



**CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA**

**DIVISIÓN DE EDUCACIÓN ESCUELA DE POSGRADO**

**Migración potencial de cinco especies arbóreas ante el cambio climático en bosques de montaña de la  
Cordillera de Talamanca, Costa Rica**

**Tesis sometida a consideración de la División de Educación y la Escuela de Posgrado como requisito para  
optar al grado de**

**MAGISTER SCIENTIAE**

**En manejo y conservación de bosques tropicales y biodiversidad**

**Rafael Núñez Flórez**

**Turrialba, Costa Rica**

**2023**

Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma por la División de Educación y la Escuela de Posgrado del CATIE y aprobada por el Comité Consejero del estudiante, como requisito parcial para optar por el grado de

**MAGISTER SCIENTIAE EN MANEJO Y CONSERVACIÓN DE BOSQUES  
Y BIODIVERSIDAD**

**FIRMANTES:**



Bryan Finegan, Ph.D.  
Codirector de tesis



---

Pablo Imbach Bartol, Ph.D.  
Codirector de tesis




---

Diego Delgado Rodríguez, M.Sc.  
Miembro Comité Consejero



---

Mariela Leandro Muñoz, Ph.D.  
Decana, a.i., Escuela de Posgrado



---

Rafael Núñez Florez  
Candidato

## **Agradecimientos**

Gracias a mi madre, quien es el mejor ejemplo que tengo, por inculcarme la necesidad de estudiar.

Gracias a mi padre, por darme la vida y estar siempre apoyándome en todo.

Gracias a mi hijo y mi pareja, quienes son el motor y la motivación para superarme cada día más.

Gracias a mi hermano, porque siempre ha sido un ejemplo a seguir y ha estado en los momentos en los que más lo he necesitado.

Gracias al maestro Finegan, por creer en mí y profundizar mi amor por la ecología.

Gracias al gobierno de Canadá por haberme beneficiado con la beca de Restaur-Acción.

Gracias al profesor Roger Villalobos, por tenerme en cuenta para la beca y su valiosa enseñanza en las clases recibidas.

Gracias al profesor Pablo Imbach, por apoyarme y guiarme en todos los aspectos climáticos del proyecto de tesis.

Gracias a los profesores Eduardo Corrales y Sergio Vilches, por sus asesoramientos en la parte estadística del trabajo y su buena disposición en cada sesión.

Gracias al profesor Diego Delgado, por su valioso apoyo en diferentes aspectos del proyecto, la confianza y las clases recibidas sobre ecología.

Gracias al profesor Fernando Carrera, por brindarnos siempre confianza y su grandiosa personalidad.

Gracias a todos los compañeros con los que compartimos momentos y me brindaron su compañía en medio del proceso, especialmente, a José Vera, Cassio y Pancho Perle.

## Contenido

1	INTRODUCCIÓN.....	1
2	METODOLOGÍA.....	4
2.1	Área de estudio .....	4
2.2	Preselección de especies y elección de representantes funcionales para simulaciones con MigClim.....	6
2.3	Información ecológica para determinar los parámetros del modelo MigClim .....	7
2.3.1	Modelaje de las tasas de crecimiento y el tiempo de madurez reproductivo (TMR) 7	
2.3.1	Diámetro de madurez reproductiva (DMR).....	10
2.3.2	Tiempo de madurez reproductiva (TMR).....	10
2.3.3	Parámetros de dispersión .....	11
2.3.4	Densidad fenológica anual y parámetro DispStep.....	11
2.3.5	Mapa de barreras para la dispersión .....	12
2.4	Envoltura climática de las especies representantes funcionales .....	12
2.5	Simulaciones de la migración climática en cinco especies forestales bajo el escenario SSP 585 hasta el año 2070 .....	14
2.6	Evaluación de la migración climática de cinco especies forestales en el escenario SSP 585 hasta el año 2070.....	15
2.6.1	Estimación de métricas relativas de respuesta migratoria, para las simulaciones de cada especie en el escenario SSP 585 y hasta el año 2070 .....	16
2.6.1	Análisis del efecto del MCG en los cambios de la envoltura climática de las especies estudiadas .....	17
2.6.2	Tendencias y contrastes de las métricas relativas de respuesta migratoria en las especies representantes funcionales.....	17
2.6.3	Análisis de consenso espacial entre simulaciones MigClim de modelos de circulación climática global.....	17
2.6.4	Análisis espacial de respuestas migratorias en áreas silvestres protegidas dentro del área de estudio .....	18
3	RESULTADOS .....	19
3.1	Selección de especies representantes funcionales para simulaciones en MigClim19	
3.2	Determinación de los parámetros del modelo MigClim para las cinco especies representantes funcionales.....	20
3.2.1	Barreras de dispersión .....	21

3.3	Envolturas climáticas (EC) de las especies representantes funcionales .....	22
3.4	Evaluación de la migración climática .....	30
3.4.1	Métricas relativas migratorias .....	30
3.4.1	Efecto del modelo de circulación climática global (MCG) en los cambios del área de envolvente climática por especie .....	32
3.4.2	Contraste de las tendencias en las métricas relativas de respuesta migratoria con reducción de dimensiones .....	32
3.4.3	Mapas de consenso espacial entre los modelos de circulación climática global general (MCG).....	33
3.4.4	Análisis de las categorías de consenso migratorio en las áreas silvestres protegidas ASP del área de estudio .....	37
4	DISCUSIÓN.....	39
5	CONCLUSIONES.....	43
6	REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	43
7	ANEXOS .....	51

## Lista de tablas

Tabla 1. Nombre de los Modelos de Circulación Climática General (MCG) .....	14
Tabla 2. Representantes funcionales y su respectivo valor en cada rasgo funcional usado para la selección. ....	20
Tabla 3. Resumen con los rasgos funcionales migratorios para la parametrización de MigClim. ....	21
Tabla 4. Número de variables en cada método de selección de variables comparado. ....	22
Tabla 5. Resumen de áreas de envolvente climático idóneo, sin zonas de barreras para la dispersión, en cada especie y porcentaje de ocupación en el área de estudio. ....	24
Tabla 6. Resumen de áreas para cada categoría MigClim, en las tres áreas silvestres protegidas (ASP) por especie .....	38

## Lista de figuras

Figura 1. Área de estudio del gradiente altitudinal Caribe Villa Mills (GACVM) y ubicación de parcelas permanentes de monitoreo del CATIE. ....	5
Figura 2. Resumen de la metodología. ....	6
Figura 3. Curva de crecimiento ontogénico, en función de las tasas de crecimiento anual versus tamaño de la planta en DAP .....	9
Figura 4. Dendrograma de las 45 especies preseleccionadas en los 5 TFP conformados. ....	19
Figura 5. Mapa de las barreras para la dispersión en el GACVM. ....	22
Figura 6. Valores de importancia de cada variable bioclimática usada para el modelo de envoltura climática de cada especie. ....	23
Figura 7. Consenso del 66% de la envoltura climática inicial, entre las réplicas de cada especie representante funcional. Las áreas de color blanco representan probabilidades nulas de ocurrencia para la especie y las áreas de color verde representan la mayor probabilidad de ocurrencia según el umbral de corte aplicado en el modelo Maxent (10th percentil). ....	24
Figura 8. Consenso likelihood 66% de la envoltura climática transferida a 2070 en el SSP585, de los 16 primeros MCG, para <i>Brosimum guianense</i> , representante del TFPs 4. ....	25
Figura 9. Conceso likelihood 66% de la envoltura climática transferida en los 16 primeros MCG, para <i>Clethra consimillis</i> , representante del TFPs 5. ....	26
Figura 10. Consenso likelihood 66% de la envoltura climática transferida en los 16 primeros MCG, para <i>Protium ravenii</i> , representante del TFPs 2. ....	27
Figura 11. Conceso likelihood 66% de la envoltura climática transferida en los 16 primeros MCG, para <i>Quercus sapotifolia</i> , representante del TFPs 3. ....	28
Figura 12. Conceso likelihood 66% de la envoltura climática transferida en los 16 primeros MCG, para <i>Vochysia allenii</i> , representante del TFPs 1. ....	29

Figura 13. Resumen gráfico de las proporciones ocupadas por los envoltentes climáticos futuros en cada MCG, para cada especie.....	30
Figura 14. Métricas de respuesta migratoria relativa para cada especie en cada Modelo de circulación climática general (MCG). .....	31
Figura 15. Dendrograma de grupos de modelos de circulación climática global.....	32
Figura 16. Análisis de componentes principales a las métricas relativas migratorias en los 24 MCG para cada especie estudiada. ....	33
Figura 17. Mapa de consenso espacial entre los 24 modelos de circulación climática global para <i>Brosimum guianense</i> . Los píxeles rojos presentan los valores de colonización en los 40 primeros años, tiempo en el que podrían alcanzar la etapa de fustal. Los píxeles azules presentan las casillas que podrían ser colonizadas de 40 años en adelante y no alcanzarían la etapa fustal. ....	34
Figura 18. Mapa de consenso espacial entre los 24 modelos de circulación climática global para <i>Clethra consimillis</i> . Los píxeles rojos representan colonizaciones en los 30 primeros años de la simulación y los píxeles azules son colonizados después de 30 años. ....	35
Figura 19. Mapa de consenso espacial entre los 24 modelos de circulación climática global para <i>Protium ravenii</i> . Los píxeles verdes en los primeros 29 años, los píxeles rojos representan colonizaciones entre el año 30 y el año 57 de simulación, mientras que los píxeles azules son colonizados después de 58 años simulados.....	35
Figura 20. Mapa de consenso espacial entre los 24 modelos de circulación climática global para <i>Quercus sapotifolia</i> . Los píxeles azules presentan colonizaciones después de 42 años de simulación.....	36
Figura 21. Mapa de consenso espacial entre los 24 modelos de circulación climática global para <i>Vochysia allenii</i> . Los píxeles rojos son colonizaciones en los primeros 35 años, los píxeles azules después de los primeros 35 años de simulación.....	37
Figura 22. Porcentajes de cada categoría MigClim en relación con el área de cada ASP ...	39

## **Lista de anexos**

Anexo 1. Parámetros ecológicos necesarios para el Modelo MigClim.....	51
Anexo 2. Análisis exploratorio multivariado de ocurrencias y asociación con variables bioclimáticas. ....	51
Anexo 3. Gráfica correlaciones Person, entre variables bioclimáticas, para <i>Brosimum guianense</i> . ....	52
Anexo 4. Gráfica correlaciones Person, entre variables bioclimáticas, para <i>Clethra consimillis</i> .....	52
Anexo 5. Gráfica correlaciones Person, entre variables bioclimáticas, para <i>Protium ravenii</i> . ....	53

Anexo 6. Gráfica correlaciones Person, entre variables bioclimáticas, para <i>Quercus sapotifolia</i> . .....	53
Anexo 7. Gráfica correlaciones Person, entre variables bioclimáticas, para <i>Vochysia allenii</i> . .....	54
Anexo 8. Datos compilados de estudios sobre distancias de dispersión, en cada vector de dispersión presentado por las 45 especies preseleccionadas. ....	55
Anexo 9. Reducción dimensional de las variables usadas para el agrupamiento de las 45 especies preseleccionadas. ....	64
Anexo 10. Tabla de la proporción de varianza explicada por los ejes del ACP aplicado a las 45 especies. ....	64
Anexo 11. Resultados del MANOVA, entre los grupos funcionales y sus valores promedios. ....	64
Anexo 12. Curvas de crecimiento fustal para los DAP observados en los individuos de las 45 especies preseleccionadas. ....	65
Anexo 13. Gráfico QQ-Plot para comprobar el supuesto de normalidad en el modelo de crecimiento fustal. ....	65
Anexo 14. Gráfico de FITTED para comprobar el supuesto de heterocedasticidad, luego del proceso de modelado con estructuras de VarIdent, VarExp y VarPower. ....	66
Anexo 15. Información de crecimiento y tiempos de paso ontogénicos para las 45 especies preseleccionadas. ....	67
Anexo 16. Valore promedio en las métricas de dispersión para cada Vector identificado en las 45 especies preseleccionadas. ....	71
Anexo 17. Pruebas T-student del efecto en el área total de la envolvente, entre dos métodos de selección de variables para modelamiento con Maxent. ....	71
Anexo 18. Variables seleccionadas y métricas de su importancia, en cada especie. ....	71
Anexo 19. Resumen de áreas de envolvente climático futuro y porcentajes relativos al área de estudio, para las cinco especies estudiadas. ....	74
Anexo 20. Mapas de consenso entre réplicas para cada MCG en <i>Brosimum guianense</i> . ....	76
Anexo 21. Mapas de consenso entre las réplicas de simulaciones, para cada MCG en <i>Clethra consimillis</i> . ....	76
Anexo 22. Mapas de consenso entre las réplicas de simulaciones, para cada MCG en <i>Protium ravenii</i> . ....	77
Anexo 23. Mapas de consenso entre las réplicas de simulaciones, para cada MCG en <i>Quercus sapotifolia</i> . ....	77
Anexo 24. Mapas de consenso entre las réplicas de simulaciones, para cada MCG en <i>Vochysia allenii</i> . ....	78



Anexo 25. Análisis multivariado de la varianza entre clústeres de MCG contrastantes, según las respuestas migratorias de las especies estudiadas.....	78
Anexo 26. Significado de las variables bioclimáticas .....	78
Anexo 27. Base de datos compilada de estudios de crecimiento para brinzales en lugares equivalentes al área de estudio .....	80

### **Lista de acrónimos, abreviaturas y unidades**

ACP: análisis de componentes principales
ANEC: área nueva de envolvente climático (ha)
AECI: área de envolvente climático inicial (ha)
AUC: área abajo la curva
AGR: <i>anual growth rate</i>
ANT: amplitud del nicho térmico
BG: <i>Brosimum guianense</i>
Cc: cambio climático
CC: <i>Clethra consimilis</i>
DM: densidad específica de la madera
DAP Max: diámetro a la altura del pecho máximo para la especie
DAP: diámetro a la altura del pecho (1.3 m)
DDMax-V: distancia dispersión máxima promedio por vector
DMR: diámetro de madurez reproductiva
DDmed-V: distancia dispersión media para el vector
DispStep: pasos de dispersión simulados
DFA: densidad fenológica anual
EC: envolvente climático
GACVM: gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills
LDD: larga distancia de dispersión
LDD-V: dispersión a larga distancia promedio para el vector
MCG: modelos de circulación climática general global
OT: óptimo térmico
PR: <i>Protium ravenii</i>
QS: <i>Quercis sapotifolia</i>
SSP: <i>shared socioeconomic pathway</i> (rutas socioeconómicas compartidas)
TMR: tiempo de madurez reproductiva
TFPs: tipos funcionales de plantas
TP-F: tiempo de paso desde fustal hasta el DMR
TP-L: tiempo de paso desde latizal hasta fustal
TP-B: tiempo de paso desde brinzal a latizal
TMR: tiempo de madurez reproductiva
UBBPP: Unidad de Bosques y Biodiversidad en Paisajes Productivos
VD: vector de dispersión
VA: <i>Vochysia allenii</i>
VD: vector de dispersión

VIF: *variance inflation factor*

#EFA: número de eventos fenológicos anuales

%ACM: porcentaje de área colonizada madura

%ACF: porcentaje de área colonizada fustal

%ACNF: porcentaje de área colonizada no fustal

%ADM: porcentaje de área discrepancia migratoria

%PAECI: porcentaje de pérdida área de envoltura climática inicial

## Migración potencial de cinco especies arbóreas ante el cambio climático en bosques de montaña de la Cordillera de Talamanca, Costa Rica

**Rafael Núñez Florez.** Ingeniero forestal. Universidad del Tolima. [rafael.nunez@catie.ac.cr](mailto:rafael.nunez@catie.ac.cr).

**Bryan Finegan.** Profesor emérito del CATIE. [bfinegan@catie.ac.cr](mailto:bfinegan@catie.ac.cr).

**Pablo Imbach.** Unidad de Cambio Climático. [pablo.imbach@catie.ac.cr](mailto:pablo.imbach@catie.ac.cr).

**Diego Delgado.** Unidad de Bosques. [ddelgado@catie.ac.cr](mailto:ddelgado@catie.ac.cr).

### RESUMEN

Los bosques lluviosos tropicales de montaña presentan un gradiente de biodiversidad y condiciones ambientales que resultan en un ensamblaje biótico complejo, como se ha observado en los bosques lluviosos de la vertiente Caribe en la Cordillera de Talamanca. Por lo que, en el presente estudio, se busca estimar la respuesta potencial de cinco especies arbóreas y entender la diversidad de respuesta migratoria, ante el escenario de cambio climático (CC), derivado de la ruta socioeconómica compartida SSP 585, proyectado hasta el 2070. Dichas especies se distribuyen en el gradiente altitudinal del bosque de montaña estudiado y representan a tipos funcionales de plantas con respuestas migratorias contrastantes. Para lo anterior, se propone utilizar el modelo MigCLim, el cual simula el proceso de migración climática de las especies con base en las limitaciones para la dispersión, tales como distancias de dispersión, tiempos de madurez reproductivo, número de eventos de dispersión y velocidad del CC. Se ha encontrado que las especies de zonas altas presentan una amplitud de nicho térmico mayor que las especies de zonas bajas que puede tener implicaciones en la respuesta climática. Además, en las especies lentas, que alcancen su tamaño de madurez reproductivo después del presente siglo, se desconoce si las condiciones climáticas serán adecuadas en las nuevas áreas de envoltente climático identificadas en el tiempo de simulación. En este sentido, se encontró que el promedio de la discrepancia migratoria (zonas no colonizadas) relativa al área nueva de envoltente climático fue de 13.26% para *Cletrha coonsimillis*, 64.61% para *Vochysia alleni*, 4.85% para *Quercus Sapotifolia*, 2.66% para *Protium ravenii* y 34.72% para *Brosimum guianense*. Esto indica que las especies lentas de madurez reproductiva (*Brosimum guianense*) y las especies con distancias de dispersión cortas (*Vochysia alleni*) presentan menor capacidad de colonización de las nuevas áreas de envoltente climática nueva.

**Palabras clave:** adaptación, dispersión arbórea, tamaño de madurez reproductiva, crecimiento, envoltura climática, MIGCLIM.

## ABSTRACT

Tropical montane rain forests present a gradient of biodiversity and environmental conditions that result in a complex biotic assemblage, as has been observed in the rain forests of the Caribbean slope in the Talamanca cordillera. In the present study we seek to estimate the potential response of five tree species and understand the diversity of migratory response, given the Climate Change (CC) scenario, derived from the shared socioeconomic route SSP 585 projected until 2070. These species are distributed in the altitudinal gradient of the montane forest to be studied and represent functional types of plants with contrasting migratory responses. For this, we propose to use the MigCLim model, which simulates the climatic migration process of the species based on dispersal limitations, such as: dispersal distances, reproductive maturity times, number of dispersal events, and CC speed. We have found that species from highlands have a greater thermal niche width than species from lowlands, which may have implications for the climatic response. In addition, in slow species that reach their reproductive maturity size after this century, it is unknown if the climatic conditions will be adequate in the new climate envelope areas identified in the simulation time. In this sense, it was found that the average of the migratory discrepancy (non-colonized areas) relative to the new area of climatic envelope, was: 13.26% for *Cletrha coonsimillis*, 64.61% for *Vochysia alleni*, 4.85% *Quercus Sapotifolia*, 2.66% *Protium ravenii* and 34.72% for *Brosimum guianenesis*. This indicates that the slow species of reproductive maturity (*Brosimum guianense*) and the species with short dispersal distances (*Vochysia alleni*) have less capacity to colonize the new areas of new climatic envelope.

**Key words:** adaptation, tree dispersal, size of reproductive maturity, growth, climatic envelope, MIGCLIM.

## 1 INTRODUCCIÓN

La diversidad de especies arbóreas en el neotrópico se distribuye a través de gradientes ambientales en función del nicho ecológico, eventos biogeográficos y limitaciones para la dispersión (Carscadden et al. 2020). Las condiciones climáticas que una especie tolera son un componente muy importante del nicho ecológico de las plantas, ya que se encarga de regular diferentes procesos fisiológicos en ellas. En el presente estudio, se definen las condiciones climáticas tolerables por una especie como el envolvente climático (EC) (Araújo y Peterson 2012; Aubin et al. 2016). Este concepto ha sido clave para proyectar el efecto que tendrá el cambio climático antrópico en la distribución potencial de las plantas. En el estudio de la envoltura climática, se ha propuesto usar las variables bioclimáticas, por ser más informativas ecológicamente; estas son obtenidas de los valores mensuales en las variables de temperatura-precipitación y representan patrones anuales, de estacionalidad y condiciones ambientales extremas o limitantes (Fick y Hijmans 2017).

La respuesta de los árboles ante el clima se ha venido estudiando principalmente en gradientes latitudinales, donde se ha identificado patrones como la regla de Rapoport en 1982; la cual plantea un aumento del rango de distribución de las especies a medida que aumenta la latitud, aunque no es generalizado para todos los organismos. Sin embargo, la distribución de especies en gradientes altitudinales se puede ver afectada por el incremento de la temperatura media global (Loarie et al. 2009), como lo muestran los estudios de palinología; que indican un ascenso del límite superior altitudinal del bosque o línea de árboles, en la Cordillera de Talamanca, el cual pasó de los 2500 msnm hasta los 3300 msnm, desde hace 18 000 años (último máximo glacial) (Islebe y Hooghiemstra 1997). Esto sugiere que las especies en los gradientes altitudinales deberán migrar a mayores altitudes a medida que el planeta se sigue calentando y los patrones climáticos cambian. No obstante, se debe considerar que la velocidad a la que el planeta se ha venido calentando en las últimas décadas es más veloz por la actividad antrópica desplegada desde la Revolución Industrial (Loarie et al. 2009), a lo que se conoce como el cambio climático antrópico (CCA), el cual puede generar retrasos en la migración de las especies arbóreas.

La velocidad del calentamiento global se refiere a la distancia anual que se necesita para aumentar un grado centígrado en los diferentes puntos de los gradientes geográficos (altitudinal -latitudinal), según el ritmo del calentamiento global (Loarie et al. 2009). En bosques templados, se encontró que la capacidad de dispersión y la velocidad de madurez reproductiva en las especies arbóreas no era suficiente para haber migrado a la misma velocidad del calentamiento global que venía ocurriendo desde el último máximo glacial; pero que, de alguna manera, las poblaciones de especies sí habían logrado hacerlo, el fenómeno se denominó: paradoja de Reid. Para la solución de dicha paradoja, se han propuesto dos hipótesis alternativas, tales como los eventos de dispersión a larga distancia (LDD) (Clark 1998) y los refugios climáticos (Mclachlan et al. 2005).

Los eventos de dispersión a larga distancia (LDD) son un mecanismo mutualista importante para la migración de las plantas, ante el cambio de la ubicación de la envoltura climática en gradientes altitudinales producto del cambio climático antrópico. Aunque la probabilidad de ocurrencia de los LDD es del 5% del total de eventos de dispersión en un individuo, a escala

de población resulta ser un mecanismo eficaz para la migración climática de las especies (Clark 1998; Engler y Guisen, 2009).

La necesidad de proyectar la respuesta de los árboles ante el CC antrópico ha resultado en la consolidación de diferentes plataformas con información climática y de ocurrencias de especies a escala global. Dichas plataformas han sido el motor para la creación de múltiples métodos de modelación y herramientas informáticas que ayudan a delimitar geográficamente la envoltura climática de las especies, además de técnicas para mejorar la capacidad predictiva de dichos modelos (Elith et al. 2011).

Los modelos de envoltura climática para árboles (MEC) son un tipo de modelo de distribución de especies (SDM), que solo utiliza variables climáticas o bioclimáticas, ya que los SDM también pueden incluir otro tipo de variables ambientales (p.ej. edáficas y topográficas) (Boisvert-Marsh et al. 2022). Estas diferencias y la existencia de otros sinónimos como el de modelos de nicho ecológico (MNE) han generado una discusión conceptual, con falta de consenso en el uso de MNE y considerándose los modelos de envoltura climático como un concepto intermedio entre los otros dos (Boisvert-Marsh et al. 2022) (Parmesan y Hanley 2015).

Cualquiera de los modelos mencionados anteriormente puede generar una delimitación geográfica de los lugares idóneos para la especie, en función de la correlación estadística o algorítmica que presentan las ocurrencias geográficas de las especies con las variables ambientales contempladas por el modelo. Los MEC se pueden proyectar hacia el futuro, con capas geográficas de los valores climáticos o bioclimáticos futuros, que han sido simulados para diferentes escenarios de emisiones de CO<sub>2</sub> y modelos de circulación climática global (MCG), como los que ofrece la página web WorldClim ([https://www.worldclim.org/data/cmip6/cmip6\\_clim30s.html](https://www.worldclim.org/data/cmip6/cmip6_clim30s.html)). La principal limitación que tienen estos modelos es que no pueden captar con precisión las ausencias locales dentro de las áreas idóneas, debido a la resolución espacial de las capas geográficas ambientales de trabajo y el esfuerzo de muestreo en las variables (Carscadden et al. 2020).

Los modelos de envoltura climática proyectados hacia el futuro sobreestiman la capacidad de respuesta de las especies arbóreas en bosques naturales que se distribuyen en gradientes altitudinales (Engler y Guisan 2009). Esto por la falta de capacidad matemática de algunos modelos, para contemplar otras variables ecológicas que influyen en la dispersión y colonización (individuos migratorios establecidos) de especies en lugares nuevos con condiciones climáticas adecuadas en el futuro. La principal dificultad para que una especie arbórea colonice un lugar nuevo e idóneo en el futuro son las limitaciones para la dispersión (Engler y Guisan 2009), las cuales están dadas por la distancia de dispersión de sus semillas y las barreras físicas para su dispersión producto de la fragmentación del paisaje. Además, la fragmentación del paisaje y las diferencias entre especies, en cuanto a factores fenológicos, fisiológicos y ecológicos, pueden generar diversidad de respuestas poblacionales ante los efectos del cambio climático antrópico (CCA), que deben ser consideradas, para tomar medidas de conservación inteligentes.

En este sentido, el modelo MigClim resulta una herramienta útil para simular la colonización futura de los árboles en los nuevos lugares con condiciones climáticas idóneas (Aubin et al. 2016; Engler y Guisan 2009), este proceso se define *migración climática arbórea*. En el

modelo Migclim, se deben parametrizar las siguientes variables ecológicas: distancia de dispersión, eventos de dispersión a larga distancia (frecuencia y distancia máxima-mínima), número de eventos fenológicos reproductivos en el tiempo simulado y tiempo para alcanzar la madurez reproductiva (TMR) (Engler y Guisen, 2009; Aubin et al. 2016). Dichos parámetros ecológicos no son fáciles de caracterizar por la falta de información en algunas especies, pero, en el caso de las variables de dispersión, la clasificación funcional de las especies con base en el rasgo de vector de dispersión es una alternativa útil para estimar la distancia promedio de dispersión y de los eventos de dispersión a larga distancia (LDD), en cada vector (Boisvert-Marsh et al. 2022).

En cuanto al número de eventos fenológicos, existen varios estudios que brindan información a escala de especie, pero la consulta con expertos puede resultar muy útil para caracterizar este parámetro en especies sin información científica. A fin de determinar el tiempo de madurez reproductiva (TMR), se requiere conocer el diámetro de madurez reproductiva (DMR) a 1.3 m del suelo, en el cual la especie inicia sus eventos fenológicos reproductivos y también la tasa de crecimiento anual en las diferentes etapas ontogénicas (brinzal, latizal, fustal), para modelar los tiempos de paso entre cada una según la tasa de crecimiento anual respectiva y determinar el TMR

Otra información importante para la parametrización de MigClim son los insumos espaciales, distribución inicial (IniDist), distribución potencial del futuro (HSmap) y las barreras para la dispersión (Barrier). Para los dos primeros insumos, se implementa el *software* Maxent, a fin de modelar la envoltura climática con variables bioclimáticas de menor correlación ( $r < 0.8$  y  $VIF < 10$ ), las cuales fueron escogidas después de haberlas comparado contra otro grupo de variables, seleccionadas con el método genérico del *software* (Jackknife y porcentajes de contribución de las variables). Las barreras de dispersión (Barrier) se pueden caracterizar en función de la fragmentación del paisaje, usando capas de usos del suelo diferentes al de bosque, disponibles en diferentes plataformas digitales; para el caso de Costa Rica, se cuenta con el Sistema Nacional de Información Territorial (SNIT) ([https://www.snitcr.go.cr/ico\\_servicios\\_ogc](https://www.snitcr.go.cr/ico_servicios_ogc)). Dichas capas se deben procesar en términos de extensión, formato, resolución espacial y escala de valores en los píxeles, para lo cual, los *softwares* R y QGIS son adecuados (R Core Team 2020; QGIS.org 2022).

Además, existe una amplia variedad de modelos de circulación climática general (MCG) disponibles actualmente, entre los cuales, difieren las variables bioclimáticas, para un mismo escenario climático (Gevara et al. 2018). Es decir, las respuestas de las especies arbóreas ante el CC pueden ser diferentes entre los MCG de un mismo escenario climático. Por lo tanto, se decidió transferir los modelos de envoltura climática inicial a 24 MCG futuros, disponibles en WorldClim2 (Fick y Hijmans 2017) para la Ruta Socioeconómica Compartida SSP585 y el horizonte del tiempo 2061 – 2080.

El objetivo del estudio fue simular con el modelo MigClim la respuesta potencial de la migración climática en un gradiente altitudinal de la Cordillera de Talamanca, Costa Rica, en cinco especies arbóreas representantes de tipos funcionales de plantas contrastantes ecológicamente y observar el patrón de su respuesta migratoria potencial, entre los diferentes MCG. Este tipo de estudios es clave porque ayuda a entender los efectos espaciales del cambio climático antrópico sobre la distribución futura de las especies arbóreas, para

priorizar la conservación de especies vulnerables, determinar las áreas de retraso migracional (donde los árboles no alcanzarán la madurez reproductiva) y las áreas de discrepancia migratoria (donde la especie no alcanzará a migrar). En dichas áreas críticas para la migración climática, se deberá establecer estrategias de conservación climáticamente inteligentes como la migración asistida o intervenciones para estimular el crecimiento de especies lentas.

Las simulaciones de la migración climática se realizaron en las 24 capas bioclimáticas de los modelos de circulación climática general (MCG) disponibles en WorldClim. Los resultados obtenidos se evaluaron mediante técnicas estadísticas y cartográficas para identificar las tendencias, contrastes e incertidumbre espacial de las diferentes respuestas migratorias presentadas por las especies estudiadas. Además, para evaluar la respuesta migratoria de las especies, se proponen métricas relativas al área de cambio con la que estén relacionadas (Ganancia o pérdida): porcentaje de pérdida envolvente climático inicial, porcentaje de área colonizada madura, fustal, no fustal y porcentaje de discrepancia migratoria. La técnica cartográfica de ensamble y consenso de capas resultó útil para entender el patrón espacial de la migración climática e identificar zonas estratégicas a fin de implementar medidas de conservación adecuadas para las diferentes especies.

De igual manera, se realizó un análisis en cada área silvestre protegida presente en el área de estudio (Parque Nacional Tapantí, Barbilla y Reserva Forestal Río Macho). Donde se identificó el área de cada categoría migratoria obtenida con la técnica de ensamble y consenso cartográfico.

## 2 METODOLOGÍA

### 2.1 Área de estudio

El presente estudio se realizó en Costa Rica, en la vertiente Caribe del país, donde CATIE mantiene investigación ecológica a largo plazo en bosques de montaña desde el 2012 (Veintimilla et al. 2019). Dicha área de investigación ecológica es conocida como **gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills (GACVM)** (Figura 1) y tiene una extensión aproximada de 202,657 ha. El gradiente va desde los 440 msnm hasta un poco más de los 2950 msnm, está dentro de la Reserva de la Biosfera La Amistad, y en este, se encuentran tres áreas protegidas de carácter nacional: el Parque Nacional Tapantí, Reserva Forestal Río Macho y Parque Nacional Barbilla (Veintimilla et al. 2019). En el área de estudio, se pueden encontrar bosques tropicales de montaña, los cuales se ubican en zonas montañosas con altitudes mayores a 300 msnm (Körner 2007). Dichos bosques son proveedores de importantes servicios ecosistémicos como la regulación hídrica, captura-almacenamiento de carbono y conservación de la biodiversidad para la zona del cantón de Cartago. En cuanto a las parcelas permanentes en el área de estudio:

En el gradiente altitudinal Caribe Villa Mills (GACVM), existe una red de 32 parcelas permanentes de muestreo de 50 m \* 50 m (0.25 ha), de las cuales, 29 son de monitoreo permanentes y tres son temporales (Figura 1), en dichas parcelas, se han registrado más de 400 especies arbóreas, al medir sus individuos fustales con diámetro a la altura del pecho (DAP, 1.3 m) mayor o igual a 10 cm. La red de parcelas permanentes ha sido evaluada en el



tiempo (2011-2020) tomándose los siguientes datos: identificación taxonómica de cada individuo, DAP (1,3m) y número de ejes.

