinta, sus respuestas frente al cambio climático podrían resultar diferentes y dependerán de las tolerancias climáticas de cada especie (Jetz et al., 2007; Velásquez–Tibatá et al., 2012). Así por ejemplo, las dos especies del género *Grallaria*, pueden ilustrar las respuestas específicas de las especies bajo el cambio climático. Estas especies, a pesar de pertenecer al mismo género mostraron diferentes efectos del cambio climático, en donde *Grallaria quitensis* podría ser una de las especies más afectadas sufriendo pérdidas muy marcadas en su área de distribución en Colombia, en donde gran parte de las áreas que ocupa en las cordilleras Central y Oriental se reduce sustancialmente. Mientras que en el Ecuador logra mantener una mayor estabilidad en sus áreas. Por otra parte, la especie *Grallaria rufula* muestra una reducción menor a través de su área de distribución tanto en Colombia como en el Ecuador. En estas dos especies, los efectos más drásticos se darían en *Grallaria quitensis* la cual presenta una menor distribución en el presente, y se encuentra a alturas mayores, y es más común en las zonas de paramo en comparación con la *Grallaria rufula* que es más común de bosque altoandino (Hilty & Brown, 1986; Fjeldså & Krabbe, 1990; Ridgely & Greenfield, 2001).

8.2 Cambios en la riqueza potencial de las veinte aves andinas

Nuestros resultados indican que en el presente se pueden encontrar menos áreas en donde se integran la totalidad de especies de aves analizadas (20) en comparación con las zonas que se podrían encontrar en el futuro, sin embargo, las áreas con una gran cantidad de especies (10-19) son mayores en el presente respecto a las esperadas en los diferentes escenarios hacia el futuro. Lo cual podría explicarse debido a que las aves se desplazarían a zonas más altas en búsqueda de condiciones adecuadas, con lo cual quedarían menos sitios con una mayor cantidad de especies y debido al ascenso y acumulación de las mismas en zonas con condiciones adecuadas, las áreas en donde confluyen las 20 especies hacia el futuro aumentarían (Parmesan, 2006; Bellard, Bertelsmeier, Leadley, Thuiller & Courchamp, 2012). La disminución general encontrada en las áreas también indica que las zonas que en el presente contaban con condiciones adecuadas gradualmente para los años 2050 y 2070 se transformarían en hábitats no adecuados.

Por otra parte, el hecho de que en el futuro se puedan observar más zonas con menos especies, además de indicar que las especies podrían desplazarse hacia áreas cercanas, también sugiere que las aves andinas analizadas podrían experimentar extinciones locales. Las especies responden de diferentes formas ante el cambio climático, por ejemplo pueden adaptarse fisiológica o fenológicamente a las nuevas condiciones y permanecer en el mismo lugar, o pueden dispersarse siguiendo las condiciones climáticas adecuadas (Opdam & Washer, 2004; Parmesan, 2006; Bellard et al., 2012). Si las especies no logran responder lo suficientemente rápido para enfrentar el cambio climático entonces pueden sufrir extinciones locales o globales (Bellard et al., 2012). Este tipo de extinciones como una consecuencia del cambio climático ya

han sido observadas tanto en flora como en fauna (Parmesan & Yohe, 2003; Thomas et al., 2004; Thomas, 2010; Cahill et al., 2012).

Extinciones locales principalmente se han reportado en las poblaciones que se encuentran en los bordes o límites del área de distribución de las especies, y han sido evidenciados mediante la contracción de dichos límites (MacCarty, 2001; Opdam & Washer, 2004; Cahill et al., 2012). Este también podría ser el caso para las aves andinas, donde según nuestras proyecciones hacia el futuro, se observó como patrón general la contracción de las áreas de distribución de las especies en sus límites encontrados en menores altitudes y la expansión de los límites de las áreas hacia mayores altitudes. Adicionalmente, hábitats fragmentados como los Andes, podrían imponer mayores dificultades y obstaculizar la dispersión de los individuos en búsqueda de condiciones adecuadas, aumentando el riesgo de extinciones locales en las poblaciones de las especies andinas (Opdam & Washer, 2004).

En general la riqueza de aves tiende a desplazarse a zonas altas en las montañas y a limitarse a pequeñas áreas que se conserven más estables climáticamente a través del tiempo (Parmesan, 2006; Ramírez-Villegas et al., 2014). El desplazamiento altitudinal de las especies hacia zonas más altas en respuesta al cambio climático ya ha sido evidenciado tanto en grupos animales como vegetales (Walther et al., 2002; Parmesan, 2006; Forero-Medina, Terborgh, Socolar y Pimm, 2011). Igualmente, ascensos altitudinales en la riqueza también se han proyectado hacia el futuro en respuesta ante el cambio climático (Jetz et al., 2007; Colwell et al., 2008; Ramírez-Villegas et al., 2014). Por ejemplo los ascensos en la riqueza de aves y plantas en los Andes tropicales reportados por Ramírez-Villegas y colaboradores (2014) para los años 2020 y 2050.

Los ascensos altitudinales sugieren cambios importantes en la biota andina, por ejemplo, los cambios rápidos en el clima y las modificaciones individuales en las áreas de cada especie, podrían provocar cambios drásticos en la composición y estructura de la comunidad generando en el futuro comunidades no análogas a las del presente (Williams & Jackson, 2007; Stralberg et al., 2009). 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 pueden liberarse de sus interacciones bióticas anteriores, de este modo también se afectarían interacciones esenciales como la polinización o la dispersión de semillas. Dichos cambios alterarían el funcionamiento de los ecosistemas andinos y desafiarían la capacidad de las especies para coexistir y adaptarse lo suficientemente rápido como para sobrevivir, tal como lo afirman Stralberg y colaboradores (2009).

Proyecciones para el futuro en los Andes tropicales revelan que las áreas de distribución de las plantas se pueden ver afectadas por el cambio climático, con un vasto número de especies que podrían llegar a extinguirse (Ramírez-Villegas et al., 2014). Igualmente, según proyecciones realizadas por el IDEAM (2002) para Colombia se esperan reducciones drásticas de las franjas de vegetación y de las zonas de vida, e incluso Alarcón y Pabón (2013) proyectan que las formaciones vegetales de páramo y las altoandinas desaparecerían a mediados del siglo XXI. Por lo tanto, si se considera que las especies de aves andinas están adaptadas a condiciones de alta montaña y co-dependen de la vegetación de alta montaña, entonces en un futuro no muy lejano, las especies andinas no tendrían áreas cercanas con hábitats adecuados hacia las cuales migrar y establecerse, disminuyendo drásticamente sus posibilidades para sobrevivir (Reid & Huq, 2005). Razón por la cual se deben incrementar los esfuerzos para identificar y conservar los refugios climáticos de aves.

El desarrollo de las plantas se ve afectado por variables ambientales como la temperatura, la precipitación y la concentración de CO₂ (Yepes & Buckeridge, 2011). Con el cambio climático dichas variables son modificadas, con lo cual la fenología y la fisiología de las plantas se altera (Parmesan & Yohe, 2003; Root, Price, Hall, Schneider, Rosenzweig & Pounds, 2003). La distribución y abundancia de las aves están estrechamente influenciadas principalmente por la estructura, composición y abundancia de la vegetación, así como por la disponibilidad del recurso alimenticio (Ramírez-Albores, 2006; MacGregor-Fors, 2008). Por lo tanto, cualquier efecto del cambio climático sobre la vegetación alteraría la estrecha relación entre plantas y aves. Lo cual sugiere que la reducción en la distribución de las plantas podría conducir directamente a reducciones en las poblaciones y en la distribución de las aves, especialmente de aquellas cuyo recurso alimenticio proviene principalmente de las plantas.

El cambio climático ha tenido y tendrá repercusiones en la fisiología y en la fenología en diferentes grupos animales, conduciendo al desacople de las relaciones entre especies que interactúan entre sí (Visser & Both, 2005; Parmesan, 2006). Así, las especies que se encuentran más arriba en la cadena trófica, por ejemplo aquellos que se alimentan de pequeños vertebrados, pueden verse afectados por la asincronía entre sus ciclos de vida y los de sus presas (Hughes, 2000). Este podría ser el caso para especies como *Phalacrocorax carunculatus* que se alimenta de pequeños mamíferos, anfibios y lagartos, y cuya distribución hacia el futuro se vio más afectada con fuertes tendencias a la contracción (Bierregaard, Jr Boesman, & Marks, 2016). Por otra parte, las especies insectívoras podrían beneficiarse con el cambio climático debido al aumento y la disponibilidad de insectos, los cuales proliferarán gracias a los cambios en la temperatura y precipitación (Roy, Güsewell & Harte, 2004). Este podría ser el caso del ave insectívora *Phyllomyias nigrocapillus*, la cual de acuerdo a nuestros resultados, es una de las especies que se

verá menos afectada hacia el futuro por el cambio climático. Es decir esta ave podría tener mayor estabilidad bioclimática, con lo cual se podría beneficiar de la disponibilidad de presas en un entorno de cambio climático.

Por otra parte, según Ramírez-Villegas y colaboradores (2014) las áreas que se mantendrían climáticamente más estables a través del tiempo bajo escenarios de cambio climático se encuentran en Nariño y Valle del Cauca en Colombia y en Pichincha e Imbabura en Ecuador. Sin embargo se pudo determinar que en Colombia estas áreas solo se encontrarían en los páramos del departamento de Nariño, mientras que para el Ecuador además de las áreas mencionadas, hay otras áreas climáticamente estables para las aves andinas en los páramos de las provincias de Carchi, Sucumbios, Orellana, Cañar y Azuay en Ecuador, que son zonas donde se predicen incrementos en la riqueza de aves. Nuestros resultados sugieren que estas áreas podrían mantenerse estables climáticamente, sin embargo esto debe ser corroborado en campo y complementarse con otros estudios.

Lo anterior indica que probablemente estas áreas estables podrían convertirse en zonas de refugio importantes dentro de los ecosistemas andinos en el futuro, pero es necesario tener en cuenta que eso dependerá de la vagilidad de las especies, así como de la idoneidad de hábitats y que las características de las áreas sean adecuadas para la vida y desarrollo de las especies (Foden et al., 2008).

Los refugios climáticos al ser zonas con bajas velocidades de cambio climático y que por tanto mantienen condiciones climáticas favorables, podrían proveer hábitats para la persistencia de las poblaciones a largo plazo y facilitar la supervivencia de las especies cuando el paisaje circundante sufre cambios climáticos extremos (Ashcroft, 2010; Keppel & Wardell-Johnson, 2012; Tzedakis, Emerson & Hewitt, 2013; Keppel, Mokany, Wardell-Johnson, Phillips,

Welbergen & Reside, 2015). Una de las respuestas más probables de las especies ante el cambio climático es migrar y persistir en refugios, los cuales también, para algunas especies con capacidades limitadas de dispersión constituyen una única opción para sobrevivir (Ashcroft, 2010; Keppel & Wardell-Johnson, 2012). Así estos refugios climáticos se convierten en componentes claves para la supervivencia de las especies, siendo necesario dirigir mayores esfuerzos para el entendimiento, identificación y protección de los refugios como prioridad en la planificación de la conservación de la biodiversidad (Game, Lipsett-Moore, Saxon, Peterson & Sheppard 2011; Keppel & Wardell-Johnson 2012; Keppel et al., 2015).

Dado que las actividades antropogénicas han fragmentado y aislado muchos hábitats andinos, para afrontar el cambio climático, no basta con proteger los refugios climáticos. Es necesario, proteger y establecer corredores biológicos que conecten los paisajes altitudinalmente y que conecten áreas actualmente protegidas permitiendo la migración de las especies en búsqueda de zonas con condiciones adecuadas (Delgado & Suárez-Duque, 2009; Larsen et al., 2012).

8.3 Limitaciones

Las proyecciones en este estudio se basaron en la distribución potencial de las especies (área donde se encuentran las condiciones ambientales disponibles para la existencia de la especie), asumiendo la misma capacidad de dispersión para todas ellas y considerando que serán capaces de ocupar toda el área proyectada hacia el futuro. Sin embargo numerosos estudios han demostrado la utilidad y validez de los modelos de distribución de especies en la gestión eficaz y en la toma de decisiones para la conservación de la biodiversidad (Hannah, Midgley & Millar,

2002; Pearson & Dawson, 2003; Raxworthy et al., 2003; Mateo et al., 2011). Por lo tanto sugerimos que se realicen verificaciones en campo para validar los modelos.

Es necesario tener en cuenta que la distribución de las especies, así como su desplazamiento dependerá de su capacidad de dispersión, de las barreras de migración, las interacciones bióticas, la capacidad adaptativa, así como de la fragmentación, pérdida del hábitat y la cobertura de la tierra entre otras variables importantes que no se consideraron. (Malcolm, Markham, Neilson & Garaci, 2002; Pearson, 2006; Kazakis, Ghosn, Vogiatzakis & Papanastasis, 2006). Por lo cual sugerimos que en posteriores estudios se incluyan algunas de estas variables para obtener modelos más realistas.

Factores importantes como la fragmentación, la pérdida del hábitat y la cobertura de la tierra podrían tener mayor impacto sobre la distribución de las especies andinas, donde las actividades humanas como la tala de bosques, la minería, el pastoreo, la quema y la expansión de la frontera agrícola ejercen alta presión (Jarvis, Touval, Castro, Schmitz, Sotomayor & Hyman, 2010). La intensificación de este tipo de actividades puede crear barreras para la migración y afectar la distribución de las especies, poniendo en peligro la biodiversidad andina, así como la capacidad de estos ecosistemas para suministrar servicios ambientales de gran importancia y de los que depende gran parte de la población humana (Feeley & Silman, 2010; Feeley et al., 2011, Anderson et al., 2012).

Las estimaciones realizadas por los modelos de distribución de especies además se ven afectadas por la incertidumbre que proviene de diferentes fuentes como los registros de ocurrencia, las variables climáticas del presente y las proyectadas para el futuro (Heikkinen Luoto, Araujo, Virkkala, Thuiller y Sykes, 2006; Beaumont, Pitman, Poulsen y Hughes, 2007).

Por lo cual, para disminuir dicha incertidumbre se aplicaron diferentes protocolos y se hicieron los ajustes necesarios para que los modelos alcancen la mayor validez.

CONCLUSIONES

- Este estudio proporciona una primera aproximación de los posibles efectos futuros del cambio climático sobre la avifauna andina de un importante hotspot de biodiversidad como los Andes del Norte. Es necesario recordar que los modelos son una aproximación de la realidad y deben ser interpretados como tal.
- Como patrón general para las veinte especies de aves analizadas, se observó que las áreas idóneas para la presencia potencial de las especies tienden a reducirse hacia el futuro bajo los dos escenarios de cambio climático, sin embargo la disminución fue mayor en el escenario pesimista, incluso llegándose a observar un adelanto de 20 años en los efectos del cambio climático de cumplirse el escenario RCP 8.5.
- El cambio climático afectará de diferente forma a las distribuciones de aves andinas. Las especies con rangos de distribución restringidos principalmente se verán afectadas ante el cambio climático, sufriendo reducciones de hasta aproximadamente la mitad de su área de distribución potencial bajo los dos escenarios de cambio climático para el año 2050 y reducciones mucho más drásticas de hasta el 72% hacia el 2070. Mientras que especies con áreas de distribución más grandes posiblemente se verán menos afectadas ante el cambio climático logrando mantener hasta un 68% de área estable hacia el futuro.
- Los núcleos de riqueza de las aves andinas hacia el futuro y como respuesta al cambio climático, posiblemente se desplazarían altitudinalmente hacia zonas más altas con condiciones idóneas y que se conserven más estables climáticamente, como las que se encontraron en los páramos de las Cordilleras Central y Occidental de Colombia y

Ecuador. Dichas zonas podrían servir como refugios importantes para la avifauna andina siendo necesario enfocar mayores esfuerzos para su comprensión y su conservación.

- Dado que el desplazamiento hacia mayores altitudes fue uno de los principales patrones observados en la distribución de las aves andinas hacia el futuro. Es sumamente importante implementar acciones para mantener la conectividad vertical en los paisajes andinos que permitan la dispersión y el desplazamiento de las especies andinas en búsqueda de condiciones adecuadas para su supervivencia.
- Las zonas de páramos y subpáramo son lugares que actualmente presentan condiciones climáticas extremas. Sin embargo, los modelos de distribución indican que la mayoría de aves andinas tendrían sus refugios en esas zonas. Por lo tanto, el cambio climático podría reducir las franjas de vegetación y con ello, como lo predicen los modelos se ocasionaría la reducción de las áreas de distribución de todas las especies de aves andinas.

RECOMENDACIONES

- Es urgente realizar estudios para analizar los efectos del cambio climático en otros grupos taxonómicos y observar las áreas en donde se integren la mayor cantidad de especies para poder identificar las áreas más idóneas en la conservación de la biodiversidad.
- Para obtener modelos más completos y realistas de los efectos del cambio climático sobre la distribución de las aves andinas es importante incrementar el número de especies a modelar e implementar variables importantes en los modelos como criterios de dispersión y de fragmentación del hábitat que permitan comprender mejor las interacciones entre los diferentes factores que afectan la distribución de las especies.
- Es necesario monitorear y evaluar las áreas que se reportaron climáticamente más estables a través el tiempo, para empezar a implementar estrategias de conservación.
- Se deben aumentar los esfuerzos de muestreo enfocados a ampliar los registros de ocurrencia de las especies de aves en zonas que no están bien representadas para evitar errores y disminuir la incertidumbre en los modelos.

Bibliografía

- Alarcón, J., & Pabón, J. D. (2012). El cambio climático y la distribución espacial de las formaciones vegetales en Colombia. *Colombia Forestal*, 16(2), 171–185.
- Anderson, R. P., & Raza, A. (2010). The effect of the extent of the study region on GIS models of species geographic distributions and estimates of niche evolution: preliminary tests with montane rodents (genus *Nephelomys*) in Venezuela. *Journal of Biogeography*, 37, 1378-1393.
- Anderson, R., & Martínez-Meyer, E. (2004). Modeling species's geographic distributions from preliminary conservation assessments: an implementation with the spiny pocket mice (*Heteromys*) of Ecuador. , 116,. *Biological Conservation*, 116, 167–170.
- Arreola, R. (2013). Distribución potencial de *Scolytus mundus* Wood y su comportamiento bajo escenarios de cambio climático en la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca. (Tesis inédita de pregrado). México D.F: Universidad Nacional Autónoma de México.
- Ashcroft, M. (2010). Identifying refugia from climate change. . *Journal of Biogeography*, 37(8), 1407–1413.
- Austin, M. P. (2002). Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling*, 157(2-3), 101–118.
- Barros, V. (2005). *El cambio climático global*. Buenos Aires: Libros del Zorzal.
- Barve, N., Barve, V., Jiménez-Valverde, A., Lira-Noriega, A., Maher, S. P., Peterson, A. T., y otros. (2011). The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecological Modelling*, 222(11), 1810–1819.

- Baselga, A., & Araújo, M. B. (2009). Individualistic vs. community modelling of species distributions under climate change. *Ecography*, *32*(1), 55–65.
- Beck, J., Ballesteros-Mejia, L., Buchmann, C. M., Dengler, J., Fritz, S. A., Gruber, B., y otros. (2012). What's on the horizon for macroecology? *Ecography*, *35*, 673–683.
- Becker, P. (2003). Biomonitoring with birds. En B. A. Markert, A. M. Breure, & H. G. Zechmeister, *Bioindicators y Biomonitors: Principles, Concepts, and Applications* (pág. 997). Netherlands: Elsevier Science Ltd.
- 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.
- Bierregaard , R. O., Jr, Boesman, P., & Marks, J. S. (2016). Carunculated Caracara (Phalcoboenus carunculatus). En J. del Hoyo, A. Elliott, J. Sargatal, D. A. Christie, & E. de Juana, *Handbook of the Birds of the World Alive*. Barcelona: Lynx Editions.
- Bleiweiss, R. (1998). Origins of hummingbird faunas. *Biological Journal of the Linnean Society*, *65*(1), 77–97.
- 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*, *1*(1), 8–17.
- Boria, R. A., Olson, L. E., Goodman, S. M., & Anderson, R. P. (2014). Spatial filtering to reduce sampling bias can improve the performance of ecological niche models. *Ecological Modelling*, *275*, 73–77.

- Bradley, R. S., Vuille, M., Diaz, H. F., & Vergara, W. (2006). Threats to water supplies in the tropical Andes. *Science*, 312(5781), 1755–1756.
- Bravo-Cadena, J., Sánchez, Rojas, G., & Gelviz-Gelviz, S. M. (2011). Estudio de la distribución de las especies frente al cambio climático. *Cuadernos de biodiversidad*, 35, 12-18.
- Brenes, A., & Saborío, V. F. (1995). *Elementos de climatología: su aplicación didáctica a Costa Rica*. San José, Costa Rica: Editorial Universidad Estatal a Distancia.
- Broennimann, O., Thuille, W., Hughes, G., Midgley, G. F., Alkmalde, J. M., & Guisan, A. (2006). Do geographic distribution, niche property and life form explain plants' vulnerability to global change? *Global Change Biology*, 12, 1079–1093.
- Brown, J. H., Stevens, G. C., & Kaufman, D. C. (1996). The geographic range: size, shape, boundaries, and internal structure. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27, 597–623.
- Cabrera, A., & Willink, A. (1973). *Biogeografía de América Latina*. Washington. D.C: Departamento de Asuntos Científicos. Secretaría General de la OEA.
- Cadena, D. (2011). Región de los Andes. En M. Cooper, *Aves en Colombia* (pág. 548). Bogotá, D. C., Colombia: Villegas Editores.
- Cahill, A. E., Aiello-Lammens, M. E., Fisher-Reid, M. C., Hua, X., Karanewsky, C. J., Ryu, H. Y., y otros. (2012). How does climate change cause extinction? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1750), 2012-1890.

- Carpenter, G., Gillison, A. N., & Winter, J. (1993). DOMAIN: a flexible modelling procedure for mapping potential distributions of plants and animals. *Biodiversity and Conservation*, 2(6), 667–680.
- Chapman, A. D. (2005). *Chapman, A. D. Principles and methods of data cleaning. Primary species and species–occurrence data*. Copenhagen: Report for the Global Biodiversity Information Facility.
- Ciesla, W. (1995). *Cambio climático, bosques y ordenamiento forestal, una visión de conjunto*. Roma: Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación.
- Colwell, R. K., Brehm, G., Cardelus, C. L., Gilman, A. C., & Longino, J. T. (2008). (2008). Global warming, elevation range shifts, and lowland biotic attrition in the wet tropics. *Science*, 322, 258—261.
- Cornejo, A., Díaz, A., Acuña, D., Oria, C., Carrillo, M., & Fano, G. (2004). *Escenarios del cambio climático en el Perú 2004 – 2050 Cuenca del Río Piura*. Lima–Perú: Servicio Nacional de Meteorología e Hidrología – SENAMHI.
- Crick, H. Q. (2004). The impact of climate change on birds. *Ibis*, 146(s1), 48–56.
- Cuesta, 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 23. Serie Páramo*, 28, 15—38.
- 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.

- Deutsch, C. A., Tewksbury, J. J., Huey, R. B., Sheldon, K. S., Ghalambor, C. K., Haak, D. C., y otros. (2008). Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *105*(18), 6668–6672.
- Dillon, M. E., Wang, G., & Huey, R. B. (2010). Global metabolic impacts of recent climate warming. *Nature*, *467*, 704–706.
- Dormann, C. F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., y otros. (2013). Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*, *36*, 027–046.
- Elton, C. (1927). *Animal Ecology*. . Chicago, USA: University of Chicago Press.
- Espinosa, D., Morrone, J., Llorente, J., & Flores, O. (2002). *Introducción al análisis de patrones en biogeografía histórica*. México: Las prensas de ciencias, Facultad de ciencias, UNAM.
- Feeley, K. J., & Silman, M. R. (2010). Modelling the responses of Andean and Amazonian plant species to climate change: the effects of georeferencing errors and the importance of data filtering. *Journal of Biogeography*, *37*(4), 733–740.
- Feeley, K. J., Silman, M. R., Bush, M. B., Farfan, W., García Cabrera, K., Saatchi, S., y otros. (2011). Upslope migration of andean trees. *Journal of Biogeography*, *38*(4), 783–791.
- Ferrier, S. (2002). Mapping spatial pattern in biodiversity for regional conservation planning: where to from here? . *Systematic Biology*, *51*(2), 331–363.

- Ferrier, S., Manion, G., Elith, J., & Richardson, K. (2007). Using generalized dissimilarity modelling to analyse and predict patterns of beta diversity in regional biodiversity assessment. *Diversity and Distributions*, 13(3), 252–264.
- Fielding, A. H., & Bell, J. F. (1997). A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation*, 24, 38–49.
- Fjeldså, J., & Krabbe, N. (1990). *Birds of the High Andes*. Copenhagen: Zoological Museum Copenhagen and Apollo Books.
- Flórez, A. (2000). Geomorfología de los páramos. En J. Rangel–Ch, *Colombia Diversidad Biótica III. La región de vida paramuna* (pág. 866). Bogotá, Colombia: Universidad Nacional de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales.
- Foden, W., Mace, G., Vié, J.-C., Angulo, A., Butchart, S., DeVantier, L., y otros. (2008). Species susceptibility to climate change impacts. En J. C. Vié, C. Hilton–Taylor, & S. N. Stuart, *Wildlife in a Changing World – An Analysis of the 2008 IUCN Red List of Threatened Species* (pág. 180). Gland, Switzerland: IUCN.
- Forero-Medina, G., Terborgh, J., Socolar, S. J., & Pimm, S. L. (2011). Elevational Ranges of Birds on a Tropical Montane Gradient Lag behind Warming Temperatures. . *PLoS ONE*, 6(12), e28535.
- Föster, P. (2001). The potential negative impacts of global climate change on tropical montane cloud forests. *Earth–Science Reviews*, 55, 73–106.
- Franklin, J. (2009). *Mapping species distributions: spatial inference and prediction*. Londres: Cambridge University Press.

- Frich, P., Alexander, L., Della-Marta, P., Gleason, B., Haylock, M., Klein Tank, A., y otros. (s.f.). Observed coherent changes in climatic extremes during the second half of the twentieth century. *Climate Research*, 19(3), 193–212.
- Friedman, J. H., Hastie, T., & Tibshirani, R. (2000). Additive logistic regression: a statistical view of boosting. *The Annals of Statistics*, 28(2), 337–407.
- Game, E. T., Lipsett-Moore, G., Saxon, E., Peterson, N., & Sheppard, S. (2011). Incorporating climate change adaptation into national conservation assessments. *Global Change Biology*, 17(10), 3150–3160.
- García-Moreno, J., & Fjeldså, J. (2000). Chronology and mode of speciation in the Andean avifauna. En G. Rheinwald, *Isolated Vertebrate Communities in the Tropics. Proceedings of the 4th International Symposium of Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig* (pág. 400). Germany: Bonn, Germany.
- Gavilán, R. G. (2008). La vegetación de alta montaña. En M. Redondo, M. Palacios, F. López, T. Santamaría, & D. Sánchez, *Avances en biogeografía* (pág. 174). Madrid: Universidad Complutense de Madrid, Facultad de Geografía e Historia.
- Gent, P. R., Danabasoglu, G., Donner, L. J., Holland, M. M., Hunke, C., Jayne, S. R., y otros. (2011). The Community Climate System Model Version 4. *Journal of Climate*, 24(19), 4973–4991.
- Graham, C. H., Silva, N., & Velásquez-Tibatá, J. (2011). Evaluating the potential causes of range limits of birds of the Colombian Andes. *Journal of Biogeography*, 10(37), 1863–1875.

- Grinnell, J. (1917). Field tests of theories concerning distributional control. *American Naturalist*, 51(602), 115–128.
- Hannah, L., Midgley, G. F., & Millar, D. (2002). Climate change-integrated conservation strategies. *Global Ecology and Biogeography*, 11, 485–495.
- Herzog, S. K., & Kattan, G. H. (2012). Patrones de biodiversidad y endemismo en las aves de los Andes tropicales. En S. K. Herzog, R. Martínez, P. M. Jørgensen, & H. Tiessen, *Cambio climático y biodiversidad en los Andes Tropicales* (pág. 348). París: Instituto Interamericano para la Investigación del Cambio Global (IAI), São José dos Campos y Comité Científico sobre Problemas del Medio Ambiente (SCOPE).
- Herzog, S. K., Jørgensen, P. M., Martínez Güingla, R., Martius, C., Anderson, E. P., Hole, D. G., y otros. (2010). *Efectos del cambio climático en la biodiversidad de los Andes tropicales: el estado del conocimiento científico. (Resumen para tomadores de decisiones y responsables de la formulación de políticas públicas)*. São José dos Campos, Brasil: Instituto Interamericano para la Investigación del Cambio Global (IAI).
- 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.
- Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G., & Jarvis, A. (2015). *WorldClim – Global Climate Data Free climate data for ecological modeling and GIS*. Obtenido de <http://www.worldclim.org/>
- Hilty, S. L., & Brown, W. L. (1986). *A Guide to the Birds of Colombia*. The United Kingdom: Princeton University Press.

- Holt, R. D. (1990). The microevolutionary consequences of climate change. *Trends in Ecology & Evolution*, 5, 311–315.
- Huggett, R. J. (2004). *Fundamentals of Biogeography*. Londres: Routledge.
- Hughes, L. (2000). Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in Ecology & Evolution*, 15(2), 56–61.
- Huntley, B., Collingham, Y. C., Green, R. E., Hilton, G. M., Rahbek, C., & Willis, S. (2006). Potential impacts of climate change upon geographical distributions of birds. *Ibis*, 148(s1), 8-28.
- Hutchinson, G. E. (1957). Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22, 415–427.
- IDEAM. (2002). *Páramos y ecosistemas Alto Andinos de Colombia en condición Hot Spot y Global Climatic Tensor*. (C. Castaño, Uribe, Ed.) Colombia: IDEAM.
- IPCC. (2014a). *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*. (C. B. Field, V. R. Barros, D. J. Dokken, K. J. Mach, M. D. Mastrandrea, T. E. Bilir, y otros, Edits.) Cambridge, United Kingdom and New York: Cambridge University Press.
- IPCC. (2014b). *Intergovernmental Panel on Climate Change: Climate Change 2014. In: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part B: Regional Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. (V. R. Barros, C. B. Field, D. J. Dokken, M. D. Mastrandrea, K. J.

- Mach, T. E. Bilir, y otros, Edits.) Cambridge, United Kingdom and New York: Cambridge University Press.
- Işik, K. (2011). Rare and endemic species: why are they prone to extinction? . *Turkish Journal of Botany*, 35(4), 411–417.
- Jackson, S. T., & Overpeck, J. T. (2000). Responses of plant populations and communities to environmental changes of the late Quaternary. *Paleobiology*, 26, 194–220.
- Järvinen , O., & Väisänen, R. A. (1979). Changes in bird populations as criteria of environmental changes. *Holarctic ecology*, 2, 75–80.
- Järvinen, O. (1983). How should a Finnish monitoring system of bird populations be implemented? (in Finnish with English abstract). *Ornis Fennica*, 60, 126–128.
- Jarvis, A., Touval, J. L., Castro Schmitz, M. S., Sotomayor, L., & Hyman, G. G. (2010). Assessment of threats to ecosystems in South America. *Journal for Nature Conservation*, 18(3), 180–188.
- Jetz, W., McPherson, J., & Guralnick, R. (2012). Integrating biodiversity distribution knowledge: toward a global map of life. *Trends in Ecology & Evolution*, 27(3), 151–159.
- Jetz, W., Wilcove, D. S., & Dobson, A. P. (2007). Projected impacts of climate and land-use change on the global diversity of birds. *PLoS Biology*, 6, e157.
- Josse, C., Cuesta, F., Navarro, G., Barrena , V., Cabrera, E., Chacón-Moreno, E., y otros. (2009). *Ecosistemas de los Andes del Norte y Centro. Bolivia, Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela*. Lima: 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.

Kadmon, R., Farber, O., & Danin, A. (2003). A systematic analysis of factors affecting the performance of climatic envelope models. *Ecological Applications*, 13(3), 853-867.

Karlén, W., & Kuylenstierna, J. (1996). On solar forcing of Holocene climate: Evidence from Scandinavia. *The Holocene*, 6(3), 359–365.

Kazakis, G., Ghosn, D., Vogiatzakis, I. N., & Papanastasis, V. (2006). Vascular plant diversity and climate change in the alpine zone of the Lefka Ori, Crete. *Biodiversity and Conservation*, 16(6), 1603–1615.

Keppel, G., & Wardell-Johnson, G. W. (2012). Refugia: keys to climate change management. *Global Change Biology*, 18(8), 2389–2391.

Keppel, G., Mokany, K., Wardell-Johnson, G. W., Phillips, B., Welbergen, J., & Reside, A. (2015). The capacity of refugia for conservation planning under climate change. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 13(2), 106-112.

Kramer-Schadt, S., Niedballa, J., Pilgrim, J. D., Schröder, B., Lindenborn, J., Reinfelder, V., y otros. (2013). The importance of correcting for sampling bias in MaxEnt species distribution models. *Diversity and Distributions*, 19(11), 1–14.

La Sorte, F. A., & Jetz, W. (2010). Avian distributions under climate change: towards improved projections. *Journal of Experimental Biology*, 213(6), 862-869.

Larsen, T. H., Brehm, G., Navarrete, H., Franco, P., Gómez, H., Mena, J. L., y otros. (2012). Desplazamientos de los rangos de distribución y extinciones impulsados por el cambio

- climático en los Andes Tropicales: síntesis y orientaciones. En S. K. Herzog, R. Martínez, , P. M. Jørgensen, & H. Tiessen, *Cambio Climático y Biodiversidad en los Andes Tropicales* (pág. 348). París: Instituto Interamericano para la Investigación del Cambio Global (IAI), São José dos Campos y Comité Científico sobre Problemas del Medio Ambiente (SCOPE).
- Lavenu, A. (2006). Neotectónica de los Andes entre 1°N y 47°S (Ecuador, Bolivia y Chile): una revisión. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 4(61), 504–524.
- Li, J., & Hilbert, D. W. (2008). LIVES: a new habitat modelling technique for predicting the distribution of species' occurrences using presence-only data based on limiting factor theory. *Biodiversity and Conservation*, 13(3), 3079–3095.
- Lomolino, M., Sax, D., & Brown, J. (2004). *Foundations of Biogeography: Classic Papers with Commentaries*. Chicago, USA: The University of Chicago Press.
- López, D. C. (2014). Predicción de la futura distribución potencial de *Quercus humboldtii* bajo diferentes escenarios de cambio climático. (Tesis inédita de maestría). Ecuador: Universidad San Francisco de Quito. Colegio de Posgrados.
- Lovejoy, T. E. (2008). Climate change and biodiversity. *Review scientific and technical of the Office international des Epizooties*, 27(2), 1–8.
- MacGregor-Fors, I. (2008). Relation between habitat attributes and bird richness in a western Mexico suburb. *Landscape and Urban Planning*, 84, 92–98.

- Magaña, V. (2010). *Guía para generar y aplicar escenarios probabilísticos regionales de cambio climático en la toma de decisiones*. Ciudad de México: Centro de Ciencias de la Atmósfera UNAM- Instituto Nacional de Ecología.
- Malcolm, J. R., Markham, A., Neilson, R. P., & Garaci, M. (2002). Estimated migration rates under scenarios of global climate change. *Journal of Biogeography*, 29(7), 835- 849.
- Marengo, J. A., Pabón, J. D., Díaz, A., Rosas, G., Ávalos, G., Montealegre, E., y otros. (2012). Cambio climático: evidencias y futuros escenarios en la región andina. En S. K. Herzog, R. Martínez, P. M. Jørgensen, & H. Tiessen, *Cambio Climático y Biodiversidad en los Andes Tropicales*. París: Instituto Interamericano para la Investigación del Cambio Global (IAI), São José dos Campos y Comité Científico sobre Problemas del Medio Ambiente (SCOPE).
- Martínez, C., & Remache, G. (2011). Ecuador: vegetación natural y cambio climático en los Andes de Ecuador. En Á. M. Felicísimo, M. Ramírez, E. Posada, F. Fonseca, F. Berenguer, C. Martínez, y otros, *FORCLIM, Bosques y cambio global. 2. Colombia-Ecuador* (pág. 138). Madrid: CYTED.
- Masui, T., Matsumoto, K., Hijioka, Y., Kinoshita, T., Nozawa, T., Ishiwatari, S., y otros. (2011). An emission pathway for stabilization at 6 Wm⁻² radiative forcing. *Climatic Change*, 109, 59–76.
- Mateo, R., Felicísimo, Á., & Muñoz, J. (2011). Modelos de distribución de especies: Una revisión sintética. *Revista chilena de historia natural*, 84(2), 217–240.
- Mateo, R., Felicísimo, Á., & Muñoz, J. (2011). Modelos de distribución de especies: Una revisión sintética. *Revista chilena de historia natural*, 84(2), 217–240.

- McCarty, J. (2001). Ecological consequences of recent climate change. *Conservation Biology*, 15(2), 320–331.
- Melillo, J. M., Prentice, I. C., Farquhar, G. D., Schulze, E. D., & Sala, O. E. (1995). Terrestrial biotic responses to environmental change and feedbacks to climate. En J. T. Houghton, L. G. Meira Filho, B. A. Callander, N. Harris, A. Kattenberg, & K. Maskell, *Climate Change 1995: The Science of Climate Change* (pág. 572). Australia: Cambridge University Press.
- Morueta-Holme, N., Fløjgaard, C., & Svenning, J.-C. (2010). Climate Change Risks and Conservation Implications for a Threatened Small-Range Mammal Species. *PLoS ONE*, 5(4), e10360.
- Moss, R., Edmonds, J. A., Hibbard, K. A., Manning, M. R., Rose, S. K., van Vuuren, D. P., y otros. (2010). The next generation of scenarios for climate change research and assessment. *Nature*, 463, 747–756.
- Nesje, A., & Johannessen, T. (1992). What were the Primary Forcing Mechanisms of High-Frecuence Holocene Climate and Glacier Variarions? *The Holocene*, 2(1), 78-89.
- Newton, I. (1998). *Population Limitation in Birds*. Londres: Academic Press.
- Newton, I. (2003). *Speciation and Biogeography of Birds*. California USA: Academic Press. Elsevier Science.
- Newton, I. (2004). The speciation and biogeography of birds. *The Auk*, 121(4), 1296–1298.

- Nix, H. (1986). A biogeographic analysis of Australian elapid snakes. En R. Longmore, *Atlas of Elapid Snakes of Australia. Australian Flora and Fauna Series Number 7* (pág. 115). Canberra: Australian Government Publishing Service.
- Noguera–Urbano, E. A., & Escalante, T. (2014). Datos geográficos de los murciélagos (Chiroptera) en el Neotrópico. *Revista de Biología Tropical*, 62(1), 211–225.
- Noguera–Urbano, E. A., Ramírez, F., & Calderón–Leyton, J. J. (2013). *Efecto del cambio climático sobre la distribución de aves y mamíferos en los páramos y zonas de altamontaña nariñense*. Pasto: Asociación GAICA.
- Oglesby, R., & Rowe, C. (2010). *La ciencia del cambio climático. Manual práctico para tomadores de decisiones en Mesoamérica*. Nueva York: Banco Interamericano de Desarrollo.
- Olson, D. M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E. D., Burgess, N. D., Powell, G. V., Underwood, E. C., y otros. (2001). Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth A new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity. *BioScience*, 51(11), 933-938.
- Opdam, P., & Washer, D. (2004). Climate change meets habitat fragmentation: linking landscape and biogeographical scale levels in research and conservation. *Biological conservation*, 117(3), 285-297.
- 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), 1–20.

- Ortiz, A. C., & Zapata, P. J. (2010). Implicaciones históricas y biológicas del cambio climático. *NOVA Publicación Científica en Ciencias Biomédicas*, 8(13), 102-114.
- Parmesan, C. (2006). Ecological and evolutionary response to recent climatic change. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 37, 637–669.
- Parmesan, C., & Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421, 37–42.
- Pawar, S., Koo, M. S., Kelley, C., Ahmedc, F. M., Chaudhuri, S., & Sarkar, S. (2007). Conservation assessment and prioritization of areas in Northeast India: Priorities for amphibians and reptiles. *Biological conservation*, 136, 346–361.
- Pearson, R. (2006). Climate change and the migration capacity of species. *Trends in Ecology and Evolution*, 3, 111-113.
- Pearson, R. G. (2007). *Species' Distribution Modeling for Conservation Educators and Practitioners. Synthesis*. . Obtenido de American Museum of Natural History. : <http://ncep.amnh.org>.
- Pearson, R. G., Raxworthy, C., Nakamura, M., & Peterson, T. (2007). Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography*, 34, 102–117.
- Pearson, R., & Dawson, T. (2003). Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimatic envelopes models useful? *Global Ecology and Biogeography*, 12, 361–371.

- Peterson, A. T., Sánchez, V., Soberón, J., Bartley, J., Buddemeier, R., & Navarro, A. (2001). Effects of global climate change on geographic distributions of Mexican Cracidae. *Ecological Modelling*, *144*, 21–30.
- Peterson, A. T., Soberón, J., Anderson, R. P., Pearson, R., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M., y otros. (2011). *Ecological Niches and Geographic Distributions*. United States of America: Princeton University Press.
- Phillips, S. J., Dudík, M., & Schapire, R. (2011). *A brief tutorial on MaxEnt*. New Jersey, USA.: AT&T Labs-Research, Princeton University, and the Center for Biodiversity and Conservation, American Museum of Natural History. Obtenido de <https://www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent/tutorial/tutorial.doc>
- Phillips, S. J., & Dudík, M. (2008). Modeling of species distributions with Maxent: New extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, *31*, 161–175.
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., & Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, *190*, 231–259.
- Pliscoff, P., & Fuentes–Castillo, T. (2011). Modelación de la distribución de especies y ecosistemas en el tiempo y en el espacio: una revisión de las nuevas herramientas y enfoques disponibles. *Revista de Geografía Norte Grande*, *48*, 61–79.
- Pounds, A. J., Fogdon, M. P., & Cambell, J. H. (1999). Biological response to climate change on a tropical mountain. *Nature*, *398*, 611–615.
- Radosavljevic, A., & Anderson, R. P. (2013). Making better MAXENT models of species distributions: complexity, overfitting and evaluation. *Journal of Biogeography*, 1–15.

- Ramírez-Albores, J. (2006). Variación en la composición de comunidades de aves en la Reserva de la Biosfera Montes Azules y áreas adyacentes, Chiapas, México. *Biota Neotropical*, 6(2), 1-19.
- Ramírez-Villegas, J., Cuesta, F., Devenishe, C., Peralvod, M., Jarvisa, A., & Arnillas, C. (2014). Using species distributions models for designing conservation strategies of Tropical Andean biodiversity under climate change. *Journal for Nature Conservation*, 22(5), 391-404.
- Raxworthy, C. J., Martínez-Meyer, E., Horning, N., Nussbaum, R. A., Schneider, G. E., Ortega-Huerta, M. A., y otros. (2003). Predicting distributions of known and unknown reptile species in Madagascar. *Nature Biotechnology*, 426, 837-841.
- Reid, H., & Huq, S. (2005). Climate change: Biodiversity and livelihood impacts. En C. Robledo, M. Kanninen, & L. Pedron, *Tropical forest and adaptation to climate change In search of synergies* (pág. 186). Bogor, Indonesia: Center for International Forestry Research (CIFOR).
- Renjifo, L. M., Franco-Maya, A. M., Amaya-Espinel, J. D., Kattan, G. H., & López-Lanús, B. (2002). *Libro Rojo de aves de Colombia*. Bogotá, Colombia: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander Von Humboldt y Ministerio de Medio Ambiente.
- Renjifo, L. M., Gomez, M. F., Velásquez-Tibatá, J., Amaya-Villareal, A., Kattan, G. H., Amaya-Espinel, J. D., y otros. (2014). *Libro Rojo de aves de Colombia*. Bogotá, Colombia: Editorial Pontificia Universidad Javeriana, Instituto Humboldt.
- Riahi, K., Rao, S., Krey, V., Cho, C., Chirkov, V., Fischer, G., y otros. (2011). RCP 8.5—A scenario of comparatively high greenhouse gas emissions. *Climatic Change*, 109, 33–57.

- Ridgely, R. S., & Greenfield, P. J. (2001). *The birds of Ecuador*. New York: Cornell University Press.
- Romero, J. (2012). El bosque Alto–Andino: una oportunidad para llevar al educando al aprendizaje significativo y a las estrategias de conservación. (Tesis inédita de maestría). Bogotá D.C.: Universidad Nacional de Colombia.
- Root, T. L., Price, J. T., Hall, K. R., Schneider, S. H., Rosenzweig, C., & Pounds, J. A. (2003). (2003). Fingerprints of global warming on wild animals and plants. , . *Nature*, *421*, 57-60.
- Root, T. L., MacMynowski, D., Mastrandrea, M., & Schneider, S. (2005). Human–modified temperatures induce species changes: Joint attribution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *102*(21), 7465–7469.
- Roy, B. A., Güsewell, S., & Harte, J. (2004). Response of plant pathogens and herbivores to a warming experiment. *Ecology*, *85*(9), 2570-2581.
- Sala, O. E., Chapin III., F. E., Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., y otros. (2000). Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, *287*, 1770–1774.
- Soberón , J., & Nakamura, M. (2009). Niches and distributional areas : Concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *2*(106), 19644–19650.
- Soberón, J. (2015). *Nichos y Áreas de Distribución*. CONABIO. Comisión nacional para el conocimiento y el uso de la biodiversidad. Obtenido de <http://nicho.conabio.gob.mx/>.
- Soberón, J., & Peterson, A. T. (2005). Interpretation of models of fundamental ecological niches and species’ distributional areas. *Biodiversity Informatics*, *2*, 1-10.

- Sodhi, N. S., Brook, B. W., & Bradshaw, C. J. (2009). Causes and Consequences of Species Extinctions. En S. A. Levin, *The Princeton Guide to Ecology* (pág. 848). New Jersey: Princeton University Press.
- Stenseth, N. C., Mysterud, A., Ottersen, G., Hurrell, J. W., Chan, K. S., & Lima, M. (2002). Ecological effects of climate fluctuations. *Science*, 297, 1292–1296.
- Stralberg, D., Jongsomjit, D., Howell, C. A., Snyder, M. A., Alexander, J. D., Wiens, J. A., y otros. (2009). Re-shuffling of species with climate disruption: a no-analog future for California birds?. *PLoS One*, 4(9), e6825.
- Suárez del Moral, P., & Chacón–Moreno, E. (2011). Modelo espacial de distribución del ecotono bosque–páramo en los Andes venezolanos. Ubicación potencial y escenarios de cambio climático. *ECOTRÓPICOS*, 24(1), 3–25.
- Thomas, C. D. (2010). Climate, climate change, and range boundaries. *Diversity and Distributions*, 16(3), 488–495.
- Thomas, C. D., Cameron, A., Green, R. E., Bakkenes, M., Beaumont, L. J., Collingham, Y. C., y otros. (2004). Extinction risk from climate change. *Nature*, 427, 145–149.
- Thomson, A. M., Calvin, K. V., Smith, S. J., Kyle, G. P., Volke, A., Patel, P., y otros. (2011). RCP4.5: a pathway for stabilization of radiative forcing by 2100. *Climatic Change*, 109, 77–94.
- Trenberth, K. (2011). Changes in precipitation with climate change. *Climate Research*, 47, 123–138.

- Tzedakis, P., Emerson, B. C., & Hewitt, G. M. (2013). Cryptic or mystic? Glacial tree refugia in northern Europe. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(12), 696–704.
- 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.
- van der Hammen, T. (1992). Global change, biodiversity and conservation of neotropical montane forest. En S. Churchill, H. Balslev, E. Forero, & J. Luteyn, *Biodiversity and conservation of neotropical montane forest* (pág. 702). New York: New York Botanical Garden.
- van Vuuren, D. P., Stehfest, E., den Elzen, M. G., Kram, T., van Vliet, J., Deetman, S., y otros. (2011b). RCP2.6: Exploring the possibility to keep global mean temperature change below 2°C. *Climatic Change*, 109(1-2), 95–116.
- van Vuuren, D., Edmonds, J., Thomson, A., Riahi, K., Thomson, A., Hibbard, K., y otros. (2011a). The representative concentration pathways: an overview. *Climatic Change*, 109, 5–31.
- VanDerWal, J., Shoo, L. P., Graham, C., & Williams, S. E. (2009). Selecting pseudo-absence data for presence-only distribution modeling: how far should you stray from what you know? *Ecological Modelling*, 220(4), 589–594.
- Velásquez–Tibatá, J., Salaman, P., & Graham, C. H. (2012). 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.