La información de esta base de datos se utilizó para modelar el rango de crecimiento anual de las especies objeto de estudio mediante modelos estadísticos no lineales, con lo que se calculó el tiempo de paso desde la categoría fustal (>9.9 cm DAP) hasta el diámetro de madurez reproductiva (DMR), que será explicado más adelante.

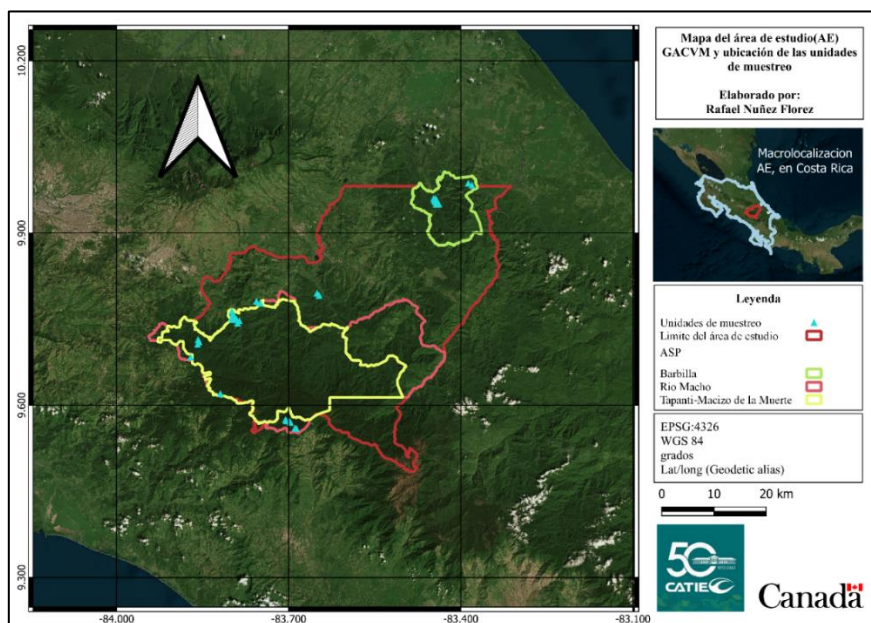


Figura 1. Área de estudio del gradiente altitudinal Caribe Villa Mills (GACVM) y ubicación de parcelas permanentes de monitoreo del CATIE.

A continuación, se presenta un diagrama resumiendo la metodología en cinco pasos, con los elementos más importantes de cada uno (Figura 2). Posteriormente, se detalla cada uno de los pasos.

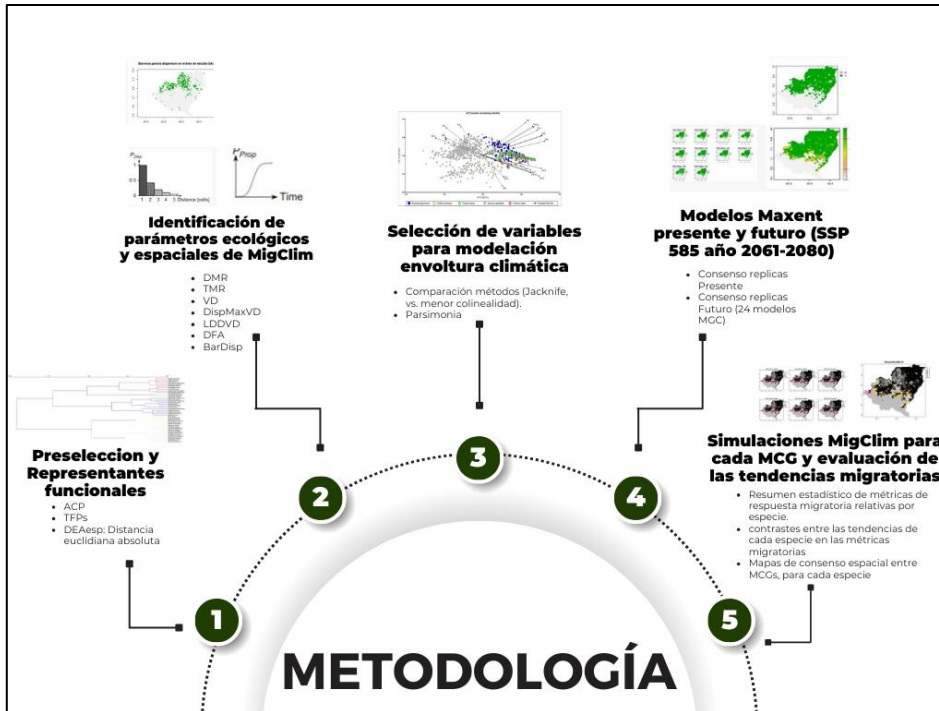


Figura 2. Resumen de la metodología.

## 2.2 Preselección de especies y elección de representantes funcionales para simulaciones con MigClim

Se preseleccionaron 45 especies arbóreas de los 425 totales en la base de datos del GACVM, aprovechando la disponibilidad de información obtenida en estudios pasados de investigación a nivel de tesis de Maestría o publicaciones científicas, con base en los siguientes criterios:

- Especies arbóreas con población dentro del 80% del área basal de la parcela (Hernández Gordillo et al. 2021).
- Especies con estimación previa del óptimo térmico y amplitud del nicho térmico (Hernández, 2020). El óptimo térmico se refiere al promedio de las temperaturas en cada lugar de ocurrencia de un set de datos representativo biográficamente del patrón espacial de una especie y la amplitud es el rango de temperaturas que presentó dicho set de datos (Cuesta et al. 2020).
- Registro previo del vector de dispersión.
- Especies que cumplieran los criterios de abundancia (13 individuos mínimo) para utilizar el modelo de crecimiento diamétrico de Hérault et al. (2011).

Los tipos funcionales de plantas son grupos de especies que presentan valores similares en múltiples variables de análisis que se deben considerar (Casanoves et al. 2011). Esta técnica es apropiada para reducir grupos grandes y resumir con pocas especies una comunidad más amplia. Por esto y debido a las limitaciones de tiempo para desarrollar el estudio, se decidió modelar la migración climática con MigClim solo para cinco especies arbóreas, las cuales fueron seleccionadas de tipos funcionales de plantas (TFP) para poder asociar la respuesta de la especie al resto del grupo al que pertenece.

El agrupamiento de los TFP se realizó mediante un análisis de conglomerados jerárquicos (método Ward y distancia euclídea) (Casanoves et al. 2011), que tuvo en cuenta el valor de los rasgos funcionales de óptimo térmico (Duque et al. 2015, Fadrique et al. 2018), amplitud del nicho térmico (Cuesta et al. 2020), gravedad específica de la madera (Hernández Gordillo et al. 2021), LN (DAP máximo) y LN (tiempo de paso en la categoría ontogénica que alcanza la madurez reproductiva<sup>1</sup>). El uso de transformaciones logarítmicas, en las dos últimas variables anteriormente mencionadas, se implementó para aumentar la capacidad del algoritmo en la discriminación de grupos de rápida y lenta madurez reproductiva en zonas altas y bajas respectivamente. Además, la cantidad adecuada de TFP se determinó mediante diferentes MANOVAS (multivariado análisis de la varianza), para obtener un número de clústeres con diferencias significativas entre sí.

Para seleccionar las cinco especies, se ejecutó un análisis de componentes principales (ACP) con las mismas variables usadas para el agrupamiento, particionado por los TFP; después se calculó la distancia euclídea absoluta en cada especie; como el valor absoluto de la suma de las distancias a los dos primeros ejes principales del ACP. El procedimiento anterior se realizó mediante InfoStat y Excel. Posteriormente, se identificó y seleccionó, en cada ACP realizado, la especie con la menor distancia euclídea absoluta. Estas especies seleccionadas son las representantes funcionales del respectivo TFP, por tener los valores más centrales en las variables utilizadas para el agrupamiento.

Las cinco especies representantes funcionales seleccionadas para simular la migración climática pueden servir como indicadores o representar la respuesta migratoria potencial de las 45 especies preseleccionadas de la comunidad muestreada (425) en el GACVM. Las especies representantes funcionales simbolizan el valor más central en la representación multivariada del ACP realizado a cada TFP, por lo tanto, puede haber variación en las respuestas migratorias potenciales de las demás especies dentro del TFP.

### **2.3 Información ecológica para determinar los parámetros del modelo MigClim**

El modelo requiere de parámetros ecológicos, a fin de controlar el proceso de migración climática de las especies, en nuevas áreas con envolvente climático adecuado, en función de sus limitaciones para la dispersión (distancias de dispersión y barreras) (Anexo 1). Dichos parámetros ecológicos se estimaron solo para las cinco especies representantes funcionales, excepto el tiempo de madurez reproductiva (TMR), que se estimó para las 45 especies preseleccionadas, con la intención de generar mayor dispersión de datos de crecimiento en el modelaje de la tasa de crecimiento anual para las diferentes etapas ontogénicas. A continuación, se amplía la forma de caracterización en cada uno de los parámetros ecológicos.

#### **2.3.1 Modelaje de las tasas de crecimiento y el tiempo de madurez reproductivo (TMR)**

Como se mencionó anteriormente, la modelación del crecimiento se realizó para las 45 especies, buscando tener más dispersión de datos de crecimiento en el modelo no lineal

---

<sup>1</sup> Ya que algunas especies alcanzan la madurez reproductiva en la etapa de latizal.

aplicado y que este fuera más robusto y confiable. De igual manera, con el fin de que, al recopilar los datos de crecimiento en etapas juveniles (brinzales y latizales), se generara mayor dispersión de datos y poder establecer valores medianos a escala de género, familia o set de datos, para las especies que no se encontró el dato específico. A continuación, se explica la técnica implementada para modelar la tasa de crecimiento de las 45 especies preseleccionadas, en cada etapa ontogénica. Con lo cual, se obtuvo el tiempo de madurez reproductivo (TMR) para las cinco especies representativas funcionales a las que se les va a simular su migración climática con MigClim.

- **Brinzal (DAP < 4,9cm)**

En una base de datos se compiló el *anual growth rate* (AGR) de especies forestales presentes en tres estudios de crecimiento: Sáenz et al, 1998; Condit et al 1993 y Clark et al 1992 elaborados en zonas aledañas o ecológicamente comparables con el área de estudio (Anexo 27). Con la información de dicha base de datos compilada, se identificó el valor de la mediana de crecimiento para las especies que estuvieran disponibles; luego, se asociaron los valores medianos de crecimiento anual a escala de género para las especies que estuvieran disponibles; para las demás especies, se asumió el valor mediano del set de datos en la base de datos compilada. Por último, y teniendo en cuenta la tendencia lineal positiva de crecimiento anual en esta categoría ontogénica (Figura 3), se derivó el tiempo de paso en la categoría brinzal, para cada especie.

- **Latizal (DAP ≥ 4,9cm y < 10cm)**

La Unidad de Bosques y Biodiversidad en Paisajes Productivos (UBBPP) cuenta con una base de datos de parcelas permanentes de monitoreo en bosques secundarios de Tirimbina (BDT), Costa Rica, donde se utilizó el registro de crecimiento de 4258 individuos (190 especies) con DAP entre 5 cm y 9.9 cm. El lugar presenta las mismas zonas de vida hasta los 1200 msnm que el área de estudio GACVM (Camacho y Finegan, 1999). La BDT se complementó con datos de crecimiento para algunas especies encontrados en literatura científica; con dicha base de datos, se obtuvo el AGR de cada individuo y luego la mediana del AGR para cada especie en la BDT. Luego, se asignó el AGR de las especies preseleccionadas que se encontraban en la BDT, posteriormente, se asignaron los valores medianos de AGR a escala de género, para las especies que estuviera disponibles y, por último, se asignó el valor mediano del crecimiento de todas las especies en el set de datos, para el resto de las especies sin AGR a escala de especie o individuo. Luego, se estimó el tiempo de paso en la categoría latizal, extrapolando la tendencia lineal de crecimiento (Figura 3) hasta el tiempo que tarda en alcanzar la siguiente categoría.

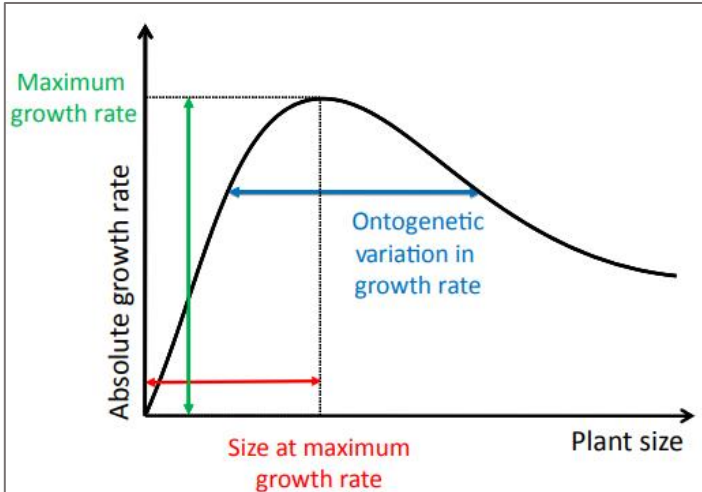


Figura 3. Curva de crecimiento ontogénico, en función de las tasas de crecimiento anual versus tamaño de la planta en DAP

Fuente: (Hérault et al. 2011)

- **Fustal (DAP>10cm hasta el DMR)**

Para esta categoría, se usó la base de datos del crecimiento que ha sido monitoreado desde el año 2011 hasta el 2020, en la red de parcelas de GACVM (Figura 1); con la cual, se obtuvo la tasa de crecimiento diamétrico anual (AGR) de cada individuo con su respectivo DAP final.

Luego, con base en la curva de crecimiento ontogénica (Hérault et al. 2011), se procedió a modelar el crecimiento diamétrico promedio de las 45 especies preseleccionadas, mediante modelos no lineales mixtos, para derivar el tiempo que se tarda en pasar de los 10 cm DAP hasta el DMR. Para esto, se usó el *software* InfoStat (Di Rienzo et al. Versión 2020) y se ajustó el modelo propuesto por Canham et al. (2004) y Hérault et al. (2011), a los datos de crecimiento observados en la base de datos de GACVM.

$$\text{Log}(AGR_{is} + 1) = \text{Max}_s * \exp\left(-\frac{1}{2} * \left(\text{Log} \frac{DBH_{is}}{Dopt_s/K_s}\right)^2\right) + e_{is}$$

**Donde:**

**AGR<sub>is</sub>:** tasa anual de crecimiento observada en cada individuo de cada especie

**Max<sub>s</sub>:** AGR máximo de la especie

**DBH<sub>is</sub>:** diámetro a la altura del pecho (predictor)

**Dopt<sub>s</sub>:** DAP observado en el que se presenta el Max

**K<sub>s</sub>:** curtosis de la curva de crecimiento para la especie

**e<sub>is</sub>:** desviaciones asociadas a cada observación de cada especie

El modelo no lineal mixto se configuró como *sujeto específico*, con las 45 especies preseleccionadas, buscando contemplar la tendencia de crecimiento de dichas especies para tener mayor dispersión de datos en la modelación y obtener un modelo más robusto. Ya que había especies que no tenían la información suficiente para capturar la curva de crecimiento,

de manera individual. Inicialmente, se depuró la base de datos excluyendo individuos con una sola medición, los crecimientos negativos se formatearon en cero. Mientras que el AGR +1 se transformó a logaritmo natural como variable de respuesta, y la variable predictora (DBHis) fue representada por el DAP de la última medición en los individuos de cada especie.

Siguiendo lo recomendado por Casanoves et al. (2022), se corrieron varios modelos combinando el efecto aleatorio de la especie sobre los diferentes parámetros del modelo, en el proceso se encontraron problemas de heterocedasticidad y se aplicó una estructura de varianzas (VarIdent) para corregirlos; de esta manera, se obtiene el mejor modelo 1 (M1). Para hacer lo anterior, fue necesario usar como criterio de agrupamiento unos conglomerados jerárquicos previamente generados con base en los residuos (observado–predicho) del (M1). Adicionalmente, se exploraron modelos con otras estructuras de heterocedasticidad y se encontró que los criterios AIC y BIC mejoraban al combinar VarIdent con VarExp y VarPower, con lo que se obtuvo el mejor modelo final (M2).

Por último, se estimó el tiempo que tarda en crecer cada milímetro desde fustal hasta el diámetro de madurez reproductiva (DMR) según el (M2) y con esto se calculó el tiempo de paso desde fustal hasta el DMR.

### **2.3.1 Diámetro de madurez reproductiva (DMR)**

Se refiere al valor del diámetro a la altura del pecho (DAP, 1.3 m) en el que una especie arbórea inicia los eventos fenológicos reproductivos en un ambiente de bosque natural. Este concepto se fundamenta en la ley natural de todo organismo vivo que nace, crece, se reproduce y muere, ya que, en el caso de las especies arbóreas, cuando están en etapas juveniles, deben invertir la energía en crecer para competir por nutrientes hasta alcanzar el estado de desarrollo morfológico adecuado para empezar sus eventos de dispersión y asegurar su existencia. El DMR es importante para la migración climática, debido a que determina la capacidad de una especie para que los individuos que han colonizado un lugar nuevo puedan alcanzar la madurez reproductiva en corto tiempo y aumentar el alcance migratorio de la especie antes de que el lugar llegase a perder el envolvente climático.

Para estimar este valor, se revisaron colecciones virtuales de herbarios disponibles en Trópicos (<https://www.tropicos.org/home>), Mobot (<http://www.mobot.org/manual.plantas/lista.shtml>) y GBIF (<https://www.gbif.org/es/>) y se obtuvo el valor promedio de los DAP registrados en las muestras fértiles de cada especie representante funcional. Luego, se realizó una consulta a Nelson Zamora, botánico reconocido en la región, para comparar y ajustar los datos a la zona de estudio, aunque los valores eran muy similares.

### **2.3.2 Tiempo de madurez reproductiva (TMR)**

Es el tiempo que tarda el individuo de una especie en alcanzar el DMR, con este, se determina el parámetro de MigCLim: *iniMatAge*. En el caso del parámetro *propaguleProd*, se asume que, al completar el TMR, la especie tendría la máxima probabilidad de producir y dispersar semillas. El TMR se estima como la sumatoria de los tiempos de paso ontogénicos en cada categoría modelada.

### 2.3.3 Parámetros de dispersión

El modelo MigClim requiere de un parámetro de dispersión normal (*dispKernel*) y tres parámetros de dispersión a larga distancia LDD (*lddMinDist*, *lddMaxDist* y *lddFreq*). Para definir los valores de estos parámetros, se determina el vector de dispersión para cada una de las cinco especies representantes funcionales; luego, se recopilan estudios publicados para cada vector y se obtienen las siguientes métricas promedios de dispersión: distancia máxima, media y larga distancia, por vector. Finalmente, se asocian las métricas respectivas a cada especie representante funcional

El parámetro *DispStep* fue calculado con base en el número de eventos fenológicos que pueda tener en el tiempo de simulación (70 años), según el patrón fenológico de la especie. A continuación, se amplían los métodos para los parámetros mencionados:

- **Vector de dispersión**

Se determinó el vector de dispersión para las cinco especies representantes funcionales, mediante una base de datos preexistente, en la cual se habían caracterizado los vectores de dispersión para 101 especies que forman parte del 80% del área basal en, al menos, una parcela. Dicha información fue suministrada por la Unidad de Bosques del CATIE.

- **Parámetros de dispersión MigClim y métricas promedio del vector de dispersión**

Para cada vector, se compilaron estudios de dispersión en el área de estudio, Mesoamérica o el trópico en general, a fin de obtener valores promedio en las métricas de dispersión relacionadas con distancia máxima, media y largas distancias de dispersión (LDD).

El parámetro *dispKernel* se introduce como un elemento vectorial en el lenguaje R, el cual presenta una longitud en celdas, que representa la distancia máxima promedio del vector y una joroba en la curva de dispersión, la cual es representada por el promedio de las distancias de dispersión media en el vector. En dicho parámetro, está representada la probabilidad de dispersión desde un píxel ocupado hacia las celdas aledañas, según Engler y Guisan (2009).

*lddMaxdist* se toma como el promedio de los eventos LDD en cada vector y *lddMinDist*, como el número de celda siguiente a la distancia máxima de dispersión. Mientras que el parámetro *lddFreq* es la frecuencia con la que ocurren estos eventos, para lo cual se utiliza por defecto 0.05, como lo propone Clark (1998). En el caso de las especies con múltiples vectores de dispersión, se obtuvo un promedio entre los valores de los vectores de dispersión principal, teniendo en cuenta el marco conceptual de dispersión efectiva planteado por Schupp et al. (2010).

### 2.3.4 Densidad fenológica anual y parámetro DispStep

Para establecer el parámetro *DispStep* de Migclim, se realizó una revisión de literatura y consulta a experto, con el propósito de determinar la categoría de patrón fenológico reproductivo: anual, subanual, supraanual y continuo, según Newstrom et al. (1994). Luego, se le asignó el número equivalente a la cantidad de eventos de fructificación generados por la especie en un año, según el patrón fenológico de la especie (anual: 1, subanual: 2

supraanual: 0.5 y continuo: 6). Por último, se multiplicó el dato anterior por el número total de años a simular en el presente estudio (70 años).

### **2.3.5 Mapa de barreras para la dispersión**

Se utilizó la capa de *Bosques y otras coberturas de Costa Rica*, disponible para el 2021 del Sistema Nacional de Información Territorial (SNIT) de Costa Rica. Dicha capa está disponible en formato vectorial y presenta categorías de tipos de bosque y una categoría asociada a otras coberturas (pasturas, cultivos y zonas urbanas). La capa mencionada se procesó con QGIS para convertirla a formato ráster y asignarle valores de uno (barrera), a la categoría de “Otras coberturas” y de cero (no barreras) a las diferentes categorías de bosque.

Este mapa fue asumido para las cinco especies estudiadas, pero la resolución de este en cada especie fue asignada, en función de las características de dispersión de esta, las cuales definieron el tamaño de píxel necesario para simular el proceso de dispersión en el modelo MigClim, según lo recomendado por Engler y Guisan (2009).

### **2.4 Envoltura climática de las especies representantes funcionales**

Los modelos de envoltura climática utilizan como variable respuesta, los datos de ocurrencia (registros geográficos) de varios individuos de las especies, y como variables predictoras, los valores climáticos respectivos en cada ocurrencia (en el presente estudio se utilizan las variables bioclimáticas). Las ocurrencias de las cinco especies representantes funcionales fueron descargadas, para la extensión biogeográfica correspondiente a Mesoamérica, del Global Biodiversity Information Facility (GBIF), disponible en (<https://www.gbif.org/es/>). Dichas ocurrencias se descargaron en capas vectoriales mediante QGIS y se exportaron en formato .CSV; luego, se depuraron datos repetidos, cercanos y fuera del área por modelar (Elith et al. 2011). Para modelar la envoltura climática y representarla espacialmente, se utilizó el *software* Maxent (Phillips et al. 2006), en el cual hay que suministrar las ocurrencias en formato .CSV y las 19 variables bioclimáticas en capas geográficas de formato ráster, las cuales fueron obtenidas de WorldClim 2 (Fick y Hijmans 2017), para 24 MCG del escenario SSP 585 (Anexo 27) con una resolución de 1 km<sup>2</sup> aproximadamente (Riahi et al. 2017), en el futuro medio (años 2061 a 2080).

El procesamiento de las capas bioclimáticas del histórico y del futuro se realizó de manera diferencial. Las capas bioclimáticas del histórico (1970-2000), usadas para modelar el envolvente climático inicial, se descargaron en 19 capas ráster respectivamente y se procesaron con el *software* QGIS 3.28.2 (QGIS.org 2022), en el cual se recortaron al límite del área de estudio y se transformaron al formato (.ASC). Luego, para cada capa bioclimática futura, respectiva a cada uno de los 24 MCG, se descomprimieron las bandas en capas diferentes, ya que cada variable bioclimática representaba una banda diferente de la capa ráster futura, para esto se usó el *software* R (R Core Team 2020), paquete Terra (Hijmans 2023). Después, con el mismo *software* y paquete, se recortaron las capas al área de estudio y se transformaron al formato (.ASC). Todas las capas ráster generadas de cada variable bioclimática histórica y de los 24 MCG se guardaron sistemáticamente en carpetas individuales y fueron marcadas.

El paso siguiente fue la selección de variables bioclimáticas para los modelos. Ya que, aunque Maxent es un modelo robusto a la colinealidad (Cruz-Cárdenas et al. 2014, Feng et al.



2019), algunos autores prefieren seleccionar, *a priori*, variables no correlacionadas (Liu et al. 2019, Dai et al. 2022). Por esto, para abordar la discusión sobre la selección de variables en el proceso de modelación con Maxent (Cruz-Cárdenas et al. 2014, Feng et al. 2019), se comparó el efecto de dos formas comunes de seleccionar variables al modelar con Maxent, sobre la extensión de la envolvente climática en el área de estudio. Lo anterior, mediante una prueba T-student y teniendo en cuenta el criterio de parsimonia, con 10 réplicas por método de selección de variables, aplicando el método de validación cruzada en la replicación.

La configuración de Maxent para ejecutar los modelos de envolvente climático inicial, en los dos métodos de selección de variables comparados, se estableció con los valores que trae por defecto la interfaz, los cuales se explican en Elith et al. (2011). En este sentido, el factor de regulación = 1, el formato de salida fue logístico, el máximo de interacciones = 500, el umbral de convergencia = 0,00001 y la prevalencia por defecto = 0.5.

A continuación, se explican los dos métodos comparados; primero, la selección *a priori* de variables menos correlacionadas ( $r < 0,8$ ) y segundo, la selección iterativa en el proceso de modelaje con Maxent, apoyada en la prueba Jacknife y las tablas de porcentajes de contribución de las variables.

Para el primer método, la selección *a priori* de variables, se extrajeron los valores bioclimáticos de cada ocurrencia, por especie, mediante el *software* QGIS, con el *plugin* (Point Sample Tools). Luego, se exploraron los datos con un análisis de componentes principales (ACP) para observar la correlación y la preferencia de las especies a los valores bioclimáticos (ver Anexo 2). Seguidamente, se realizó un análisis de correlación de Pearson con los valores de las 19 variables bioclimáticas, en las ocurrencias de cada especie (ver Anexos del 3 al 7). Después, se identificaron y registraron todos los pares de variables correlacionadas con un coeficiente  $r > 0,8$  (Liu et al. 2019, Dai et al. 2022), mediante el paquete (CorSelec) de R (Barbosa 2015), para excluir, en cada par de correlaciones, la variable que tuviese un factor de inflación de la varianza VIF  $> 10$  (Montgomery et al. 2006) o menor cantidad de correlaciones con otras variables, respecto a la otra variable del par. Con esto, se buscó tener el set de menos variables, que representan a la mayor cantidad de las demás, por su alta correlación. En el caso de variables con solo una correlación, se utilizó solo el criterio del VIF, determinado con el *software* R.

Para el segundo método, la selección iterativa con prueba Jacknife y porcentaje de contribución, se ejecutó un modelo de entrenamiento con todas las variables bioclimáticas. Luego, se depuraron las variables que presentaban menor contribución individual y que, al excluirlas, aumentaban el *área under curve* (AUC), según las gráficas de la prueba Jacknife (Elith et al. 2011). Por último, se ejecutaron 10 réplicas mediante el método de validación cruzada (Elith et al. 2011).

Luego de seleccionar las variables bioclimáticas para cada especie, se procedió a transferir el modelo de envolvente climático inicial al 2070, para lo cual se utilizó el *software* Maxent (Phillips et al. 2022), proyectando la envoltura climática sobre las capas bioclimáticas del futuro en los 24 modelos de circulación climática general global (MCG) (Tabla 1), disponibles del proyecto *Coupled Model Intercomparison Project, phase 6* (CMIP-6) para el escenario socioeconómico y el horizonte de tiempo objeto de estudio. Lo anterior con la

misma configuración del *software* usada en la envoltura climática inicial y generando 10 réplicas en cada modelo futuro.

Tabla 1. Nombre de los Modelos de Circulación Climática General (MCG)

# MCG / Fut	Nombre del Modelo de Circulación Climática Global General (CMIP-6)	# MCG / Fut	Nombre del Modelo de Circulación Climática Global General (CMIP-6)
1	ACCESS-CM2	13	GISS-E2-1-G
2	ACCESS-ESM1-5	14	GISS-E2-1-H
3	BCC-CSM2-MR	15	HadGEM3-GC31-LL
4	CanESM5	16	INM-CM4-8
5	CanESM5-CanOE	17	INM-CM5-0
6	CMCC-ESM2	18	IPSL-CM6A-LR
7	CNRM-CM6-1	19	MIROC6
8	CNRM-CM6-1-HR	20	MIROC-ES2L
9	CNRM-ESM2-1	21	MPI-ESM1-2-HR
10	EC-Earth3-Veg	22	MPI-ESM1-2-LR
11	EC-Earth3-Veg-LR	23	MRI-ESM2-0
12	Fio-ESAM-2-0	24	UKESM1-0-LL

Para resumir las réplicas de la envoltura climática inicial y las futuras en cada especie, se desarrollaron mapas de consenso *likelihood* (Mastrandrea et al. 2010). Para lo cual, se ensamblaron las capas binarias respectivas a cada réplica, del modelo de envoltura climático inicial y para cada uno de los 24 MCG del futuro, superponiéndolas y sumando el valor de cada píxel. Luego, se reclasificó cada mapa, en categorías con y sin consenso de ocurrencia *likelihood* (>66%) (Mastrandrea et al. 2010), mediante el *software* R con el paquete Terra (Hijmans 2023).

Por último, se realizó una reducción del tamaño del píxel en cada capa del modelo de envoltura climático inicial y futuro, de cada especie, en función de la distancia máxima de dispersión promedio por vector, respectiva a cada especie. Para esto, se dividió la métrica de dispersión mencionada, entre cinco, como lo recomiendan Engler y Guisan (2009), y se obtiene así el tamaño aproximado que debía tener el píxel de la capa, para poder simular adecuadamente la dispersión espacial con el modelo MigClim.

## 2.5 Simulaciones de la migración climática en cinco especies forestales bajo el escenario SSP 585 hasta el año 2070

Para cada especie se realizó una simulación con el modelo MigClim, mediante el *software* R 3.4.4, en cada uno de los 24 modelos de envoltura climática futura, correspondiente a cada MCG en el escenario SSP 585 y el año 2070. En el Anexo 1 se observan los parámetros necesarios del modelo MigClim. Todos los valores de los parámetros se asignaron a la función MigClim.migrate(), siguiendo a Engler y Guisan (2009). A continuación, se muestra un *script* de ejemplo para la especie *Protium ravenii*:

*MigClim.migrate* (*iniDist* = "Ruta/PR\_EnvolPresent.asc", *hsMap* = "Ruta/PR\_HSmap1:24\_asc", *rcTh reshold* = 500, *barrier* = "Ruta/PR\_BarrDisp", *barrierType* = "strong", *envChgSteps* = 1, *dispSteps* = 99, *dispKernel* = *c*(0.4,1.0,0.4,0.16,0.06), *iniMatAge* = 58, *propaguleProd* = *c*(0.92,0.92,0.92,0.92), *lddFreq* = 0.05, *lddMinDist* = 6, *lddMaxDist* = 70, *simulName* = "MigClimPROTRAV", *replicateNb* = 6, *overWrite* = F, *testMode* = F, *fullOutput* = F, *keepTempFiles* = F)

Para el caso de las especies con patrón fenológico subanual, no se pueden poner más de 99 *dispStep*, dado la configuración del modelo. Además, debido a que este parámetro asume cada evento fenológico como un año de simulación, es importante que, en las especies con fenología subanual o supraanual, se transforme el valor del tiempo de madurez reproductivo, según la escala de relación entre el valor del *dispStep* y el verdadero tiempo de simulación en el experimento (70 años en este caso).

El *dispKernel* o vector de probabilidad de la dispersión desde un píxel de origen hacia los píxeles aledaños está compuesto por dos valores importantes: el pico de la curva y la distancia máxima de dispersión. El pico de dispersión por vector se calculó como el valor promedio de los picos de dispersión encontrados en las especies de cada estudio recopilado para el vector (Anexo 8), este se ubicó en el número de celda respectivo dentro del vector de probabilidad y se le asignó valor de uno. Luego, se estimaron las probabilidades de las demás celdas del *dispKernel*, reduciendo la probabilidad en 60%, hacia cada celda aledaña, hasta la celda de dispersión máxima promedio del vector, según lo propuesto por Engler y Guisan (2009).

En la frecuencia de LDD (*lddFreq*), se asignó homogéneamente para todas las especies en 0.05, basado en el rango de dichos eventos, propuesto por Clark (1998). Y se asumió cualquier dispersión después de la distancia máxima hasta la distancia LDD máxima promedio para el vector de dispersión, como el rango de dispersión LDD. Finalmente, se ejecutaron seis réplicas para cada simulación, a fin de contemplar la estocasticidad espacial del modelo, dado la dinámica aleatoria de dirección de cada evento de dispersión, programado en cada píxel.

## **2.6 Evaluación de la migración climática de cinco especies forestales en el escenario SSP 585 hasta el año 2070**

Las poblaciones de especies arbóreas en gradientes altitudinales pueden responder ante el calentamiento global con fluctuaciones espaciales de sus rangos de distribución. Dichas respuestas se analizan en función de tres zonas de respuesta climática; las zonas de pérdida de envoltente inicial, las zonas donde se conserva la envoltente climática y los lugares nuevos donde se adquiere la envoltura climática adecuada. Sin embargo, para estudiar el fenómeno de la migración, el análisis se centra solamente en dos zonas: las de pérdida y las de ganancia.

En las zonas de pérdida de envoltente climático, la respuesta más probable de las especies será probablemente "emigrar o irse" extinguiéndose a nivel local, al no poder tolerar las condiciones climáticas futuras. En las zonas de ganancia de envoltente climático, la respuesta de las especies será inmigrar o llegar, colonizando los lugares mediante los procesos de dispersión.

### 2.6.1 Estimación de métricas relativas de respuesta migratoria, para las simulaciones de cada especie en el escenario SSP 585 y hasta el año 2070

La zona de ganancia de envolvente climático se divide en zonas colonizadas y no colonizadas (Discrepancia migratoria) y, a su vez, las zonas colonizadas pueden presentar una estructura espacial dividida por poblaciones de diferentes etapas ontogénicas (madura, fustal, no fustal).

El paquete MigClim (Engler et al. 2012) genera tablas con el valor promedio en píxeles, entre las réplicas de cada simulación, para las siguientes variables respuesta: colonización total de envolvente nuevo, envolvente idóneo nuevo, envolvente conservada, pérdida de envolvente inicial y colonización por LDD. Dichas tablas fueron compiladas por especie; luego, se obtuvo el área de cada variable respuesta multiplicando el número de píxeles promedio por el tamaño del píxel y convirtiéndolo a unidades de hectáreas, según la resolución de los mapas de envoltura climática de cada especie.

Para el caso de la zona de colonización total de envolvente nuevo, se propone una subdivisión en categorías ontogénicas colonizadas, para lo cual, se usó la salida resumen del promedio de píxeles colonizados en cada paso de dispersión, entre las réplicas de cada una de las 24 simulaciones en cada especie. Con dichas salidas, se sumaron todos los píxeles colonizados en el tiempo necesario para alcanzar cada categoría (maduro, fustal o no fustal) y se calculó el área de cada una de ellas, en cada simulación y para cada especie. La diferencia entre el área colonizada total y el área de ganancia de envolvente climático representa la discrepancia migratoria o el retraso migracional espacial.

Con esto se obtuvieron cinco variables de respuesta migratoria en unidades de hectáreas, de especies forestales: el área de pérdida, el área de colonización madura, fustal, no fustal y el área de discrepancia migratoria. Pero, para el ejercicio de contrastar las respuestas entre especies con características migratorias diferenciales, los valores en unidades de área (ha) pueden generar confusiones. Por esto en el presente estudio, se propone usar métricas de respuesta relativas en cada especie, que sean proporcionales a la zona de respuesta climática con la que esté relacionada, tales como las siguientes:

$$\% \mathbf{ACM} = \frac{\text{área colonizada maduros (ha)} * 100}{\mathbf{ANEC (ha)}}$$

$$\% \mathbf{ACF} = \frac{\text{área colonizada fustal (ha)} * 100}{\mathbf{ANEC (ha)}}$$

$$\% \mathbf{ACNF} = \frac{\text{área colonizada no fustal (ha)} * 100}{\mathbf{ANEC (ha)}}$$

$$\% \mathbf{ADM} = \frac{\text{área discrepancia migratoria (ha)} * 100}{\mathbf{ANEC (ha)}}$$

$$\% \mathbf{PAECI} = \frac{\text{perdida área envolvente climatico inicial (ha)} * 100}{\mathbf{AECI (ha)}}$$

**Donde:**

**%ACM** = porcentaje área colonizada madura

**%ACF** = porcentaje área colonizada fustal

**%ACNF** = porcentaje área colonizada no fustal

**%ADM** = porcentaje área discrepancia migratoria

**%PAECI** = porcentaje pérdida de área de envoltura climática inicial

**ANEC** = área nueva de envoltura climática (ha)

**AECI** = área de envoltura climática inicial (ha).

Con las métricas relativas de respuesta migratoria en cada especie, se exploran los datos mediante gráficas y técnicas multivariadas exploratorias, a fin de sintetizar los resultados de todos los 24 MCG en cada especie y observar si había patrones de respuesta en cada una.

### **2.6.1 Análisis del efecto del MCG en los cambios de la envoltura climática de las especies estudiadas**

Mediante el *software* InfoStat, se realizó un análisis clúster para identificar MCG con efectos similares sobre la envoltura climática de las especies estudiadas. Luego se validó con un análisis de la varianza multivariada hasta encontrar grupos estadísticamente diferentes.

### **2.6.2 Tendencias y contrastes de las métricas relativas de respuesta migratoria en las especies representantes funcionales**

Se realizó un análisis de componentes principales (ACP) para reducir la multidimensionalidad de las métricas migratorias a solo dos ejes y visualizar las tendencias de cada especie entre sus 24 simulaciones, para lo cual se utilizó el *software* InfoStat.

### **2.6.3 Análisis de consenso espacial entre simulaciones MigClim de modelos de circulación climática global**

Para analizar la concordancia espacial de la respuesta migratoria, entre los 24 modelos, para cada especie, se realizó un mapeo de las zonas de consenso > a 66%, luego de ensamblar las capas de cada especie, primero, entre las réplicas de cada MCG y, luego, entre cada uno de los 24 MCG. Para esto, se utilizaron técnicas de sobre lape y reclasificación en el *software* R y QGIS.

Previamente, se tuvo que hacer un agrupamiento de las celdas colonizadas en rangos de tiempo adecuados para alcanzar las categorías ontogénicas de colonización propuestas. A continuación, se amplían las técnicas cartográficas utilizadas en esta sección.

- **Agrupación ontogénica de celdas colonizadas en cada réplica de los 24 MCG**

La capa ráster generada por el paquete MigClim asigna valores de colonización a los píxeles, según el paso de dispersión en el que se dio ( $100 + \#$  de paso de dispersión). Por esto, se aplica una reclasificación a la capa ráster de cada réplica, dentro de las 24 simulaciones correspondientes a cada MCG, para agrupar los píxeles con valores de colonización anual (asignados por Migclim), que indican un tiempo de crecimiento diamétrico total, desde la colonización del píxel hasta el tiempo simulado del experimento (70 años), adecuado para que el píxel colonizado haya alcanzado las etapas ontogénicas de maduro, fustal o no fustal. En este punto, hay que tener cuidado con las especies que no tienen patrón fenológico reproductivo anual, como se explica en el segundo párrafo del acápite 2.5.

- **Consenso entre las réplicas de cada simulación correspondiente a cada MCG**

Con las capas ráster, de cada réplica, agrupadas en etapas ontogénicas de colonización, para cada uno de los 24 MCG, se asignaron los valores de 100, 1000, 10000, -100000, a las

categorías de respuesta migratoria espacial de colonización maduros, fustal, no fustal y discrepancia migratoria, respectivamente. Luego, se generó un archivo RasterStack con todas las réplicas de cada MCG y se aplicó la función LAPP del paquete Terra, para sobreponer las capas y sumar sus valores píxel a píxel. Por último, se aplicó la función Classify del paquete Terra (Hijmans, 2023), para agrupar los píxeles en categorías de consenso >66% (Mastrandrea et al. 2010) y no consenso <66%. Este umbral indica que una categoría de respuesta migratoria espacial se debe repetir en cuatro réplicas mínimamente para estar en consenso.

Al realizar el ensamble entre réplicas, de cada MCG, se obtuvo una categoría residual de no consenso de colonización, que son píxeles donde ninguna categoría se repite más del 66% de los 24 modelos. Este fenómeno de estocasticidad espacial es dado por la dinámica aleatoria de cada píxel, al decidir la dirección de dispersión, dada la programación del modelo en sí.

- **Pronóstico de consenso entre los 24 mapas de consenso-réplicas de cada modelo de circulación climática global (MCG)**

Con los mapas de consenso generados en el paso anterior para cada especie, se volvió a ejecutar un ensamble, esta vez entre las 24 simulaciones de la migración en cada especie. Para esto se implementó una sobreposición de capas y sumatoria, del valor de los píxeles; luego, se reclasificaron los píxeles en idóneo y no idóneo, según la probabilidad *likelihood* > 66% (Mastrandrea et al. 2010). De este ensamble, resultaron las categorías residuales de *no consenso en la colonización* y de *no consenso en la discrepancia migratoria*, las cuales no alcanzaron el umbral *likelihood*. Cuando en un píxel cualquiera, una categoría se repite en 16 modelos o más, se considera una categoría con probabilidad *likelihood* >66%.

En este ensamble, las categorías de pérdida de envolvente climático interactuaban en ocurrencia probabilística, entre las 24 simulaciones de cada especie, con la categoría de no idóneo (cero) y la categoría de envolvente conservado (1), a diferencia que en el consenso entre réplicas. Por esto, fue necesario reclasificar los valores de consenso y no consenso *likelihood* para la categoría de pérdida de envolvente climático inicial. La tabla de reclasificación de zonas *likelihood* contempla la interacción de cada categoría con las demás, en diferentes proporciones, para las 24 repeticiones, generando una gran cantidad de interacciones posibles para cada especie; estas se pueden solicitar a los investigadores, al correo electrónico.

#### **2.6.4 Análisis espacial de respuestas migratorias en áreas silvestres protegidas dentro del área de estudio**

Para esto se realizaron recortes a las capas de pronóstico de consenso, con los límites de las áreas silvestres protegidas (ASP), presentes en el área de estudio (Parque Nacional Tapantí y Barbilla, Reserva Forestal Río Macho). Luego, se poligonizaron los recortes para visualizar el resumen estadístico de las áreas en (ha), para cada categoría migratoria en cada ASP, con el complemento GrupStat del *software* QGIS.

### 3 RESULTADOS

#### 3.1 Selección de especies representantes funcionales para simulaciones en MigClim

Con el análisis de conglomerados jerárquicos se obtuvieron cinco tipos funcionales de plantas (TFPs) (Figura 4), los cuales son significativamente diferentes según el análisis MANOVA realizado (Ver Anexo 11).

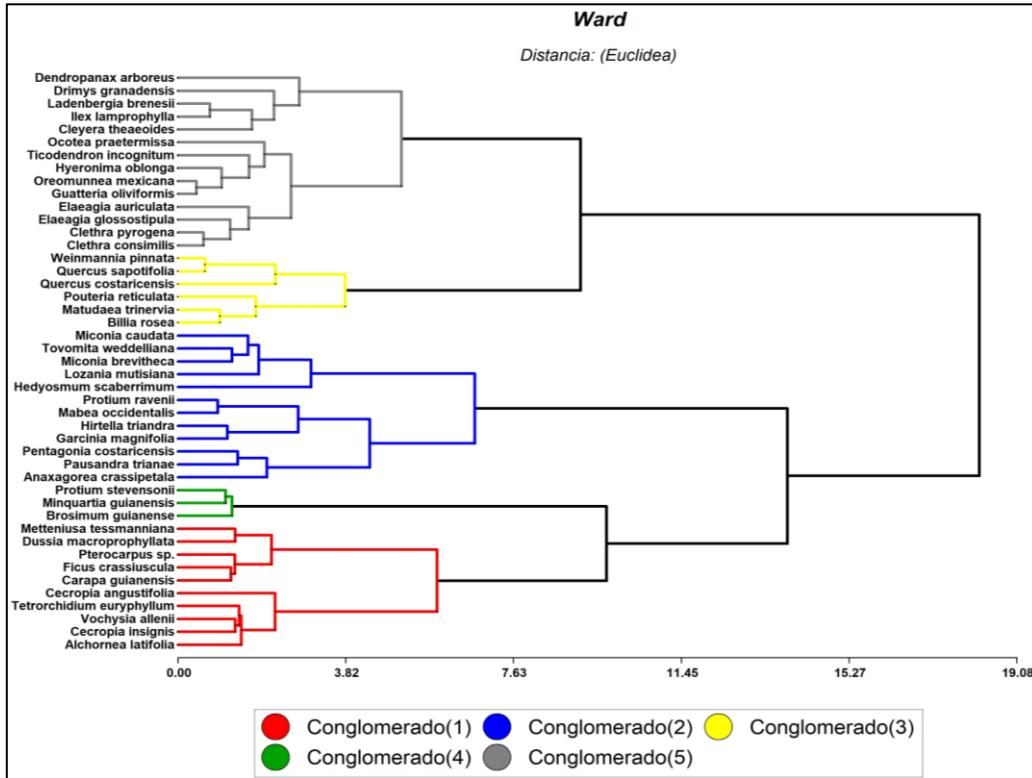


Figura 4. Dendrograma de las 45 especies preseleccionadas en los 5 TFP conformados.

Antes de agrupar las 45 especies preseleccionadas, se exploraron los datos mediante un Análisis de Componentes Principales (ACP), donde se observan dos espectros importantes: uno entre el óptimo térmico y la amplitud del nicho térmico (ANT) y otro, dado por los rasgos de tasa de crecimiento (AGR) y tiempo de madurez reproductiva (Anexo 9). También se encuentra que el componente principal uno representó casi el 40% de la variación de los datos (Anexo 9 y 10).

En la Tabla 2, se muestran las especies representantes funcionales con los valores de sus rasgos funcionales y la descripción del TFP al que pertenecen. En la cual se observa que *B. guianense* presenta mayor tiempo de madurez reproductiva (TMR) que *P. ravenii*, pero las dos especies son de zonas bajas. Mientras que *C. consimilis* tiene menor tiempo de madurez reproductivo que *Q. sapotifolia*, pero las dos especies son de zonas altas. Por otra parte, *V. allenii* es una especie de zonas bajas y medias, y presenta un TMR medio, respecto a las demás especies.

Tabla 2. Representantes funcionales y su respectivo valor en cada rasgo funcional usado para la selección.

Rasgos	Especies				
	<i>Brosimum guianense</i>	<i>Clethra consimilis</i>	<i>Protium ravenii</i>	<i>Quercus sapotifolia</i>	<i>Vochysia allenii</i>
OT (°c)	25.1	17.1	25	15	23.9
ANT (°C)	5.6	12.8	10.4	18	10.5
DM (gr/cm <sup>3</sup> )	0.73	0.5	0.52	0.55	0.32
DAP Max (mm)	1100	617	450	1300	1200
TP-F (años)	198.5	42.7	14.2	149	63.7
TFPs	4 (Maduración reproductiva lenta, zonas bajas)	5 (Maduración reproductiva media, zonas medio altas)	2 (Maduración reproductiva rápida, zonas bajas)	3 (Maduración reproductiva lenta, zonas altas)	1 (Maduración reproductiva media, zonas medio bajas)

OT: Óptimo térmico, ANT: Amplitud del nicho térmico, DM: Densidad específica de la madera, DAP Max: Diámetro a la altura del pecho máxima, TP-F: Tiempo de paso desde fustal hasta la madurez reproductiva, TFP: Tipos funcionales de plantas.

Las curvas de crecimiento obtenidas en el proceso de modelación del crecimiento fustal se muestran en el Anexo 12, además, los gráficos de comprobación de los supuestos de normalidad (QQplot) y heterocedasticidad (Fitted), del modelo final seleccionado, se muestran en los Anexos 13 y 14, respectivamente. La estimación de los tiempos de paso ontogénicos usados para obtener el TMR se muestra en el Anexo 15.

### 3.2 Determinación de los parámetros del modelo MigClim para las cinco especies representantes funcionales

En el Anexo 8, se muestran los estudios compilados para cada vector de dispersión. En el Anexo 16, se muestra el promedio de las métricas de dispersión (máxima, media y LDD), para cada vector de dispersión identificado.

La especie *Protium ravenii*, representante del TFP 2, presenta el menor tiempo hasta la madurez reproductiva TMR, la mayor cantidad de eventos de dispersión simulados y la mayor distancia de dispersión (Tabla 2). También, presenta el segundo mayor valor de óptimo térmico entre las especies estudiadas (Tabla 1), lo que sugiere una distribución geográfica en zonas bajas con altas temperaturas.

Las especies *C. consimilllis* y *V. allenii* (TFP 5 y 1, respectivamente) son especies con TMR un poco mayor al tiempo de simulación de 70 años (Tabla 2), las dos son dispersadas por el viento, pero *V. allenii* presenta un mayor diámetro de madurez reproductivo (DMR) que *C. consimilllis*.



*B. guianense* y *Q. sapotifolia* (TFP 4 y 3, respectivamente) presentan mayores TMR, menor cantidad de eventos fenológicos y, en el caso de *Q. sapotifolia*, bajas distancias de dispersión promedio máxima y LDD. Esto sugiere que pueden ser especies susceptibles al retraso de migración. No obstante, *Q. sapotifolia* presenta mayor amplitud de nicho térmico (Tabla 2).

Tabla 3. Resumen con los rasgos funcionales migratorios para la parametrización de MigClim.

Especie	<i>Brosimum guianense</i>	<i>Clethra consimilis</i>	<i>Protium ravenii</i>	<i>Quercus sapotifolia</i>	<i>Vochysia allenii</i>
TFP	4	5	2	3	1
DMR	275	175	125	275	275
TP-F (años)	198.5	42.7	14.2	149.0	63.7
TP-L (años)	10.4	21.5	7.9	15.0	8.9
TP-B (años)	19.2	19.2	19.2	14.5	26.3
TMR (años)	228.2	83.5	41.4	178.5	98.9
DFA	Anual	Anual	Subanual	Supraanual	Anual
#EFA	1.0	1.0	2.0	0.5	1.0
DispStep (70 años)	70.0	70.0	140.0	35.0	70.0
VD	Endozoocoría terrestre	Viento	Endozoocoría terrestre y voladora	Voladores y acumuladores	Viento
DDMax-V (m)	152.7	120.8	300.3	100.0	120.8
DDMed-V (m)	65.0	30.7	138.0	20.0	30.7
LDDMed-V(m)	6200.0	170.0	4655.4	3600.0	170.0

**TFP:** Tipo funcional de plantas, **DMR:** Diámetro de madurez reproductiva, **TP-F:** Tiempo de paso desde fustal hasta el DMR, **TP-L:** Tiempo de paso desde latizal hasta fustal, **TP-B:** Tiempo de paso desde brinzal a latizal, **TMR:** Tiempo de madurez reproductiva, **DFA:** Densidad fenológica anual, **#EFA:** Número de eventos fenológicos anuales, **DispStep:** Pasos de dispersión simulados, **VD:** Vector de dispersión, **DDMax-V:** Distancia dispersión máxima promedio por vector, **DDmed-V:** distancia dispersión media para el vector, **LDD-V:** Dispersión a larga distancia promedio para el vector.

### 3.2.1 Barreras de dispersión

Se consideran barreras físicas para la dispersión de las especies estudiadas, todas las zonas con usos de suelo de *no bosque*, donde realizan prácticas de control de la sucesión natural. En el área de estudio, se encontró 178,794 ha de cobertura boscosa (no barreras) y 26,402 ha de otros usos del suelo (barreras) (Figura 5). También se encontró que las áreas silvestres protegidas (ASP) presentan baja incidencia de barreras (Figura 5), pero el ASP Reserva Forestal Río Macho es la más fragmentada, proporcionalmente, de las tres que están presentes en el área de estudio (Figura 5).

Se observa en la Figura 5 que las zonas cercanas al río Reventazón (límite norte) presentan mayor cantidad de barreras para la dispersión, Lo cual sugiere que las especies de zonas bajas pueden tener dificultades espaciales para migrar a zonas más altas.

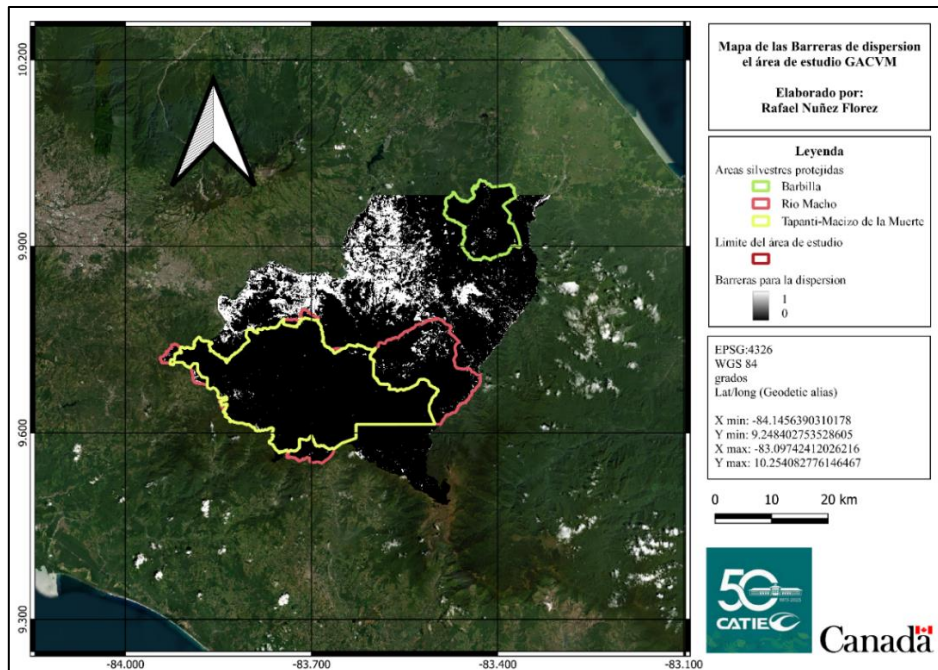


Figura 5. Mapa de las barreras para la dispersión en el GACVM.

### 3.3 Envolturas climáticas (EC) de las especies representantes funcionales

Según el análisis de componentes principales (ACP), realizado con las ocurrencias y valores bioclimáticos respectivos de todas las especies (Anexo 2), se encontró que las especies de zonas bajas y medias (*B. guianense*, *P. ravenii* y *V. allenii*) tienen relación con valores altos en las variables de precipitación y temperatura. Mientras que las especies de zonas altas (*Q. sapotifolia* y *C. consimillis*) se relacionan con altos valores de estacionalidad y bajos valores en la temperatura.

En cuanto a la comparación de métodos de selección de variables, se encontró con las pruebas *t*-student (Anexo 17), una diferencia significativa entre las áreas estimadas de envoltura climática inicial, en dos especies (*P. ravenii* y *B. guianense*); mientras que el resto de las especies no presentó diferencias significativas entre los métodos analizados (Anexo 17). Ya que no es claro el efecto que tiene el método de selección de variables aplicado (Cruz-Cárdenas et al. 2014), se decidió elegir el método que tuviera la menor cantidad de variables predictoras (parsimonioso). Lo cual dejó con el método de *baja colinealidad*, que presentó menor o igual cantidad de variables en todas las especies, respecto al método de Jackknife (Tabla 3).

Tabla 4. Número de variables en cada método de selección de variables comparado.

Especie	# Variables con el método Jackknife	# Variables con el método menor Colinealidad
<i>Brosimum guianense</i>	11	10
<i>Clethra consimillis</i>	9	9
<i>Protium ravenii</i>	10	9

<i>Quercus sapotifolia</i>	11	6
<i>Vochysia allenii</i>	9	9

En la Figura 6, se muestran las variables bioclimáticas seleccionadas para cada especie y los valores de importancia generados por Maxent. Los valores exactos de contribución en el modelo de cada variable bioclimática y la cantidad de correlaciones con las variables representadas, para cada especie, se pueden observar en el Anexo 18. La variable bioclimática uno (temperatura media anual) fue la de mayor contribución en los modelos de las especies de zonas altas, *Q. sapotifolia* y *C. consimillis*, tal vez porque son las especies con mayor amplitud de nicho térmico. De igual manera, la variable bioclimática 19 (precipitación del trimestre más frío) presentó mayor contribución en los modelos de las especies *B. guianense*, *P. ravenii* y *V. allenii* (zonas bajas y medias) (Figura 6), que tienen amplitud de nicho térmico estrecho. Lo anterior puede sugerir que, en los lugares con altas precipitaciones durante el trimestre más frío, la temperatura es menos variable.

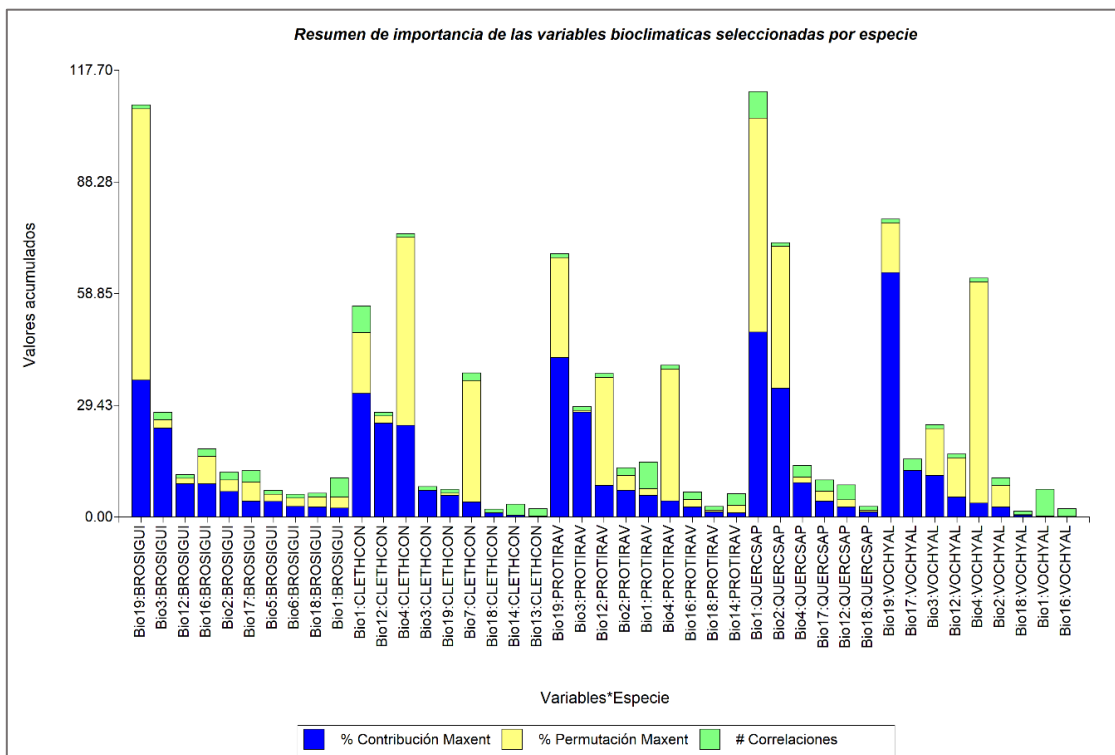


Figura 6. Valores de importancia de cada variable bioclimática usada para el modelo de envoltura climática de cada especie.

La connotación de cada variable bioclimática se presenta en el Anexo 26. Respecto a la modelación de la envoltura climática, en la Figura 7, se muestran los mapas de consenso *likelihood* (66%) entre las 10 réplicas de envoltura climática inicial, para cada especie. En dichos mapas de consenso, las áreas de color blanco representan probabilidades nulas de ocurrencia para la especie y las áreas de color verde representan la mayor probabilidad de ocurrencia, según el umbral de corte aplicado en el modelo Maxent (10th percentil).

Las especies *Q. sapotifolia* y *C. consimillis* son especies con mayor probabilidad de ocurrencia en altitudes superiores a los 2000 y 1000 msnm, respectivamente. Mientras que *B. guianense*, *P. ravenii* y *V. allenii*, presentan mayor probabilidad de ocurrencia en alturas inferiores a los 1500, 1500 y 2000 msnm, respectivamente (Figura 7).

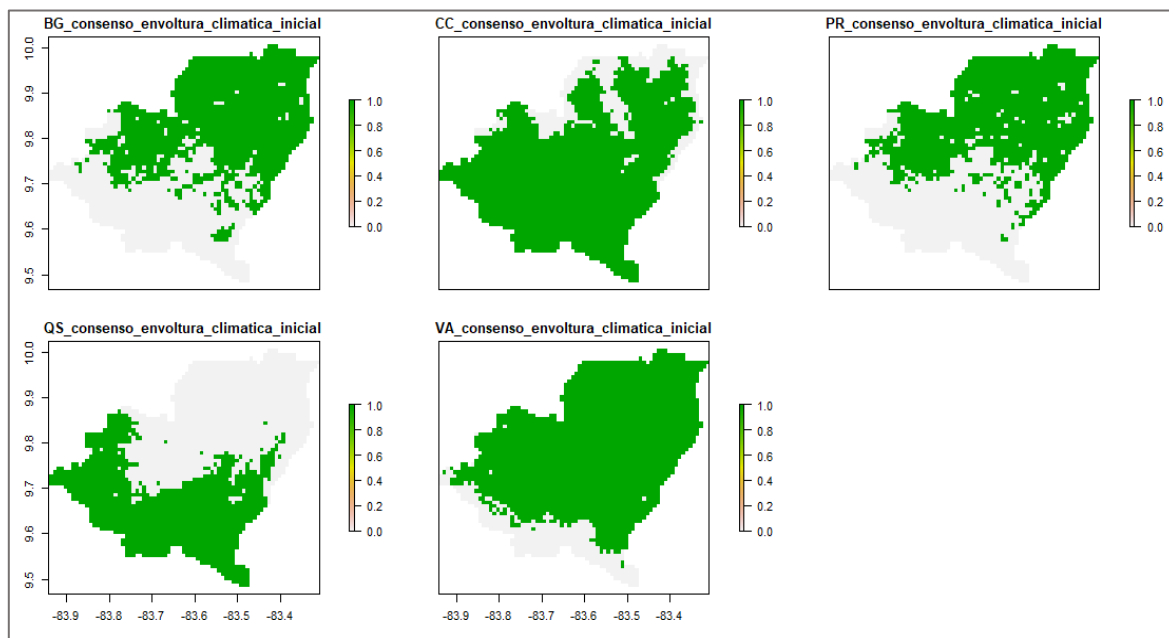


Figura 7. Consenso del 66% de la envoltura climática inicial, entre las réplicas de cada especie representante funcional. Las áreas de color blanco representan probabilidades nulas de ocurrencia para la especie y las áreas de color verde representan la mayor probabilidad de ocurrencia según el umbral de corte aplicado en el modelo Maxent (10th percentil). **BG:** *Brosimum guianense*, **CC:** *Clethra consimillis*, **PR:** *Protium ravenii*, **QS:** *Quercus sapotifolia*, **VA:** *Vochysia allenii*.

El área de estudio tiene 202,657 ha, de las cuales, 26,402 ha son barreras de dispersión. Con esta información y el área de envoltura climática de cada especie, se estimó el porcentaje de ocupación potencial de cada envoltura climática en el área de estudio y se encontró que las especies con menor porcentaje de ocupación en el área de estudio son *P. ravenii* y *Q. sapotifolia*, con 48.99% y 49.34%, respectivamente. Mientras que *C. consimillis* y *V. allenii* son las que ocupan el mayor porcentaje del área de estudio con sus envolturas climáticas, con 81.75% y 79.29%, respectivamente (Tabla 5).

Tabla 5. Resumen de áreas de envoltura climática idónea, sin zonas de barreras para la dispersión, en cada especie y porcentaje de ocupación en el área de estudio.

Especie	Área envoltura climática inicial, sin barreras (ha)	Porcentaje de ocupación en el área de estudio	Límites altitudinales de distribución en área de estudio
<i>Brosimum guianense</i>	104257.34	51.4	400 – 1500 msnm
<i>Clethra consimillis</i>	165659.99	81.75	800-3500 msnm
<i>Protium ravenii</i>	99301.85	48.99	400-1500 msnm
<i>Quercus sapotifolia</i>	99994.41	49.34	2000-3500 msnm

Para los envoltentes climáticos futuros, en las Figuras 8-12, se presentan los mapas de consensos *likelihood* 66% entre las 10 réplicas de cada MCG, transferidas en el SSP 585 y el horizonte de tiempo 2061-2080. En el Anexo 19, se puede encontrar la información precisa del área de envoltente climática de cada especie en cada uno de los 24 MCG, excluyendo las barreras para la dispersión.