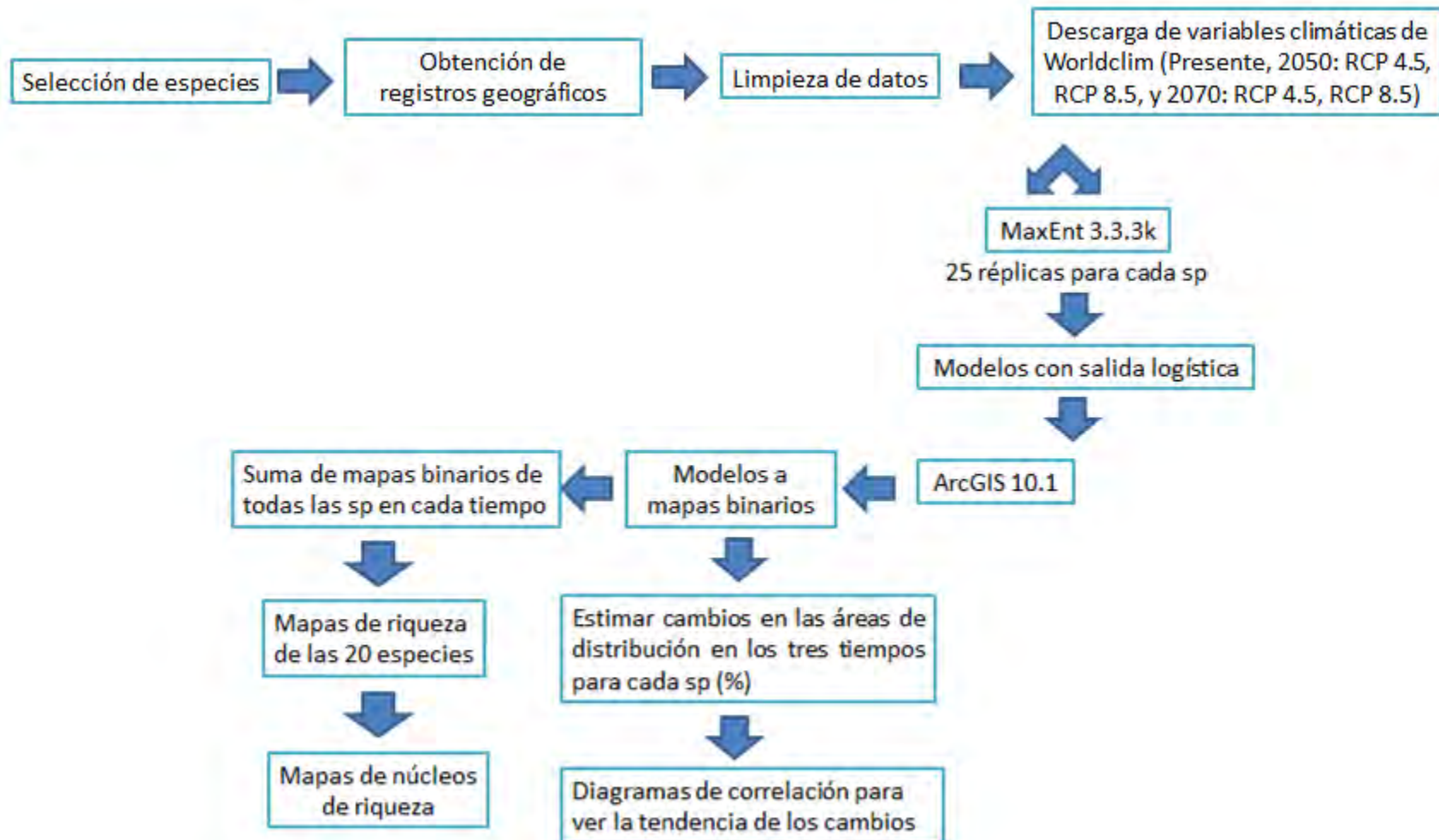
- Virkkala, R., Pöyry, J., Heikkinen, R. K., Lehikoinen, A., & Valkama, J. (2014). Protected areas alleviate climate change effects on northern bird species of conservation concern. *Ecology and evolution*, *15*(4), 2991–3003.
- Visser, M. E., & Both, C. (2005). Shifts in phenology due to global climate change: the need for a yardstick. *Proceedings of the Royal Society: Biological Sciences*, *272*, 2561–69.
- Viullemier, F. (1969). Pleistocene speciation in birds living in the high andes. *Nature*, *223*, 1179–1180.
- Walther, G. R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T. J., y otros. (2002). Ecological responses to recent climate change. *Nature*, *416*, 389-395.
- Walther, G., Beibner, S., & Burga, A. (2005). Trends in the upward shift of alpine plants. *Journal of Vegetation Science*, *16*(5), 541–548.
- Williams, J. W., & Jackson, S. T. (2007). Novel climates, no-analog communities, and ecological surprise. *Frontiers in Ecology and the environment*, *5*(9), 475–482.
- Wisz, M. S., Pottier, J., Kissling, W. D., Pellissier, L., Lenoir, J., Damgaard, C. F., y otros. (2012). The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: implications for species distribution modeling. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, *88*(1), 15–30.
- With, K. A., & King, A. W. (1999). Extinction thresholds for species in fractal landscapes. *Conservation Biology*, *13*(2), 314–326.
- WWF. (2015). *World Wide Fund For Nature: Northern Andean Montane Forests*. Obtenido de http://wwf.panda.org/about_our_earth/ecoregions/northandean_montane_forests.cfm

Yepes, A., & Buckeridge, M. S. (2011). Respuestas de las plantas ante los factores ambientales del cambio climático global - revisión. *Colombia Forestal*, 14(2), 213-232.

Zunino, M., & Palestrini, C. (1991). El concepto de especie y la biogeografía. *Annals of Biology*, 17(6), 85-88.

ANEXOS

Anexo 1. Diagrama de flujo de los métodos.



Anexo 2. Variables bioclimáticas seleccionadas para la construcción de los modelos de cada especie en el programa MAXENT.

Especies	Variables bioclimáticas																		
	Bio_1	Bio_2	Bio_3	Bio_4	Bio_5	Bio_6	Bio_7	Bio_8	Bio_9	Bio_10	Bio_11	Bio_12	Bio_13	Bio_14	Bio_15	Bio_16	Bio_17	Bio_18	Bio_19
<i>Ampelion rubrocristatus</i>		X	X	X		X	X					X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Phalcoboenus carunculatus</i>		X	X	X			X					X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Grallaria quitensis</i>		X	X	X			X					X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Grallaria rufula</i>		X	X	X		X	X					X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Anisognathus igniventris</i>		X	X	X		X	X					X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Hemispingus superciliaris</i>		X	X	X		X	X					X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Thlypopsis ornata</i>		X	X	X			X					X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Iridosornis rufivertex</i>			X	X			X					X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Buthraupis eximia</i>		X	X	X			X					X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Dubusia taeniata</i>		X	X	X			X					X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Urothraupis stolzmanni</i>			X	X			X					X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Aglaeactis cupripennis</i>		X	X	X		X	X					X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Coeligena lutetiae</i>		X	X	X			X					X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Chalcostigma herrani</i>		X	X	X			X					X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Oxyopogon guerinii</i>		X	X	X			X					X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Anisognathus lacrymosus</i>		X	X	X			X					X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Mecocerculus leucophrys</i>		X	X	X		X	X					X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Ochthoeca frontalis</i>		X	X	X		X	X					X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Ochthoeca fumicolor</i>		X	X	X		X	X					X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Phyllomyias nigrocapillus</i>		X	X	X			X					X	X	X	X	X	X	X	X

Anexo 3. Número de registros de distribución geográfica de las especies de estudio. Se indican los registros obtenidos inicialmente así como los registros utilizados en el análisis.

Especie	Registros iniciales	Registros utilizados
<i>Aglaeactis cupripennis</i>	1529	140
<i>Ampelion rubrocristatus</i>	2057	176
<i>Anisognathus igniventris</i>	295	178
<i>Anisognathus lacrymosus</i>	3280	118
<i>Buthraupis eximia</i>	1358	20
<i>Chalcostigma herrani</i>	3362	35
<i>Coeligena lutetiae</i>	903	44
<i>Dubusia taeniata</i>	1458	112
<i>Grallaria quitensis</i>	684	75
<i>Grallaria rufula</i>	498	115
<i>Hemispingus superciliaris</i>	1644	131
<i>Iridosornis rufivertex</i>	1222	58
<i>Mecocerculus leucophrys</i>	4140	194
<i>Ochthoeca frontalis</i>	529	59
<i>Ochthoeca fumicolor</i>	2539	172
<i>Oxypogon guerinii</i>	86	15
<i>Phalcoboenus carunculatus</i>	79	40
<i>Phyllomyias nigrocapillus</i>	1335	97
<i>Thlypopsis ornata</i>	513	76
<i>Urothraupis stolzmanni</i>	42	24

Anexo 4. Mapas de distribución potencial de las veinte especies de aves andinas, para el presente, el futuro 2050 (RCP4.5 y RCP 8.5) y el futuro 2070 (RCP4.5 y RCP 8.5) mostrando el área estable, área perdida (contracción) y área ganada (expansión) con respecto al presente.

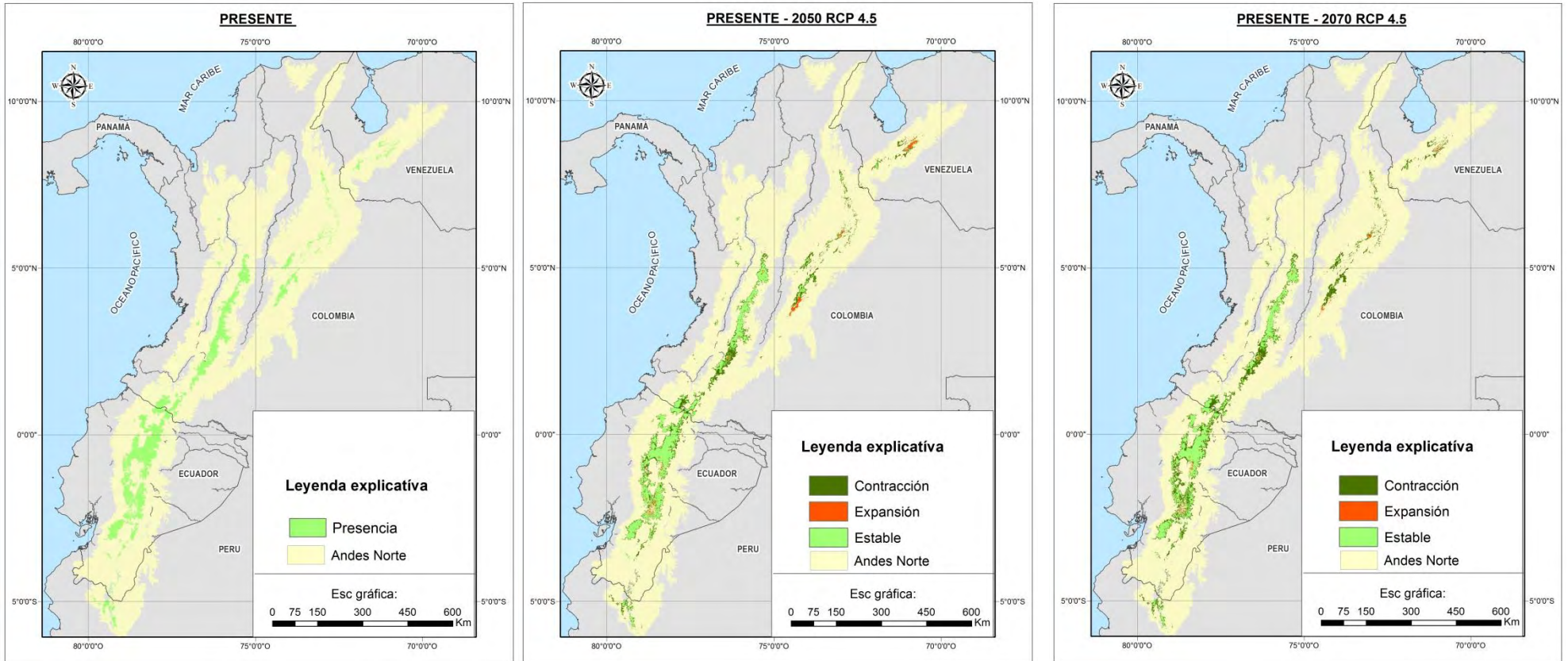


Figura 1. Mapas de distribución potencial de *Aglaeactis cupripennis* para el presente y para el futuro 2050 y 2070 (RCP4.5).

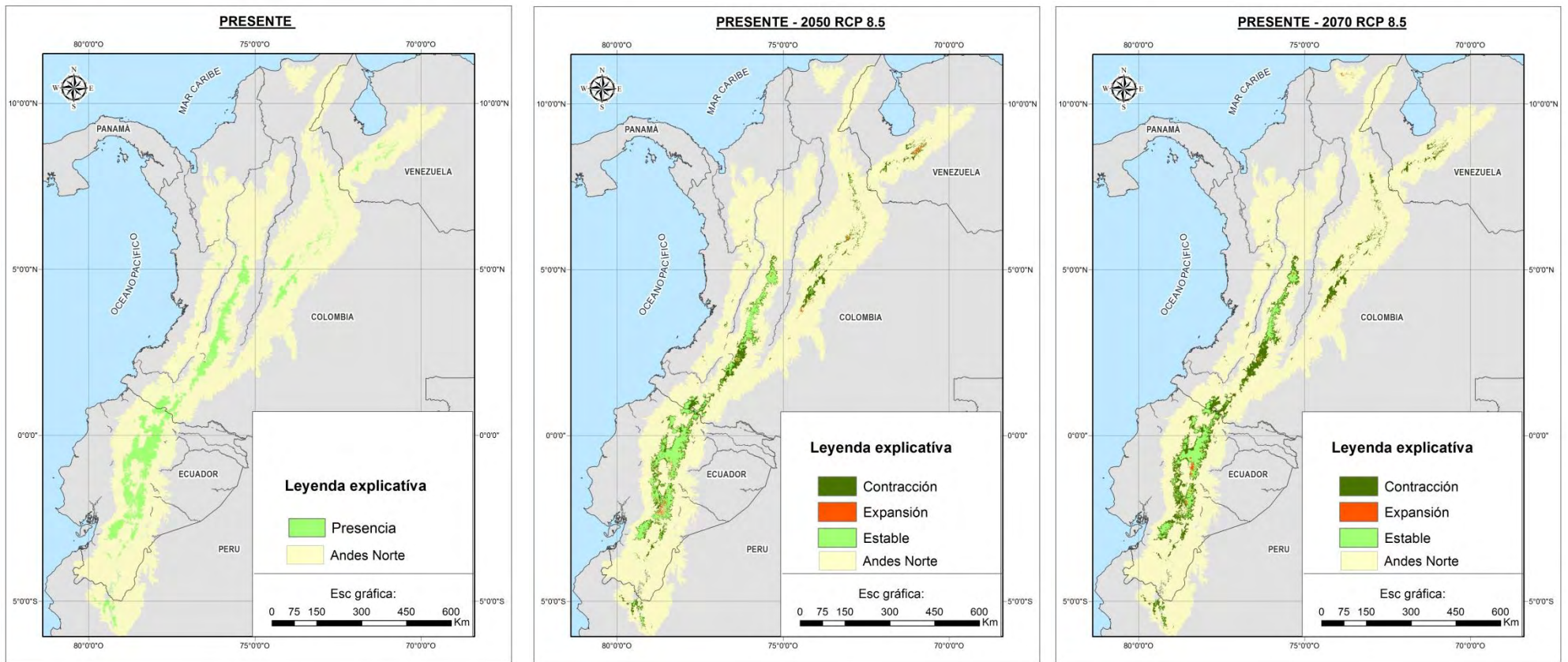


Figura 2. Mapas de distribución potencial de *Aglaeactis cupripennis* el presente y para el futuro 2050 y 2070 (RCP 8.5).

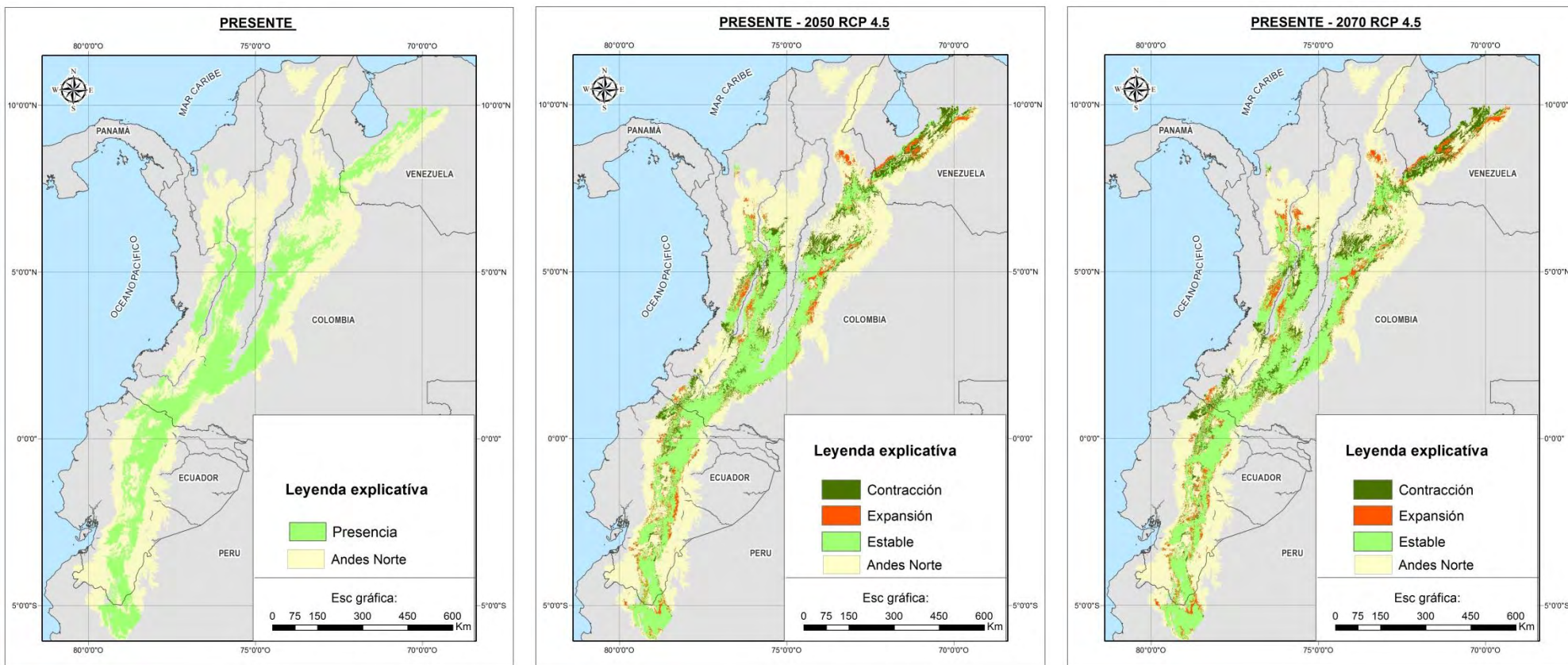


Figura 3. Mapas de distribución potencial de *Anisognathus lacrymosus* el presente y para el futuro 2050 y 2070 (RCP4.5).

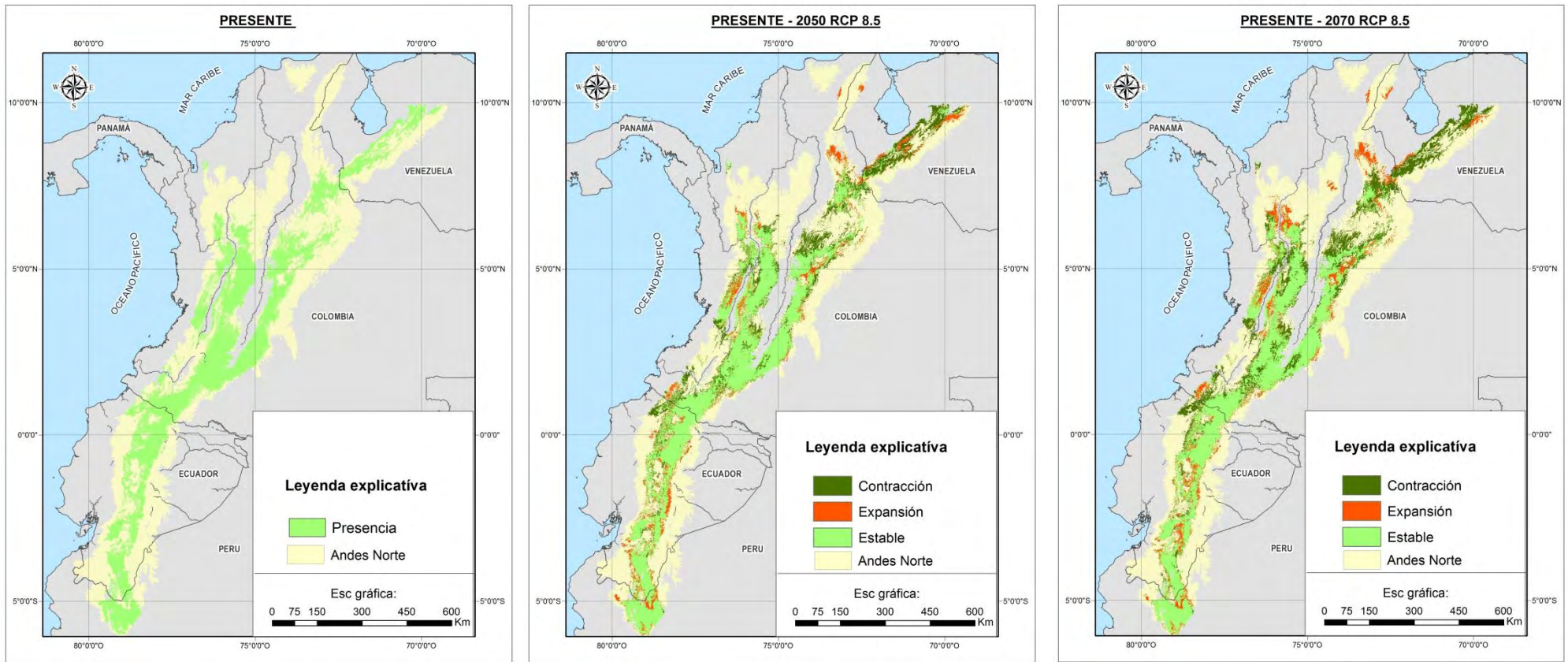


Figura 4. Mapas de distribución potencial de *Anisognathus lacrymosus* para el presente y para el futuro 2050 y 2070 (RCP 8.5).

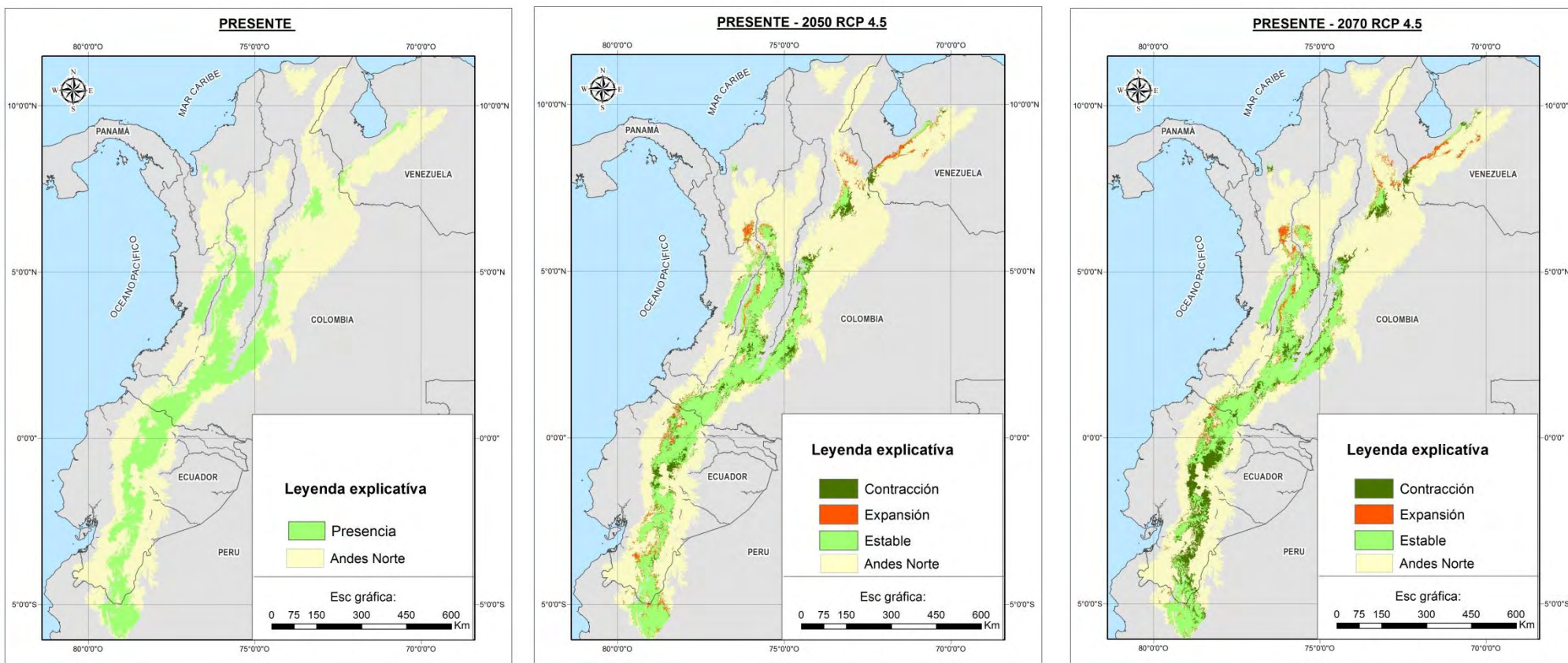


Figura 5. Mapas de distribución potencial de *Coeligena lutetiae* para el presente y para el futuro 2050 y 2070 (RCP4.5).

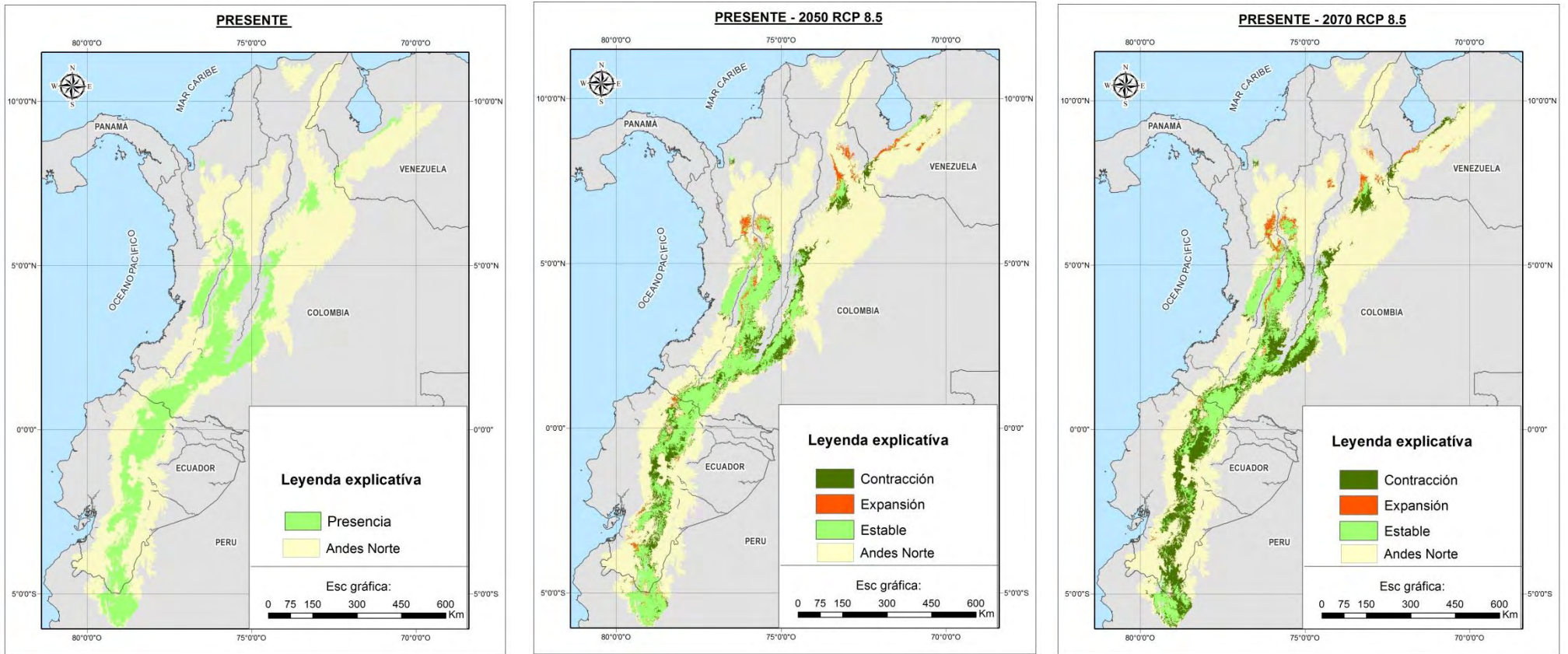


Figura 6. Mapas de distribución potencial de *Coeligena lutetiae* para el presente y para el futuro 2050 y 2070 (RCP 8.5).

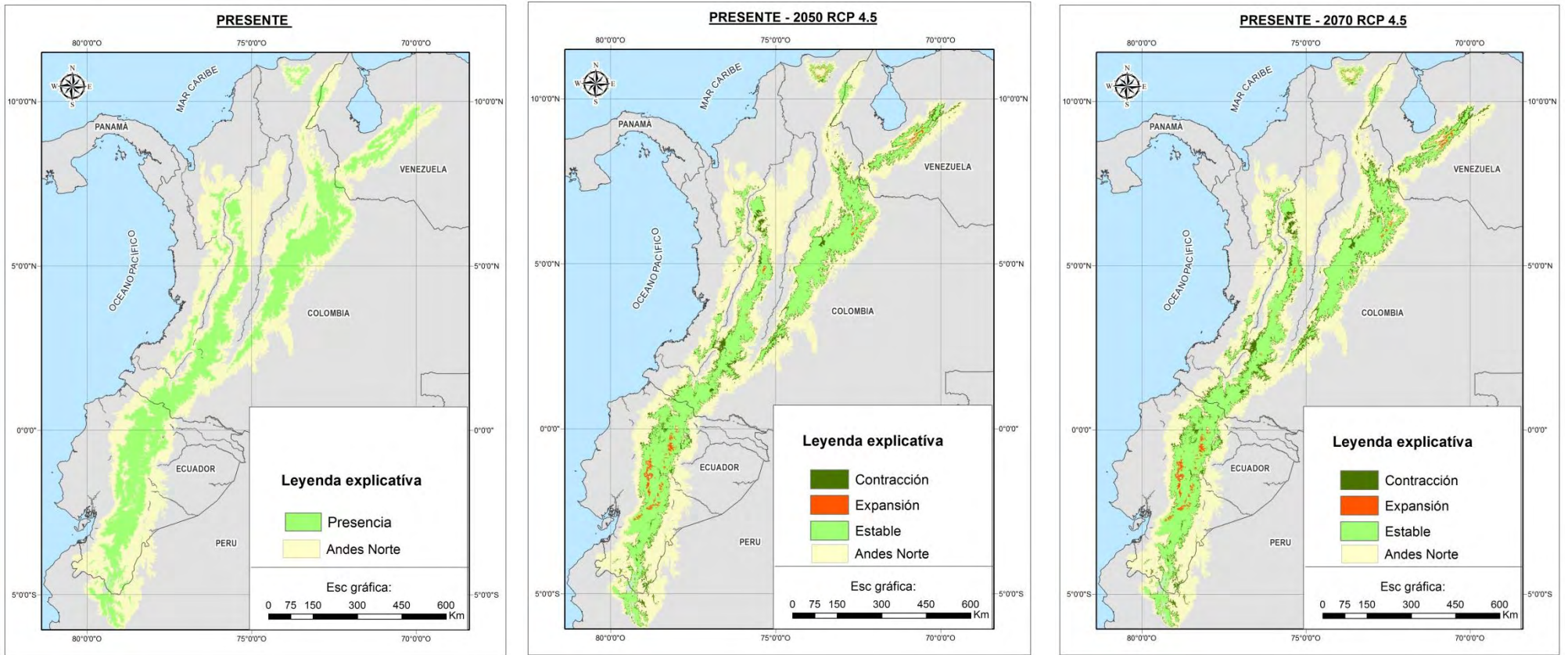


Figura 7. Mapas de distribución potencial de *Hemispingus superciliaris* para el presente y para el futuro 2050 y 2070 (RCP4.5).

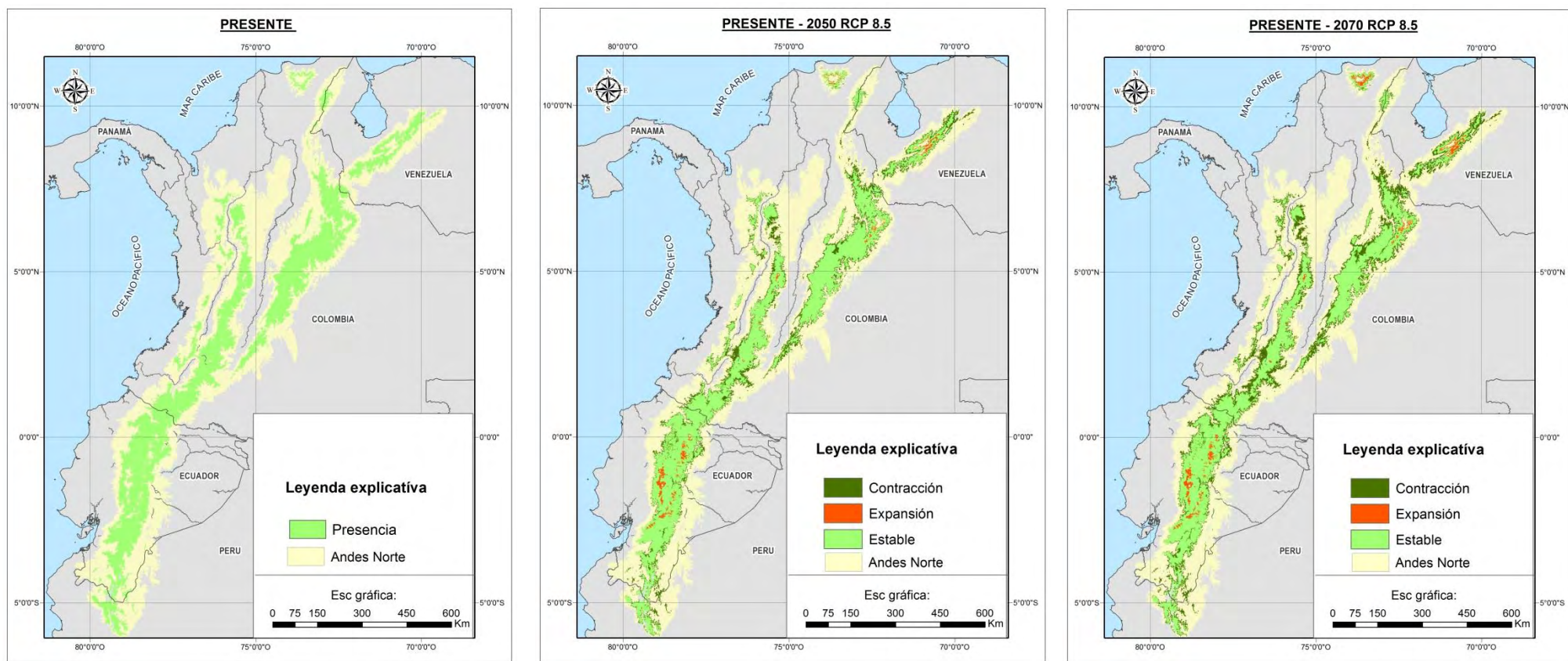


Figura 8. Mapas de distribución potencial de *Hemispingus superciliaris* para el presente y para el futuro 2050 y 2070 (RCP 8.5).

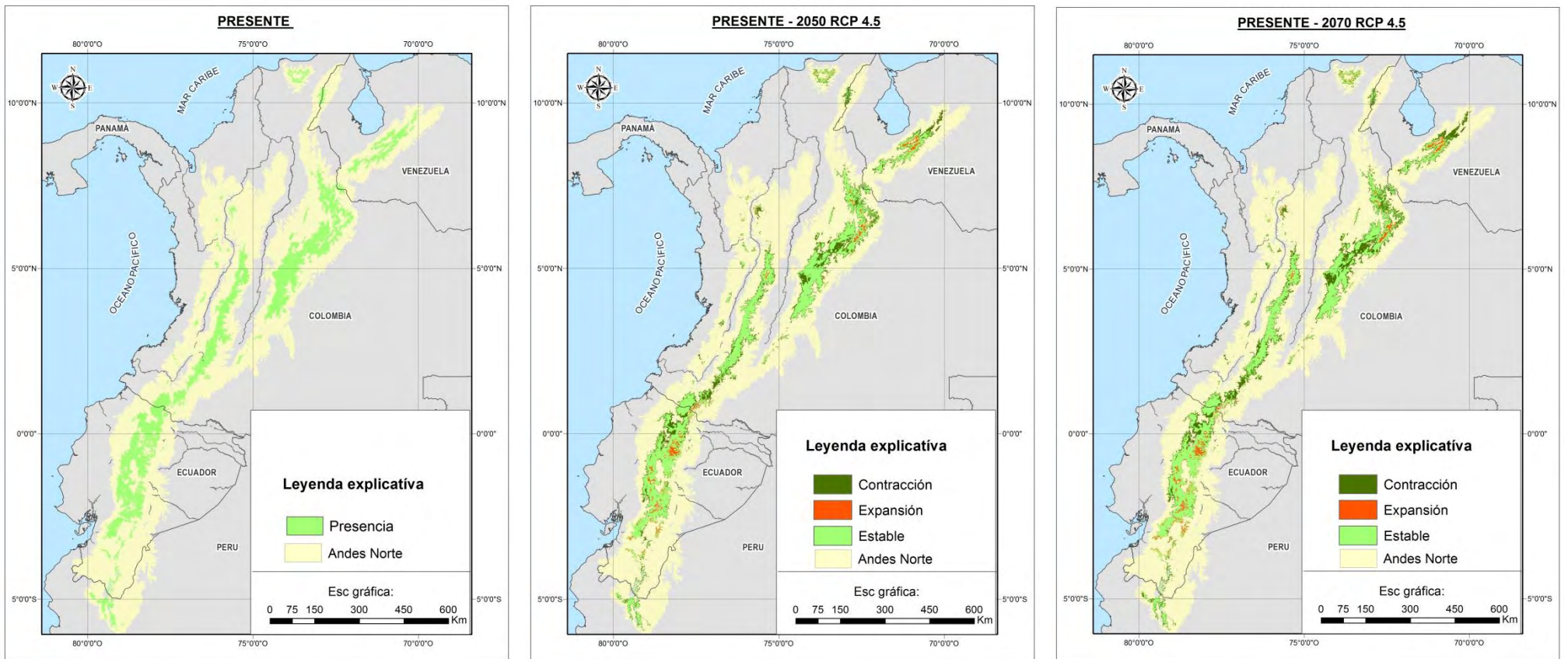


Figura 9. Mapas de distribución potencial de *Mecocerculus leucophrys* para el presente y para el futuro 2050 y 2070 (RCP4.5).

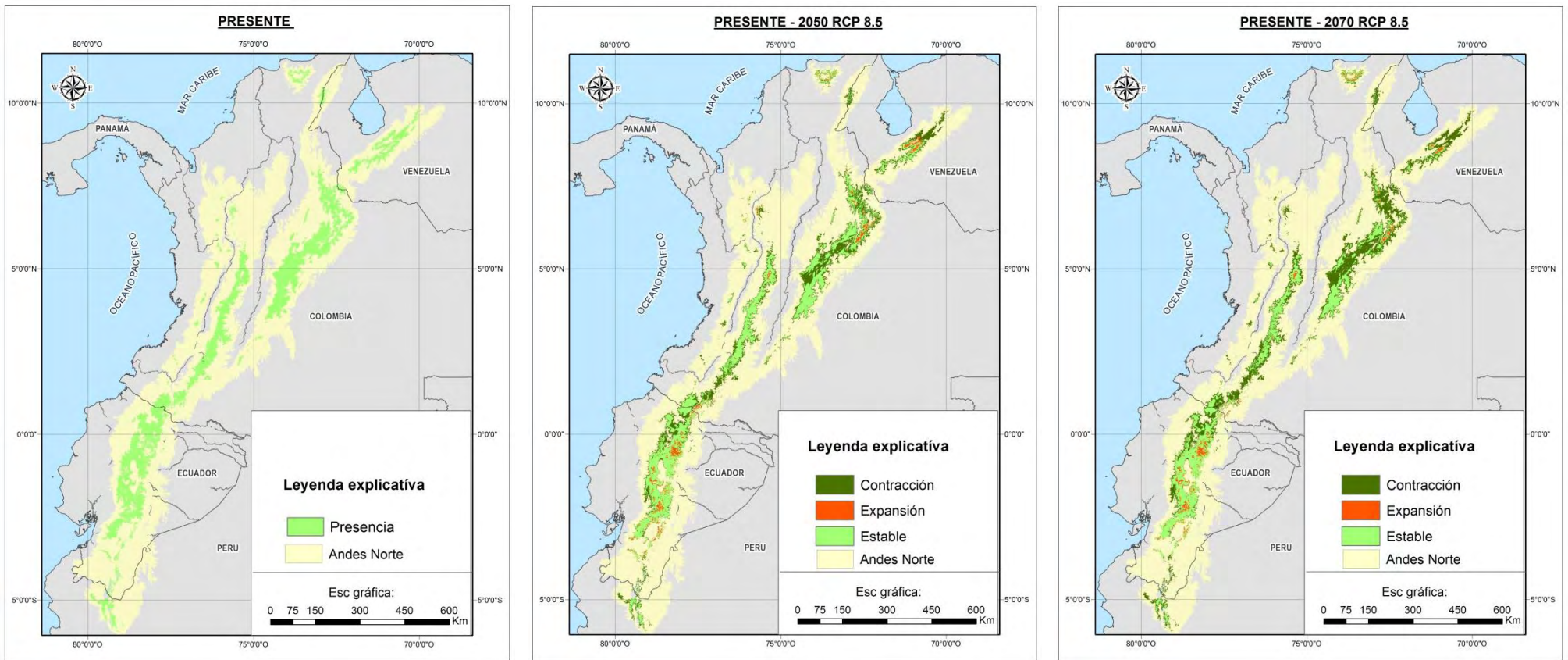


Figura 10. Mapas de distribución potencial de *Mecocerculus leucophrys* para el presente y para el futuro 2050 y 2070 (RCP 8.5).

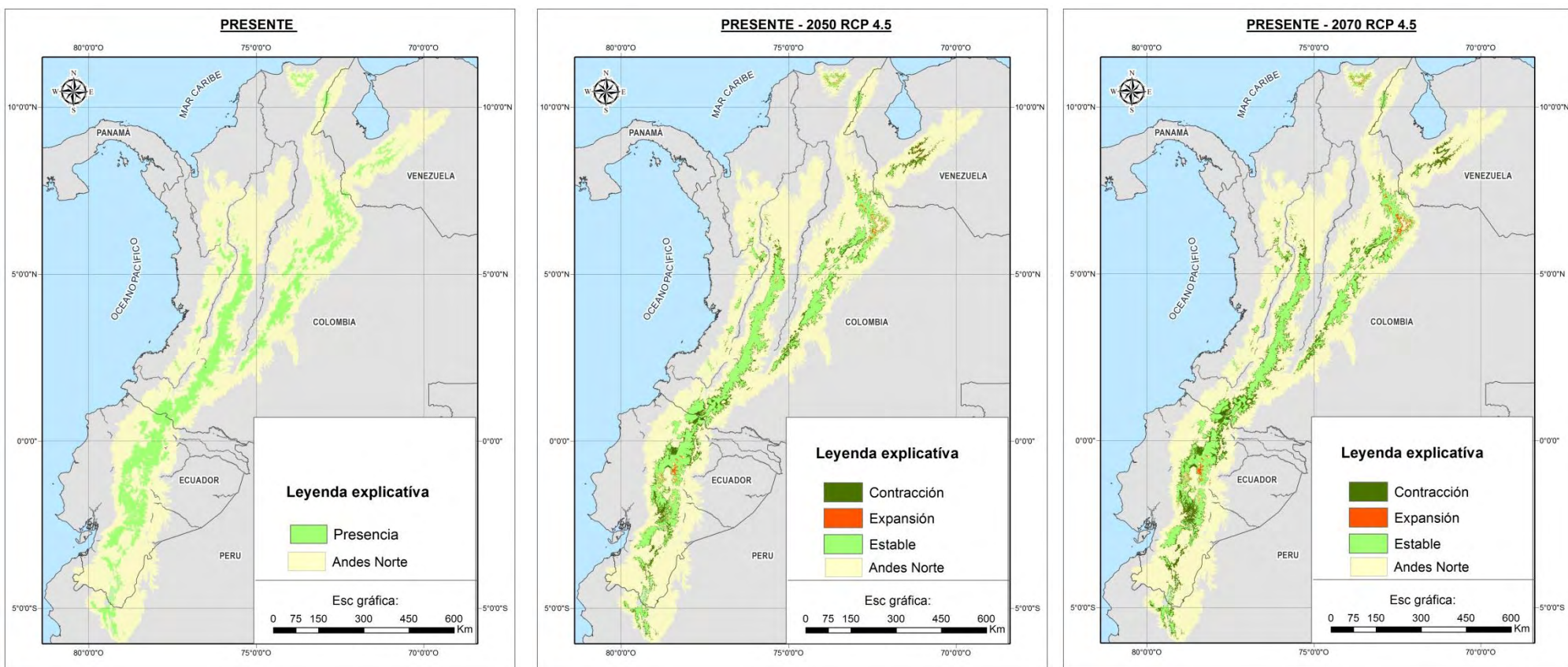


Figura 11. Mapas de distribución potencial de *Ochthoeca frontalis* para el presente y para el futuro 2050 y 2070 (RCP4.5).

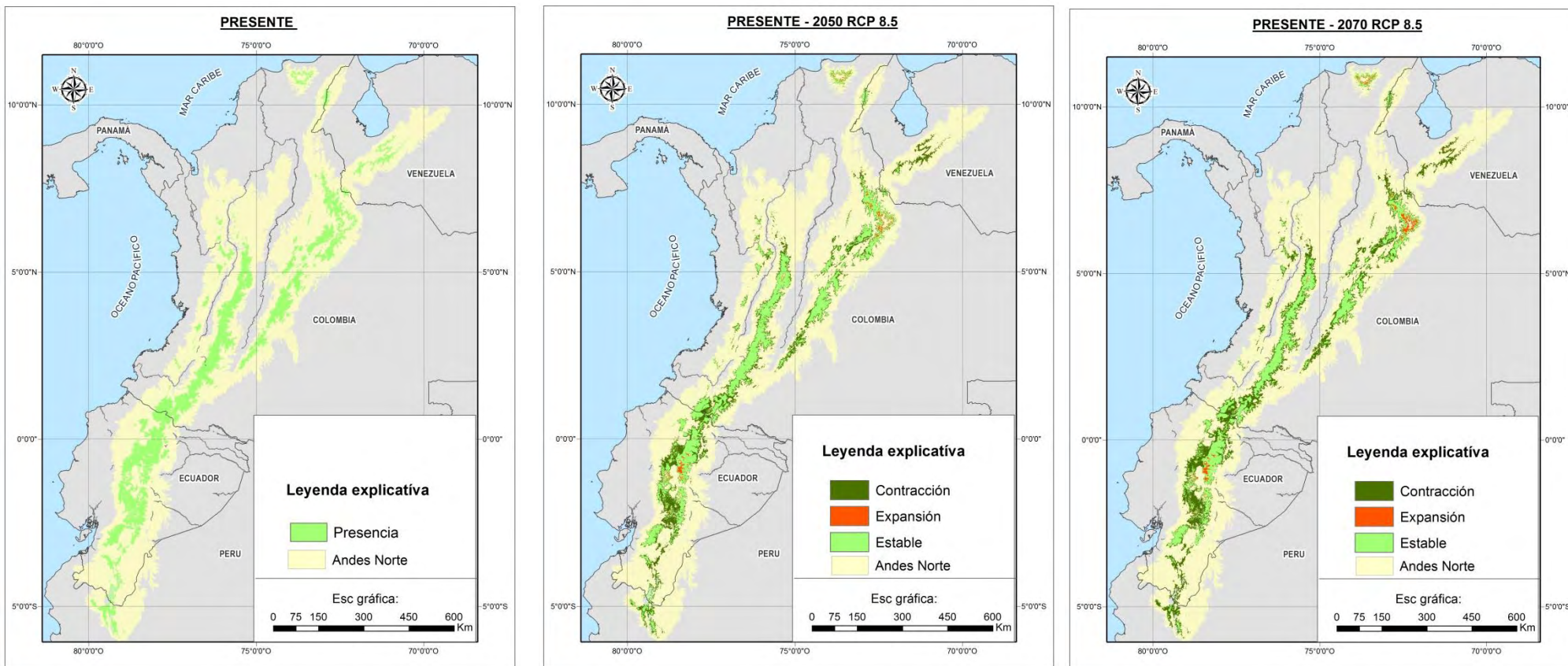


Figura 12. Mapas de distribución potencial de *Ochthoeca frontalis* para el presente y para el futuro 2050 y 2070 5 (RCP 8.5).