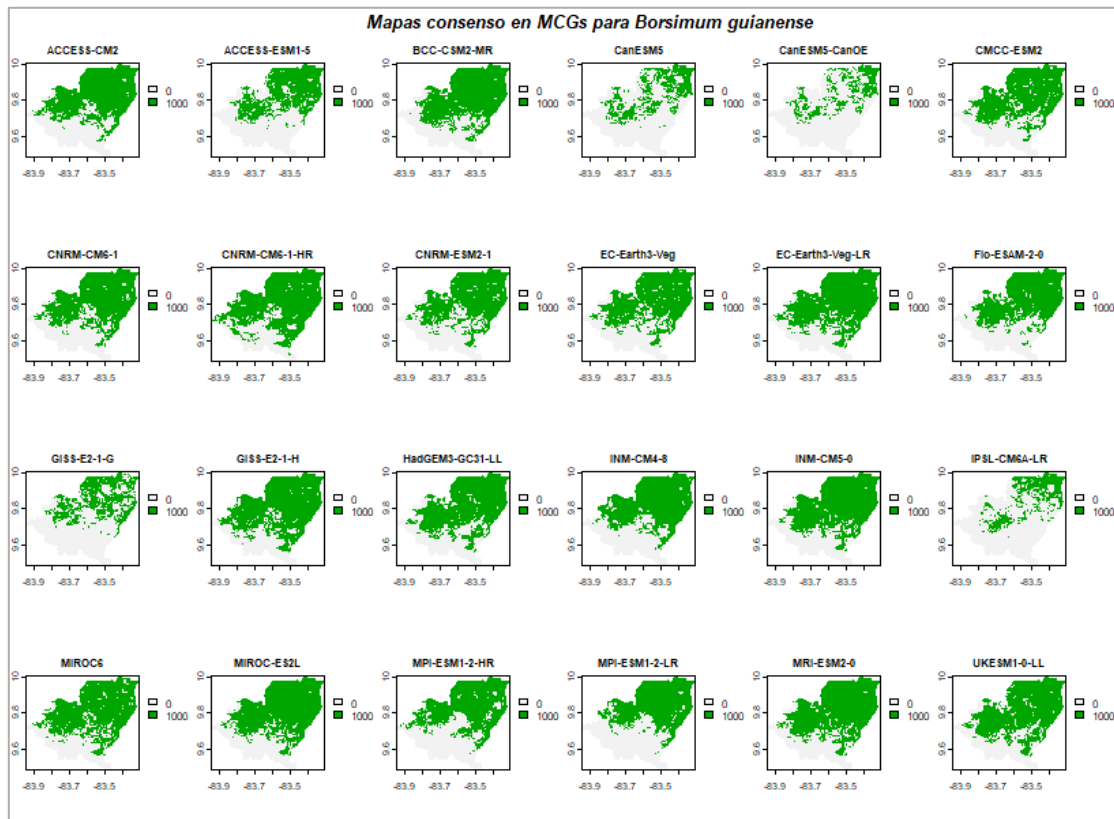


Figura 8. Consenso *likelihood* 66% de la envoltura climática transferida a 2070 en el SSP585, de los 16 primeros MCG, para *Brosimum guianense*, representante del TFPs 4.

Para el caso de *Brosimum guianense*, se observan algunos modelos con reducciones considerables del área de envoltente climático inicial, por ejemplo, los modelos 4 y 5, respecto a los demás, que presentan ganancias en zonas altas y alta conservación de la envoltente inicial, por ejemplo, los modelos 15 y 11 (Figura 8).

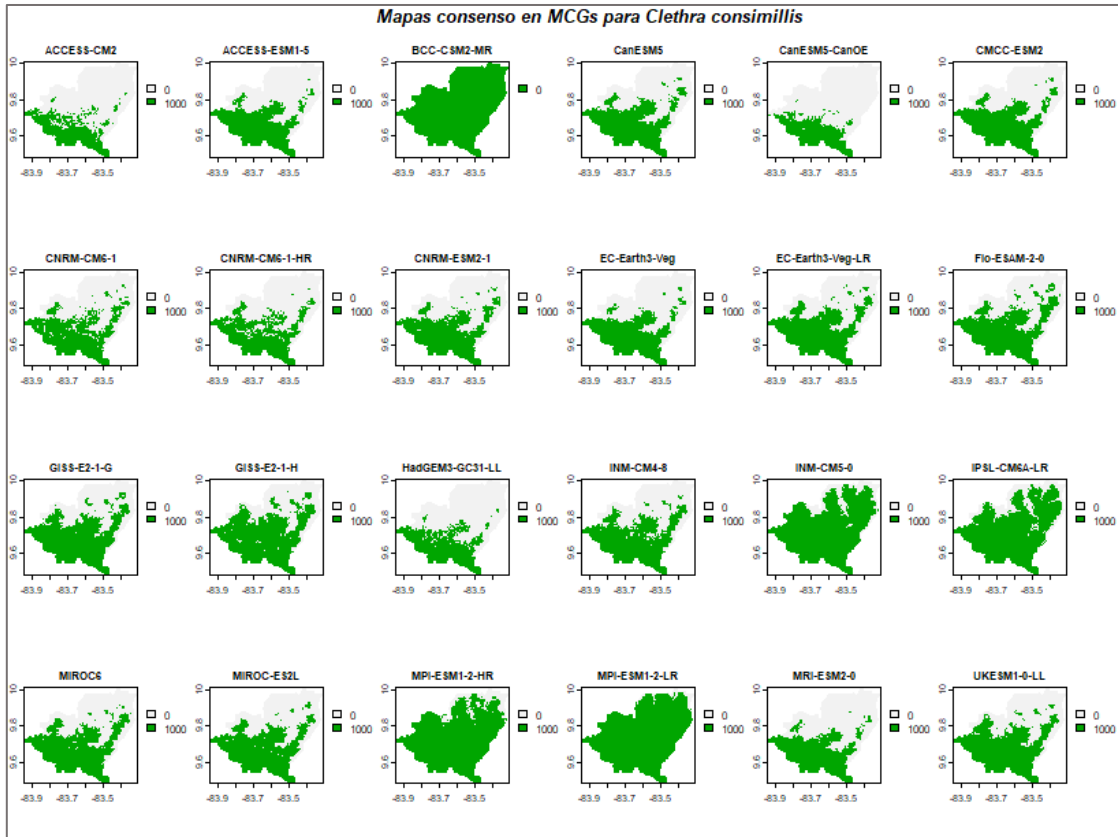


Figura 9. Conceso likelihood 66% de la envoltura climática transferida en los 16 primeros MCG, para *Clethra consimillis*, representante del TFPs 5.

En la especie *Clethra consimillis*, se observan cambios relativamente bajos de pérdida de envoltura inicial en zonas bajas, pero en el modelo 3, hay una pérdida total del hábitat idóneo (Figura 9).

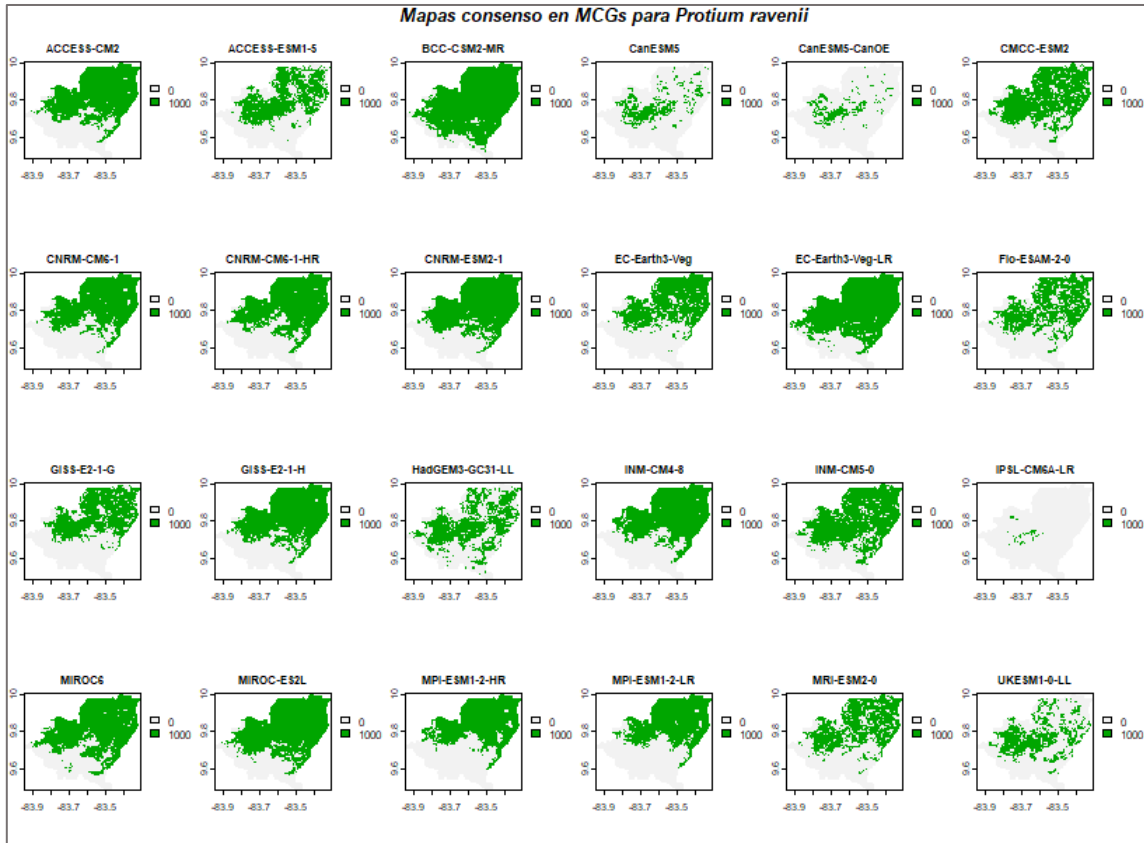


Figura 10. Consenso likelihood 66% de la envoltura climática transferida en los 16 primeros MCG, para *Protium ravenii*, representante del TFPs 2.

Para *Protium ravenii*, se observan cambios considerables en los modelos ACCESS-ESM1-5, CanESM5, Fio-ESAM-2-0 y HadGEM3-GC31-LL, frente a los demás, con zonas de ganancia en mayores altitudes y conservación media del hábitat (Figura 10).

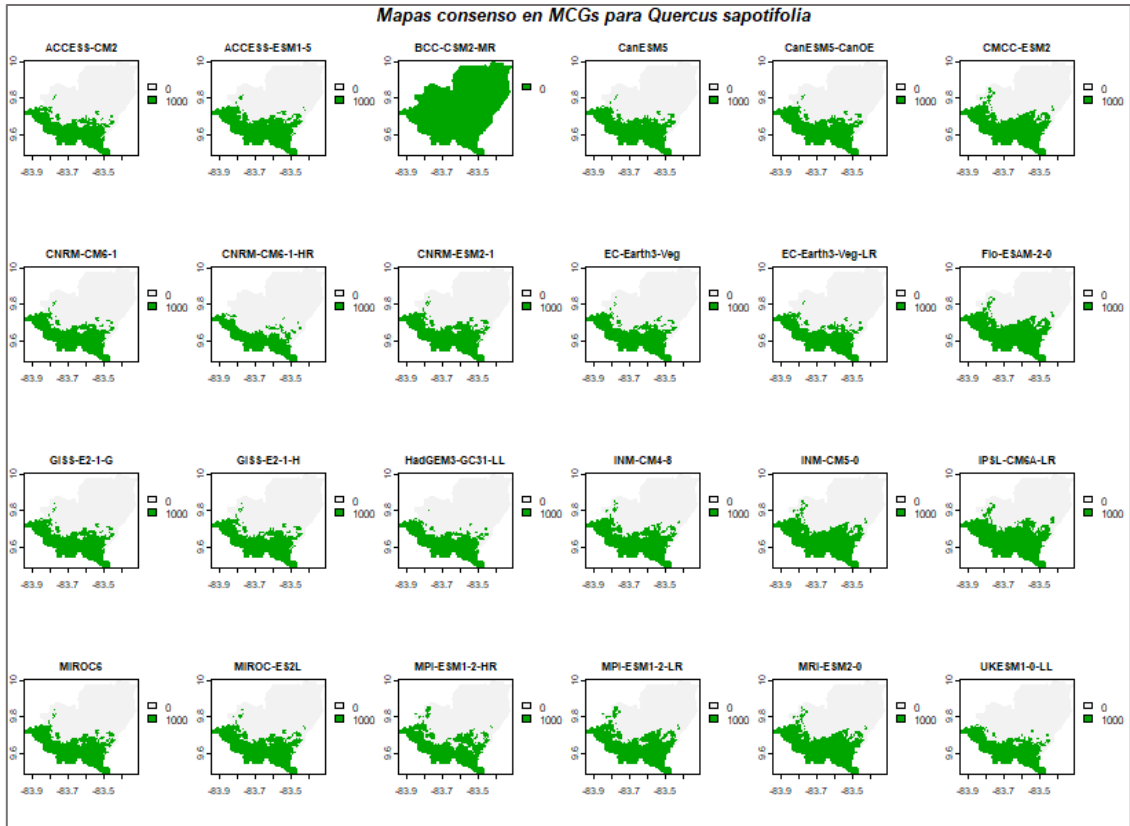


Figura 11. Conceso likelihood 66% de la envoltura climática transferida en los 16 primeros MCG, para *Quercus sapotifolia*, representante del TFPs 3.

*Quercus sapotifolia* presenta poca variabilidad en el cambio de envoltura climática, entre los diferentes modelos de envoltura climática analizados, manteniéndose potencialmente distribuida en alturas superiores a los 2000 msnm (Figura 11). Sin embargo, en el modelo BCC-CSM2-MR, se presenta una pérdida total de la probabilidad de ocurrencia de la especie en el área de estudio.



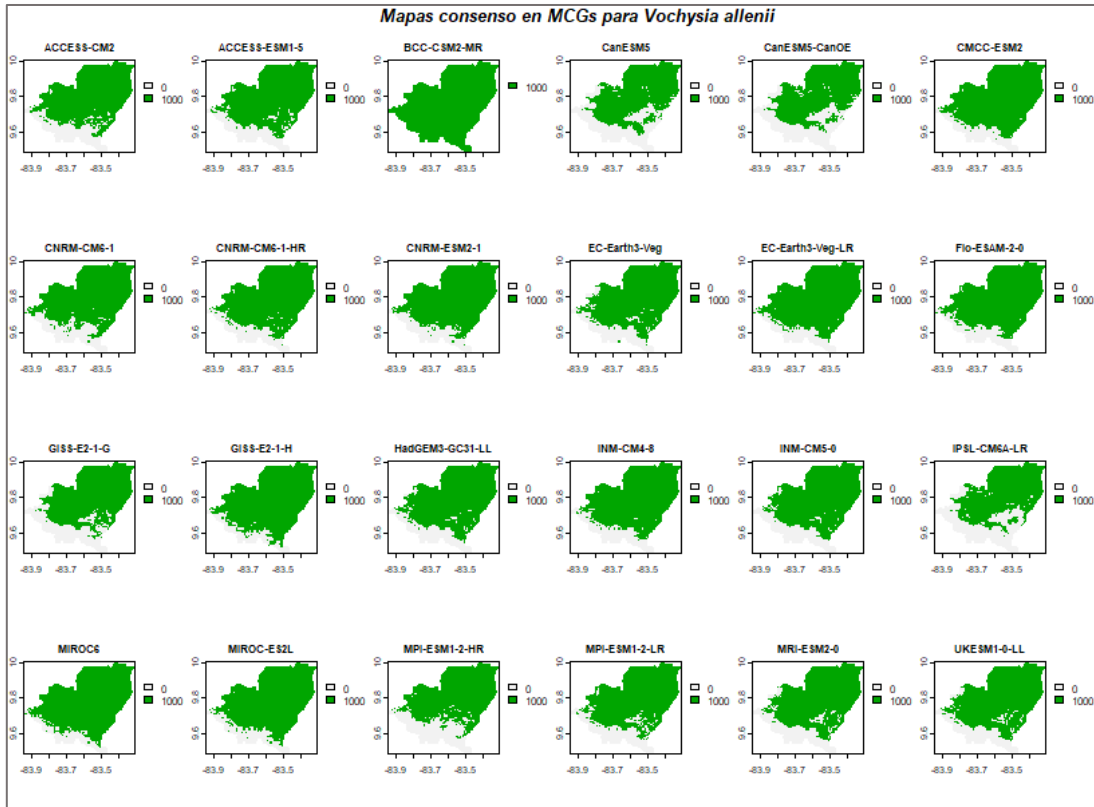


Figura 12. Conceso likelihood 66% de la envoltura climática transferida en los 16 primeros MCG, para *Vochysia allenii*, representante del TFPs 1.

Aparentemente, *Vochysia allenii* es la especie con menor variabilidad de la envoltura climática, presentando pocas áreas de pérdida de envoltura climático inicial y zonas de ganancia de envoltura climático en mayores altitudes (Figura 12).

Para resumir los mapas anteriores, se presenta la Figura 13, con el porcentaje de ocupación que tuvo en el área de estudio, cada envoltura climático futuro, para cada especie en cada MCG, excluyendo las zonas que son barreras para la dispersión (Anexo 19). Con esto, se encontró que, en las especies de zonas bajas (*P. ravenii* y *B. guianense*), tiende a fluctuar mayormente el cambio de envoltura climático futuro, entre los MCG, respecto a las especies de zonas medias y altas (*V. allenii*, *Q. sapotifolia* y *C. consimillis*). Sin embargo, para las especies de zonas altas (*Q. sapotifolia* y *C. consimillis*), el MCG 3 (BCC-CSM2-MR) resulta ser altamente perjudicial para la conservación en el área de estudio (Figura 13) y en las especies de zonas bajas, representa el MCG con mayor ganancia de áreas nuevas con envoltura climático idóneo.

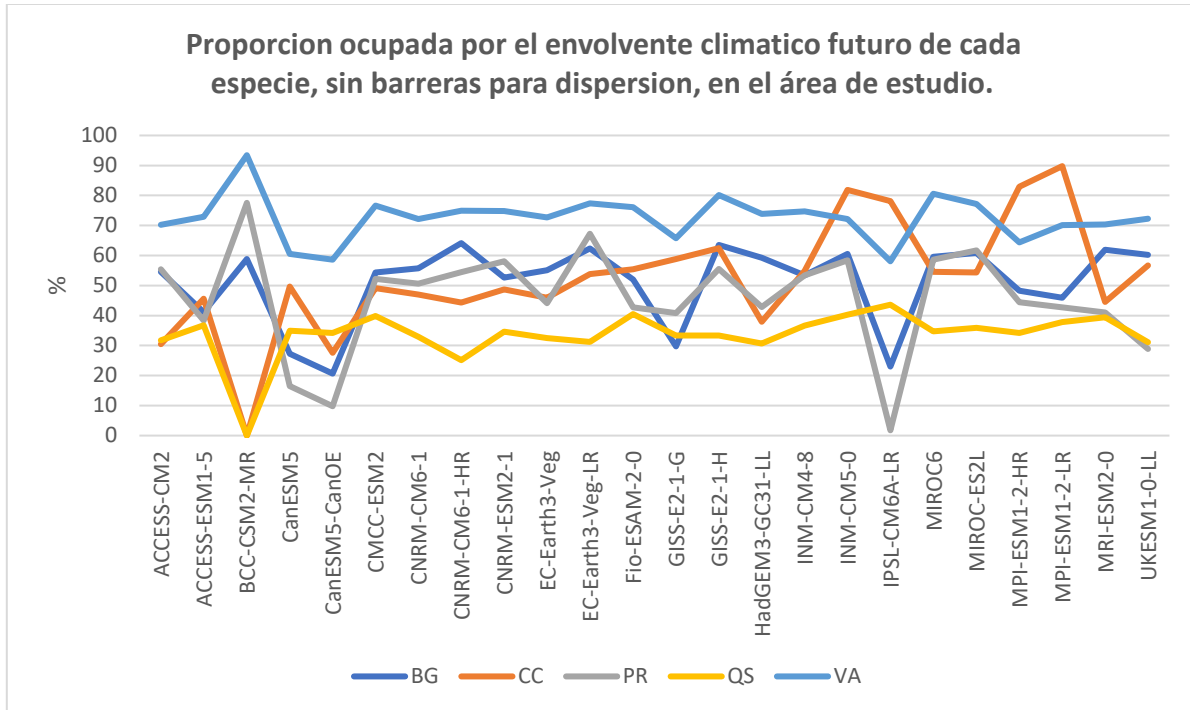


Figura 13. Resumen gráfico de las proporciones ocupadas por los envolventes climáticos futuros en cada MCG, para cada especie.

**BG:** *Brosimum guianense*, **CC:** *Clethra consimillis*, **PR:** *Protium ravenii*, **QS:** *Quercus sapotifolia*, **VA:** *Vochysia allenii*.

### 3.4 Evaluación de la migración climática

Con las capas de cada réplica en la simulación respectiva a cada MCG, se obtuvo un mapa de consenso *likelyhood* (66%) para las categorías de discrepancia migratoria y categoría ontogénica (Anexo 20 al Anexo 24), con esto se derivó una categoría adicional que se refiere a las celdas que no alcanzaron un consenso en ninguna otra. Estas últimas zonas representan áreas de estocasticidad espacial (Engler 2012), altamente dependientes de los eventos LDD.

#### 3.4.1 Métricas relativas migratorias

Se observa una variación en las métricas de respuesta migratorias estimadas, la cual está dada en función de las características de la especie en función del MGC en concreto (Figura 14). Además, se observa un contraste notorio entre las respuestas de especies de zonas bajas y altas (*B. guianese* y *P. ravenii* Vs. *C. consimillis* y *Q. sapotifolia*) y, al mismo tiempo, entre las especies de madurez rápida y madurez lenta y media (*P. ravenii* Vs. *B. guianese* y *V. allenii*) (Figura 14).

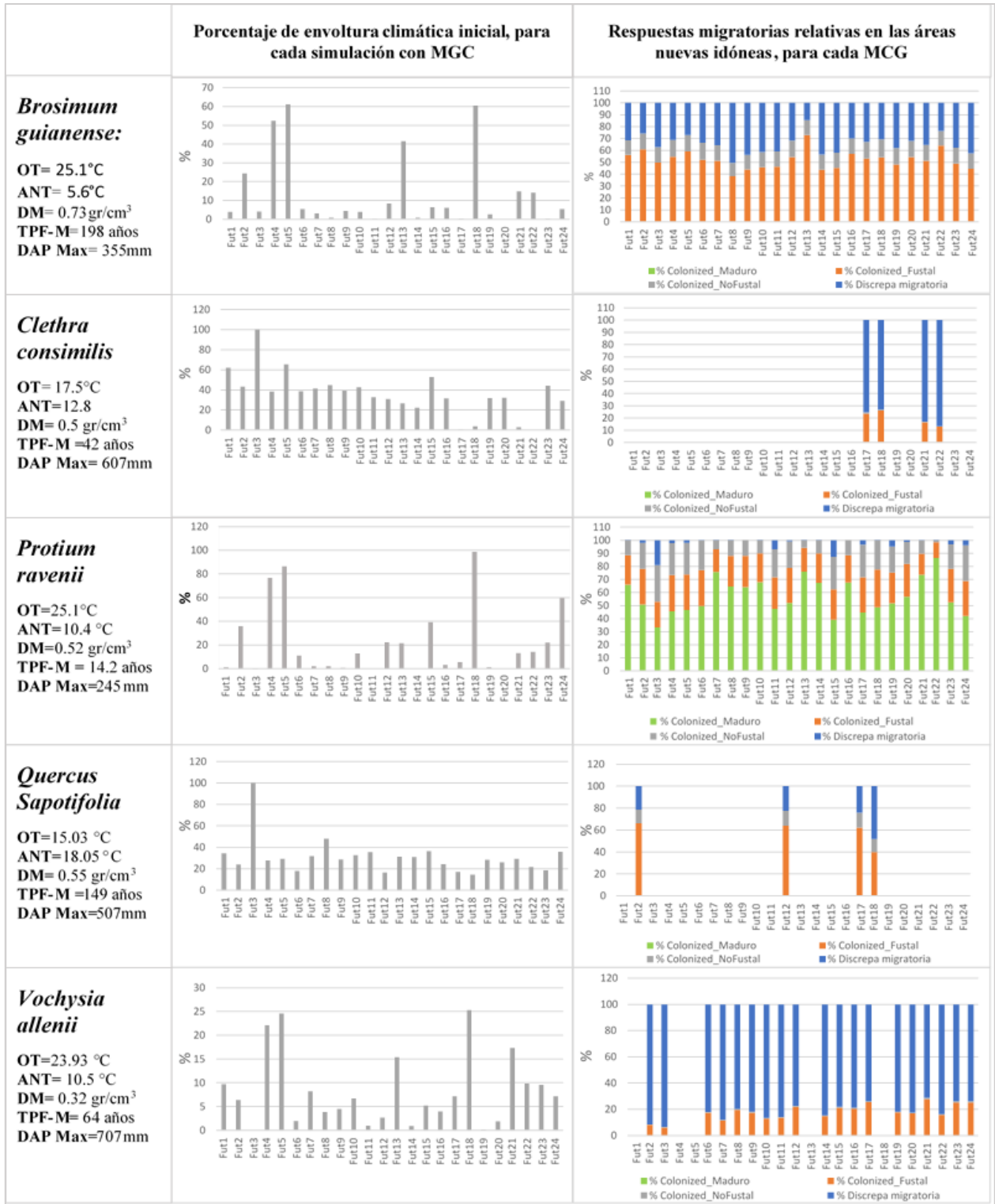


Figura 14. Métricas de respuesta migratoria relativa para cada especie en cada Modelo de circulación climática general (MCG).

**Fut 1 al 24:** refiere a los MCG ver en la Tabla 1, **OT:** Óptimo térmico, **ANT:** Amplitud del nicho térmico, **DM:** Densidad de madera, **TPF-M:** Tiempo de paso desde fustal hasta maduro reproductivo, **DAP Max:** Diámetro máximo registrado en las parcelas y en revisión de muestras botánicas fértiles.

### 3.4.1 Efecto del modelo de circulación climática global (MCG) en los cambios del área de envolvente climática por especie

Se elaboraron simulaciones en el modelo MigClim para estimar la respuesta espacial potencial migratoria en las especies de interés, y se encuentra una variedad de modelos de circulación climática general con panoramas del clima contrastantes. Básicamente, se resume en dos grupos de MGC, los que hacen que las especies pierdan más área de envolvente climático del que ganan y viceversa (Figura 15), como se evidenció en el análisis clúster y multivariado de la varianza (Anexo 25).

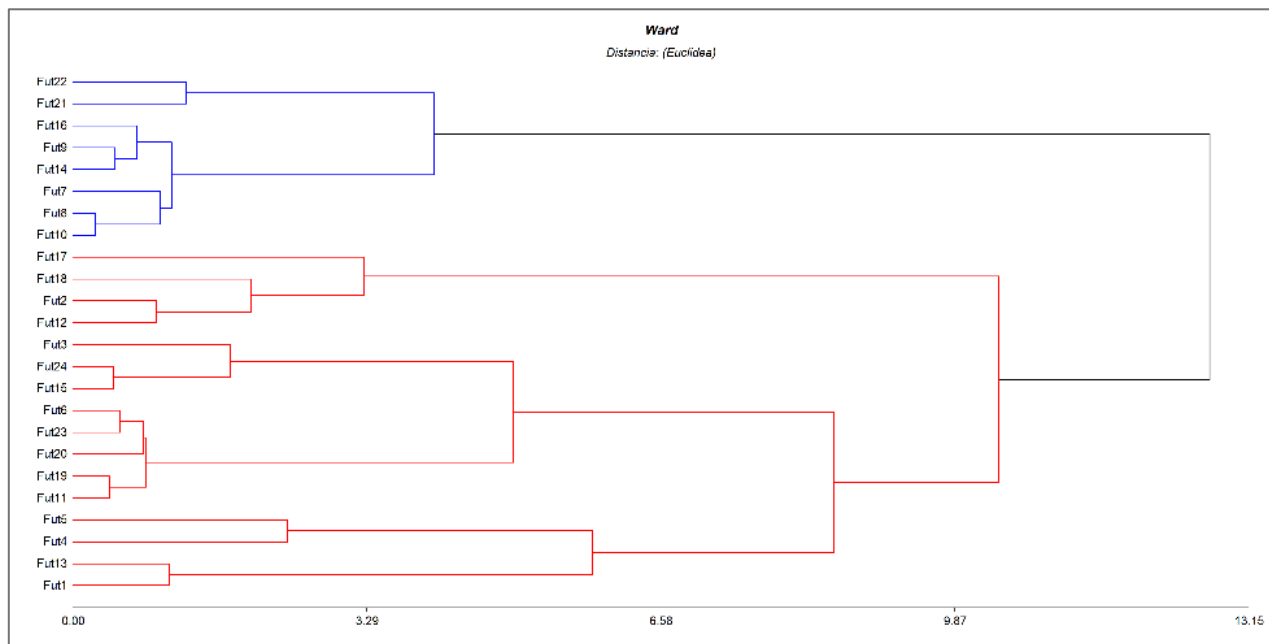


Figura 15. Dendrograma de grupos de modelos de circulación climática global.

### 3.4.2 Contraste de las tendencias en las métricas relativas de respuesta migratoria con reducción de dimensiones

Las especies evaluadas mostraron respuestas migratorias relativas contrastantes en el área de estudio (Figura 16), desde especies de zonas altas (*Q. sapotifolia* y *C. consimillis*) con una gran cantidad de MCG de ganancia nula en el área de envolvente climático nuevo y mayores porcentajes, menos variables, de pérdida de la envolvente climático inicial. Hasta especies de zonas bajas (*P. ravenii* y *B. guianense*), con la totalidad de simulaciones indicando alguna ganancia de área con envolvente climático en el 2070 y que, a su vez, contrastan en la velocidad de maduración, influyendo en la discrepancia migratoria y la edad de la población migrante.

En la Figura 16, se observa, al lado derecho del CP1, las especies con bajo porcentaje de pérdida de envolvente inicial y mayor porcentaje de zonas colonizadas en alguna etapa ontogénica, disgregadas entre sí, por la velocidad de maduración reproductiva. Siendo *P. ravenii* la especie migrante más rápida, ya que es la única que durante el tiempo de simulación alcanza la madurez reproductiva en áreas colonizadas, seguida de *B. Guianense* y *V. allenii*,

respectivamente (Figura 14 y Figura 16). Con valores negativos en el CP1 se encuentran las especies de zonas altas: *Q. sapotifolia* y *C. consimillis*, con 24 y 20 simulaciones respectivamente, que indican pérdidas futuras de área en el envolvente climático inicial y solo cuatro simulaciones indican ganancia del área de envolvente climática en las dos especies (Figura 14 y Figura 16).

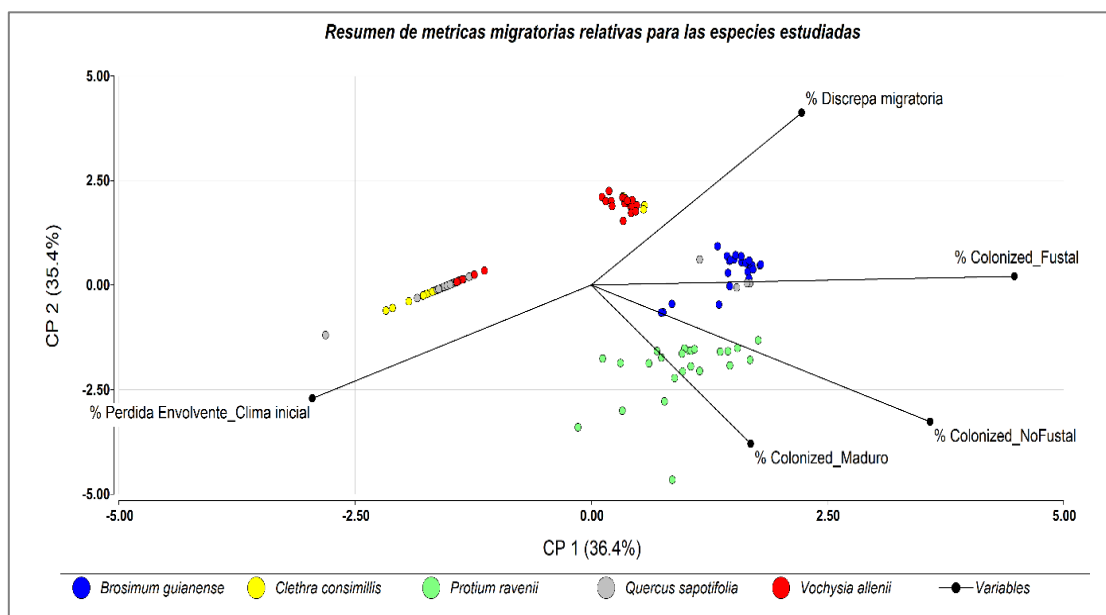


Figura 16. Análisis de componentes principales a las métricas relativas migratorias en los 24 MCG para cada especie estudiada.

### 3.4.3 Mapas de consenso espacial entre los modelos de circulación climática global general (MCG)

Los mapas de consenso son útiles para identificar las coincidencias en la respuesta espacial, entre los diferentes MCG, para el escenario climático y horizonte de tiempo estudiados. A continuación, se presentan los consensos para las especies estudiadas, donde se mapearon zonas, con y sin consenso, de la colonización migratoria y pérdida de envolvente climático inicial.

En el caso de la especie *Brosimum guianense*, que presenta una lenta madurez reproductiva y distribuidas en zonas bajas (Migrante lenta), mostró actividad migratoria entre la cota 1500 y 2000 msnm, con predominio principal de las zonas de *no consenso* (amarillo), que son lugares donde ninguna categoría ontogénica de colonización se repitió más del 66% entre los 24 modelos MCG (Figura 17).

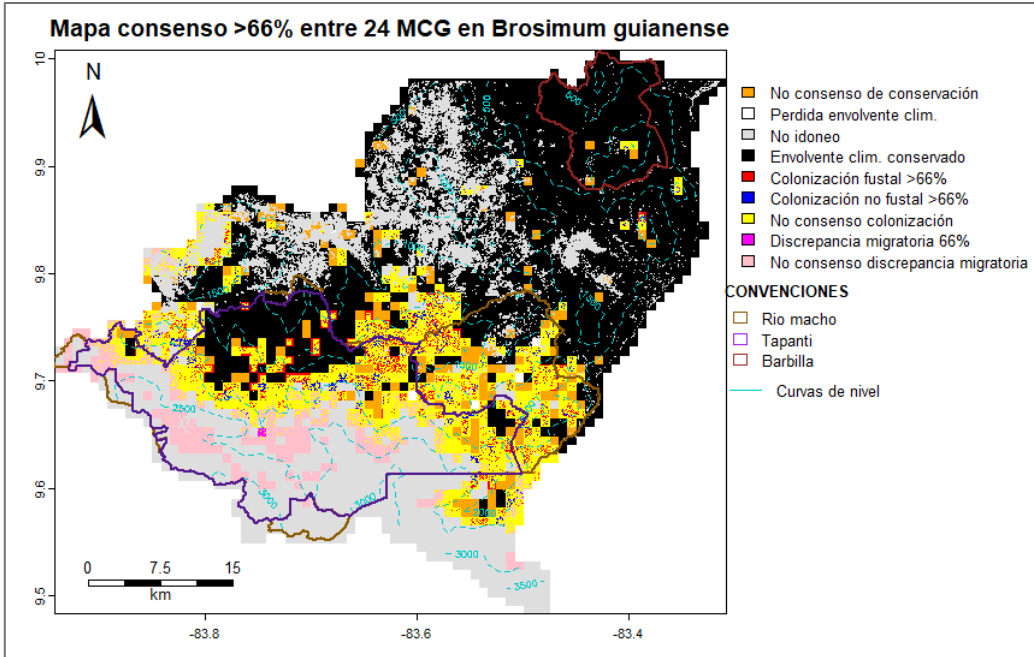


Figura 17. Mapa de consenso espacial entre los 24 modelos de circulación climática global para *Brosimum guianense*. Los píxeles rojos presentan los valores de colonización en los 40 primeros años, tiempo en el que podrían alcanzar la etapa de fustal. Los píxeles azules presentan las casillas que podrían ser colonizadas de 40 años en adelante y no alcanzarían la etapa fustal.

*Clethra consimillis* es una especie con óptimo térmico bajo, nicho térmico amplio, tiempo de madurez reproductivo medio y vector de dispersión por viento. Para esta especie se observa una amplia zona en consenso de la categoría *pérdida de envoltorio climático*, entre las cotas 500 y 1500 msnm, (Figura 18). También una baja probabilidad de ganancia de hábitat en zonas bajas, hasta los 500 a 600 msnm, de las cuales la mayoría no alcanzaría a ser colonizada por sus limitaciones de dispersión (color rosado). El color naranja se refiere a zonas que no tuvieron consenso; ni en pérdida ni en conservación. No obstante, es de tener presente que las especies con dispersión por viento, como esta, presentan poca información sobre eventos de dispersión a larga distancia (Figura 18).

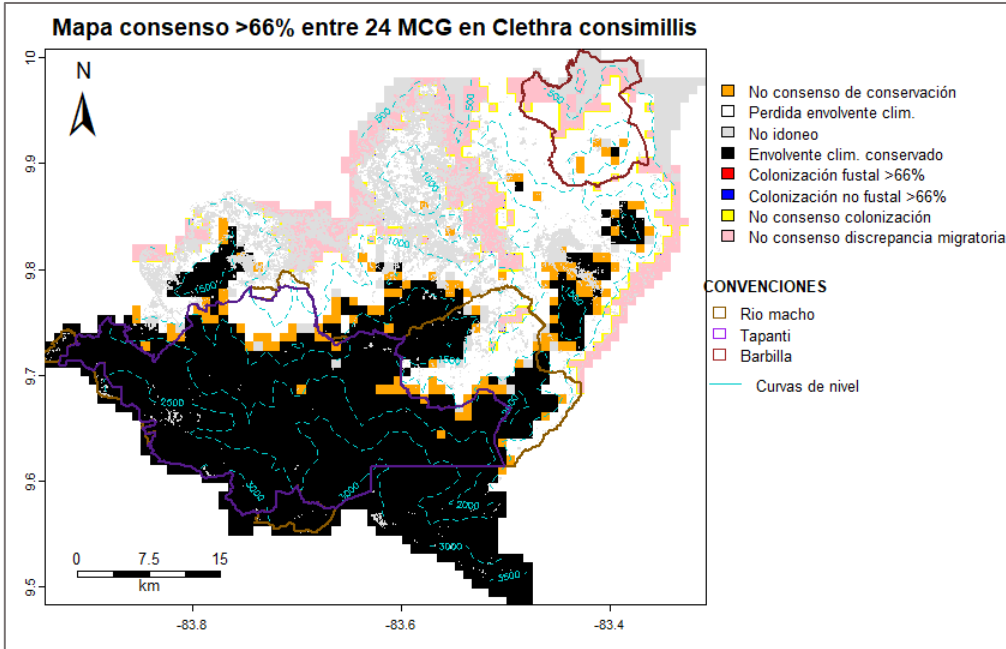


Figura 18. Mapa de consenso espacial entre los 24 modelos de circulación climática global para *Clethra consimillis*. Los píxeles rojos representan colonizaciones en los 30 primeros años de la simulación y los píxeles azules son colonizados después de 30 años.

*Protium ravenii* presenta una madurez reproductiva rápida, amplitud de nicho térmico estrecho y óptimo térmico alto. Esta especie presentó una actividad migratoria, entre las cotas 1500 y 2500 msnm (Figura 19). Se observan zonas de consenso para las categorías: colonización maduros, fustales y no fustales, pero también zonas amplias de no consenso (Figura 19).

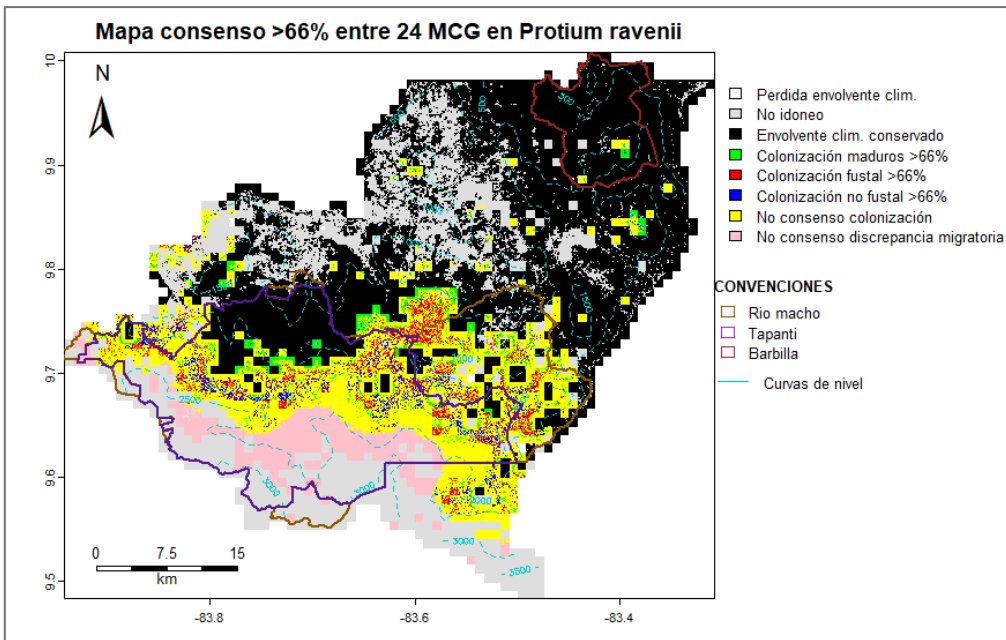


Figura 19. Mapa de consenso espacial entre los 24 modelos de circulación climática global para *Protium ravenii*. Los píxeles verdes en los primeros 29 años, los píxeles rojos representan colonizaciones entre el año 30 y el año 57 de simulación, mientras que los píxeles azules son colonizados después de 58 años simulados.

*Quercus sapotifolia* es una especie de óptimo térmico bajo, amplitud de nicho térmico alta y madurez reproductiva lenta. En las simulaciones realizadas para el SSP 585 hasta el 2070, la especie presentó poca área de pérdida de envoltente actual en consenso >66% y poca área de ganancia de envoltente sin consenso <66%. Dichos cambios espaciales se darán, principalmente, entre las cotas 1500 y 2000 msnm. Con incidencia primordial en el Parque Nacional Tapantí y la Reserva Forestal Río Macho (Figura 20). Además, se observa un área pequeña de discrepancia migratoria sin consenso (<66%), con una parte fuera de las áreas silvestres protegidas (Figura 20). Se observan también unas pocas zonas con falta de consenso en la categoría de conservación de envoltente (color naranja).

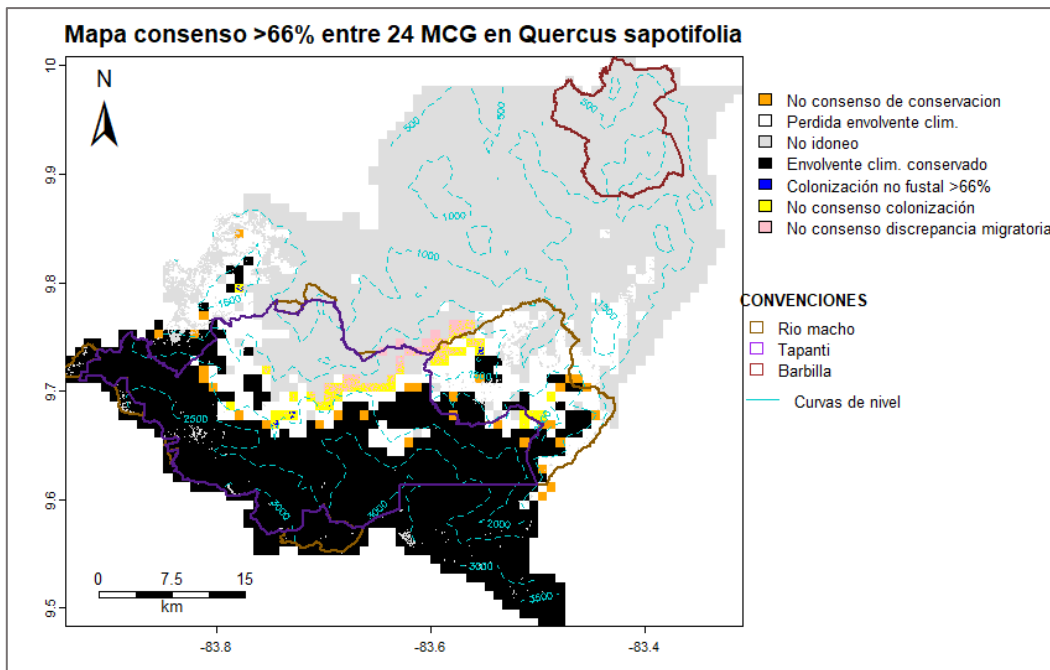


Figura 20. Mapa de consenso espacial entre los 24 modelos de circulación climática global para *Quercus sapotifolia*. Los píxeles azules presentan colonizaciones después de 42 años de simulación.

*Vochysia allenii* es una especie con tiempo de madurez reproductivo medio, amplitud de nicho térmico medio y óptimo térmico medio. La cual presenta dispersión por viento y, dado la información encontrada en términos de eventos de larga distancia de dispersión LDD, presenta un bajo potencial espacial de colonización. Lo que se ve reflejado en la gran extensión de áreas con discrepancia migratoria sin consenso (<66%) (Figura 21).



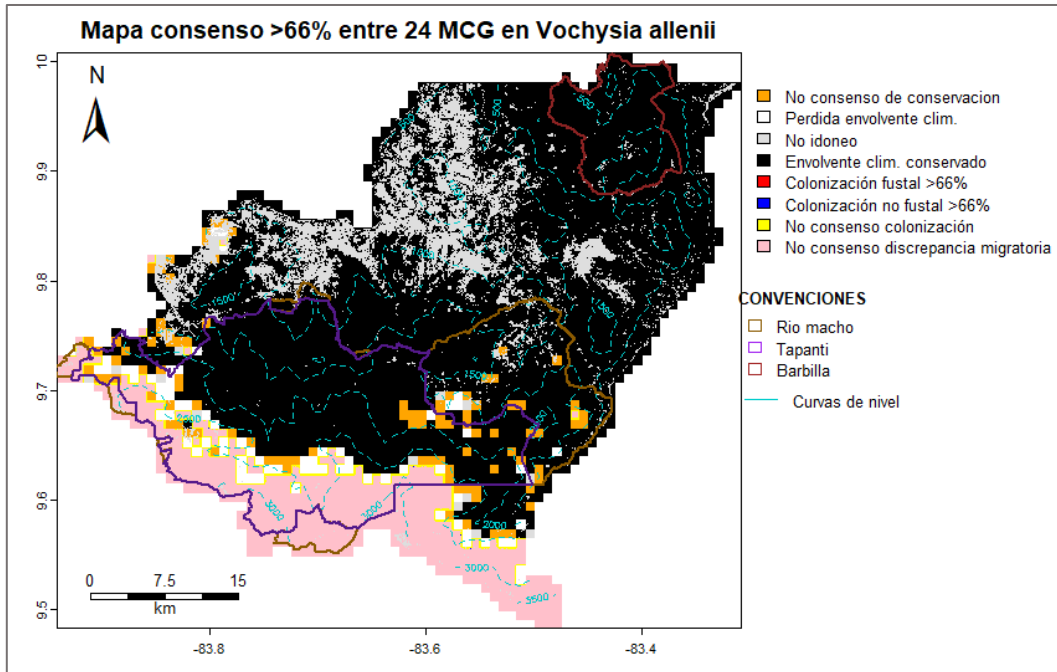


Figura 21. Mapa de consenso espacial entre los 24 modelos de circulación climática global para *Vochysia allenii*. Los píxeles rojos son colonizaciones en los primeros 35 años, los píxeles azules después de los primeros 35 años de simulación.

### 3.4.4 Análisis de las categorías de consenso migratorio en las áreas silvestres protegidas ASP del área de estudio

El Parque Nacional Tapantí tendrá en el 2070, para la especie *Brosimum guianense*, el 40% aproximadamente de su área con categoría colonizada, pero sin consenso ontogénico en su mayoría (Figura 17 y Figura 22). Además, en aproximadamente el 50% de la Reserva Forestal Río Macho, habrá zonas de colonización, pero sin consenso (Figura 17 y Figura 22). El Parque Nacional Barbilla tendrá >80% de su extensión con categoría de envoltorio climático conservado (Figura 22).

El Parque Nacional Tapantí y la Reserva Forestal Río Macho tendrán en el 2070, para la especie *Clethra consimillis*, el 65% y 40%, respectivamente, de su extensión con categoría de envoltorio climático conservado (Figura 18 y Figura 22). En el Parque Nacional Barbilla habrá más del 50% de pérdida de envoltorio climático seguido por la Reserva Forestal Río Macho, con 30% de su extensión con categoría de pérdida de envoltorio climático (Figura 18 y Figura 22).

Para la especie *Protium ravenii*, se encontró que, en el Parque Nacional Barbilla, más del 90% del área conservará la envoltorio climática en el 2070 (Figura 22). La Reserva Forestal Río Macho y el Parque Nacional Tapantí tendrán un aproximado de 40% y 30%, respectivamente, de su extensión con alguna categoría de colonización, pero sin consenso ontogénico entre las simulaciones de cada MCG (Figura 19 y Figura 22).

Para la especie *Vochysia allenii*, se espera en el 2070 que, en el Parque Nacional Barbilla, no habrá cambios de su envoltorio climática; en la Reserva Forestal Río Macho, menos del 10% del área presentó la categoría de *No consenso en pérdida de envoltorio climático*, mientras

que, en el Parque Nacional Tapantí, aproximadamente, el 30% de su extensión tendrá la categoría de discrepancia migratoria sin consenso (Figura 20 y Figura 22).

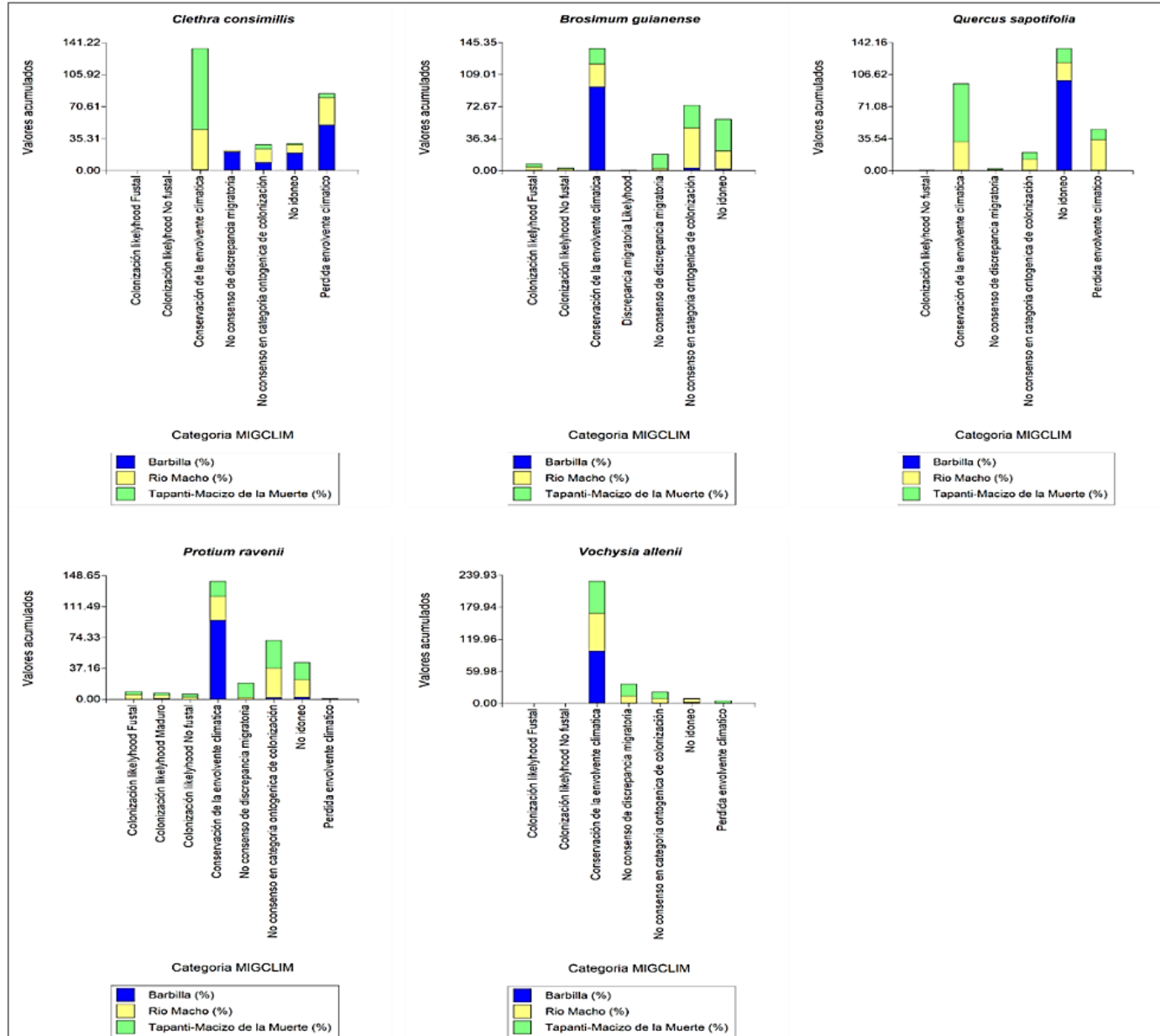
Para *Quercus Sapotifolia*, se encontró que el 100% de la extensión en el Parque Nacional Barbilla tendrá categoría de envolvente *No idóneo*, en la Reserva Forestal Río Macho y Parque Nacional Tapantí, el 35% y 60%, respectivamente, de su área, conservará el envolvente climático (Figura 21 y Figura 22). Mientras que el 35 y 10% aproximadamente del área de Reserva Forestal Río Macho y Parque Nacional Tapantí tendrán pérdida del hábitat para la especie *Quercus sapotifolia* (Figura 21 y Figura 22).

Tabla 6. Resumen de áreas para cada categoría MigClim, en las tres áreas silvestres protegidas (ASP) por especie

Especie	Categoría MIGCLIM	Parque Naciona l Barbilla (ha)	Parque Naciona l Barbilla (%)	Reserva Forestal Río Macho (ha)	Reserva Forestal Río Macho (%)	Parque Naciona l Tapantí (ha)	Parque Naciona l Tapantí (%)
<i>Brosimum guianense</i>	Colonización <i>likelyhood</i> fustal		0.0	923.45	4.1	1898.7	3.3
<i>Brosimum guianense</i>	Colonización <i>likelyhood</i> no fustal	5.49	0.0	358.57	1.6	711.81	1.2
<i>Brosimum guianense</i>	Conservación de la envolvente climática	11302.41	94.9	5981.45	26.3	10051.46	17.2
<i>Brosimum guianense</i>	Discrepancia migratoria <i>likelyhood</i>		0.0		0.0	78.43	0.1
<i>Brosimum guianense</i>	No consenso de discrepancia migratoria		0.0	545.26	2.4	9458.26	16.2
<i>Brosimum guianense</i>	No consenso en categoría ontogénica de colonización	392.16	3.3	10210.01	45.0	15148	26.0
<i>Brosimum guianense</i>	No idóneo	214.1	1.8	4658.54	20.5	20930.91	35.9
<i>Clethra consimillis</i>	Colonización <i>likelyhood</i> fustal	0.06	0.0		0.0		0.0
<i>Clethra consimillis</i>	Colonización <i>likelyhood</i> no fustal	0.66	0.0	3.41	0.0		0.0
<i>Clethra consimillis</i>	Conservación de la envolvente climático	84.24	0.7	10098.57	44.5	52106.66	89.3
<i>Clethra consimillis</i>	No consenso de discrepancia migratoria	2465.98	20.7	343.7	1.5		0.0
<i>Clethra consimillis</i>	No consenso en categoría ontogénica de colonización	1042.16	8.7	3344.78	14.7	2969.64	5.1
<i>Clethra consimillis</i>	No idóneo	2318.42	19.5	2079.27	9.2	653.24	1.1
<i>Clethra consimillis</i>	Perdida envolvente climático	6003.39	50.4	6831.38	30.1	2600.82	4.5
<i>Protium ravenii</i>	Colonización <i>likelyhood</i> fustal		0.0	1230.12	5.4	2266.18	3.9
<i>Protium ravenii</i>	Colonización <i>likelyhood</i> maduro	80.12	0.7	896.71	3.9	1619.5	2.8
<i>Protium ravenii</i>	Colonización <i>likelyhood</i> no fustal	3.35	0.0	529.07	2.3	2300.28	3.9
<i>Protium ravenii</i>	Conservación de la envolvente climático	11302.55	94.9	6525.33	28.7	10487.69	18.0
<i>Protium ravenii</i>	No consenso de discrepancia migratoria		0.0	451.52	2.0	10170.33	17.4
<i>Protium ravenii</i>	No consenso en categoría ontogénica de colonización	228.75	1.9	8071.4	35.5	19407.78	33.3
<i>Protium ravenii</i>	No idóneo	299.31	2.5	4824.52	21.2	12051.67	20.7
<i>Protium ravenii</i>	Perdida envolvente climático		0.0	158.86	0.7		0.0
<i>Quercus sapotifolia</i>	Colonización <i>likelyhood</i> no fustal		0.0	25.85	0.1	53.51	0.1
<i>Quercus sapotifolia</i>	Conservación de la envolvente climática		0.0	7289.37	32.1	37512.22	64.3
<i>Quercus sapotifolia</i>	No consenso de discrepancia migratoria		0.0	198.35	0.9	815.74	1.4
<i>Quercus sapotifolia</i>	No consenso en categoría ontogénica de colonización		0.0	2843.48	12.5	4399.94	7.5
<i>Quercus sapotifolia</i>	No idóneo	11914.68	100.0	4509.75	19.9	9060.38	15.5
<i>Quercus sapotifolia</i>	Perdida envolvente climático		0.0	7836.45	34.5	6494.61	11.1
<i>Vochysia allenii</i>	Colonización <i>likelyhood</i> fustal		0.0		0.0	0.36	0.0
<i>Vochysia allenii</i>	Colonización <i>likelyhood</i> no fustal		0.0	0.06	0.0	5.4	0.0
<i>Vochysia allenii</i>	Conservación de la envolvente climática	11699.9	98.2	16085.93	70.8	34695.35	59.5
<i>Vochysia allenii</i>	No consenso de discrepancia migratoria		0.0	3159.71	13.9	12967.68	22.2
<i>Vochysia allenii</i>	No consenso en categoría ontogénica de colonización		0.0	1985.88	8.7	7063.91	12.1

<i>Vochysia allenii</i>	No idóneo	215.03	1.8	1469.45	6.5	689.76	1.2
<i>Vochysia allenii</i>	Perdida envoltente climático		0.0		0	2908.06	4.99

Figura 22. Porcentajes de cada categoría MigClim en relación con el área de cada ASP



## 4 DISCUSIÓN

La técnica utilizada para agrupar y seleccionar especies representativas funcionalmente, en función de características migratorias claves, es útil para obtener una visión general de las posibles respuestas potenciales en grupos de especies arbóreas tropicales.

Existen otros estudios en Mesoamérica que han determinado la envoltura climática para otras especies forestales, en Costa Rica, p.ej., destaca Quesada-Quirós et al. (2017). En dicho estudio se determinó la envoltura climática para *Q. costarricensis* con 1687,32 km<sup>2</sup> de extensión potencial en Costa Rica, la cual está en el grupo funcional 3 y es representada funcionalmente por *Q. sapotifolia*, para las simulaciones en MigClim. Para las demás especies, no se han detectado estudios de envoltura climática.

Por otra parte, se encuentra que las especies con distribución potencial > 1500 msnm presentan una extensión geográfica limitada en el área de estudio, a pesar de su amplitud de nicho térmico y las de < 1500 msnm y > 400 msnm una extensión amplia en el área de estudio, por el efecto de la topografía. Ya que, en las zonas más altas, por efecto geométrico de las montañas, el área se reduce. Lo anterior solo en el área de estudio del GACVM, ya que las especies del género *Quercus sapotifolia* tienen una amplia distribución biogeográfica, pero *Clethra consimillis* presenta una distribución biogeográfica menor y cortas distancias de dispersión que le atribuyen gran susceptibilidad al cambio climático. Sin embargo, la ventaja topográfica en el área de estudio, para las especies de zonas bajas, está contrarrestada por la fragmentación de coberturas boscosas en zonas bajas.

En el presente estudio, se abordó una metodología sencilla para obtener las métricas de dispersión, lo cual ayuda a obtener métricas de dispersión generales por cada vector. No obstante, dichos valores pueden variar para cada especie y sigue siendo un reto determinarlos para la amplia diversidad de especies tropicales. En otros estudios que han usado el modelo MigClim, han implementado escenarios de dispersión (ilimitada, limitada o nula), como en el caso de Engler et al. (2009) o escenarios de dispersión a larga distancia (1, 10 y 50 km) en Miller y McGill (2018), encontrando efectos negativos en los escenarios con dispersión limitada para bosques templados en Europa. En las cinco especies de interés, se encontraron tres casos con múltiple vector de dispersión principal para los cuales se utilizó el promedio de las métricas entre los diferentes vectores. De esta manera, cabe resaltar la importancia de realizar estudios de dispersión arbórea multivector, a más especies arbóreas, ya que en el Neotrópico hay una gran diversidad de árboles.

La conceptualización y el desarrollo de los parámetros de tiempo y DAP de madurez reproductivo son claves en el proceso de migración arbórea; además, no se ha detectado un esfuerzo similar en el Neotrópico, siendo el más cercano; en bosques templados de Estados Unidos de América, en Miller y McGill (2018). En dicho estudio, se encontró retraso de migración para *Quercus stellata* y *Quercus coccínea*, dados sus largos tiempos de madurez reproductiva, tendencia similar a este estudio con *Quercus sapotifolia*. En este caso se estimaron tiempos de paso ontogénicos basados en la tendencia de la tasa de crecimiento anual en función del tamaño diamétrico según Hérault et al. (2011). Esta sección fue la más desafiante, debido a la escasa información sobre crecimiento en las etapas ontogénicas juveniles y la gran cantidad de factores que influyen en el crecimiento de árboles en bosques naturales, generando una variabilidad intraespecífica que, en el presente estudio, no se alcanzó a cubrir completamente.

En cuanto a la información fenológica, se basó en literatura científica y la consulta de experto, lo cual dio un dato específico para Costa Rica. Sin embargo, sería interesante realizar observaciones de los patrones fenológicos reproductivos de las especies en el área de estudio

concreta, para comparar y ajustar con los datos estimados en el presente estudio. Además, según el experto botánico consultado (ingeniero forestal Nelson Zamora), es necesario desarrollar estudios sobre el cambio en dichos patrones por el efecto del calentamiento global, según observaciones de campo numerosas que ha tenido.

Las simulaciones son herramientas versátiles para estimar los impactos del CC, además, se encuentran en mejora continua para obtener resultados más robustos. Aunado a ello, la cantidad de MCG resultan un elemento de mucho cuidado para identificar impactos o respuestas potenciales de los árboles ante el CC, ya que, aunque se esté hablando de un mismo Escenario de calentamiento SSP y un mismo horizonte de tiempo, puede haber variación en las variables bioclimáticas para cada MCG, principalmente, con fluctuaciones espaciales de la precipitación. Sin embargo, al contemplar la mayor cantidad de MCG disponibles, se puede tener una visión de la tendencia estadística y la incertidumbre espacial en las respuestas migratorias de los árboles, bajo un escenario de calentamiento global y horizonte de tiempo determinado, con lo que se conoce del clima futuro hasta el momento.

Las métricas de respuesta migratoria relativa son una medida adecuada para contrastar la diversidad de respuestas en una comunidad forestal tropical, ya que expresa la respuesta espacial de la especie, proporcional al cambio relativo de cada zona de respuesta migratoria. Con la transformación relativa de las métricas, se controla la variabilidad interespecífica que se da al trabajar en unidades de área, lo cual ayuda a contemplar mejor los contrastes entre las respuestas migratorias potenciales de las especies arbóreas e identificar tendencias entre las simulaciones respectivas a cada MCG. De igual manera, se considera que el tiempo de madurez reproductivo y la distancia de dispersión máxima son métricas migratorias importantes, para tener una idea de la velocidad migratoria de las especies, como lo plantean Engler et al. (2009). Sin embargo, en dicha medida no se contempla el potencial de los eventos LDD, por lo tanto, puede subestimar la respuesta potencial de las especies. Se puede obtener un índice cuantitativo contemplando la frecuencia, la distancia y la supervivencia en eventos LDD, como medidas poblacionales de la especie, para sumarlo a la ecuación de la velocidad migratoria, propuesta por Engler et al. (2009).

El enfoque de identificar la estructura de la comunidad migrante en términos de categorías ontogénicas resulta novedoso, frente a la mayoría de los estudios realizados con el mismo modelo (Boisvert-Marsh et al. 2022; Miller y McGill 2018). Además, es útil para identificar zonas donde aplicar técnicas o tratamientos para gestionar la migración climática de especies con alguna categoría de conservación o importancia para la generación de servicios ecosistémicos, en zonas donde no alcanzaran la madurez reproductiva. Las zonas de discrepancia migratoria pueden ser lugares de interés para generar actividades de migración asistida, que garanticen la colonización de la especie en dichos lugares. También se pueden desarrollar investigaciones sobre alternativas como la repoblación de dispersores claves, con baja densidad poblacional, como la danta. En pocas palabras, los mapas de consenso para cada especie son un insumo clave para los tomadores de decisión, en la aplicación de técnicas y programas que garanticen la migración climática de las especies.

Las especies *Clethra consimillis* y *Vochysia alleni* (TFP 1 y 5, respectivamente) son especies con TMR cercano al tiempo de simulación de 70 años (Tabla 2), por lo tanto, los individuos de estas especies en condiciones favorables para su crecimiento pueden tener crecimientos

superiores a los promedios poblacionales obtenidos con el modelo fustal y viceversa. Es decir, que los individuos con crecimientos superiores al promedio poblacional de dichas especies probablemente alcanzarán el TMR en el tiempo simulado; mientras que los individuos con crecimientos promedios poblacionales o menores serán susceptibles al retraso de migración.

Los rasgos funcionales de nicho térmico pueden dar información importante sobre el efecto potencial del aumento de la temperatura en los cambios que puede sufrir el envolvente climático. En este sentido, las especies de óptimo térmico bajo (zonas altas) presentan mayor rango y amplitud del nicho térmico (generalistas termales), que le atribuye mayor tolerancia al calentamiento global, según Mamantov et al. (2021); representadas en el estudio con bajos porcentajes de pérdida de la envolvente climática inicial. Dichas especies pueden presentar bajas ganancias de áreas nuevas con envolvente climático idóneo, en lugares montañosos con altitudes <3800 msnm, como el área de estudio, pero que, en lugares andinos con altitudes mayores, podrían presentar una mayor área de ganancia. En el caso de las especies con óptimo térmico alto (zonas bajas), presentan menor amplitud y rango de nicho térmico, clasificadas como especialistas termales, según Mamantov et al. (2021), de las cuales, las que tengan mayores tiempos de madurez reproductiva y menor cantidad de eventos fenológicos pueden ser las más vulnerables al retraso de la migración.