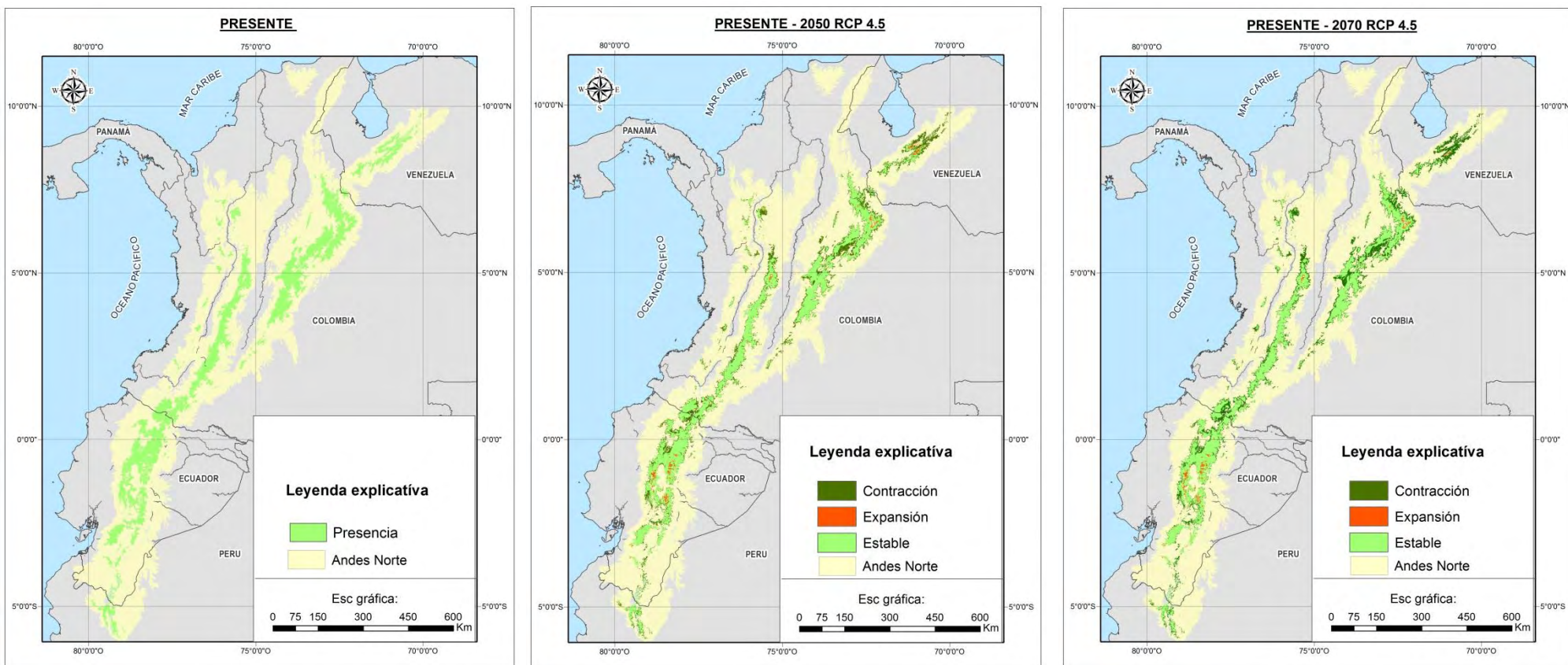


Figura 13. Mapas de distribución potencial de *Ochthoeca fumicolor* para el presente y para el futuro 2050 y 2070 (RCP4.5).

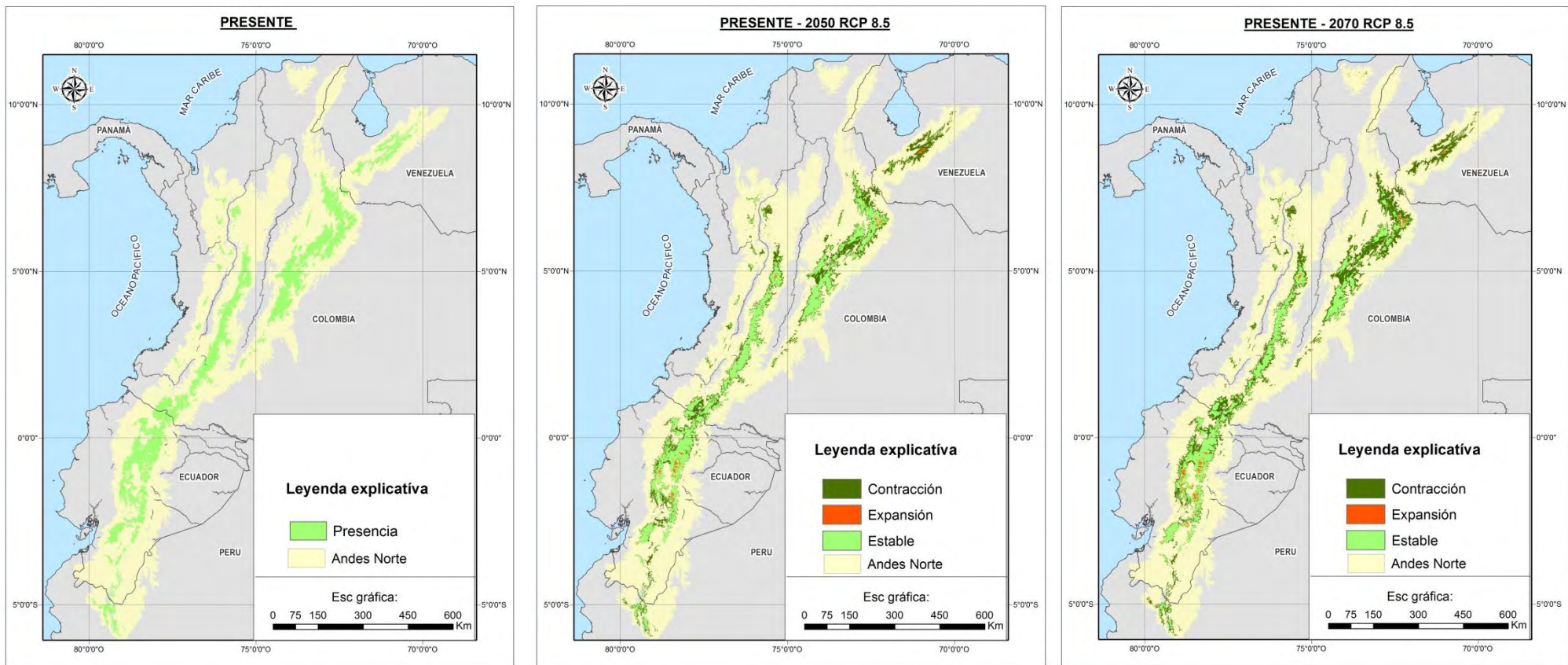


Figura 14. Mapas de distribución potencial de *Ochthoeca fumicolor* para el presente y para el futuro 2050 y 2070 (RCP 8.5).

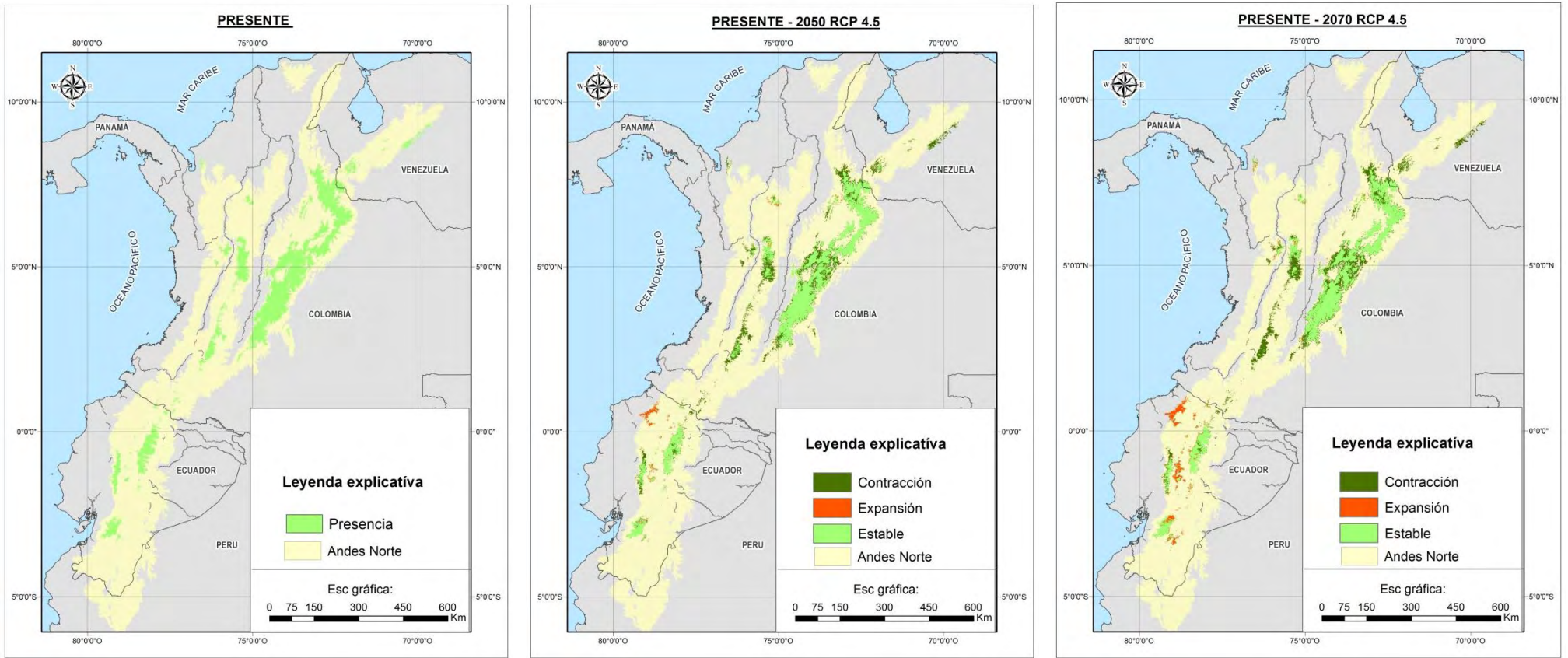


Figura 15. Mapas de distribución potencial de *Oxygogon guerinii* para el presente y para el futuro 2050 y 2070 (RCP4.5).

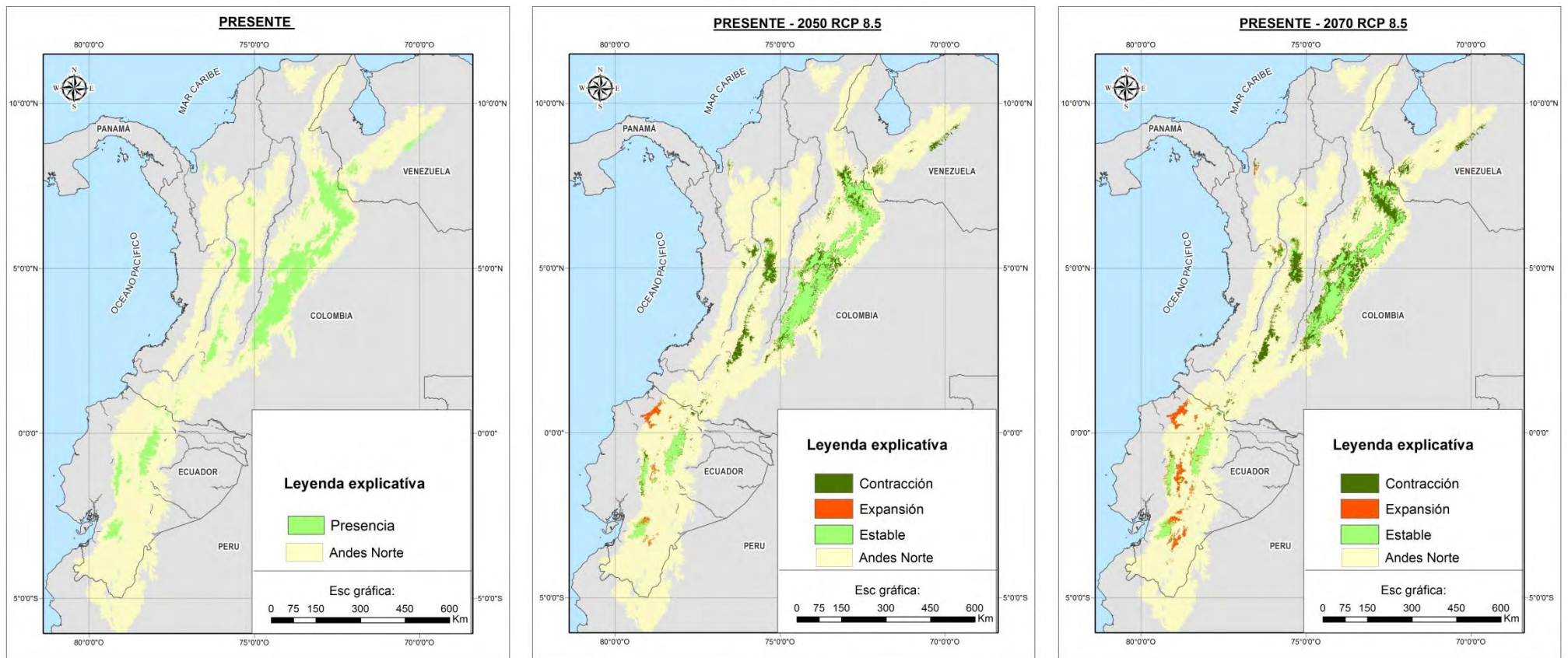


Figura 16. Mapas de distribución potencial de *Oxyopon guerinii* para el presente y para el futuro 2050 y 2070 (RCP 8.5).

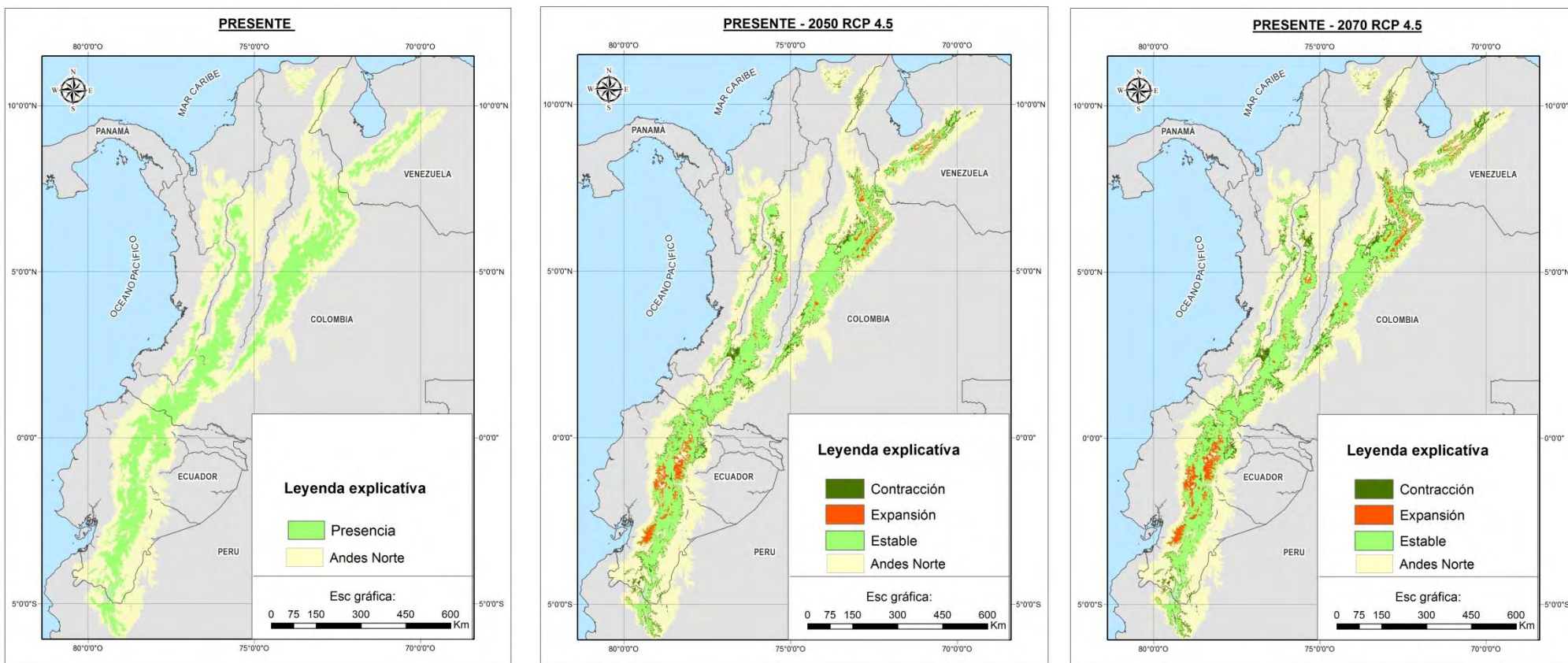


Figura 17. Mapas de distribución potencial de *Phyllomyias nigrocapillus* para el presente y para el futuro 2050 y 2070 (RCP4.5).

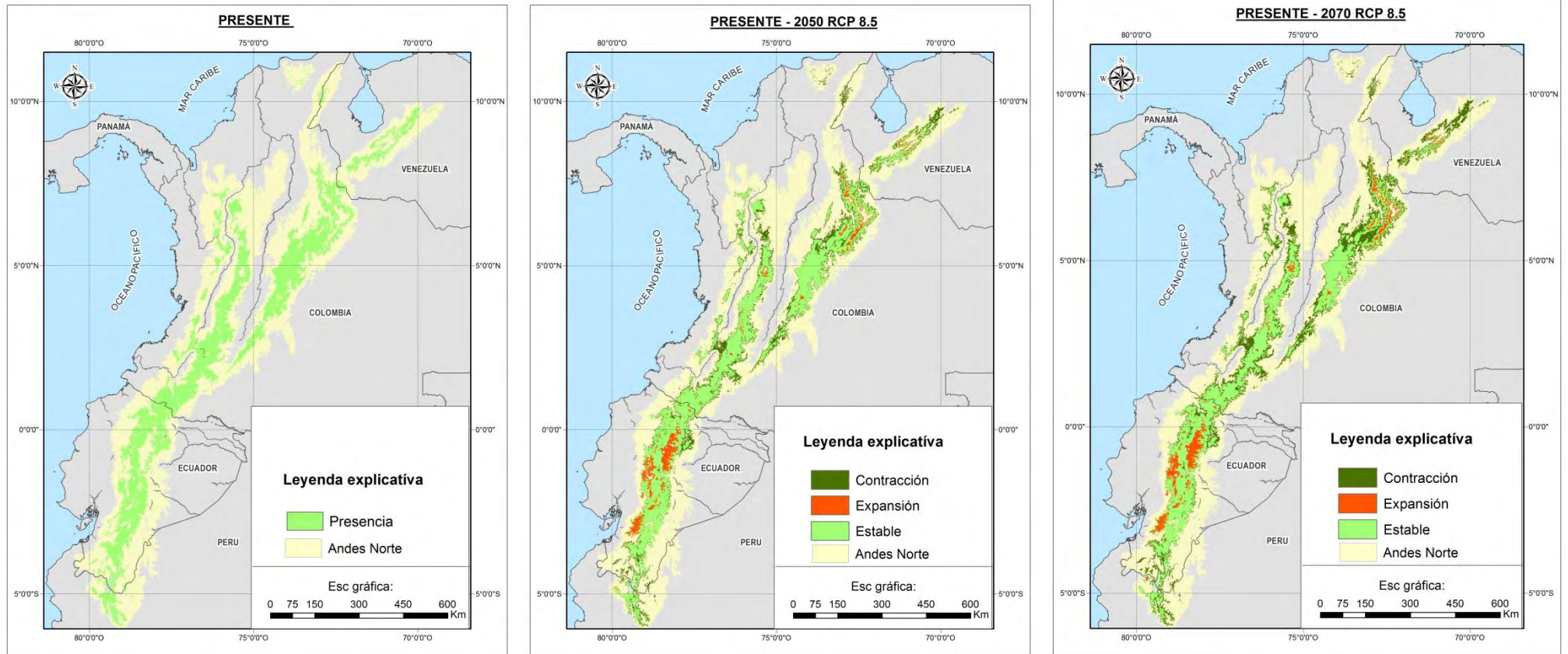


Figura 18. Mapas de distribución potencial de *Phyllomyias nigrocapillus* para el presente y para el futuro 2050 y 2070 (RCP 8.5).

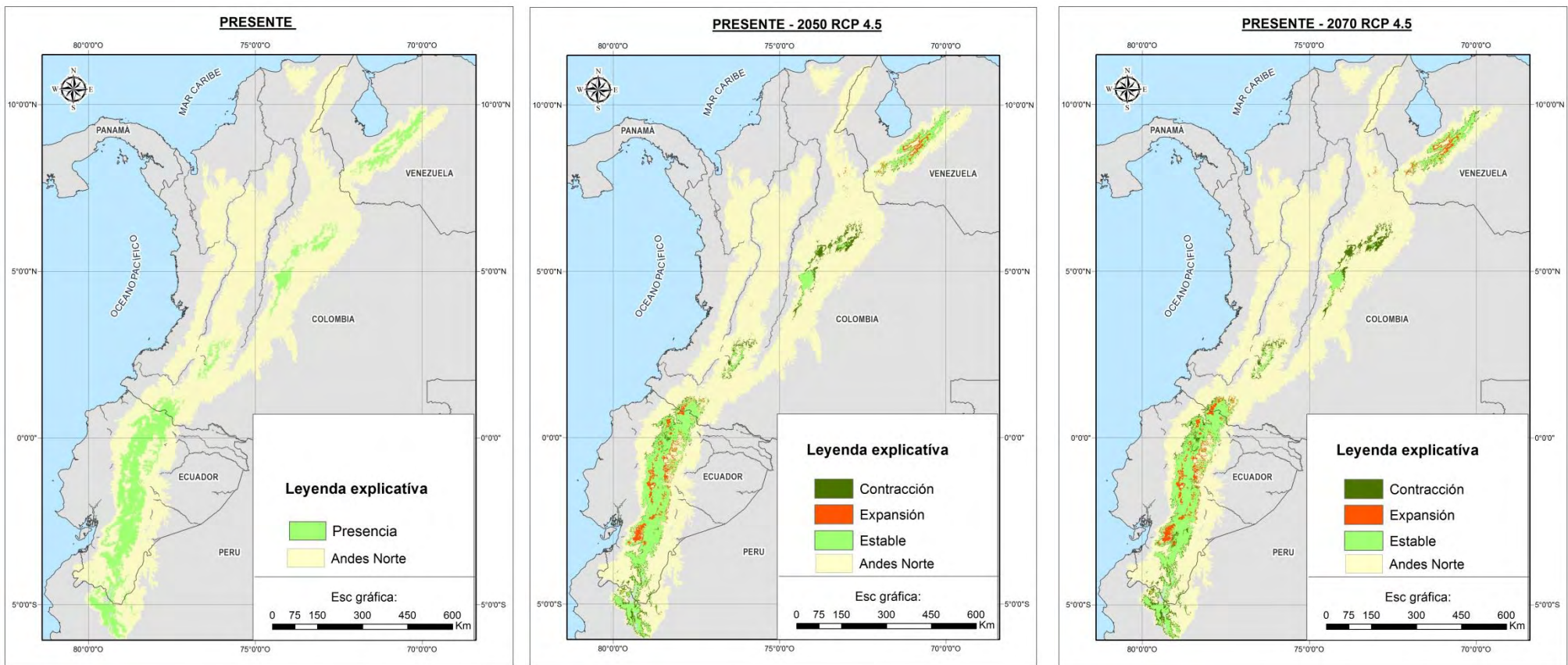


Figura 19. Mapas de distribución potencial de *Thlypopsis ornata* para el presente y para el futuro 2050 y 2070 (RCP4.5).

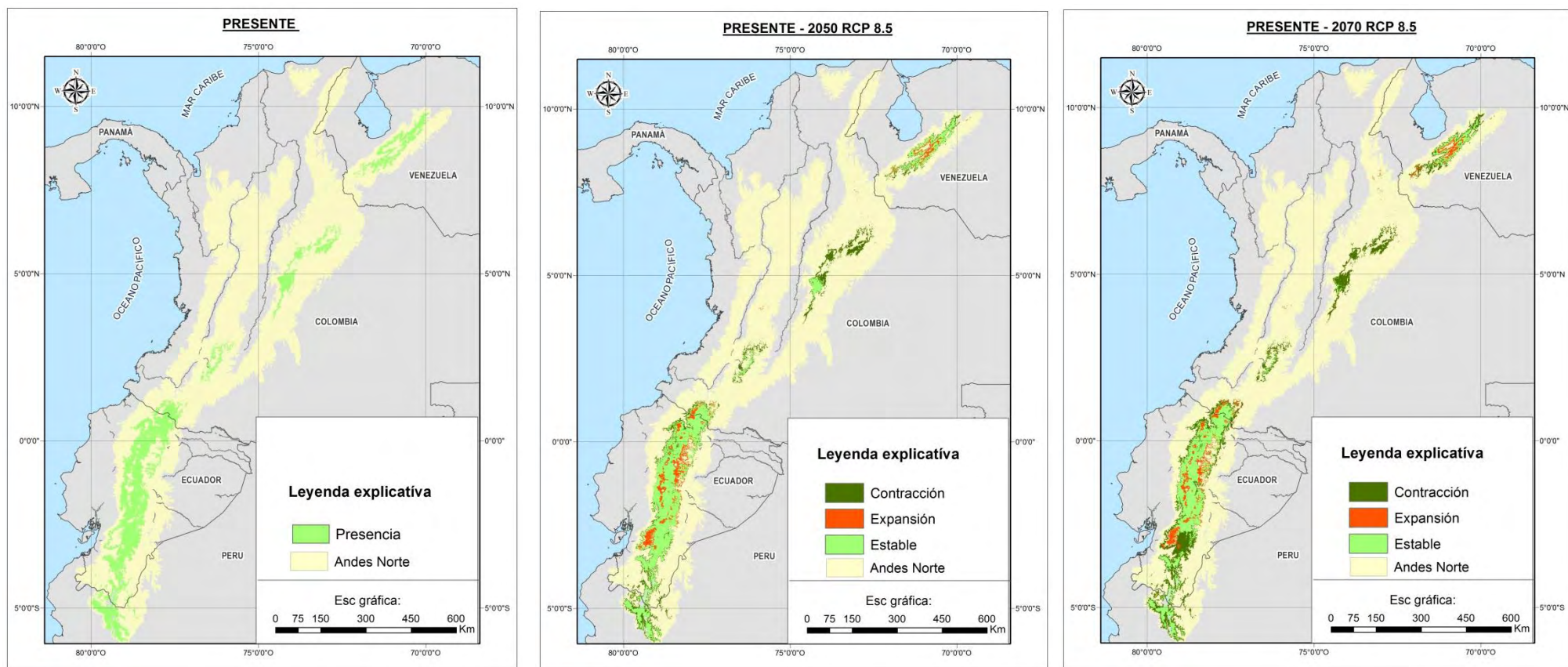


Figura 20. Mapas de distribución potencial de *Thlypopsis ornata* para el presente y para el futuro 2050 y 2070 (RCP 8.5).

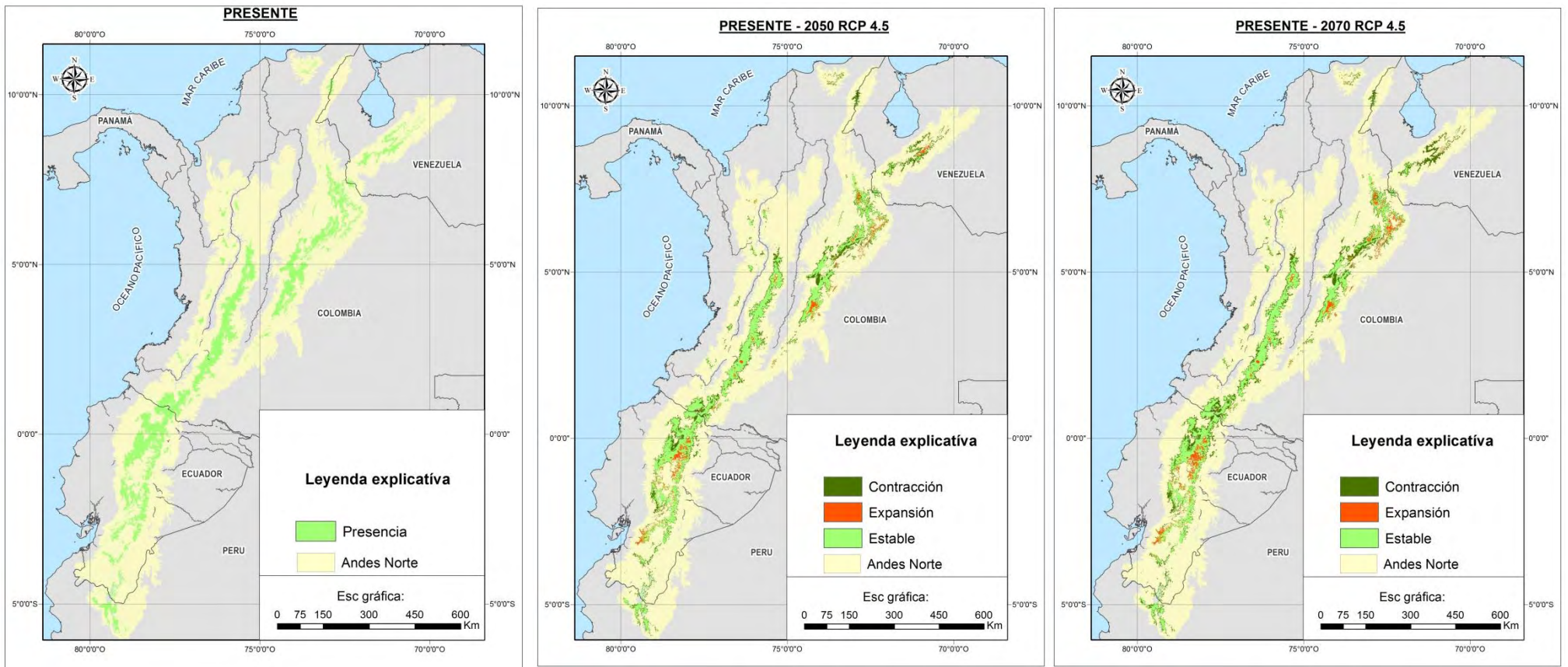


Figura 21. Mapas de distribución potencial de *Ampelion rubocristatus* para el presente y para el futuro 2050 y 2070 (RCP 4.5).

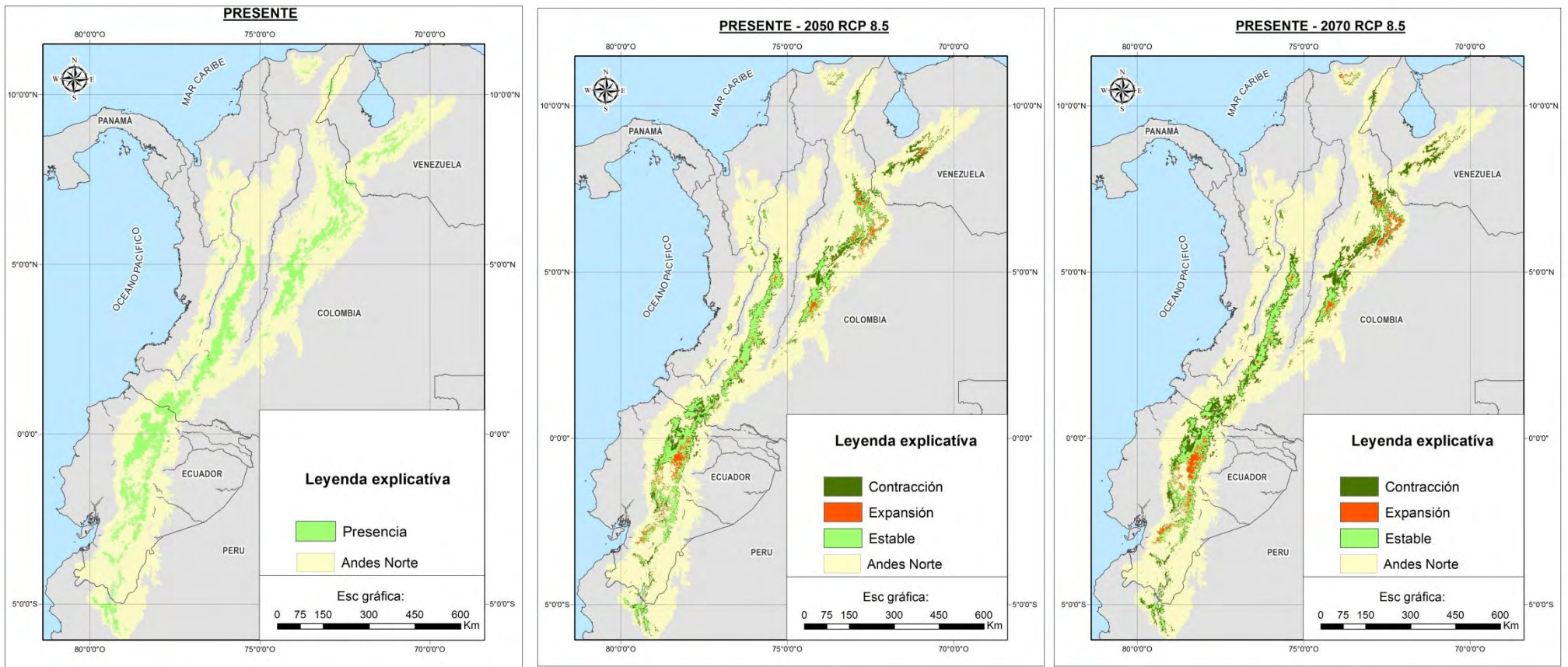


Figura 22. Mapas de distribución potencial de *Ampelion rubocristatus* para el presente y para el futuro 2050 y 2070 (RCP 8.5).

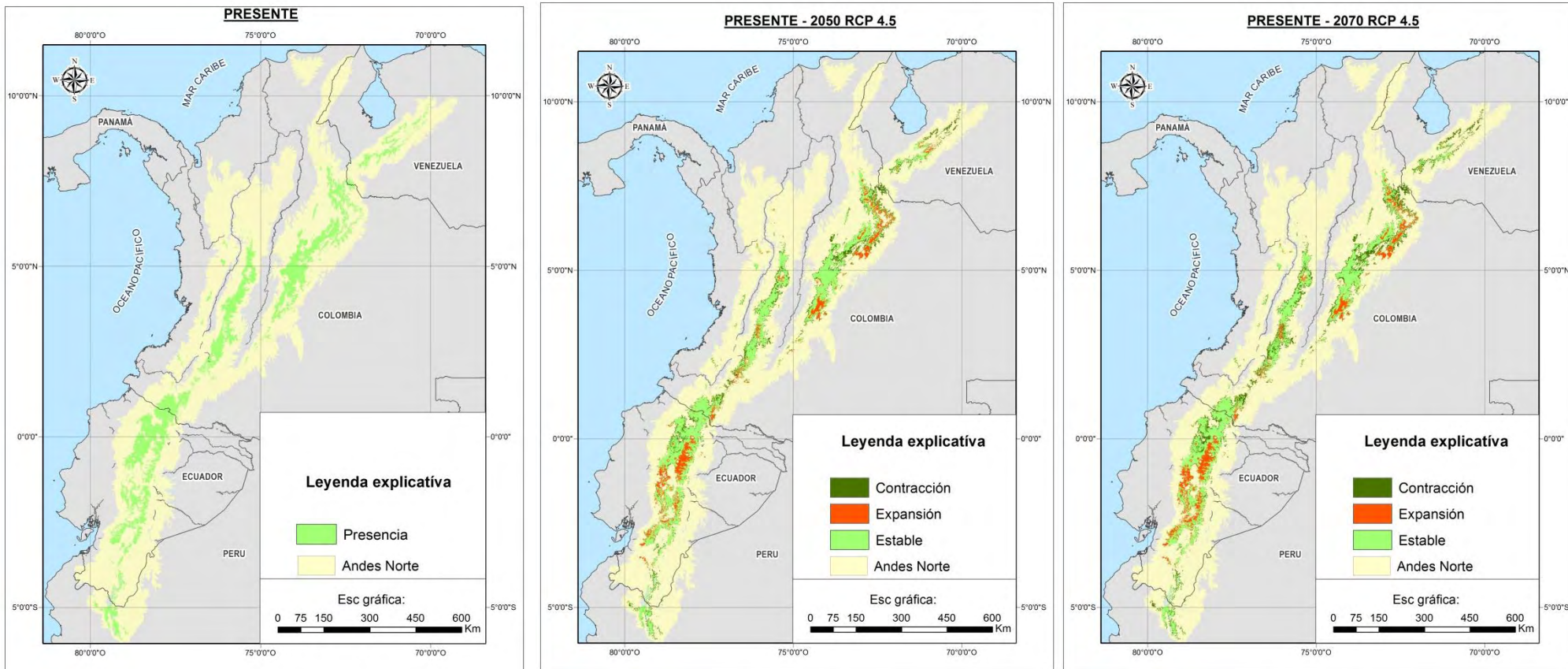


Figura 23. Mapas de distribución potencial de *Anisognathus igniventris* para el presente y para el futuro 2050 y 2070 (RCP 4.5).

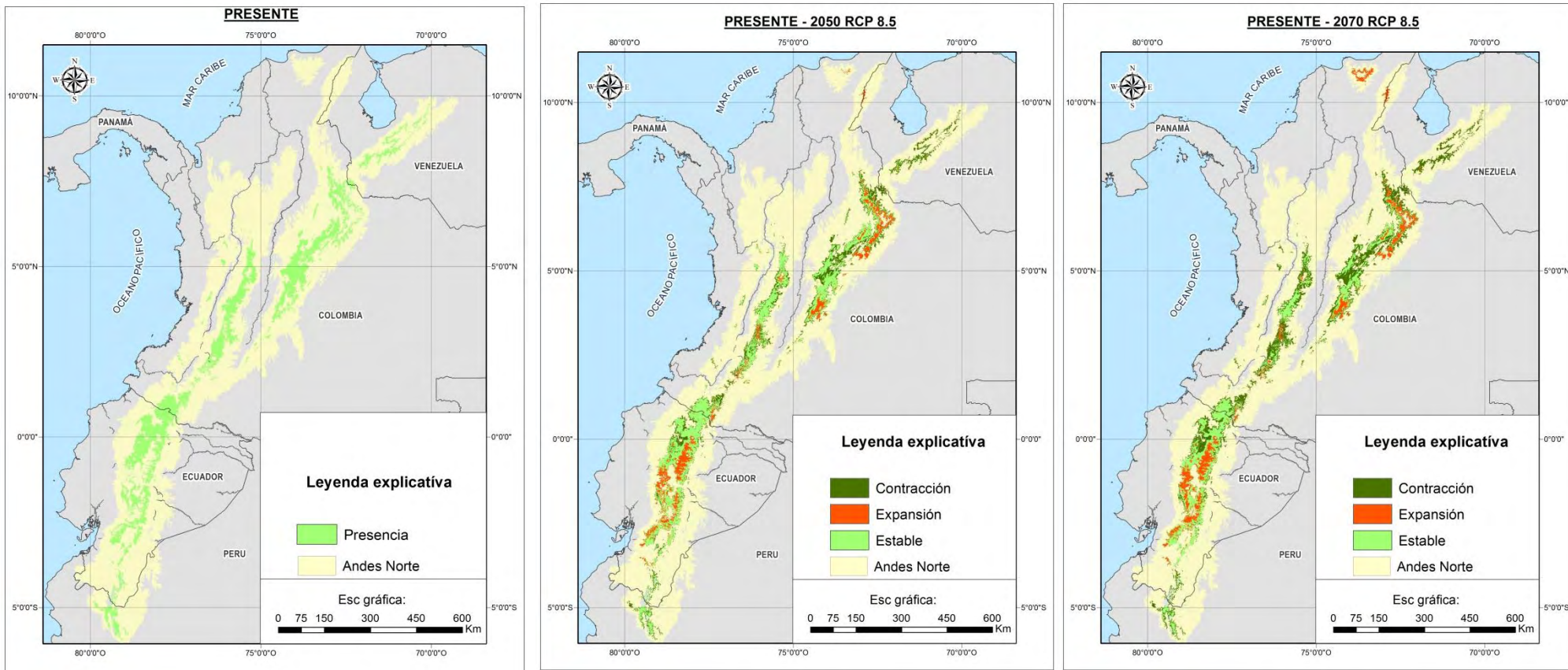


Figura 24. Mapas de distribución potencial de *Anisognathus igniventris* para el presente y para el futuro 2050 y 2070 (RCP 8.5).

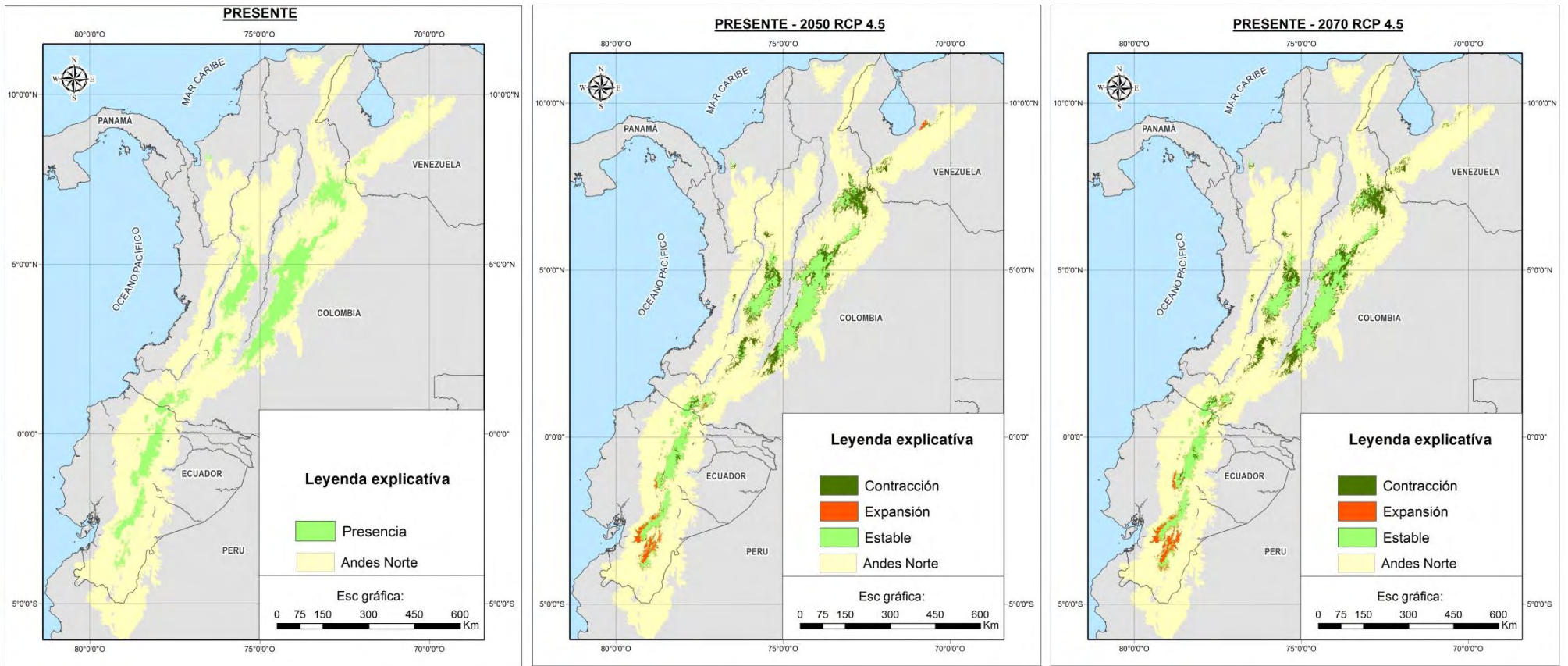


Figura 25. Mapas de distribución potencial de *Buthraupis eximia* para el presente y para el futuro 2050 y 2070 (RCP 4.5).

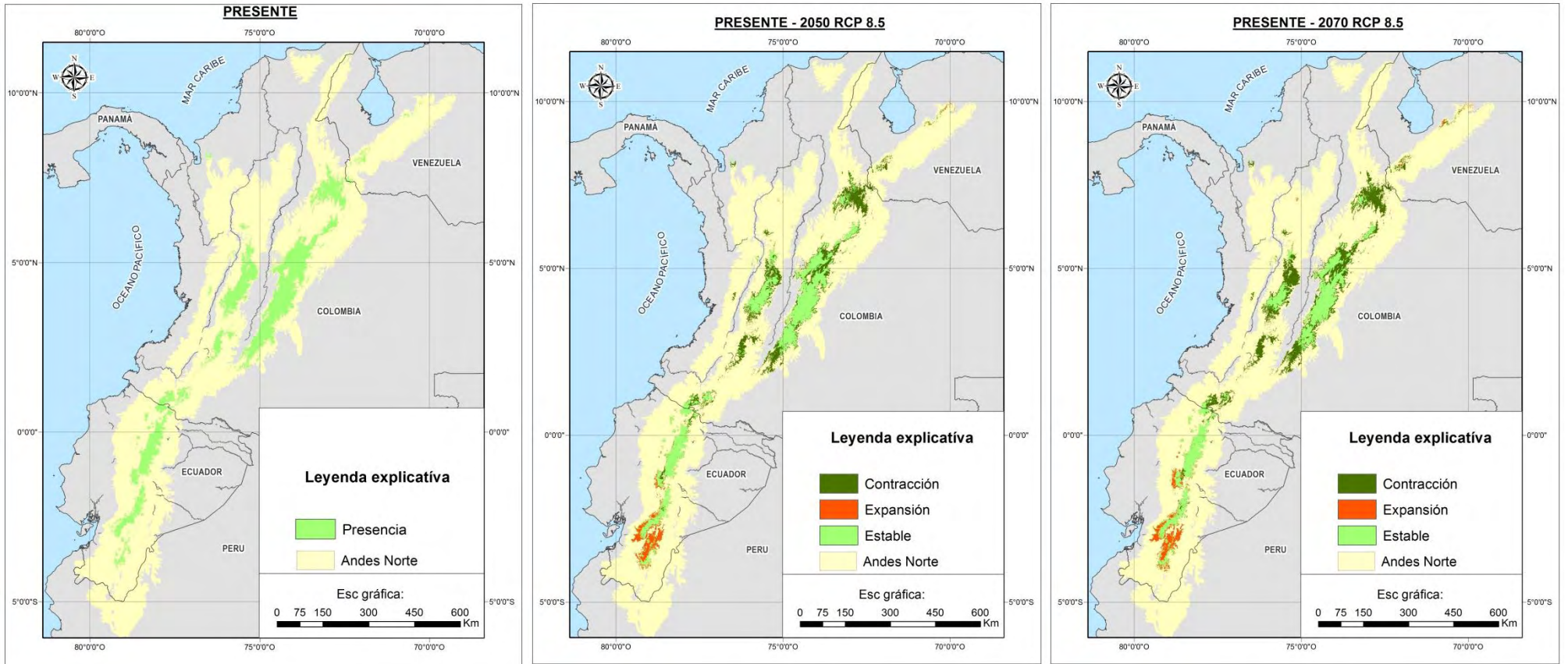


Figura 26. Mapas de distribución potencial de *Buthraupis eximia* para el presente y para el futuro 2050 y 2070 (RCP 8.5).

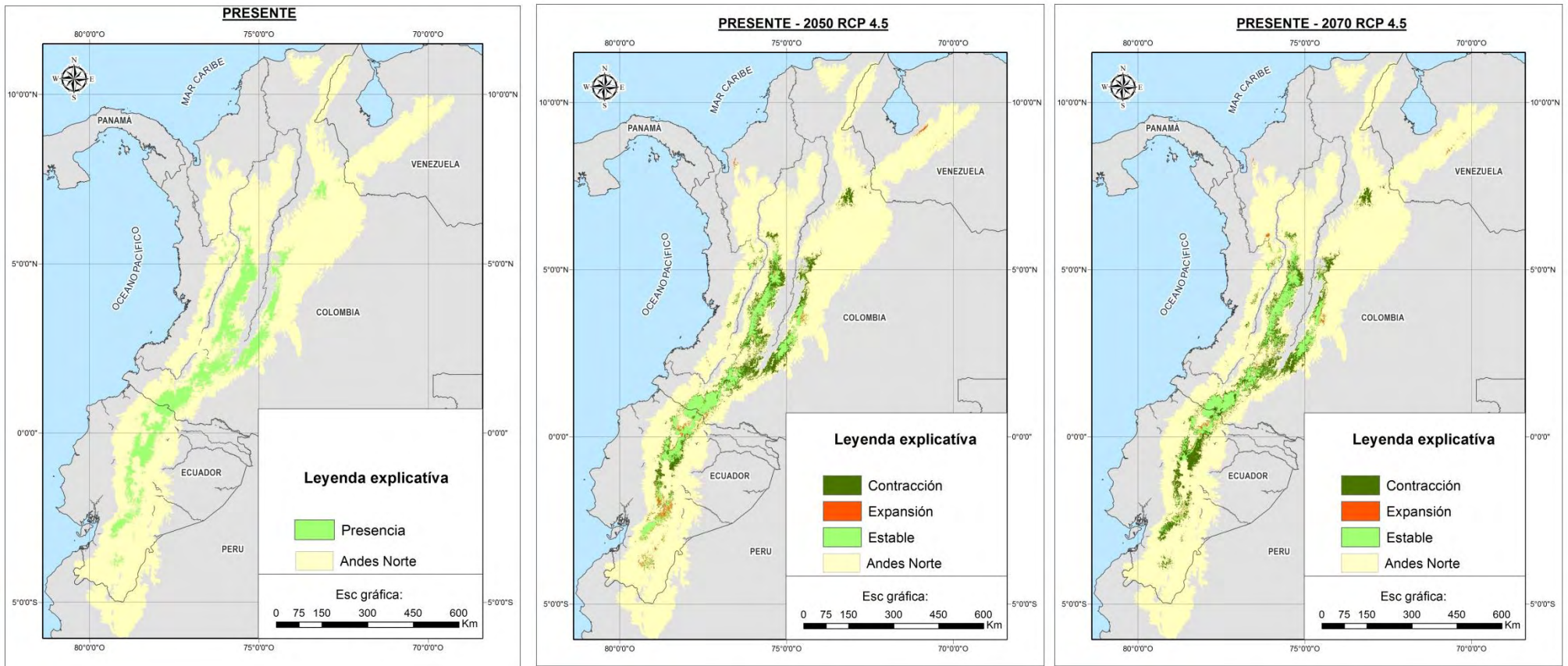


Figura 27. Mapas de distribución potencial de *Chalcostigma herrani* para el presente y para el futuro 2050 y 2070 (RCP 4.5).