Con el presente estudio, se identifica que la especie migrante rápida *Protium ravenii* presenta menor tendencia al cambio de área de distribución potencial al final de la simulación, dada su capacidad de respuesta migratoria. Ya que dicha especie presenta un tiempo de generación o madurez reproductiva corto y una amplia distancia de eventos LDD. Sin embargo, las especies de zonas altas presentan una leve proporción relativa de cambio, dada por bajas posibilidades de ganancia de nuevas áreas con envolvente climático idóneo y bajos porcentajes de pérdida de envolvente climático inicial, pero en el MGC 3 (BCC-CSM2-MR) hay una reducción total de su envolvente en el futuro, lo que genera confusión en su interpretación.

Además, los eventos de LDD juegan un papel importante en las especies, para la colonización de nuevas zonas con envolvente climático idóneo, donde los porcentajes de celdas colonizadas por los eventos LDD son considerables en las especies con dispersión por fauna, abundantes eventos fenológicos y ganancias de hábitat amplias. Como es el caso de *Brosimum guianense* y *Protium ravenii*, que presentaron promedios de porcentaje colonizado por LDD entre 70% y 30%, respectivamente. La diferencia entre estas dos puede ser por el tiempo de madurez reproductiva de *Protium ravenii* y la menor distancia LDD de *Protium ravenii*, comparado con *Brosimum guianense*. A los eventos de dispersión a larga distancia en especies dispersadas por el viento, se les debe prestar atención y ahondar en su conocimiento, de igual manera, el efecto del aumento de la temperatura en las tasas de crecimiento y el posible cambio de los patrones fenológicos.

En la parametrización del modelo MigClim, no se encontró el comando respectivo para determinar la mortalidad estocástica, por lo tanto, los resultados obtenidos en este estudio pueden estar obviando las dinámicas de mortalidad poblacional a escala de paisaje. Sin embargo, ya que es difícil de capturar el nivel de detalle respectivo a la mortalidad, se asume que en los píxeles de simulación los valores son a nivel de población, sin precisar su densidad poblacional, que es el parámetro específico en el que puede influir la mortalidad juvenil. Por

lo mencionado anteriormente, es necesario mejorar la resolución de los modelos de envolvente climática, con otro tipo de variables ambientales y capas geográficas de las capas climáticas con mayor resolución. Aunque en el momento no hay una difusión amplia de los esfuerzos por aumentar la resolución de las capas de precipitación, que son las más erráticas espacialmente y que hasta el momento no hay estudios que hayan establecido correlaciones espaciales con otras variables espaciales con las que poder ejecutar una reducción de escala estadísticamente. La variabilidad de microclimas está ligada, principalmente, a paisajes fragmentados y, debido a que el área de estudio presenta zonas de conservación con tendencia a no perder cobertura futura, dicha variabilidad microclimática se reduce para este experimento, además de que el modelo MigClim contempla la fragmentación del paisaje.

Las especies dispersadas por el viento (*Clethra consimillis* y *Vochysia allenii*) mostraron bajos porcentajes de colonización por eventos LDD, ya que se parametrizaron con distancias menores a 200 m, según la información compilada. No obstante, estos eventos de dispersión a larga distancia en especies dispersadas por el viento podrían ser mayores en tormentas con vientos fuertes. Este es un vacío de información al que se le debe prestar atención.

## 5 CONCLUSIONES

El uso de MigClim, Maxent, combinado con datos de parcelas monitoreadas a largo plazo, permiten un acercamiento al entendimiento de la migración climática arbórea. Además, el estudio permite concluir de manera preliminar que las especies de zonas bajas y rapidez de maduración reproductiva (representadas por *P. ravenii*) son resilientes ante el CC, mientras que las especies de zonas medias con baja capacidad de dispersión (*C. consimilis* y *V. allenii*) pueden ser más sensibles ante el CC, con pérdidas de envolvente climático inicial o discrepancia migratoria.

Este trabajo permite tener lineamientos cuantitativos por área silvestre protegida (ASP) individual, para proponer estrategias de conservación adecuadas, por ejemplo: programas de migración asistida en zonas sin consenso en la categoría ontogénica de colonización y zonas con discrepancia migratoria, de igual manera, planes de intervenciones silvícolas en dosel para estimular la regeneración natural. También es importante establecer parcelas de monitoreo de la regeneración natural para validar los resultados espaciales en este estudio.

## 6 REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Araújo, MB; Peterson, AT. 2012. Uses and misuses of bioclimatic envelope modeling. *Ecology* 93(7):1527-1539.
- Aubin, I; Munson, AD; Cardou, F; Burton, PJ; Isabel, N; Pedlar, JH; Paquette, A; Taylor, AR; Delagrangé, S; Kebli, H; MEssier, C; Shipley, B; Valledares, F; Kattge, J; Boisvert-Marsh, L; McKenney, D. 2016. Traits to stay, traits to move: a review of functional traits to assess sensitivity and adaptive capacity of temperate and boreal trees to climate change (en línea). *Environmental Reviews* 24(2):164-186. DOI: <https://doi.org/https://doi.org/10.1139/er-2015-0072>.

- Augspurger, CK. 1986. MORPHOLOGY AND DISPERSAL POTENTIAL OF WIND-DISPERSED DIASPORES OF NEOTROPICAL TREES. *American Journal of Botany* 73(3):353-363. DOI: <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1986.tb12048.x>.
- Augspurger, CK; Franson, SE; Cushman, KC. 2017. Wind dispersal is predicted by tree, not diaspore, traits in comparisons of Neotropical species. *Functional Ecology* 31(4):808-820. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12791>.
- Barbosa, AM. 2015. fuzzySim: applying fuzzy logic to binary similarity indices in ecology. *Methods in Ecology and Evolution* 6:853-858.
- Bernal, ME. 2013. Estudio dendroecológico de la dinámica forestal en un gradiente altitudinal tropical. Magister. Turrialba, Costa Rica, CATIE. 1-117 p.
- Boisvert-Marsh, L; Pedlar, JH; de Blois, S; Le Squin, A; Lawrence, K; McKenney, DW; Williams, C; Aubin, I. 2022. Migration-based simulations for Canadian trees show limited tracking of suitable climate under climate change. *Diversity and Distributions* 28(11):2330-2348. DOI: <https://doi.org/10.1111/ddi.13630>.
- Van Der Burgt, XM. (1997). Explosive seed dispersal of the rainforest tree *Tetraberlinia moreliana* (Leguminosae-Caesalpinioideae) in Gabon. 13. s.l., s.e.
- Caceres, NC; Ditirich, VA; Monteiro-filho, E LA. (1999). FRUIT CONSUMPTION, DISTANCE OF SEED DISPERSAL AND GERMINATION OF SOLANACEOUS PLANTS INGESTED BY COMMON OPOSSUM (*DIDELPHIS AU RITA*) IN SOUTHERN BRAZIL RÉSUM É. 54. s.l., s.e.
- Canham, CD; LePage, PT; Coates, KD. 2004. A neighborhood analysis of canopy tree competition: Effects of shading versus crowding. *Canadian Journal of Forest Research* 34(4):778-787. DOI: <https://doi.org/10.1139/x03-232>.
- Carscadden, KA; Emery, NC; Arnillas, CA; Cadotte, MW. (2020). THE QUARTERLY REVIEW of Biology NICHE BREADTH: CAUSES AND CONSEQUENCES FOR ECOLOGY, EVOLUTION, AND CONSERVATION. 95. s.l., s.e. DOI: <https://doi.org/https://doi.org/10.1086/710388>.
- Casanoves, F; Macchiavelli, R; Balzarini, M; Alejandro, J; Rienzo, D. (2022). Modelos No Lineales Mixtos. Aplicaciones en InfoStat Resistance induction in mango View project Puerto Rico Testsite for Exploring Contamination Threats (PROTECT) View project (en línea). s.l., s.e. Disponible en <https://www.researchgate.net/publication/360504342>.
- Casanoves, F; Pla, L; Di Rienzo, JA. 2011. Valoración y análisis de la diversidad funcional (en línea). CATIE. Turrialba, Serie técnica. Informe técnico / CATIE; no,384. 1-102 p. Consultado 2 oct. 2023. Disponible en [https://www.researchgate.net/publication/319875200\\_Valoracion\\_y\\_analisis\\_de\\_la\\_diversidad\\_funcional\\_y\\_su\\_relacion\\_con\\_los\\_servicios\\_ecosistemicos](https://www.researchgate.net/publication/319875200_Valoracion_y_analisis_de_la_diversidad_funcional_y_su_relacion_con_los_servicios_ecosistemicos).
- Clark, CJ; Poulsen, JR; Bolker, BM; Connor, EF; Parker, VT. (2005). COMPARATIVE SEED SHADOWS OF BIRD-, MONKEY-, AND WIND-DISPERSED TREES. 86. s.l., s.e.



- Clark, DA; Clark, DB. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs* 62(3):315-344. DOI: <https://doi.org/10.2307/2937114>.
- Clark, JS. (1998). *Why Trees Migrate So Fast: Confronting Theory with Dispersal Biology and the Paleorecord*. 152. s.l., s.e.
- Condit, R; Hubbelp, SP; Foster, RB. (1993). Identifying fast-growing native trees from the Neotropics using data from a large, permanent census plot. 62. s.l., s.e.
- Cruz-Cárdenas, G; Villaseñor, JL; López-Mata, L; Martínez-Meyer, E; Ortiz, E. 2014. Selection of environmental predictors for species distribution modeling in Maxent. *Revista Chapingo, Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 20(2):187-201. DOI: <https://doi.org/10.5154/r.rchscfa.2013.09.034>.
- Cuesta, F; Tovar, C; Llambí, LD; Gosling, WD; Halloy, S; Carilla, J; Muriel, P; Meneses, RI; Beck, S; Ulloa Ulloa, C; Yager, K; Aguirre, N; Viñas, P; Jácome, J; Suárez-Duque, D; Buytaert, W; Pauli, H. 2020. Thermal niche traits of high alpine plant species and communities across the tropical Andes and their vulnerability to global warming. *Journal of Biogeography* 47(2):408-420. DOI: <https://doi.org/10.1111/jbi.13759>.
- Dai, X; Wu, W; Ji, L; Tian, S; Yang, B; Guan, B; Wu, D. 2022. MaxEnt model-based prediction of potential distributions of *Parnassia wightiana* (Celastraceae) in China. *Biodiversity Data Journal* 10. DOI: <https://doi.org/10.3897/BDJ.10.E81073>.
- Duque, A; Stevenson, PR; Feeley, KJ. 2015. Thermophilization of adult and juvenile tree communities in the northern tropical Andes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 112(34):10744-10749. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.1506570112>.
- Elith, J; Phillips, SJ; Hastie, T; Dudík, M; Chee, YE; Yates, CJ. 2011. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions* 17(1):43-57. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x>.
- Engler, R. 2012. User guide MigClim. s.l., s.e.
- Engler, R; Guisan, A. 2009. MigClim: Predicting plant distribution and dispersal in a changing climate. *Diversity and Distributions* 15(4):590-601. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2009.00566.x>.
- Engler, R; Hordijk, W; Guisan, A. 2012. The MIGCLIM R package - seamless integration of dispersal constraints into projections of species distribution models. *Ecography* 35(10):872-878. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07608.x>.
- Engler, R; Randin, CF; Vittoz, P; Czáká, T; Beniston, M; Zimmermann, NE; Guisan, A. 2009. Predicting future distributions of mountain plants under climate change: Does dispersal capacity matter? *Ecography* 32(1):34-45. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.05789.x>.
- Fadrique, B; Báez, S; Duque, Á; Malizia, A; Blundo, C; Carilla, J; Osinaga-Acosta, O; Malizia, L; Silman, M; Farfán-Ríos, W; Malhi, Y; Young, KR; Cuesta C, F; Homeier, J; Peralvo, M;

- Pinto, E; Jadan, O; Aguirre, N; Aguirre, Z; Feeley, KJ. 2018. Widespread but heterogeneous responses of Andean forests to climate change. *Nature* 564(7735):207-212. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0715-9>.
- Feng, X; Park, DS; Liang, Y; Pandey, R; Papeş, M. 2019. Collinearity in ecological niche modeling: Confusions and challenges. *Ecology and Evolution* 9(18):10365-10376. DOI: <https://doi.org/10.1002/ece3.5555>.
- Fick, SE; Hijmans, RJ. 2017. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 37(12):4302-4315. DOI: <https://doi.org/10.1002/joc.5086>.
- Forget, P-M; Vander Wall, SB. 2001. Scatter-hoarding rodents and marsupials: convergent evolution on diverging continents (en línea). *TRENDS in Ecology & Evolution* 16(2):65-67. DOI: [https://doi.org/0169-5347/01/\\$](https://doi.org/0169-5347/01/$).
- Fung McLeod, EM. 2011. Dispersión de semillas por mamíferos terrestres en bosques latifoliados del Atlántico Norte de Nicaragua después del huracán Félix. Artículo. Turrialba, CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA. 1-88 p.
- Galindo-Gonzales, J. 1998. Dispersion de semillas por murciélagos: su importancia en la conservacion y regeneración del bosque tropical. *Acta Zool. Mex* 73:57-74.
- Galindo-González, J. 2005. ¿Regeneración de la selva? los murciélagos, expertos en el asunto. (en línea). *La Ciencia y el Hombre*, 18:37-40. Consultado 28 ago. 2023. Disponible en <https://www.researchgate.net/publication/235701526>.
- Gevara, L; León-Paniagua, L; Rios, J; Anderson, RP. 2018. Variación entre Modelos de Circulación Global para reconstrucciones de distribuciones geográficas del Último Máximo Glacial: relevancia en la filogeografía. *Ecosistemas* 27(1):116-126. DOI: <https://doi.org/10.7818/ECOS.1443>.
- Gomez, C; Espadaler, X. 1998. Myrmecochorous dispersal distances: a world survery. *Journal of biogeography* 25:573-580. DOI: <https://doi.org/https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.1998.2530573.x>.
- Gómez, MJ. 2003. Spatial patterns in long-distance dispersal of *Quercus ilex* acorns by jays in a heterogeneous landscape. *ECOGRAPHY* 26:573-584.
- Gottsberger, G. 2016. The reproductive biology of the early-divergent genus *Anaxagorea* (Annonaceae), and its significance for the evolutionary development of the family. s.l., *Sociedade Botanica do Brasil*, vol.30. p. 313-325 DOI: <https://doi.org/10.1590/0102-33062015abb0311>.
- Hanson, T; Brunsfeld, S; Finegan, B; Waits, L. 2007. Conventional and genetic measures of seed dispersal for *Dipteryx panamensis* (Fabaceae) in continuous and fragmented Costa Rican rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 23(6):635-642. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0266467407004488>.

- Hérault, B; Bachelot, B; Poorter, L; Rossi, V; Bongers, F; Chave, J; Paine, CET; Wagner, F; Baraloto, C. 2011. Functional traits shape ontogenetic growth trajectories of rain forest tree species. *Journal of Ecology* 99(6):1431-1440. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01883.x>.
- Hernández Gordillo, AL; Vilchez Mendoza, S; Ngo Bieng, MA; Delgado, D; Finegan, B. 2021. Altitude and community traits explain rain forest stand dynamics over a 2370-m altitudinal gradient in Costa Rica. *Ecosphere* 12(12). DOI: <https://doi.org/10.1002/ecs2.3867>.
- Hijmans, R. 2023. *\_terra: Spatial Data Analysis\_*. R package. s.l., s.e.
- Horn, HS; Nathan, R; Kaplan, SR. 2001. Long-distance dispersal of tree seeds by wind. *Ecological Research* 16:877-885. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1440-1703.2001.00456.x>.
- Howe, HF. (1980). MONKEY DISPERSAL AND WASTE OF A NEOTROPICAL FRUIT'. 61. s.l., s.e.
- Islebe, GA; Hooghiemstra, H. (1997). VEGETATION AND CLIMATE HISTORY OF MONTANE COSTA RICA SINCE THE LAST GLACIAL. 16. s.l., s.e.
- Kappelle, M. 2006. 34 Neotropical Montane Oak Forests: Overview and Outlook. s.l., s.e., vol.185. p. 450-467.
- Körner, C. 2007. The use of «altitude» in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution* 22(11):569-574. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.09.006>.
- Kuprewicz, E. 2010. The Effects of Large Terrestrial Mammals on Seed Fates, Hoarding, and Seedling Survival in a Costa Rican Rain Forest (en línea). s.l., University of Miami. 1-114 p. Disponible en [https://scholarship.miami.edu/esploro/outputs/991031447584502976/filesAndLinks?institution=01UOML\\_INST&index=0Kuprewicz,E.K.https://scholarship.miami.edu/discovery/fulldisplay/alma991031447584502976/01UOML\\_INST](https://scholarship.miami.edu/esploro/outputs/991031447584502976/filesAndLinks?institution=01UOML_INST&index=0Kuprewicz,E.K.https://scholarship.miami.edu/discovery/fulldisplay/alma991031447584502976/01UOML_INST):
- Liu, Y; Huang, P; Lin, F; Yang, W; Gaisberger, H; Christopher, K; Zheng, Y. 2019. MaxEnt modelling for predicting the potential distribution of a near threatened rosewood species (*Dalbergia cultrata* Graham ex Benth). *Ecological Engineering* 141. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2019.105612>.
- Loarie, SR; Duffy, PB; Hamilton, H; Asner, GP; Field, CB; Ackerly, DD. 2009. The velocity of climate change. *Nature* 462(7276):1052-1055. DOI: <https://doi.org/10.1038/nature08649>.
- Mamantov, MA; Gibson-Reinemer, DK; Linck, EB; Sheldon, KS. 2021. Climate-driven range shifts of montane species vary with elevation. *Global Ecology and Biogeography* 30(4):784-794. DOI: <https://doi.org/10.1111/geb.13246>.
- Martins, K; Raposo, A; Klimas, CA; Veasey, EA; Kainer, K; Helena, L; Wadt, O. (2012). Pollen and seed flow patterns of *Carapa guianensis* Aublet. (Meliaceae) in two types of Amazonian forest (en línea). s.l., s.e. Disponible en [www.sbg.org.br](http://www.sbg.org.br).
- Mastrandrea, MD; Field, CB; Stocker, TF; Ebi, KL; Frame, DJ; Held, H; Kriegler, E; Mach, KJ; Matschoss, PR; Plattner, G-K; Yohe, GW; Zwiers, FW. (2010). Guidance Note for Lead

Authors of the IPCC Fifth Assessment Report on Consistent Treatment of Uncertainties. (en línea). s.l., s.e. Disponible en <http://www.ipcc.ch>.

Mclachlan, JS; Clark, JS; Manos, PS. (2005). MOLECULAR INDICATORS OF TREE MIGRATION CAPACITY UNDER RAPID CLIMATE CHANGE. 86. s.l., s.e.

Medellin, RA. 1994. Seed Dispersal of *Cecropia obtusifolia* by Two Species of Opossums in the (en línea). *BIOTROPICA* 26(4):400-407. Consultado 28 ago. 2023. Disponible en <http://www.jstor.org/stable/2389234> .

Méndez Carvajal, PG. 2006. ESTUDIO DE LA POBLACIÓN DEL MONO AULLADOR DE AZUERO (*ALOUATTA PALLIATA TRABEATA*: ATELIDAE) PROVINCIA DE HERRERA, PANAMÁ (en línea). *Tecnociencia* 8(2):23-35. Consultado 28 ago. 2023. Disponible en <http://up-rid.up.ac.pa/792/> <http://up-rid.up.ac.pa/792/1/Tecnociencia%20Articulo%202%208%282%29%2006.pdf>.

Miller, KM; McGill, BJ. 2018. Land use and life history limit migration capacity of eastern tree species. *Global Ecology and Biogeography* 27(1):57-67. DOI: <https://doi.org/10.1111/geb.12671>.

Montgomery, D c.; Peck, EA; Vining, GG. 2006. Introducción al análisis de regresión lineal. 1 en español. Callejas, JE; Rosas, EP (eds.). MÉXICO, Compañía Editorial Continental. 1-567 p.

Moreno, DJ; Cuartas, SE. 2015. Sobrevivencia y crecimiento de plántulas de tres especies arbóreas en áreas de bosque montano andino degradadas por ganadería en Colombia. *Acta Biológica Colombiana* 20(2):85-100. DOI: <https://doi.org/10.15446/abc.v20n2.46057>.

Newstrom, LE; Frankie, GW; Baker, HG. 1994. A New Classification for Plant Phenology Based on Flowering Patterns in Lowland Tropical Rain Forest Trees at. *BIOTROPICA* 26(2):141-159.

O'Brien, ST; Hubbell, SP; Spiro, Pe; Condit, R; Foster, RB. 1995. Diameter, height, grown, and age relationships in eight neotropical tree species (en línea). *Ecology* 76(6):1926-1939. Consultado 28 ago. 2023. Disponible en <http://www.jstor.org/stable/1940724> .

O'Farrill, G; Galetti, M; Campos-Arceiz, A. 2013. Frugivory and seed dispersal by tapirs: An insight on their ecological role. s.l., Wiley-Blackwell, vol.8. p. 4-17 DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1749-4877.2012.00316.x>.

Parmesan, C; Hanley, ME. 2015. Plants and climate change: Complexities and surprises. s.l., Oxford University Press, vol.116. p. 849-864 DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mcv169>.

Phillips, SB; Aneja, VP; Kang, D; Arya, SP. 2006. Modelling and analysis of the atmospheric nitrogen deposition in North Carolina. *In International Journal of Global Environmental Issues.* s.l., Inderscience Publishers. p. 231-252 DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>.

Phillips, SJ; Dudík, M; Schapire R.E. 2022. Internet] Software Maxent para modelar nichos y distribuciones de especies. s.l., s.e.

QGIS.org. 2022. QGIS 3.28 (Firenze) Geographic Information System. s.l., QGIS Association.

- Quesada-Quirós, M; Acosta-Vargas, L; Arias-Aguilar, D; Rodríguez-González, A. 2017. Modelación de nichos ecológicos basado en tres escenarios de cambio climático para cinco especies de plantas en zonas altas de Costa Rica. *Revista Forestal Mesoamericana Kurú* 14(34):01-12. DOI: <https://doi.org/https://doi.org/10.18845/rfmk.v14i34.2991>.
- R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria, R Foundation for Statistical Computing.
- Renner, SS. (1987). *F. Special Topics I. Seed Dispersal*. Berlin Heidelberg, s.e.
- Riahi, K; van Vuuren, DP; Kriegler, E; Edmonds, J; O'Neill, BC; Fujimori, S; Bauer, N; Calvin, K; Dellink, R; Fricko, O; Lutz, W; Popp, A; Cuaresma, JC; KC, S; Leimbach, M; Jiang, L; Kram, T; Rao, S; Emmerling, J; Ebi, K; Hasegawa, T; Havlik, P; Humpenöder, F; Da Silva, LA; Smith, S; Stehfest, E; Bosetti, V; Eom, J; Gernaat, D; Masui, T; Rogelj, J; Strefler, J; Drouet, L; Krey, V; Luderer, G; Harmsen, M; Takahashi, K; Baumstark, L; Doelman, JC; Kainuma, M; Klimont, Z; Marangoni, G; Lotze-Campen, H; Obersteiner, M; Tabeau, A; Tavoni, M. 2017. The Shared Socioeconomic Pathways and their energy, land use, and greenhouse gas emissions implications: An overview. *Global Environmental Change* 42:153-168. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2016.05.009>.
- Rivera Bialas, RM. 2014. Parameterization, Development and Ecological Implications of a Seed Dispersal Model by Howler Monkeys. s.l., s.e. 1-74 p.
- Sáenz, G; Finegan, B; Guariguata, M. 1999. Crecimiento y mortalidad en juveniles de siete especies arbóreas en un bosque muy húmedo tropical intervenido de Costa Rica. *Revista Biología Tropical* 47(1-2):45-57.
- Schupp, EW; Jordano, P; Gómez, JM. 2010. Seed dispersal effectiveness revisited: A conceptual review. s.l., Blackwell Publishing Ltd, vol.188. p. 333-353 DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03402.x>.
- Swaine, MD; Beer, T. 1977. EXPLOSIVE SEED DISPERSAL IN HURA CREPITANS L. (EUPHORBIACEAE). *New Phytologist* 78(3):695-708. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1977.tb02174.x>.
- Veintimilla, D; Ngo Bieng, MA; Delgado, D; Vilchez-Mendoza, S; Zamora, N; Finegan, B. 2019. Drivers of tropical rainforest composition and alpha diversity patterns over a 2,520 m altitudinal gradient. *Ecology and Evolution* 9(10):5720-5730. DOI: <https://doi.org/10.1002/ece3.5155>.
- Wehcncke, E V.; Hubbell, SP; Foster, RB; Dalling, JW. 2003. Seed dispersal patterns produced by white-faced monkeys: Implications for the dispersal limitation of neotropical tree species. *Journal of Ecology* 91(4):677-685. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2003.00798.x>.
- Westcott, DA; Graham, DL. 2000. Patterns of movement and seed dispersal of a tropical frugivore. *Oecologia* 122:249-257. DOI: <https://doi.org/10.1007/PL00008853>.
- Xiao, Z; Jansen, PA; Zhang, Z. 2006. Using seed-tagging methods for assessing post-dispersal seed fate in rodent-dispersed trees. *Forest Ecology and Management* 223(1-3):18-23. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.10.054>.

Xiao, Z; Zhang, Z; Wang, Y. 2005. Effects of seed size on dispersal distance in five rodent-dispersed fagaceous species. *Acta Oecologica* 28(3):221-229. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.actao.2005.04.006>.

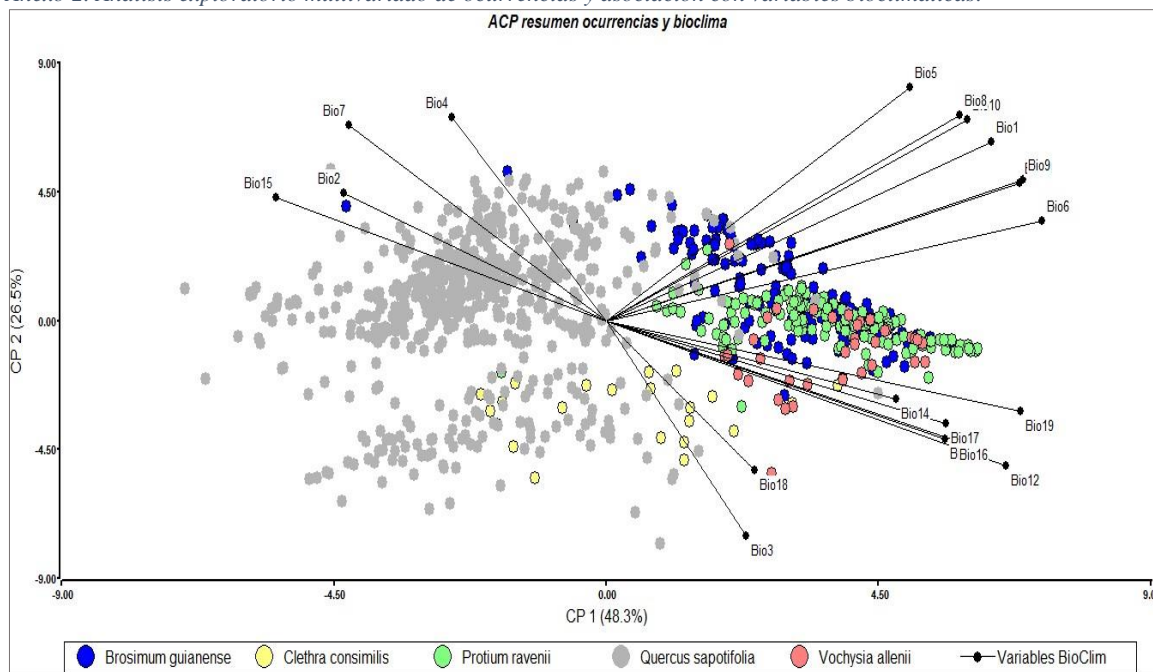
Yasuda, M; Miura, S; Azman Hussein, N. (2000). EVIDENCE FOR FOOD HOARDING BEHAVIOUR IN TERRESTRIAL RODENTS IN PASOH FOREST RESERVE, A MALAYSIAN LOWLAND RAIN FOREST. 12. s.l., s.e.

## 7 ANEXOS

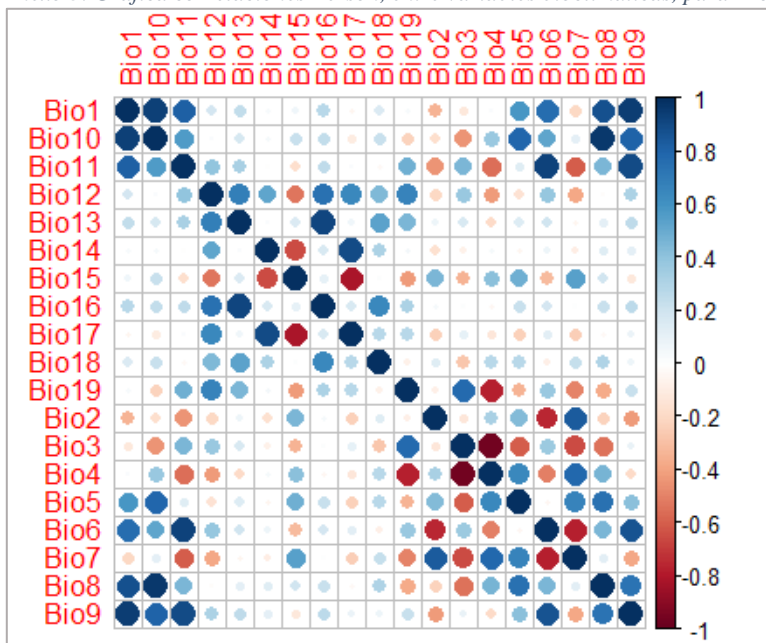
### Anexo 1. Parámetros ecológicos necesarios para el Modelo MigClim.

#	Parámetro MigCLim	Insumo o valor
1	Envolvente climático presente y futuro	Mapas de ubicación geográfica de las envolventes climáticas presente y futuras para cada especie (MaxEnt).
2	Número de cambios ambientales y eventos de dispersión	Mapas de envoltura climática futura para cada horizonte de tiempo y el número de eventos fenológicos reproductivos por especie.
3	Kernel Dispersal.	Probabilidad de dispersión hacia celdas de destino en función de distancia de dispersión
4	IddFreq, IddMin y IddMax	Frecuencia y rango de los eventos raros de larga dispersión (LDD)
5	Potencial de producción de propágulos. Inicio de madurez reproductiva.	Probabilidad de que la celda colonizada genere propágulos en función del tiempo de madurez reproductiva y el tiempo que lleva colonizada.
6	Barreras de dispersión.	Capa con barreras espaciales para dispersión en función del tipo de uso del suelo y el dispersor de cada una de las especies estudiadas

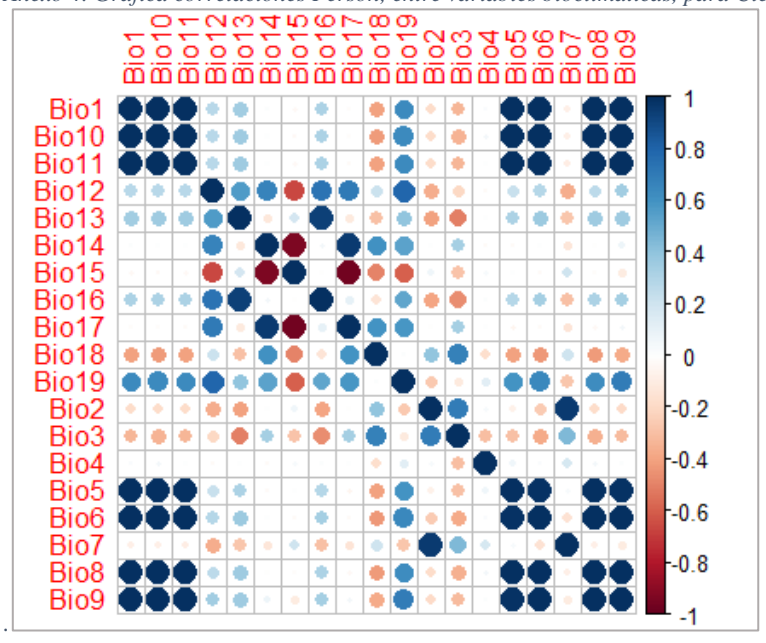
### Anexo 2. Análisis exploratorio multivariado de ocurrencias y asociación con variables bioclimáticas.



Anexo 3. Gráfica correlaciones Person, entre variables bioclimáticas, para *Brosimum guianense*.