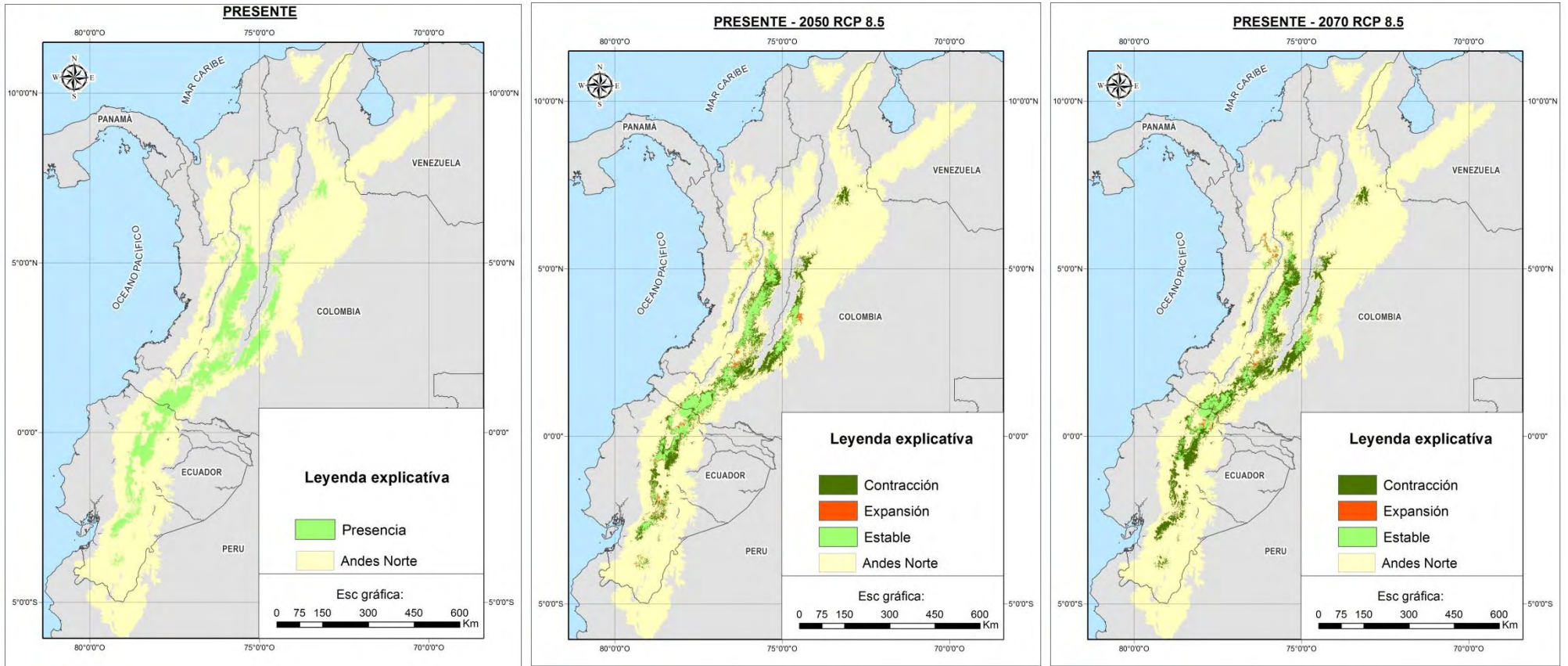


Figura 28. Mapas de distribución potencial de *Chalcostigma herrani* para el presente y para el futuro 2050 y 2070 (RCP 8.5).

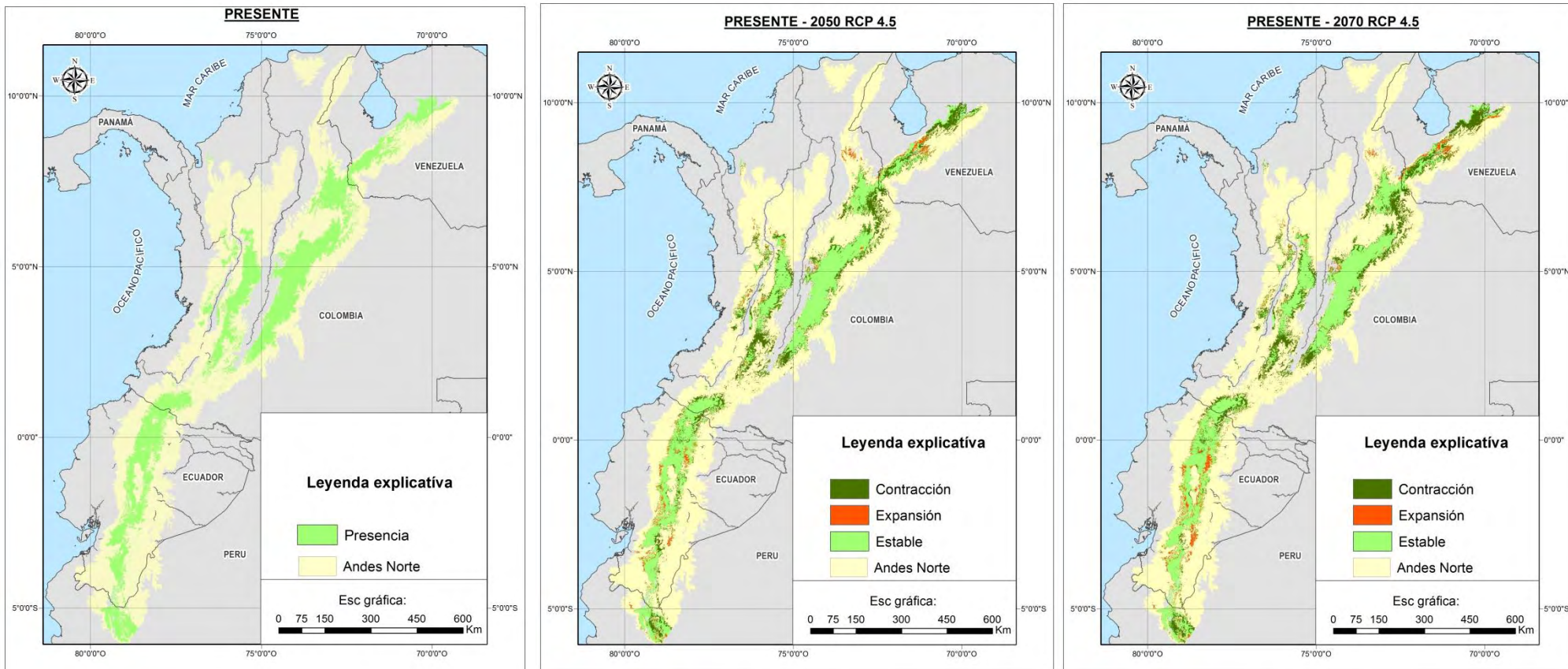


Figura 29. Mapas de distribución potencial de *Dubusia taeniata* para el presente y para el futuro 2050 y 2070 (RCP 4.5).

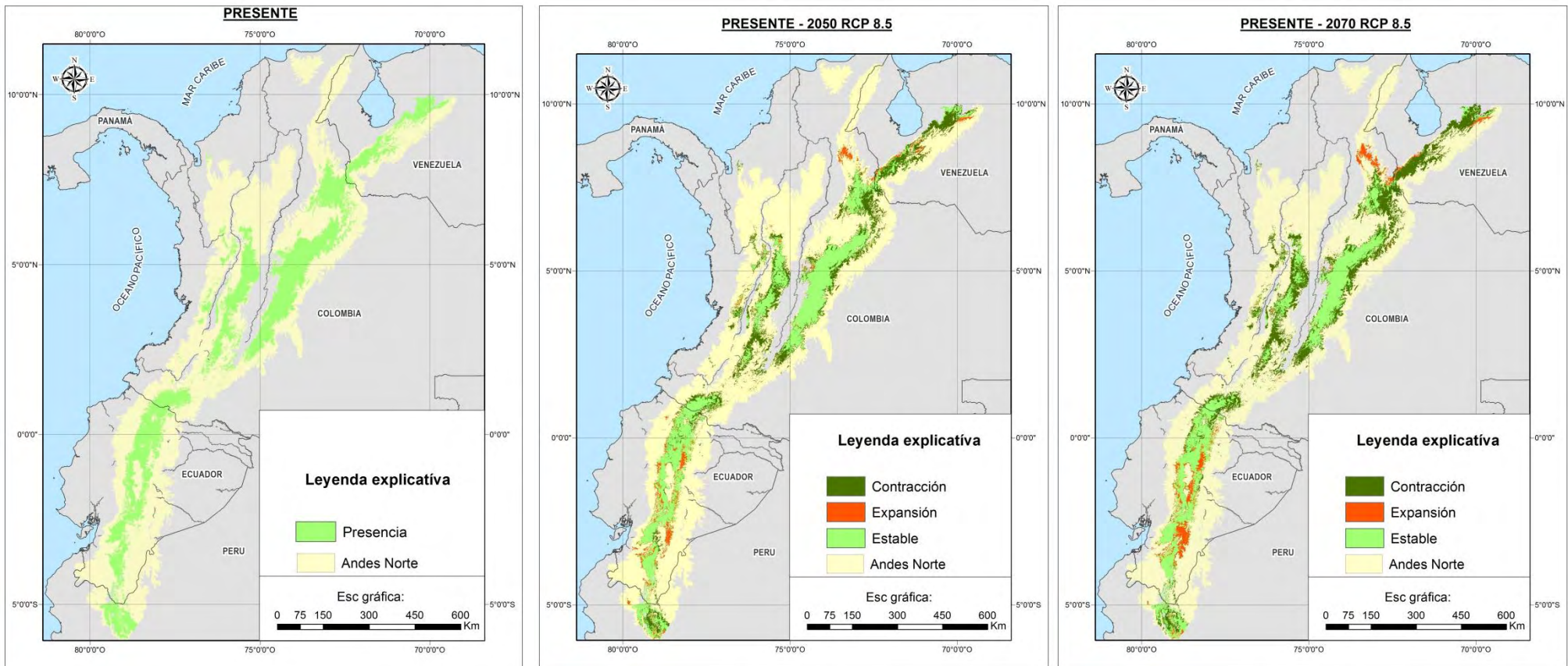


Figura 30. Mapas de distribución potencial de *Dubusia taeniata* para el presente y para el futuro 2050 y 2070 (RCP 8.5).

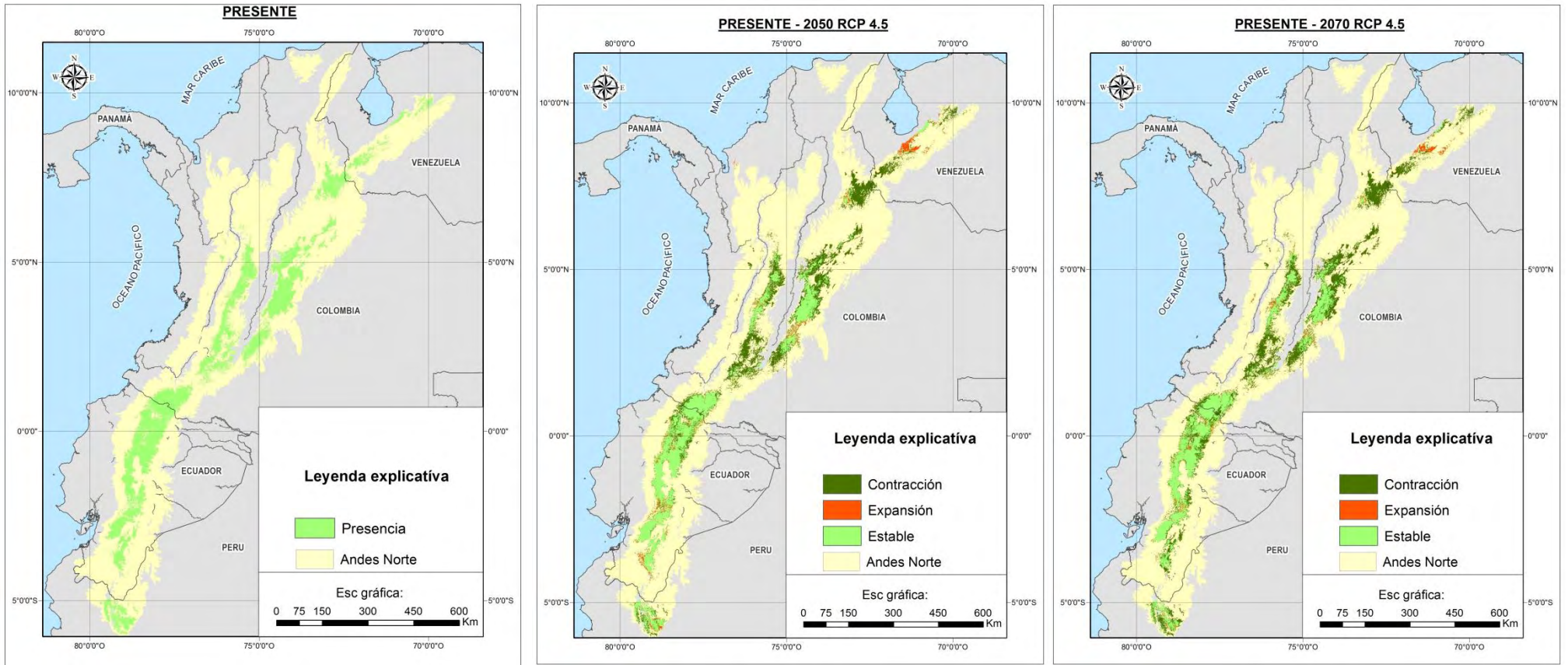


Figura 31. Mapas de distribución potencial de *Grallaria quitensis* para el presente y para el futuro 2050 y 2070 (RCP 4.5).

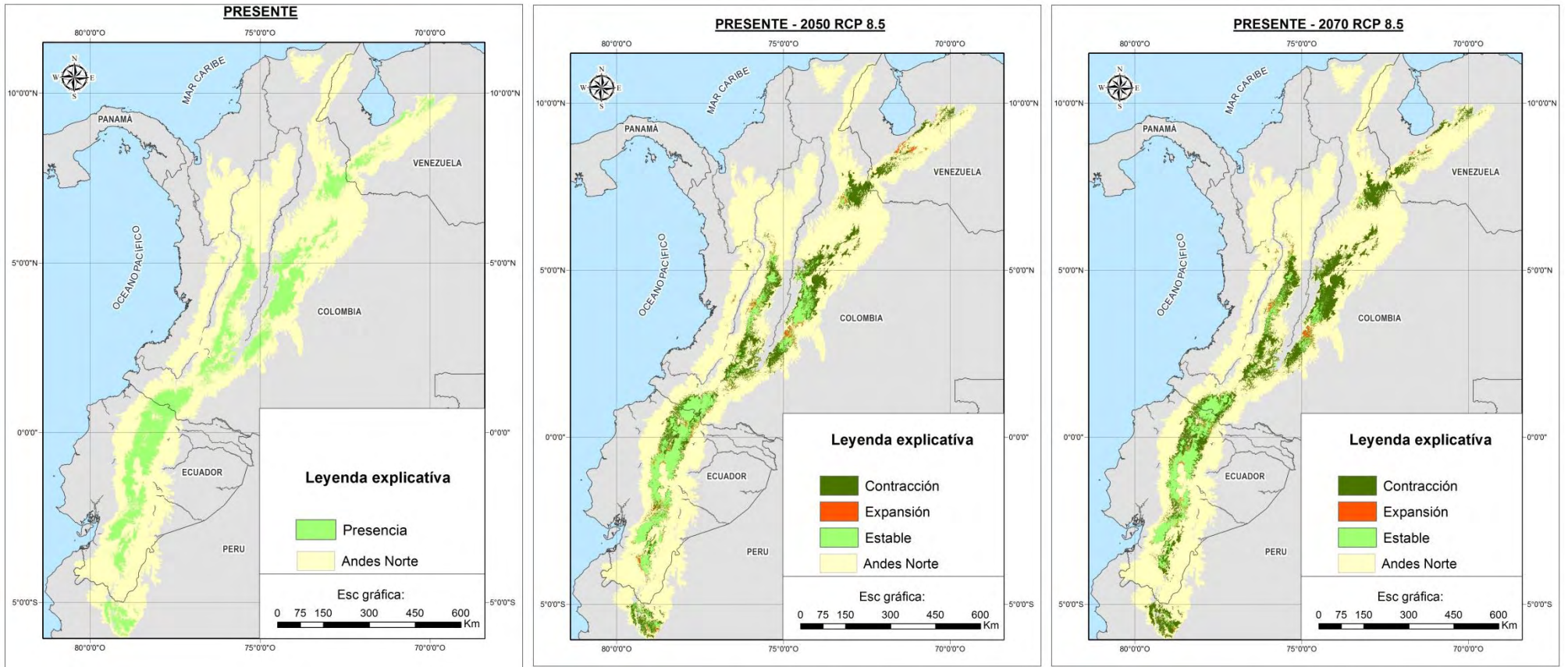


Figura 32. Mapas de distribución potencial de *Grallaria quitensis* para el presente y para el futuro 2050 y 2070 (RCP 8.5).

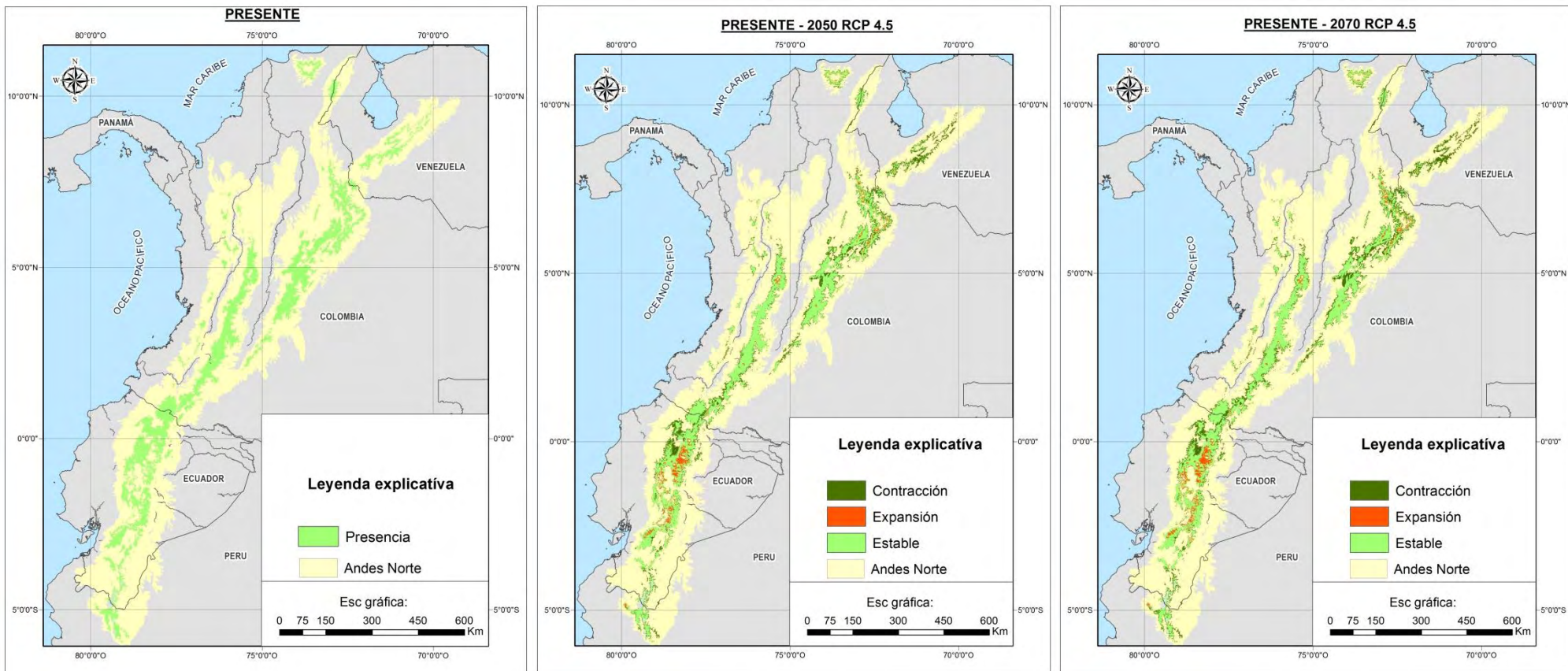


Figura 33. Mapas de distribución potencial de *Grallaria rufula* para el presente y para el futuro 2050 y 2070 (RCP 4.5).

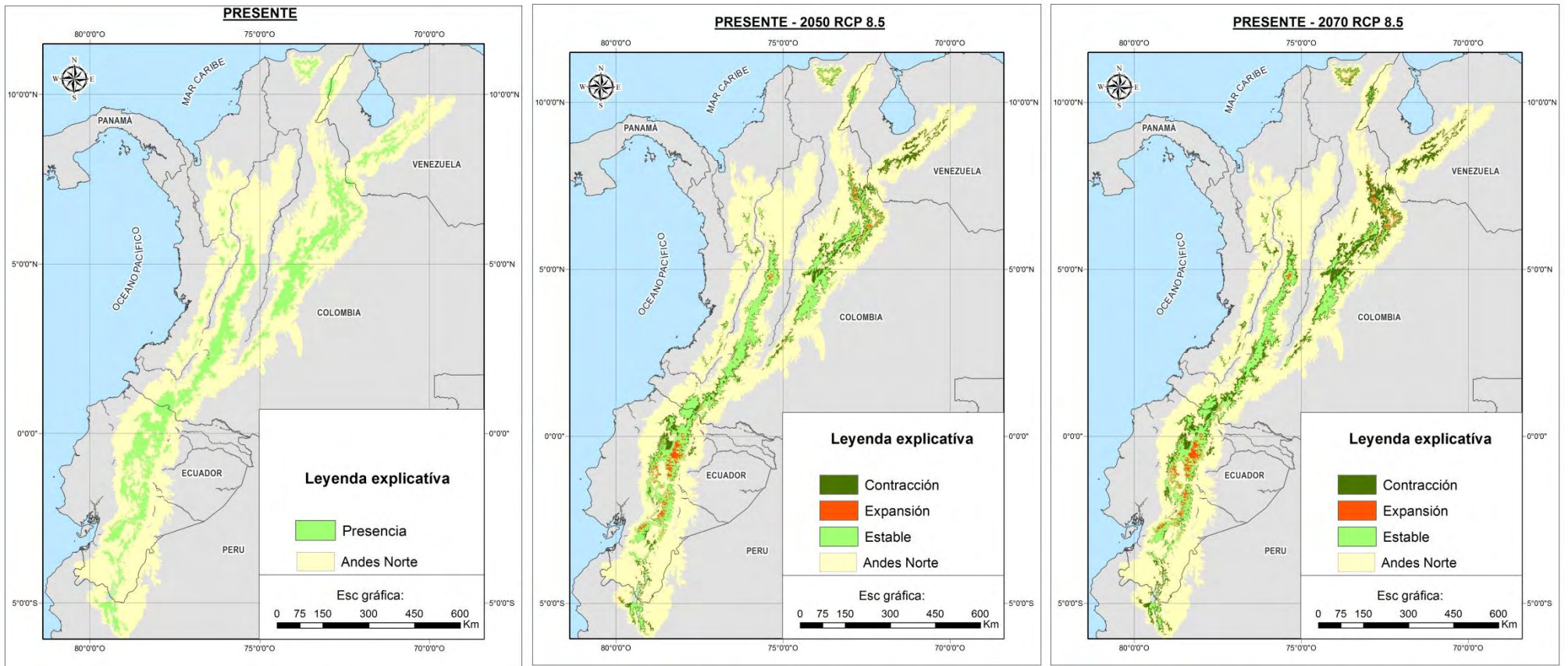


Figura 34. Mapas de distribución potencial de *Grallaria rufula* para el presente y para el futuro 2050 y 2070 (RCP 8.5).

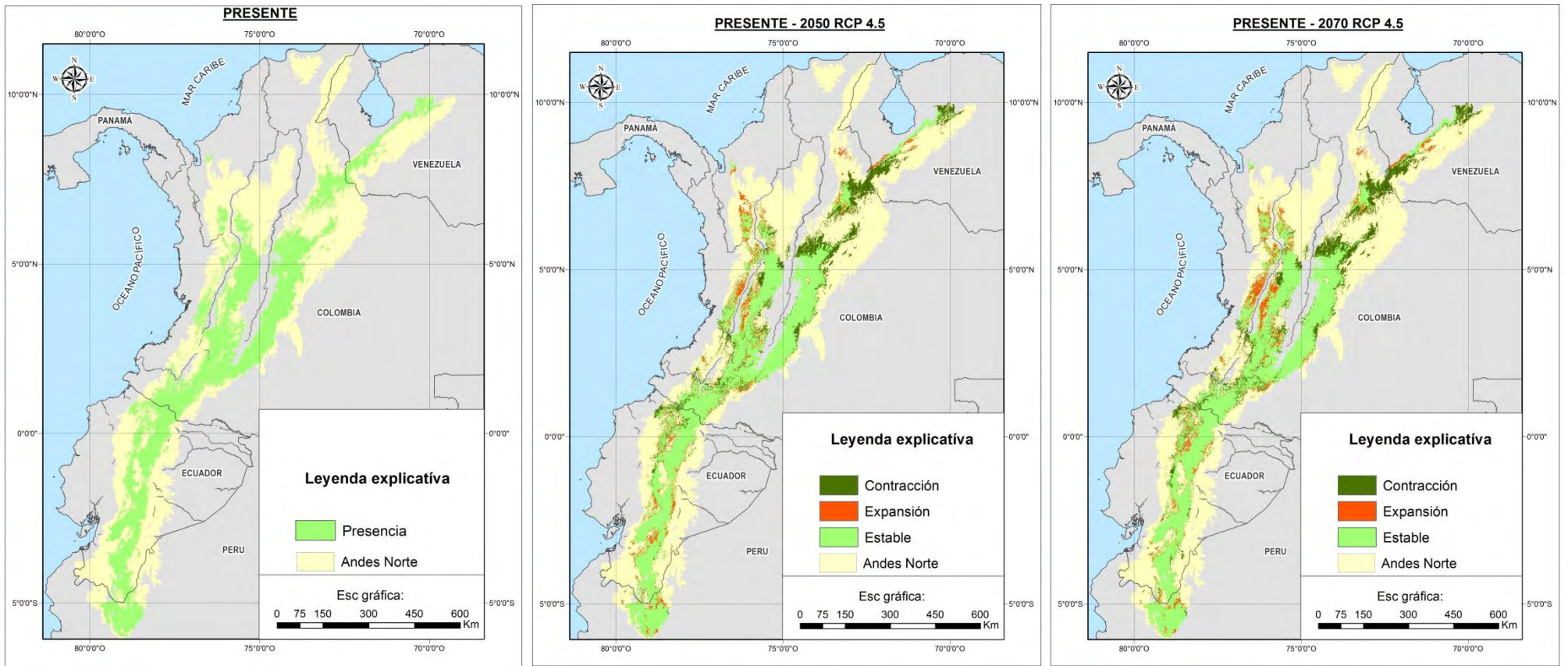


Figura 35. Mapas de distribución potencial de *Iridosornis rufivertex* para el presente y para el futuro 2050 y 2070 (RCP 4.5).

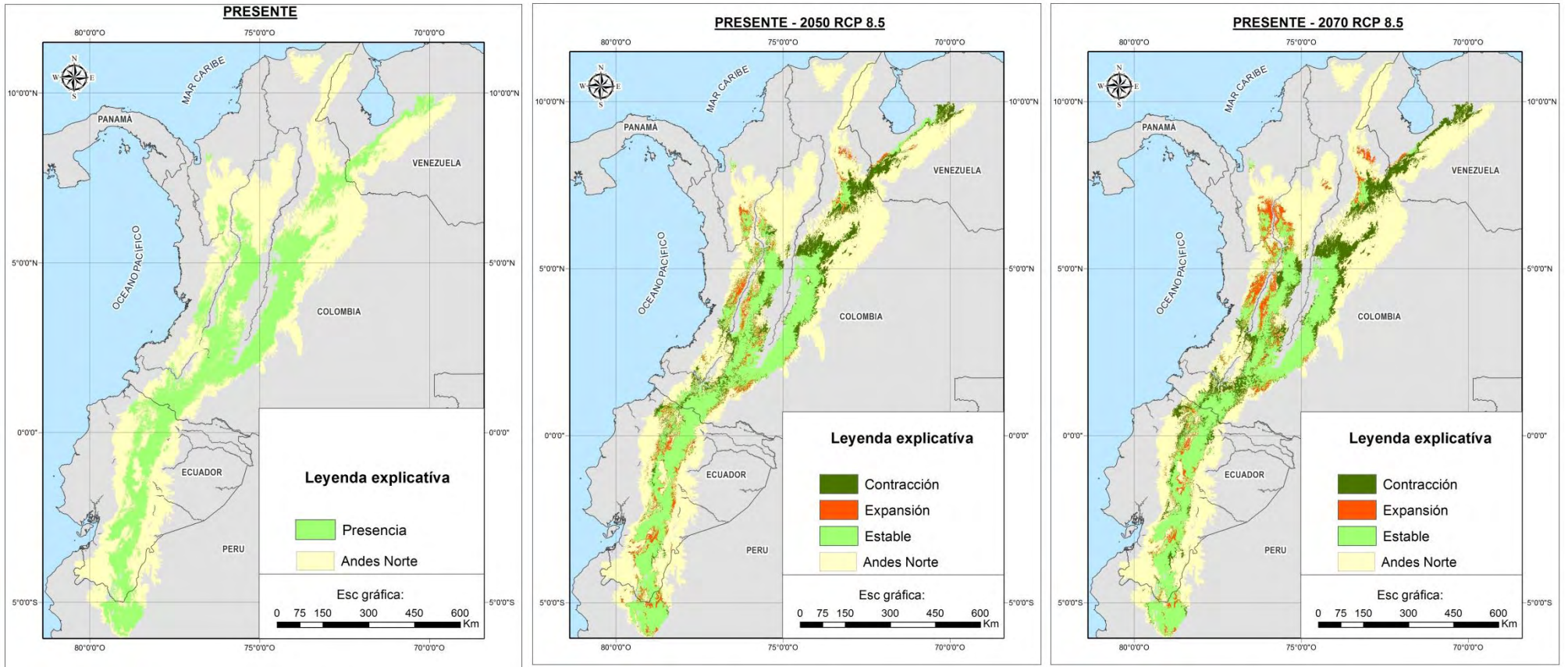


Figura 36. Mapas de distribución potencial de *Iridosornis rufivertex* para el presente y para el futuro 2050 y 2070 (RCP 8.5).

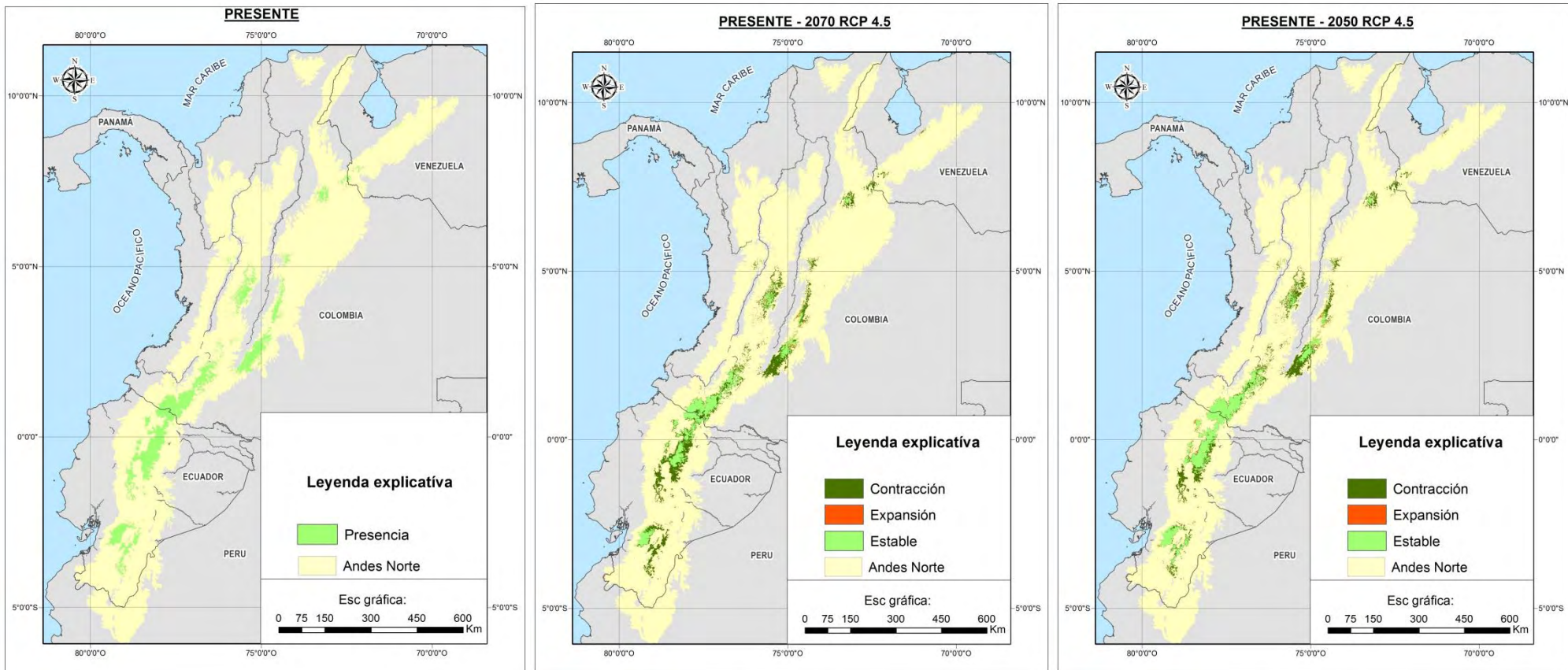


Figura 37. Mapas de distribución potencial de *Phalcoboenus carunculatus* para el presente y para el futuro 2050 y 2070 (RCP 4.5)

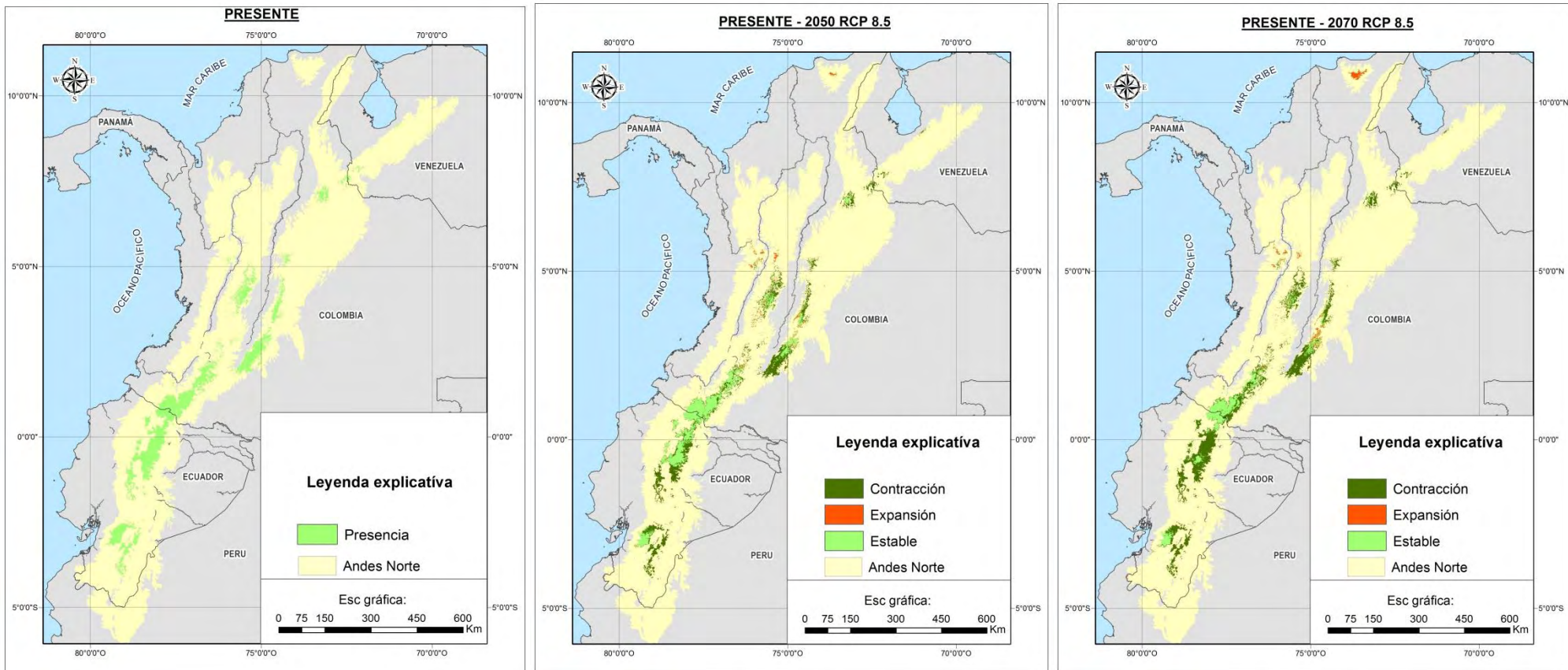


Figura 38. Mapas de distribución potencial de *Phalcoboenus carunculatus* para el presente y para el futuro 2050 y 2070 (RCP 8.5).

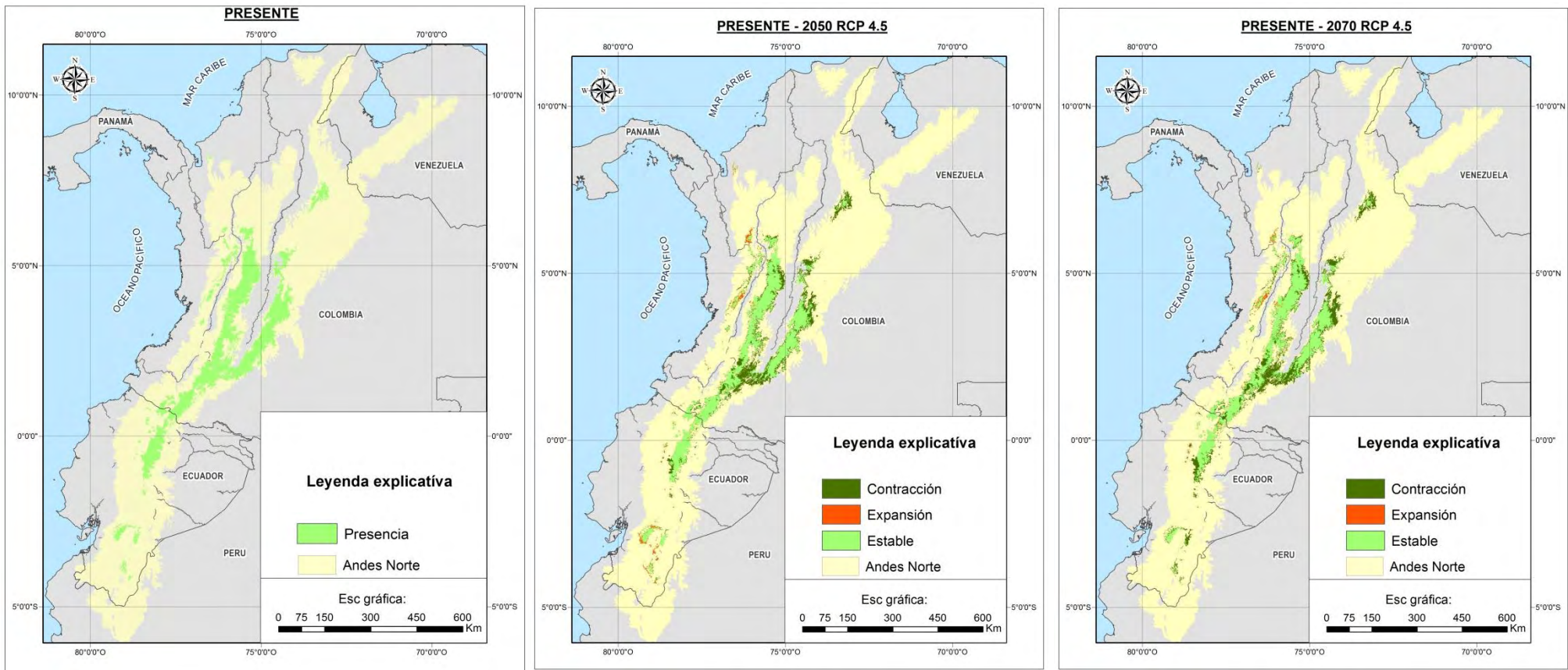


Figura 39. Mapas de distribución potencial de *Urothraupis stolzmanni* para el presente y para el futuro 2050 y 2070 (RCP 4.5).

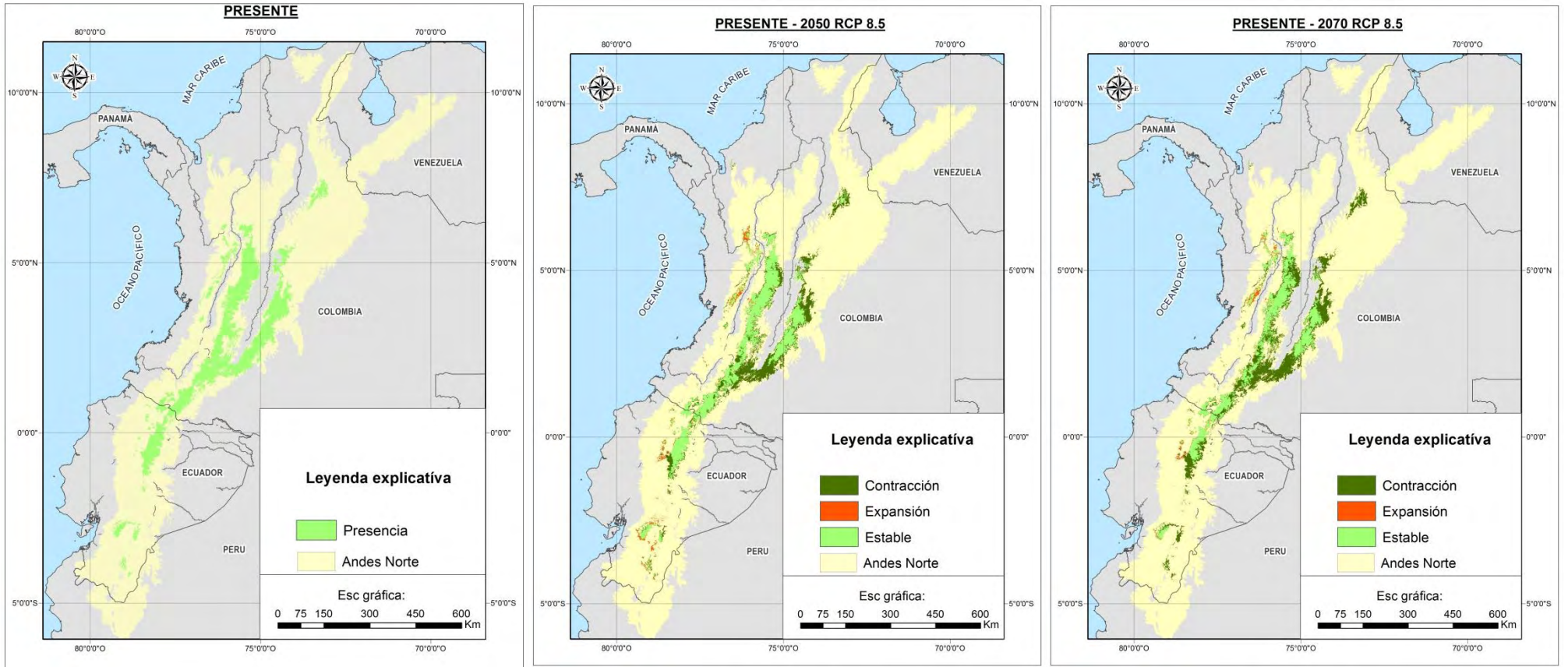


Figura 40. Mapas de distribución potencial de *Urothraupis stolzmanni* para el presente y para el futuro 2050 y 2070 (RCP 8.5).

Anexo 5. Áreas de contracción, expansión y estabilidad en kilómetros cuadrados (km²) de las áreas de distribución de 20 especies de aves modeladas de acuerdo con escenarios de cambio climático futuro (2050 y 2070) y dos RCP (4.5 y 8.5).

Especie	Presente	Futuro 2050 RCP 4.5			Futuro 2050 RCP 8.5			Presente	Futuro 2070 RCP 4.5			Futuro 2070 RCP 8.5		
		Contracción	Expansión	Estable	Contracción	Expansión	Estable		Contracción	Expansión	Estable	Contracción	Expansión	Estable
		km ²	km ²	km ²	km ²	km ²	km ²		km ²	km ²	km ²	km ²	km ²	km ²
<i>Thlypopsis ornata</i>	76,497	16,011	9,991	60,486	21,426	11,466	55,071	76,497	18,622	8,443	57,875	36,029	8,378	40,468
<i>Phyllomyias nigrocapillus</i>	163,634	32,338	14,737	131,296	43,108	16,912	120,526	163,634	36,909	16,659	126,725	61,872	17,622	101,762
<i>Aglaeactis cupripennis</i>	48,308	19,162	2,266	29,146	24,419	1,445	23,889	48,308	23,841	1,190	24,467	32,488	1,130	15,820
<i>Anisognathus lacrymosus</i>	197,358	43,019	25,304	154,339	49,899	29,296	147,459	197,358	47,938	28,760	149,420	65,112	31,934	132,246
<i>Coeligena lutetiae</i>	146,058	24,126	13,750	121,932	39,368	11,843	106,690	146,058	41,945	11,092	104,113	71,665	9,042	74,393
<i>Hemispingus superciliaris</i>	193,497	34,988	5,654	158,509	45,253	6,223	148,244	193,497	39,835	5,921	153,662	63,798	7,251	129,699
<i>Mecocerculus leucophrys</i>	104,100	30,475	6,450	73,625	41,428	6,841	62,672	104,100	35,167	7,432	68,933	56,026	5,941	48,074
<i>Ochthoeca fumicolor</i>	98,296	29,363	2,916	68,933	42,036	2,093	56,260	98,296	35,530	2,667	62,766	54,330	2,271	43,966
<i>Oxypogon guerinii</i>	74,358	22,078	2,877	52,280	24,486	4,344	49,872	74,358	24,634	5,723	49,724	33,463	8,897	40,895
<i>Ochthoeca frontalis</i>	105,008	30,950	2,964	74,058	44,347	3,099	60,661	105,008	38,183	3,232	66,825	56,336	3,776	48,672
<i>Ampelion rubrocristatus</i>	80,578	26,917	8,163	53,661	36,309	8,870	44,269	77,821	30,995	9,423	49,583	46,621	11,343	33,957
<i>Anisognathus igniventris</i>	81,753	18,442	18,382	63,311	28,779	19,761	52,974	81,753	23,433	19,110	58,320	42,740	20,988	39,013
<i>Dubusia taeniata</i>	150,386	45,756	9,528	104,630	54,247	13,422	96,139	150,386	48,943	12,205	101,443	69,913	16,562	80,473
<i>Grallaria rufula</i>	102,665	30,288	7,440	72,377	39,925	7,808	62,740	102,665	34,304	8,342	68,361	52,346	8,770	50,319
<i>Iridosornis rufivertex</i>	198,124	42,633	20,612	155,491	49,378	24,081	148,746	198,124	44,706	22,262	153,418	62,787	27,103	135,337
<i>Buthraupis eximia</i>	75,874	24,964	5,825	50,910	28,292	7,827	47,582	75,874	27,585	6,528	48,289	36,287	8,291	39,587
<i>Chalcostigma herrani</i>	63,232	29,090	4,838	34,142	33,029	3,673	30,203	63,232	34,095	2,704	29,137	43,417	2,360	19,815
<i>Grallaria quitensis</i>	103,541	45,935	7,534	57,606	55,619	5,776	47,922	103,541	54,166	5,514	49,375	70,441	3,339	33,100
<i>Phalcoboenus carunculatus</i>	44,199	19,170	1,298	25,029	23,331	2,236	20,868	44,199	25,438	943	18,761	31,921	2,706	12,278
<i>Urothraupis stolzmanni</i>	73,715	23,356	3,422	50,359	28,869	4,522	44,846	73,715	27,888	2,340	45,827	39,979	3,101	33,736

Anexo 6. Área potencial ocupada por un determinado número de especies de aves en cada tiempo: presente, futuro 2050 y 2070 bajo los escenarios de cambio climático RCP 4.5 y RCP 8.5. El área se presenta en kilómetros cuadrados (Km²).

Número especies Tiempo analizado	Área ocupada según el número de especies en km ²																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Presente	41613	34594	31947	24638	20903	16661	14922	13292	13109	11105	10884	11017	12221	11160	11031	8628	9133	7310	3395	480
2050 RCP 4.5	35660	33689	42955	28069	18743	13479	11379	11744	11281	8680	8169	8674	8603	8689	7409	6800	5308	3847	2710	1344
2050 RCP 8.5	38696	41563	45688	24770	16985	13520	11698	11036	9319	7672	8103	8049	8111	7257	5588	5345	4491	3057	2755	922
2070 RCP 4.5	36133	36178	43754	26616	17285	13471	13129	11349	10454	8353	8457	8756	8786	8454	6765	6429	3831	2355	2116	543
2070 RCP 8.5	39544	46935	41333	21146	16221	13571	9855	7997	7396	7840	7632	6958	7013	4711	5576	4678	2155	1116	1188	275