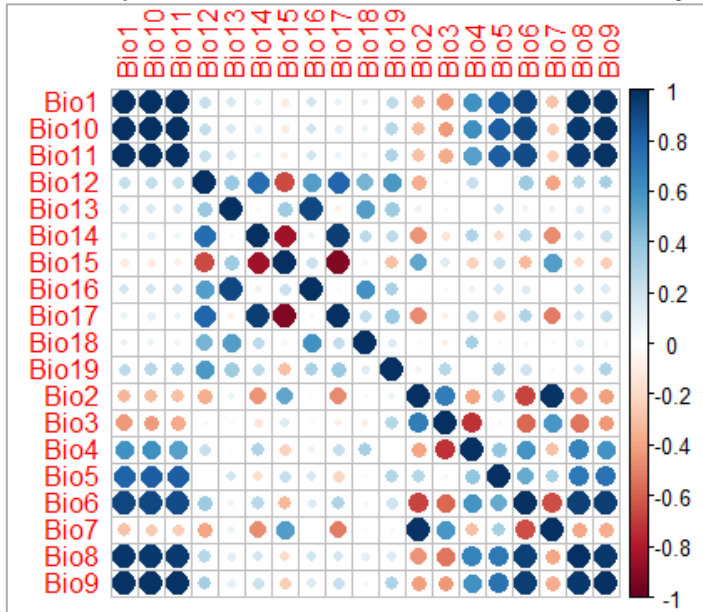


Anexo 4. Gráfica correlaciones Person, entre variables bioclimáticas, para *Cletrhar consimillis*

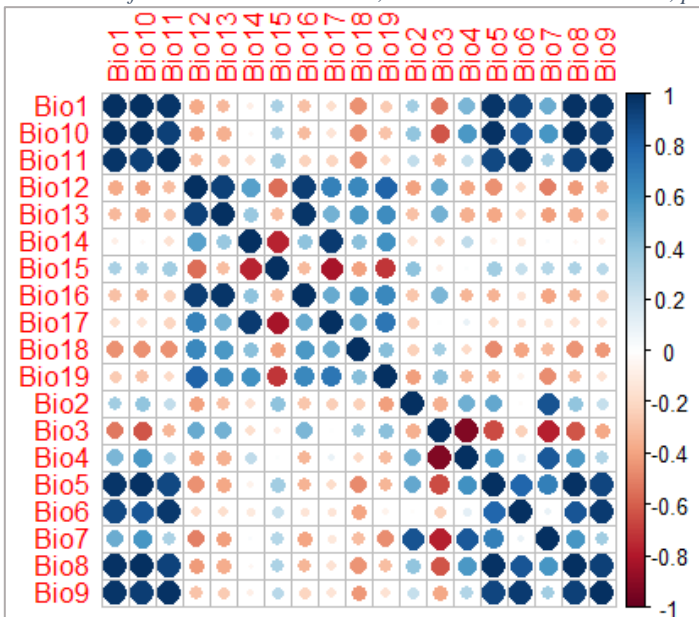




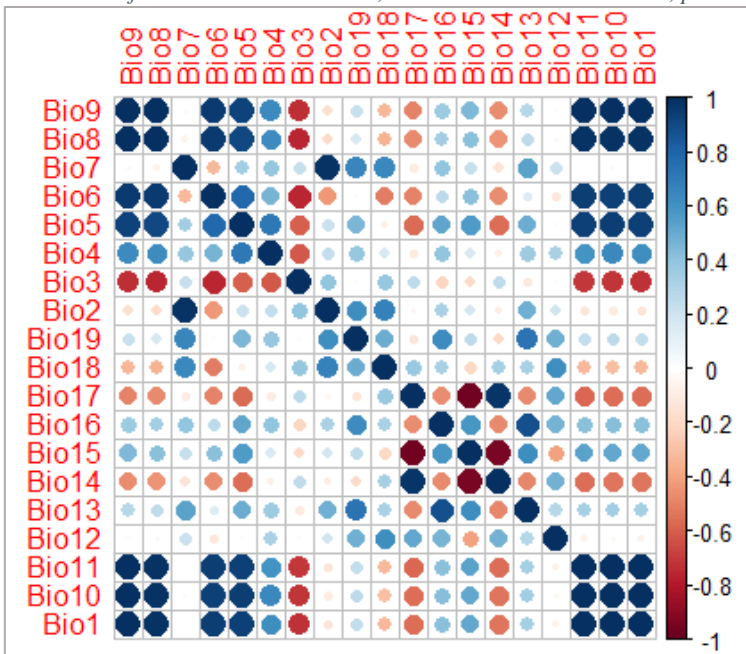
Anexo 5. Gráfica correlaciones Person, entre variables bioclimáticas, para *Protium ravenii*.



Anexo 6. Gráfica correlaciones Person, entre variables bioclimáticas, para *Quercus sapotifolia*.



Anexo 7. Gráfica correlaciones Person, entre variables bioclimáticas, para *Vochysia allenii*.



Anexo 8. Datos compilados de estudios sobre distancias de dispersión, en cada vector de dispersión presentado por las 45 especies preseleccionadas.

<b>Síndrome de dispersión</b>	<b>Lugar del estudio</b>	<b>Especie fauna</b>	<b>Especies arbóreas</b>	<b>Máxima dispersión (m)</b>	<b>Dispersión media pico de kernalDispersal (m)</b>	<b>LDD (m)</b>	<b>Bibliografía</b>
<b>Dispersión por viento</b>	Camerún	NA	Pteleopsis hylodendron	101	38.27	No informa	(Clark et al. 2005)
<b>Dispersión por viento</b>	Camerún	NA	Terminalia superba	158			(Clark et al. 2005)
<b>Dispersión por viento</b>	Camerún	NA	Funtumia elastica	105			(Clark et al. 2005)
<b>Dispersión por viento</b>	Panamá, Isla Barro Colorado	NA	Pterocarpus rorhii (7m/s)	268	24	No informa	(Augspurger 1986)
<b>Dispersión por viento</b>	Panamá, Isla Barro Colorado	NA	Pterocarpus rorhii (3,5 m/s)	134			(Augspurger 1986)
<b>Dispersión por viento</b>	Panamá, Isla Barro Colorado	NA	Pterocarpus rorhii (1,75 m/s)	67			(Augspurger 1986)
<b>Dispersión por viento</b>	Panamá, Isla Barro Colorado	NA	Aspidospera cruenta	143	42.20	No informa	(Augspurger et al. 2017)
<b>Dispersión por viento</b>	Panamá, Isla Barro Colorado	NA	Cavanillesia platanifolia	191	40.20		(Augspurger et al. 2017)
<b>Dispersión por viento</b>	Panamá, Isla Barro Colorado	NA	Ceiba pentandra	217	35.40		(Augspurger et al. 2017)
<b>Dispersión por viento</b>	Panamá, Isla Barro Colorado	NA	Cordia alliodora	43	12.30		(Augspurger et al. 2017)

<b>Dispersión viento</b>	<b>por</b>	Panamá, Isla Barro Colorado	NA	Lonchocarpus pentaphyllus	70	16.20		(Augspurger et al. 2017)
<b>Dispersión viento</b>	<b>por</b>	Panamá, Isla Barro Colorado	NA	Platymiscium pinnatum	69	14.60		(Augspurger et al. 2017)
<b>Dispersión viento</b>	<b>por</b>	Panamá, Isla Barro Colorado	NA	Platypodium elegans	75	20.40		(Augspurger et al. 2017)
<b>Dispersión viento</b>	<b>por</b>	Panamá, Isla Barro Colorado	NA	Tabebuia rosea	78	21.80		(Augspurger et al. 2017)
<b>Dispersión viento</b>	<b>por</b>	Panamá, Isla Barro Colorado	NA	Tachigalia versicolor	225	33.20		(Augspurger et al. 2017)
<b>Dispersión viento</b>	<b>por</b>	Panamá, Isla Barro Colorado	NA	Terminalia oblonga	83	13.40		(Augspurger et al. 2017)
<b>Dispersión viento</b>	<b>por</b>	Panamá, Isla Barro Colorado	NA	Triplaris cumingiana	55	17.10		(Augspurger et al. 2017)
<b>Dispersión viento</b>	<b>por</b>	Panamá, Isla Barro Colorado	NA	Vatairea erythrocarpa	69	11.90		(Augspurger et al. 2017)
<b>Dispersión viento</b>	<b>por</b>	Revisión de varios estudios	NA	Varias	145	120.00	170	(Horn et al. 2001)
<b>Dispersión interna animales</b>		Camerum	Monkey	Garcinia smeathmannii	90	42.83		(Clark et al. 2005)
<b>Dispersión interna animales</b>		Camerum	Monkey	Uapaca paludosa	124			(Clark et al. 2005)

<b>Dispersión interna animales</b>	Camerum	Monkey	Gambeya boukokoensis	200			(Clark et al. 2005)
<b>Dispersión interna animales</b>	Panamá, Isla Barro Colorado	Mono cariblanco,	Cecropia insignis	79.02	41.67		(Wehncke et al. 2003)
<b>Dispersión interna animales</b>	Panamá, Isla Barro Colorado	Mono cariblanco,	Cordia bicolor	37.01	21.56		(Wehncke et al. 2003)
<b>Dispersión interna animales</b>	Panamá, Isla Barro Colorado	Mono cariblanco,	Desmopsis panamensis	176.41	3.86		(Wehncke et al. 2003)
<b>Dispersión interna animales</b>	Panamá, Isla Barro Colorado	Mono cariblanco,	Ficus costaricana	75.45	48.93		(Wehncke et al. 2003)
<b>Dispersión interna animales</b>	Panamá, Isla Barro Colorado	Mono cariblanco,	Ficus yoponensis	259.75	208.64		(Wehncke et al. 2003)
<b>Dispersión interna animales</b>	Panamá, Isla Barro Colorado	Mono cariblanco,	Hasseltia floribunda	37.72	23.61		(Wehncke et al. 2003)
<b>Dispersión interna animales</b>	Panamá, Isla Barro Colorado	Mono cariblanco,	Laetia procera	415.12	269.19		(Wehncke et al. 2003)
<b>Dispersión interna animales</b>	Panamá, Isla Barro Colorado	Mono cariblanco,	Miconia argentea	99.09	48.16		(Wehncke et al. 2003)
<b>Dispersión interna animales</b>	Panamá, Isla Barro Colorado	Mono cariblanco,	Randia armata	22.1	14.19		(Wehncke et al. 2003)
<b>Dispersión interna animales</b>	Costa Rica, Cordillera Talamanc	Mono aullador,	Varias, Escenarios de abundancia y tamaños de semilla	554.3	100.5	3000	(Rivera Bialas 2014), (Méendez

	a Vert. Caribe							Carvajal 2006)
<b>Dispersión interna animales</b>	Brasil	Didelphis aurita (Zarigueya)	5 Solanum	140	60	N/A		(Caceres et al. 1999)
<b>Dispersión interna animales</b>	México	Didelphis marsupialis	varias	61.5	13.3	N/A		(Medellin 1994)
<b>Dispersión interna animales</b>	México	Philander opossum	varias	71	14	N/A		(Medellin 1994)
<b>Dispersión interna animales</b>	Panamá, isla Barro colorado	Mono aullador	Protium stevensonii	No registra	No registra			(Howe 1980)
<b>Dispersión interna animales</b>	Panamá, isla Barro colorado	Mono cariblanco	Protium stevensonii	No registra	No registra			(Howe 1980)
<b>Dispersión interna animales</b>	Panamá, isla Barro colorado	Nasua narica	Protium stevensonii	No registra	No registra			(Howe 1980)
<b>Dispersión interna animales</b>	Latino américa	Danta (Tapirus sp)	Semillas pequeñas			5200		(O’Farrill et al. 2013)
<b>Dispersión interna animales</b>			Semilla grande			10400		(O’Farrill et al. 2013)
<b>Dispersión animales voladores</b>	Camerum	Ave	Maesopsis eminii	473	39.4			(Clark et al. 2005)
<b>Dispersión animales voladores</b>	Camerum	Ave	Cleistopholis glauca	210				(Clark et al. 2005)
<b>Dispersión animales voladores</b>	Camerum	Ave	Staudtia kamerunensis	300				(Clark et al. 2005)

<b>Dispersión animales voladores</b>	Costa Rica, bosque húmedo hasta 1500 msnm	<i>M. oleagineus</i>	<i>Miconia gracilis</i>	93	21	106.15	(Westcott y Graham 2000)
<b>Dispersión animales voladores</b>	Costa Rica, bosque húmedo hasta 1500 msnm	<i>M. oleagineus</i>	<i>Miconia centrodesma</i>	75	27		(Westcott y Graham 2000)
<b>Dispersión animales voladores</b>	Costa Rica, bosque húmedo hasta 1500 msnm	<i>M. oleagineus</i>	<i>Miconia simple</i>	100	21		(Westcott y Graham 2000)
<b>Dispersión animales voladores</b>	Costa Rica, bosque húmedo hasta 1500 msnm	<i>M. oleagineus</i>	<i>Miconia affinis</i>	93	21		(Westcott y Graham 2000)
<b>Dispersión animales voladores</b>	Costa Rica, bosque húmedo hasta	<i>M. oleagineus</i>	<i>Psychotria officinalis</i>	100	21		(Westcott y Graham 2000)

	1500 msnm						
<b>Dispersión animales voladores</b>	Costa Rica, bosque húmedo hasta 1500 msnm	M. oleagineus	psicotria suerrensis	55	46		(Westcott y Graham 2000)
<b>Dispersión animales voladores</b>	Panamá, isla Barro colorado	Trogon rufus,	Protium stevensonii	19.7	16.35		(Howe 1980)
<b>Dispersión animales voladores</b>	Panamá, isla Barro colorado	Ramphastos sulfuratus (Tucan)	Protium stevensonii	63.9	53.95	80	(Howe 1980)
<b>Dispersión animales voladores</b>	Panamá, isla Barro colorado	Querula purpurate,	Protium stevensonii	26	23.65		(Howe 1980)
<b>Dispersión animales voladores</b>	Europa, especie neotropic al equivalent e	Garrulus glandarius	Quercus ilex	100	20	1000	(Gómez 2003) (Kappelle 2006)
<b>Dispersión animales voladores</b>	General trópico	Murcielagos	Varias	550	20	8000	(Galindo- González 2005)
<b>Dispersión animales voladores</b>	México	Artibeus jamaicensis	Varias	800	430	8000	(Galindo- Gonzales 1998)
<b>Dispersión animales voladores</b>	México	Artibeus litoratus	Varias	800	475	1700	(Galindo- Gonzales 1998)

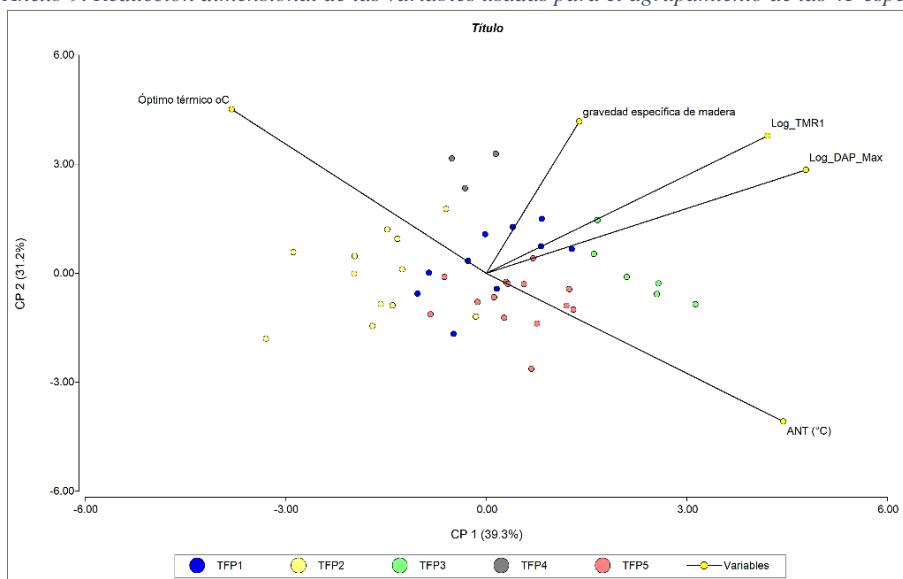


<b>Dispersión animales voladores</b>		México	Carolia perpicrillata	Varias	3000	1640	3700	(Galindo-Gonzales 1998)
<b>Dispersión animales voladores</b>		México	Vampyrodes caraccioli	Varias	800	500	2300	(Galindo-Gonzales 1998)
<b>Dispersión animales voladores</b>		Costa Rica	Artibeus y otros	Dypterix panamensis	853		No registra	(Hanson et al. 2007)
<b>Dispersión animales voladores</b>	<b>por no</b>	Costa Rica	Dasyprocta punctata	Iriartea deltoidea	40	10	No reporta	(Kuprewicz 2010)
<b>Dispersión animales voladores</b>	<b>por no</b>	Costa Rica	Dasyprocta punctata	Socratea exorrhiza	40	10	No reporta	(Kuprewicz 2010)
<b>Dispersión animales voladores</b>	<b>por no</b>	Costa Rica	Dasyprocta punctata	Astrocaryum alatum	40	10	No reporta	(Kuprewicz 2010)
<b>Dispersión animales voladores</b>	<b>por no</b>	Costa Rica	Dasyprocta punctata	Dipteryx panamensis	40	10	No reporta	(Kuprewicz 2010)
<b>Dispersión animales voladores</b>	<b>por no</b>	Costa Rica	Dasyprocta punctata	Mucuna holtonii	40	10	No reporta	(Kuprewicz 2010)
<b>Dispersión animales voladores</b>	<b>por no</b>	Nicaragua	Mamíferos (sugiere Dasyprocta P)	Calophyllum a brasilense	15	2.01	No reporta	(Fung McLeod 2011)
<b>Dispersión animales voladores</b>	<b>por no</b>	Nicaragua	Mamíferos (sugiere Dasyprocta P)	Calophyllum a brasilense	12.6	3.14	No reporta	(Fung McLeod 2011)

<b>Dispersión animales voladores</b>	<b>por no</b>	Hemisferio Sur	Hormigas	Varias	77	1.25	No reporta	(Gomez y Espadaler 1998)
<b>Dispersión animales voladores</b>	<b>por no</b>	Varios	Hormigas	Asociado Balistocoria	9	No reporta	No reporta	(Renner 1987)
<b>Dispersión acumulación (storagr)</b>	<b>por</b>	Malasia	Leopoldamys sabanus (rata gigante nocturno)		29	15	No reporta	(Yasuda et al. 2000)
<b>Dispersión acumulación (storagr)</b>	<b>por</b>	Malasia	Lariscus insignis (ardilla terrestre)		32	16	No reporta	(Yasuda et al. 2000)
<b>Dispersión acumulación (storagr)</b>	<b>por</b>	Australia	Uromys caudimaculatus (rata colablanca)	Beilschmedia bancroftii (Lauraceae)	55	13	No reporta	(Forget y Vander Wall 2001)
<b>Dispersión acumulación (storagr)</b>	<b>por</b>	China	Roedores	Quercus variabilis	9.5	5	No reporta	(Xiao et al. 2005)
<b>Dispersión acumulación (storagr)</b>	<b>por</b>	China	Roedores	Lithocarpus harlandi	21.9	17.3	No reporta	(Xiao et al. 2006)
<b>Dispersión explosión</b>	<b>por</b>	French Guiana	N/A	Anaxagorea Crassipetala	7	No reporta	No reporta	(Gottsberger 2016)
<b>Dispersión explosión</b>	<b>por</b>	Sur América	N/A	Hura Crepitans	45	30	No reporta	(Swaine y Beer 1977)
<b>Dispersión explosión</b>	<b>por</b>	Rabi, Gabon	N/A	Tetraberlinia morelia	60	50	No reporta	(Van Der Burgt 1997)

<b>Dispersión por explosión</b>	África	N/A	Eperua falcata	20	No reporta	No reporta	(Van Der Burgt 1997)
<b>Brasil</b>	Carapas Guianensis	300	156	400			(Martins et al. 2012)

Anexo 9. Reducción dimensional de las variables usadas para el agrupamiento de las 45 especies preseleccionadas.



Anexo 10. Tabla de la proporción de varianza explicada por los ejes del ACP aplicado a las 45 especies.

Lambda	Proporción de varianza explicada	Proporción Acumulada de la varianza explicada
1	1.97	0.39
2	1.56	0.31
3	0.81	0.16
4	0.44	0.09
5	0.23	0.05

Anexo 11. Resultados del MANOVA, entre los grupos funcionales y sus valores promedios.

**Prueba de Hotelling con nivel corregido por Bonferroni Alfa = 0.05**

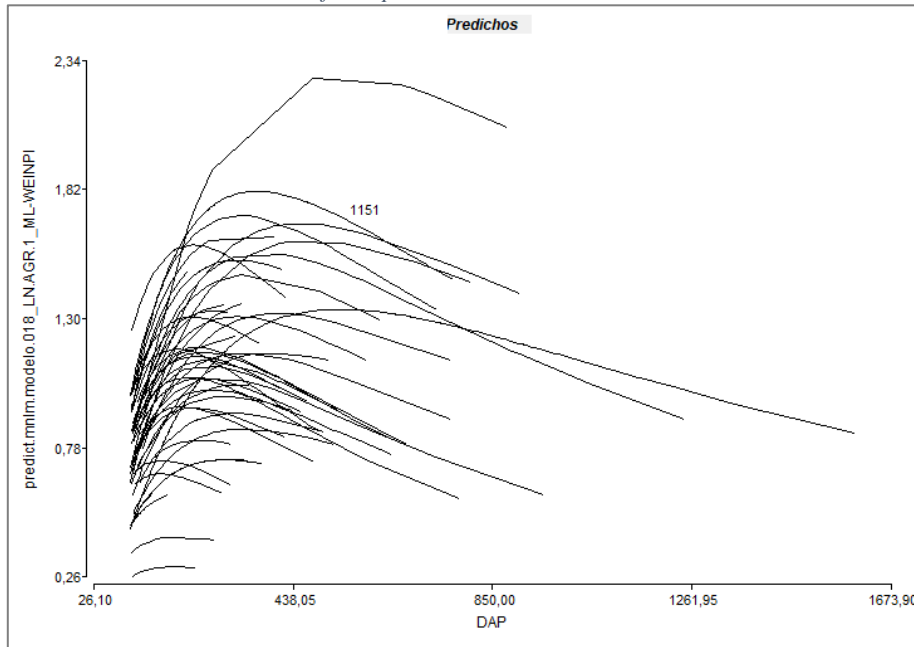
**Error: matriz de covarianza común gl: 40**

Conglomerado	Media OT (°C)	Media ANT (°C)	Media DM (gr/cm3)	Log (DAPMax)	Log TMRont	n	Significancia
5	17.66	14.97	0.49	6.42	3.95	14	A
4	25.48	5.58	0.69	7.03	4.78	3	B
3	16.75	18.54	0.61	7.13	4.72	6	C
2	23.09	10.25	0.53	6.04	3	12	D
1	22.74	12.18	0.4	6.94	4.27	10	E

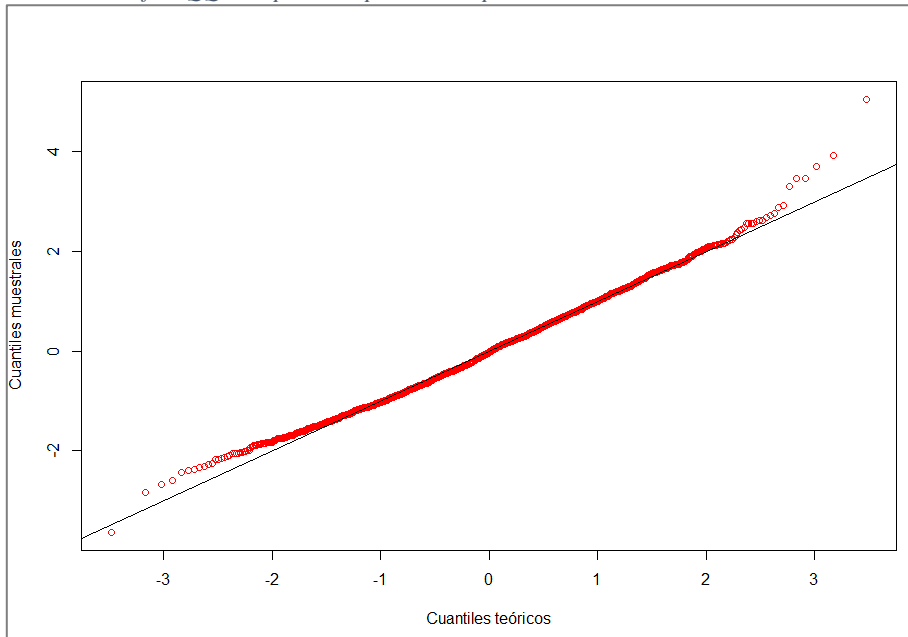
**Medias con una letra diferente no son significativamente diferentes (p > 0.05)**

**OT:** óptimo térmico en °C, **ANT:** amplitud del nicho térmico en °C, **DM:** densidad específica de la madera, **DAPMax:** diámetro a la altura del pecho máximo, **TMRont:** tiempo de madurez reproductiva en la etapa ontogénica más cercana al diámetro de madurez reproductiva.

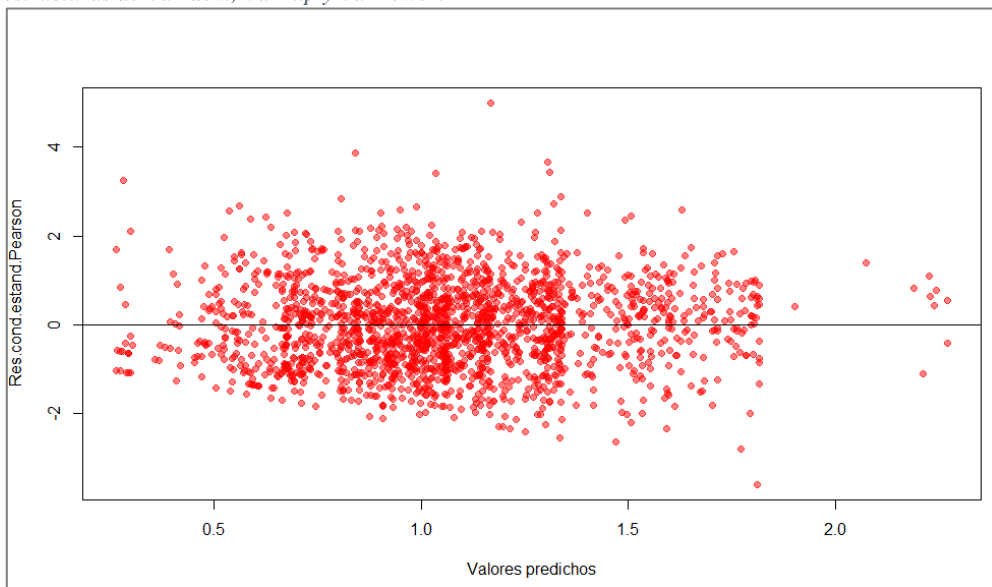
Anexo 12. Curvas de crecimiento fustal para los DAP observados en los individuos de las 45 especies preseleccionadas



Anexo 13. Gráfico QQ-Plot para comprobar el supuesto de normalidad en el modelo de crecimiento fustal.



Anexo 14. Gráfico de FITED para comprobar el supuesto de heterocedasticidad, luego del proceso de modelado con estructuras de VarIdent, VarExp y VarPower.



Anexo 15. Información de crecimiento y tiempos de paso ontogénicos para las 45 especies preseleccionadas.

Especies	TFPs	TF (años)	AGR Mediana Latizal (mm/año)	TL (años)	Nivel de estimación	Referencia	AGR mediana Brinzal (mm/año)	TB (años)	Nivel de estimación	Referencia	Tiempo total de madurez fenológica
<b>Alchornea latifolia</b>	1	56,6	5,45	9,17	Especie		2,60	19,23	Grupo de especies		85,0
<b>Anaxagorea crassipetala</b>	2	41,1	4,43	11,29	Especie		2,60	19,23	Grupo de especies		71,7
<b>Billia Rosea</b>	3	101,4	2,52	16,08	TFP		2,60	19,23	Grupo de especies		136,7
<b>Brosimum Guianense</b>	4	198,5	4,79	10,43	Especie		2,60	19,23	Grupo de especies		228,2
<b>Carapa guianensis</b>	1	94,9	1,10	45,39	Especie		2,60	19,23	Grupo de especies		159,5
<b>Cecropia angustifolia</b>	1	44,6	1,90	26,32	Genero	Gomide et al_1999	5,27	9,49	Genero	(Sáenz et al. 1999); Condit et al. 1993)	80,4
<b>Cecropia insignis</b>	1	77,1	1,90	26,32	Especie	Gomide et al_1999	5,35	9,35	Especie	Condit et al. 1993	112,7
<b>Clethra consimilis</b>	5	42,7	2,32	21,51	Genero		2,60	19,23	Grupo de especies		83,5
<b>Clethra pyrogena</b>	5	49,2	2,32	21,51	Genero		2,60	19,23	Grupo de especies		90,0
<b>Cleyera theaeoides</b>	3	37,4	0,60	83,33	Especie	Díaz_1996_Tesis, revisar si aplica Latizal	2,60	19,23	Grupo de especies		140,0
<b>Dendropanax arboreus</b>	3	55,4	5,89	8,49	Especie		2,40	20,83	Familia	Condit et al. 1993	84,7

<b>Drimys granadensis</b>	3	19,5	3,60	13,89	Especie	Díaz_1996_Tesis, revisar si aplica Latizal	2,60	19,23	Grupo de especies	52,6
<b>Dussia macrophyllata</b>	2	130,2	4,06	12,31	Especie		2,60	19,23	Grupo de especies	161,7
<b>Elaeagia auriculata</b>	5	39,0	3,28	15,25	TFP		2,60	19,23	Grupo de especies	73,5
<b>Elaeagia glossostipula</b>	5	51,7	3,28	15,25	TFP		2,60	19,23	Grupo de especies	86,2
<b>Ficus crassiuscula</b>	1	84,3	1,12	44,56	Genero		2,60	19,23	Grupo de especies	148,1
<b>Garcinia magnifolia</b>	4	27,3	2,00	25,04	Genero		2,60	19,23	Grupo de especies	71,6
<b>Guatteria oliviformis</b>	5	73,7	5,81	8,61	Genero		2,60	19,23	Grupo de especies	101,5
<b>Hedyosmum scaberrimum</b>	1	N/A	5,18	4,83	Especie		2,60	19,23	Grupo de especies	24,1
<b>Hirtella triandra</b>	4	45,2	2,13	23,53	Genero		2,60	19,23	Grupo de especies	87,9
<b>Hyeronima oblonga</b>	5	47,1	1,96	25,58	Especie		0,70	71,43	Genero (Clark y Clark 1992)	144,1
<b>Ilex lamprophylla</b>	3	59,3	0,53	93,54	Genero		2,60	19,23	Grupo de especies	172,1
<b>Ladenbergia brenesii</b>	3	40,2	2,52	16,08	TFP		2,60	19,23	Grupo de especies	75,5
<b>Lozania Mutisiana</b>	5	13,8	0,50	100,68	Genero		2,60	19,23	Grupo de especies	133,7
<b>Mabea occidentalis</b>	4	N/A	6,58	7,60	TFP		2,60	19,23	Grupo de especies	26,8



<b>Matudaea trinervia</b>	3	112,1	2,52	16,08	TFP		2,60	19,23	Grupo de especies		147,4
<b>Metteniusa tessmanniana</b>	2	82,5	4,94	10,12	TFP		2,60	19,23	Grupo de especies		111,8
<b>Miconia brevitheca</b>	5	15,4	4,64	10,78	Genero		2,60	19,23	Grupo de especies		45,4
<b>Miconia Caudata</b>	5	N/A	4,64	5,39	Genero		2,60	19,23	Grupo de especies		24,6
<b>Minuartia Guianensis</b>	4	87,1	22,63	2,21	Especie		1,77	28,30	Grupo de especies	(Clark y Clark 1992)	117,6
<b>Ocotea praetermissa</b>	5	108,6	4,05	12,35	Genero		1,20	41,67	Genero	(Condit et al. 1993)	162,6
<b>Oreomunnea mexicana</b>	5	56,3	3,28	15,25	TFP		2,60	19,23	Grupo de especies		90,7
<b>Pausandra trianae</b>	2	58,5	4,94	10,12	TFP		2,60	19,23	Grupo de especies		87,8
<b>Pentagonia costaricensis</b>	2	84,9	4,94	10,12	TFP		2,60	19,23	Grupo de especies		114,3
<b>Pouteria reticulata</b>	3	110,5	0,35	144,66	Especie		2,60	19,23	Grupo de especies		274,4
<b>Protium ravenii</b>	2	14,2	6,32	7,91	Especie		2,60	19,23	Grupo de especies		41,4
<b>Protium stevensonii</b>	4	97,6	1,37	36,54	Especie		1,14	43,75	Especie	(O'Brien et al. 1995)	177,9
<b>Pterocarpus sp.</b>	1	116,6	2,77	18,06	Especie		2,60	19,23	Grupo de especies		153,8
<b>Quercus costaricensis</b>	3	89,9	3,18	15,72	Especie	Bernal, 2013	3,18	15,72	Especie	(Bernal 2013)	121,4

<b>Quercus sapotifolia</b>	3	149,0	2,52		TFP		3,44	14,53	Genero	(Moreno y Cuartas 2015; Bernal 2013)	163,5
<b>Tetrorchidium euryphyllum</b>	1	29,2	3,12	16,03	TFP		2,60	19,23	Grupo de especies		64,5
<b>Ticodendron incognitum</b>	3	128,4	2,52	16,08	TFP		2,60	19,23	Grupo de especies		163,7
<b>Tovomita weddelliana</b>	2	14,4	4,94	10,12	TFP		2,60	19,23	Grupo de especies		43,7
<b>Vochysia allenii</b>	1	63,7	5,61	8,91	Genero		1,90	26,32	Grupo de especies	(Condit et al. 1993)	98,9
<b>Weinmannia pinnata</b>	3	117,8	3,50	14,29	Especie	Díaz_1996_Tesis, revisar si aplica Latizal	2,30	21,74	Genero	(Moreno y Cuartas 2015)	153,9

**TFPs:** Tipos funcionales de plantas, **TF:** tiempo de paso desde fustal (DAP>10cm) hasta diámetro madurez reproductivo, **TL:** Tiempo de paso desde latizal (DAP>=4,9cm y <10cm) hasta fustal, **TB:** Tiempo de paso desde brinzal (DAP<4,9cm), **AGR:** Tasa anual de crecimiento, por sus siglas en inglés.

Anexo 16. Valore promedio en las métricas de dispersión para cada Vector identificado en las 45 especies preseleccionadas.

<b>Síndrome de dispersión</b>	<b>Promedio de Máxima dispersión (m)</b>	<b>Promedio de la distancia media (pico del Kernal) (m)</b>	<b>LDD</b>
<b>Dispersión por acumulación (storagr)</b>	29.5	13.3	N/A
<b>Dispersión interna animales</b>	152.7	65.0	6200.0
<b>Dispersión por explosión</b>	33.0	40.0	N/A
<b>Dispersión por viento</b>	120.8	30.7	170
<b>Dispersión por animales voladores</b>	448.0	211.0	3110.8
<b>Dispersión por animales no voladores</b>	34.8	7.1	N/A
<b>Ave acumuladora (específico para Quercus)</b>	100	20	1000

Anexo 17. Pruebas T-student del efecto en el área total de la envoltente, entre dos métodos de selección de variables para modelamiento con Maxent.

<b>Especie</b>	<b>BROSIGUI</b>	<b>CLETHCON</b>	<b>PROTIRAV</b>	<b>QUERCSAP</b>	<b>VOCHYAL</b>
<b>Clasificación</b>	Tipo selec. Variable	Tipo selec. Variable	Tipo selec. Variable	Tipo selec. Variable	Tipo selec. Variable
<b>Variable respuesta</b>	área	área	área	área	área
<b>Grupo 1</b>	{ConCol}	{ConCol}	{ConCol}	{ConCol}	{ConCol}
<b>Grupo 2</b>	{BajaCol}	{BajaCol}	{BajaCol}	{BajaCol}	{BajaCol}
<b>n (1)</b>	10	10	10	10	10
<b>n (2)</b>	10	10	10	10	10
<b>Media (1) (ha)</b>	165443.28	209163.9	93065.39	104435.18	187606
<b>Media (2) (ha)</b>	131315.94	204141.5	129780.98	106289.16	186450.77
<b>LI (95)</b>	29836.6	-9560.97	-46477.82	-5546.57	-7639.45
<b>LS (95)</b>	38418.08	19605.76	-26953.36	1838.61	9949.91
<b>Var (1)</b>	9104081.02	34361812.3	118685145	21625517.3	110888615
<b>Var (2)</b>	32606335.1	394020142	97227657.1	9266180.7	64346298.1
<b>pHomVar</b>	0.07	0	0.77	0.22	0.43
<b>T</b>	16.71	0.77	-7.9	-1.05	0.28
<b>p-valor</b>	2.1E-12*	0.46060515	2.9221E-07*	0.30545545	0.78571625

\*: indica p-valor < 0.05.

Anexo 18. Variables seleccionadas y métricas de su importancia, en cada especie.

<b>Especie</b>	<b>Variables</b>	<b># Correlaciones</b>	<b>% Contribución Maxent</b>	<b>% Permutación Maxent</b>
<b>BROSIGUI</b>	Bio19	1*	36.1	71.5

<b>BROSIGUI</b>	Bio3	2	23.4	2.2
<b>BROSIGUI</b>	Bio12	1*	8.8	1.4
<b>BROSIGUI</b>	Bio16	2	8.7	7.3
<b>BROSIGUI</b>	Bio2	2	6.7	3.1
<b>BROSIGUI</b>	Bio17	3	4.2	5
<b>BROSIGUI</b>	Bio5	1*	4.1	1.9
<b>BROSIGUI</b>	Bio6	1*	2.8	2.2
<b>BROSIGUI</b>	Bio18	1*	2.7	2.6
<b>BROSIGUI</b>	Bio1	5	2.4	2.9
<b>CLETHCON</b>	Bio1	7	32.6	16
<b>CLETHCON</b>	Bio12	1*	24.7	1.9
<b>CLETHCON</b>	Bio4	1*	24.2	49.5
<b>CLETHCON</b>	Bio3	1*	7	0
<b>CLETHCON</b>	Bio19	1*	5.8	0.5
<b>CLETHCON</b>	Bio7	2	3.9	32.1
<b>CLETHCON</b>	Bio18	1*	1.1	0
<b>CLETHCON</b>	Bio14	3	0.4	0
<b>CLETHCON</b>	Bio13	2	0.3	0
<b>PROTIRAV</b>	Bio19	1*	42	26.4
<b>PROTIRAV</b>	Bio3	1*	27.7	0.4
<b>PROTIRAV</b>	Bio12	1*	8.4	28.4
<b>PROTIRAV</b>	Bio2	2	7	4
<b>PROTIRAV</b>	Bio1	7	5.8	1.7
<b>PROTIRAV</b>	Bio4	1*	4.3	34.7
<b>PROTIRAV</b>	Bio16	2	2.6	2
<b>PROTIRAV</b>	Bio18	1*	1.3	0.5
<b>PROTIRAV</b>	Bio14	3	1.1	2
<b>QUERCSAP</b>	Bio1	7	48.7	56.4
<b>QUERCSAP</b>	Bio2	1*	34	37.3
<b>QUERCSAP</b>	Bio4	3	9.1	1.5
<b>QUERCSAP</b>	Bio17	3	4.2	2.6
<b>QUERCSAP</b>	Bio12	4	2.7	1.8
<b>QUERCSAP</b>	Bio18	1*	1.3	0.5
<b>VOCHYAL</b>	Bio19	1*	64.4	13.1
<b>VOCHYAL</b>	Bio17	3	12.2	0.1
<b>VOCHYAL</b>	Bio3	1	11	12.3
<b>VOCHYAL</b>	Bio12	1*	5.2	10.4
<b>VOCHYAL</b>	Bio4	1*	3.7	58.3
<b>VOCHYAL</b>	Bio2	2	2.7	5.6
<b>VOCHYAL</b>	Bio18	1*	0.5	0.1
<b>VOCHYAL</b>	Bio1	7	0.2	0.1

---

<b>VOCHYAL</b>	Bio16	2	0.1	0.1
----------------	-------	---	-----	-----

---

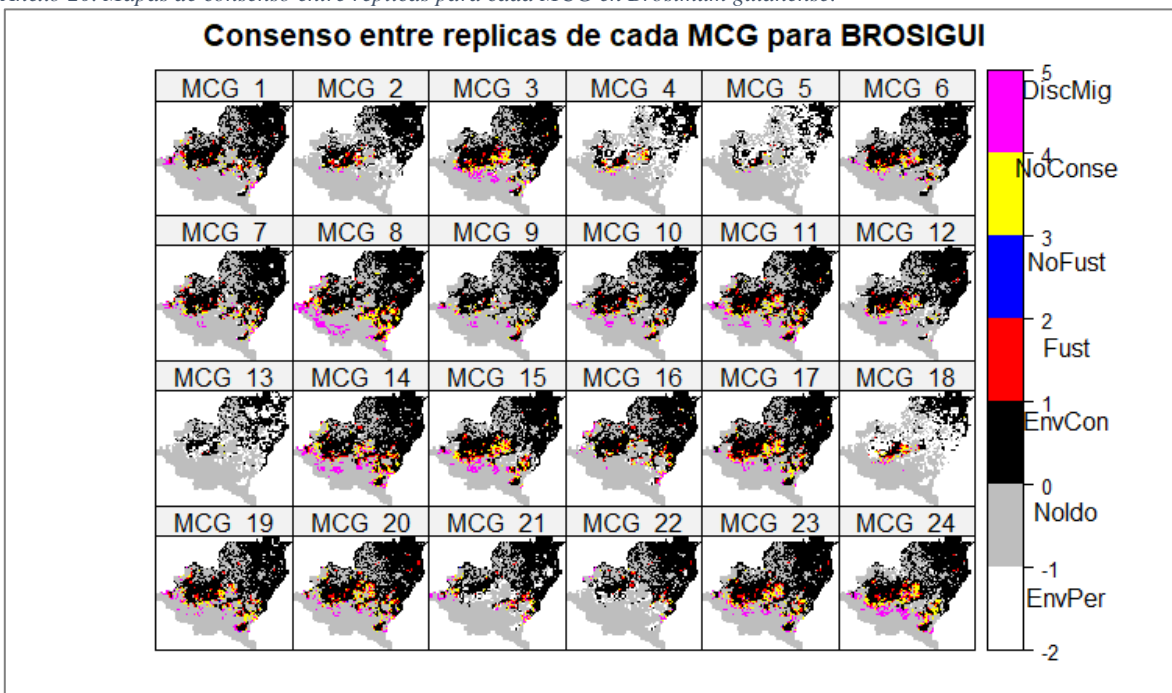
**Bio n:** VIF < 10 (umbral Motgomery et al, 2006), **1\*:** Correlacionadas solamente consigo misma.

Anexo 19. Resumen de áreas de envolvente climático futuro y porcentajes relativos al área de estudio, para las cinco especies estudiadas.

MCG	Área envolvente climático futuro (ha)					% ocupación del área de envolvente climático futuro				
	BG	CC	PR	QS	VA	BG	CC	PR	QS	VA
<b>ACCESS-CM2</b>	112859.34	63020.52	114485.51	65675.05	145142.10	54.61	30.50	55.40	31.78	70.23
<b>ACCESS-ESM1-5</b>	85061.22	94249.06	79370.85	76003.90	150557.79	41.16	45.61	38.41	36.78	72.85
<b>BCC-CSM2-MR</b>	121581.31	0.00	160252.43	0.00	193069.59	58.83	0.00	77.55	0.00	93.43
<b>CanESM5</b>	56404.21	102515.46	34133.24	72206.51	125090.61	27.29	49.61	16.52	34.94	60.53
<b>CanESM5-CanOE</b>	42689.05	56934.40	20304.38	70706.86	121164.39	20.66	27.55	9.83	34.21	58.63
<b>CMCC-ESM2</b>	112295.50	101560.32	107968.73	82276.91	158265.14	54.34	49.14	52.25	39.81	76.58
<b>CNRM-CM6-1</b>	115219.73	97123.22	104616.32	68128.59	149033.43	55.75	47.00	50.62	32.97	72.12
<b>CNRM-CM6-1-HR</b>	132528.06	91686.15	112543.32	52057.92	154741.51	64.13	44.37	54.46	25.19	74.88
<b>CNRM-ESM2-1</b>	108698.33	100675.44	120071.71	71490.71	154709.83	52.60	48.72	58.10	34.59	74.86
<b>EC-Earth3-Veg</b>	113901.79	94957.12	91126.82	67238.53	150309.65	55.12	45.95	44.10	32.54	72.73
<b>EC-Earth3-Veg-LR</b>	128737.60	111286.54	138921.54	64548.40	159906.37	62.30	53.85	67.22	31.23	77.38
<b>Fio-ESAM-2-0</b>	107462.78	114569.65	88361.05	83781.80	157282.32	52.00	55.44	42.76	40.54	76.11
<b>GISS-E2-1-G</b>	61429.83	121557.81	84407.87	68962.63	135966.89	29.73	58.82	40.84	33.37	65.79
<b>GISS-E2-1-H</b>	131358.40	128977.00	114706.40	69021.45	165572.00	63.56	62.41	55.51	33.40	80.12
<b>HadGEM3-GC31-LL</b>	122450.78	78330.09	88477.23	63485.80	152533.26	59.25	37.90	42.81	30.72	73.81
<b>INM-CM4-8</b>	110323.41	113483.59	110378.32	75775.81	154445.49	53.38	54.91	53.41	36.67	74.74
<b>INM-CM5-0</b>	125129.08	169235.25	120772.99	83284.20	149205.85	60.55	81.89	58.44	40.30	72.20
<b>IPSL-CM6A-LR</b>	47593.47	161445.32	3634.83	90110.47	120007.37	23.03	78.12	1.76	43.60	58.07
<b>MIROC6</b>	123072.51	112752.25	121167.01	71671.82	166560.00	59.55	54.56	58.63	34.68	80.60
<b>MIROC-ES2L</b>	125694.07	112271.80	127493.47	74161.55	159495.63	60.82	54.33	61.69	35.89	77.18
<b>MPI-ESM1-2-HR</b>	99867.27	171463.86	91844.54	70772.88	133037.72	48.33	82.97	44.44	34.25	64.38
<b>MPI-ESM1-2-LR</b>	94899.82	185543.77	88402.70	78262.27	145002.01	45.92	89.78	42.78	37.87	70.17
<b>MRI-ESM2-0</b>	128036.72	92151.61	84880.23	81534.67	145395.31	61.96	44.59	41.07	39.45	70.36
<b>UKESM1-0-LL</b>	124384.82	117262.82	59607.25	64317.99	149221.74	60.19	56.74	28.84	31.12	72.21

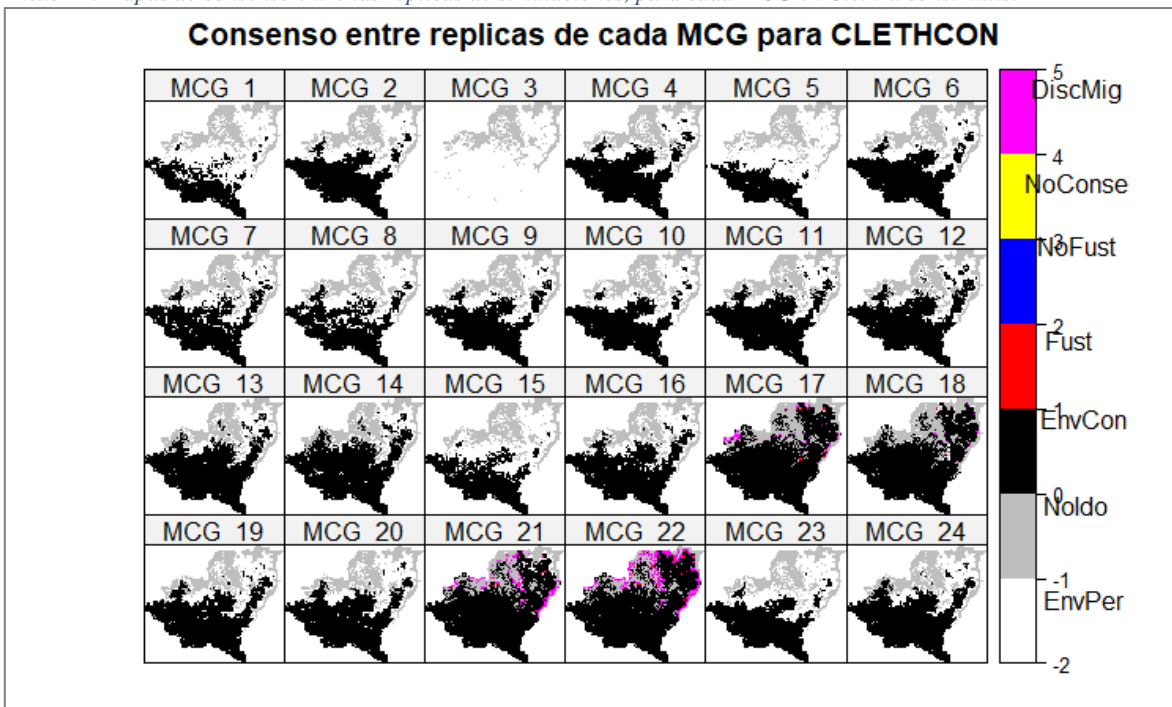


Anexo 20. Mapas de consenso entre réplicas para cada MCG en *Brosimum guianense*.



MCG\_#: En la tabla 1, se relaciona el nombre de los MCG, según su numeración.

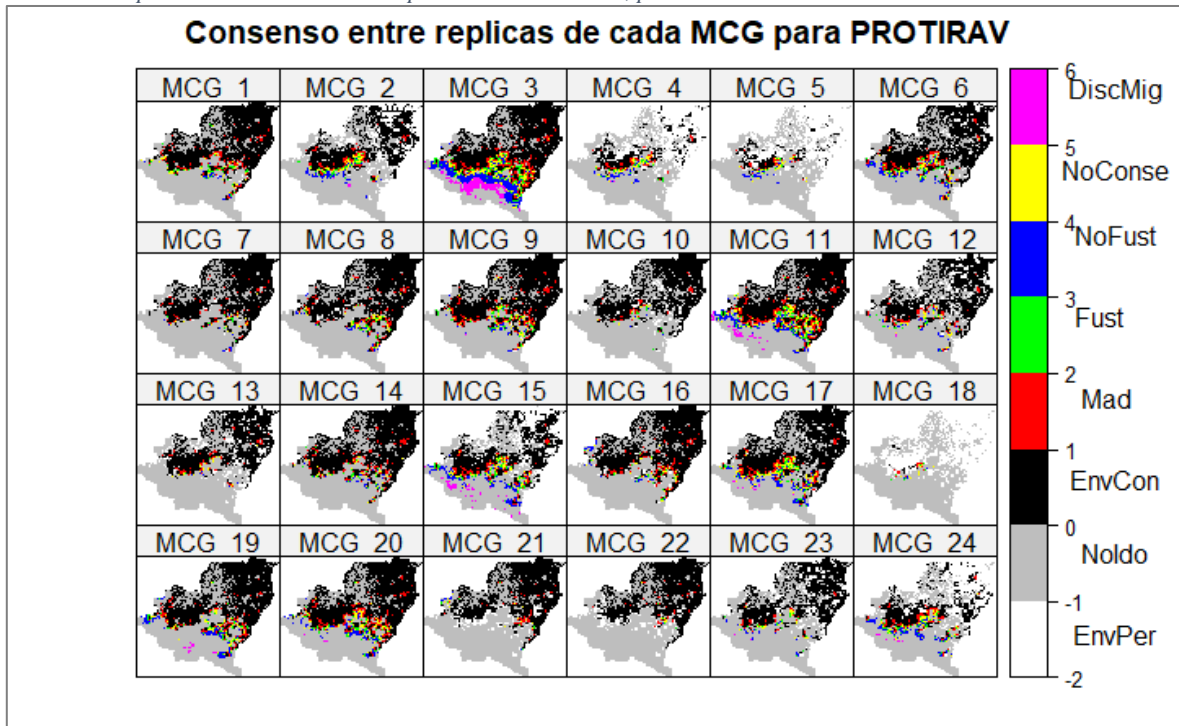
Anexo 21. Mapas de consenso entre las réplicas de simulaciones, para cada MCG en *Clethra consimillis*.



MCG\_#: En la tabla 1, se relaciona el nombre de los MCG, según su numeración.

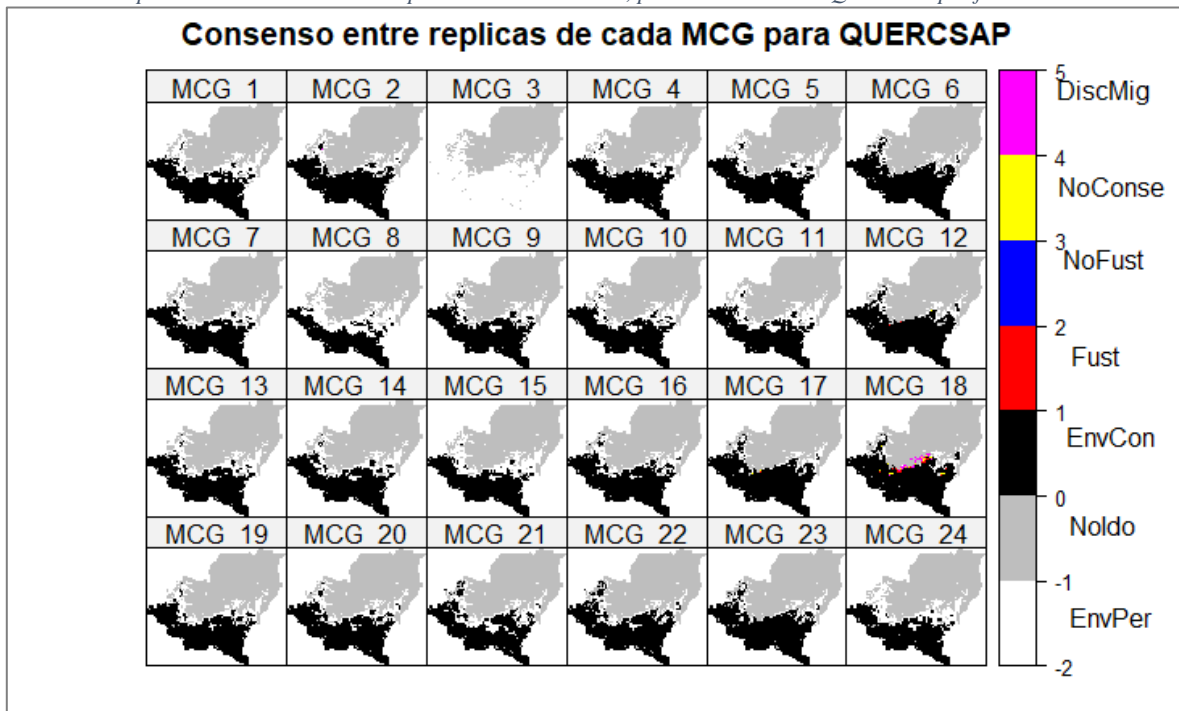


Anexo 22. Mapas de consenso entre las réplicas de simulaciones, para cada MCG en *Protium ravenii*.



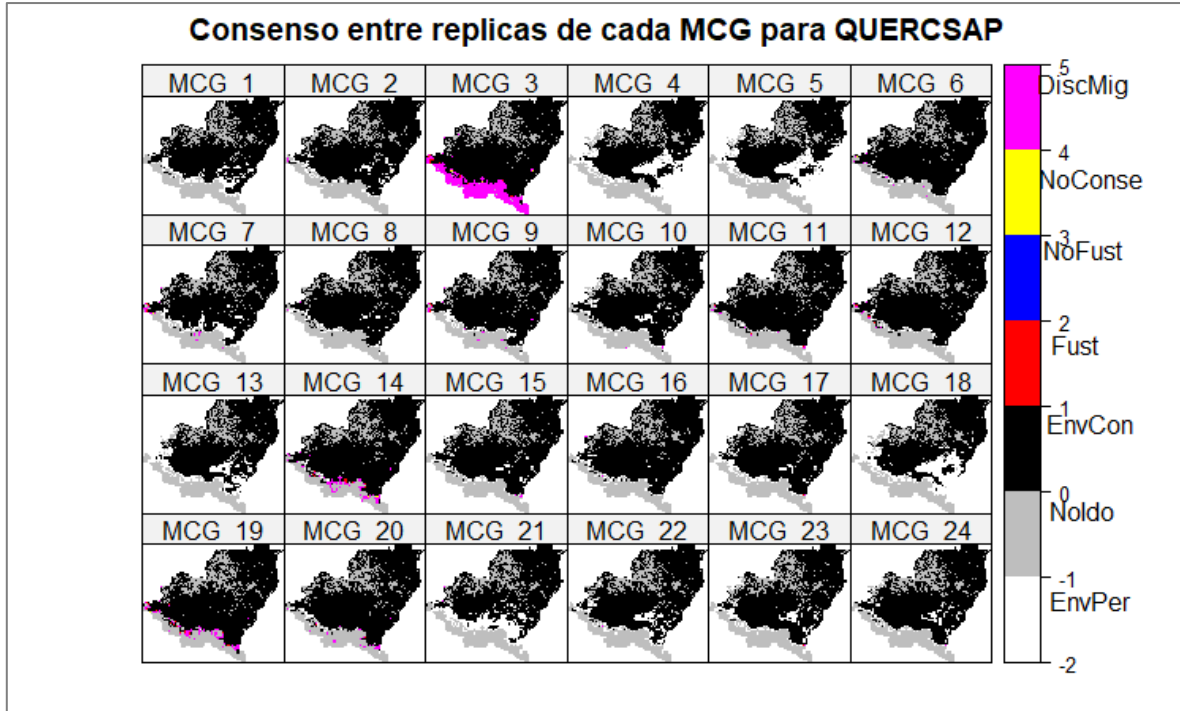
**MCG\_#:** En la tabla 1, se relaciona el nombre de los MCG, según su numeración.

Anexo 23. Mapas de consenso entre las réplicas de simulaciones, para cada MCG en *Quercus sapotifolia*.



MCG\_#: En la tabla 1, se relaciona el nombre de los MCG, según su numeración.

Anexo 24. Mapas de consenso entre las réplicas de simulaciones, para cada MCG en *Vochysia allenii*.



MCG\_#: En la tabla 1, se relaciona el nombre de los MCG, según su numeración.

Anexo 25. Análisis multivariado de la varianza entre clústeres de MCG contrastantes, según las respuestas migratorias de las especies estudiadas.

**Prueba Hotelling Alfa=0.05**

**Error: Matriz de covarianzas común gl: 118**

Conglomerado	% Perdida de envoltente climático inicial	% Discrepancia migratoria	% Colonizado o_Fustal	% Colonizado_NoFustal	% Colonizado_Maduro	n	Significancia
1	25.27	21.91	21.39	7.93	10.03	80	A
2	15.57	28.24	18.11	4.48	14.17	40	B

**Medias con una letra común no son significativamente diferentes (p > 0.05)**

Anexo 26. Significado de las variables bioclimáticas

Código de variable bioclimática	Significado
BI01	Temperatura Media Anual

<b>BIO2</b>	Intervalo medio diurno (media mensual (temperatura máxima - temperatura mínima))
<b>BIO3</b>	Isotermalidad (BIO2/BIO7) (×100)
<b>BIO4</b>	Estacionalidad de la temperatura (desviación estándar ×100)
<b>BIO5</b>	Temperatura máxima del mes más cálido
<b>BIO6</b>	Temperatura mínima del mes más frío
<b>BIO7</b>	Rango Anual de Temperatura (BIO5-BIO6)
<b>BIO8</b>	Temperatura media del trimestre más húmedo
<b>BIO9</b>	Temperatura Media del Cuarto Más Seco
<b>BIO10</b>	Temperatura media del trimestre más cálido
<b>BIO11</b>	Temperatura media del trimestre más frío
<b>BIO12</b>	Precipitación Anual
<b>BIO13</b>	Precipitación del mes más lluvioso
<b>BIO14</b>	Precipitación del mes más seco
<b>BIO15</b>	Estacionalidad de la precipitación (Coeficiente de Variación)
<b>BIO16</b>	Precipitación del trimestre más húmedo
<b>BIO17</b>	Precipitación del trimestre más seco
<b>BIO18</b>	Precipitación del trimestre más cálido
<b>BIO19</b>	Precipitación del trimestre más frío

Anexo 27. Base de datos compilada de estudios de crecimiento para brinzales en lugares equivalentes al área de estudio

<b>Especie</b>	<b>Período</b>	<b>n</b>	<b>Mediana</b>	<b>Max</b>	<b>Min</b>	<b>Dimensiones</b>	<b>Referencia</b>
<b>Cecropia spp</b>	1991-1992	6.00	18.10	28.60	6.20	>0,3m HT <1,5 m HT, DAP<4.99cm	Sáenz et al, 1998
<b>Cecropia spp</b>	1992-1994	6.00	5.20	8.90	2.40	>0,3m HT <1,5 m HT, DAP<4.99cm	Sáenz et al, 1998
<b>Cecropia spp</b>	1994-1995	6.00	1.50	9.00	0.00	>0,3m HT <1,5 m HT, DAP<4.99cm	Sáenz et al, 1998
<b>Rollinia pittieri</b>	1991-1992	6.00	8.30	18.90	4.20	>0,3m HT <1,5 m HT, DAP<4.99cm	Saenz et al, 1998
<b>Rollinia pittieri</b>	1992-1994	6.00	2.00	4.10	1.00	>0,3m HT <1,5 m HT, DAP<4.99cm	Saenz et al, 1998
<b>Rollinia pittieri</b>	1994-1995	6.00	0.50	4.00	0.50	>0,3m HT <1,5 m HT, DAP<4.99cm	Saenz et al, 1998
<b>Laetia procera</b>	1991-1992	22.00	8.90	23.60	1.80	>0,3m HT <1,5 m HT, DAP<4.99cm	Saenz et al, 1998
<b>Laetia procera</b>	1992-1994	22.00	2.20	15.10	-0.80	>0,3m HT <1,5 m HT, DAP<4.99cm	Saenz et al, 1998
<b>Laetia procera</b>	1994-1995	22.00	2.00	18.00	0.00	>0,3m HT <1,5 m HT, DAP<4.99cm	Saenz et al, 1998
<b>Laetia procera</b>	1994-1995	22.00	4.10	14.40	1.20	>0,3m HT <1,5 m HT, DAP<4.99cm	Saenz et al, 1998
<b>Apeiba membranacea</b>	1991-1992	15.00	6.00	22.30	0.40	>0,3m HT <1,5 m HT, DAP<4.99cm	Saenz et al, 1998
<b>Apeiba membranacea</b>	1992-1994	15.00	0.80	8.50	-0.60	>0,3m HT <1,5 m HT, DAP<4.99cm	Saenz et al, 1998
<b>Apeiba membranacea</b>	1994-1995	15.00	1.00	5.00	-1.00	>0,3m HT <1,5 m HT, DAP<4.99cm	Saenz et al, 1998
<b>Apeiba membranacea</b>	1994-1995	15.00	2.40	6.40	0.40	>0,3m HT <1,5 m HT, DAP<4.99cm	Saenz et al, 1998
<b>Virola koschnyi</b>	92-94	9.00	0.80	3.50	-0.30	>0,3m HT <1,5 m HT, DAP<4.99cm	Saenz et al, 1998
<b>Virola koschnyi</b>	94-95	9.00	4.00	10.00	1.00	>0,3m HT <1,5 m HT, DAP<4.99cm	Saenz et al, 1998
<b>Virola koschnyi</b>	94-95	9.00	1.60	4.90	4.90	>0,3m HT <1,5 m HT, DAP<4.99cm	Saenz et al, 1998
<b>Virola sebifera</b>	92-94	15.00	0.90	3.20	-1.20	>0,3m HT <1,5 m HT, DAP<4.99cm	Saenz et al, 1998
<b>Virola sebifera</b>	94-95	15.00	3.00	21.00	-1.00	>0,3m HT <1,5 m HT, DAP<4.99cm	Saenz et al, 1998
<b>Virola sebifera</b>	94-95	15.00	1.50	4.10	0.50	>0,3m HT <1,5 m HT, DAP<4.99cm	Saenz et al, 1998
<b>Annona spraguei</b>	1982-1985	24	2.9	17.2	No dato	1-9,9 cm DAP	Condit et al 1993
<b>Annona spraguei</b>	1985-1990	37	4.7	18	No dato	1-9,9 cm DAP	Condit et al 1993
<b>Apeiba tibourbou</b>	1982-1985	15	1.8	19.9	No dato	1-9,9 cm DAP	Condit et al 1993
<b>Apeiba tibourbou</b>	1985-1990	12	3.7	37.3	No dato	1-9,9 cm DAP	Condit et al 1993
<b>Cecropia insignis</b>	1982-1985	101	3.5	36.1	No dato	1-9,9 cm DAP	Condit et al 1993
<b>Cecropia insignis</b>	1985-1990	82	7.2	29.1	No dato	1-9,9 cm DAP	Condit et al 1993

<b>Ceiba pentandra</b>	1982-1985	20	4.2	27.5	No dato	1-9,9 cm DAP	Condit et al 1993
<b>Ceiba pentandra</b>	1985-1990	17	2	23.2	No dato	1-9,9 cm DAP	Condit et al 1993
<b>Cordia alliodora</b>	1982-1985	37	0	22.9	No dato	1-9,9 cm DAP	Condit et al 1993
<b>Cordia alliodora</b>	1985-1990	38	2.8	21.6	No dato	1-9,9 cm DAP	Condit et al 1993
<b>Guazuma ulmifolia</b>	1982-1985	21	1.9	21.6	No dato	1-9,9 cm DAP	Condit et al 1993
<b>Guazuma ulmifolia</b>	1985-1990	12	1.1	7	No dato	1-9,9 cm DAP	Condit et al 1993
<b>Hampea appendiculata</b>	1982-1985	12	6.8	20.9	No dato	1-9,9 cm DAP	Condit et al 1993
<b>Hampea appendiculata</b>	1985-1990	7	13.7	20.1	No dato	1-9,9 cm DAP	Condit et al 1993
<b>Inga cocleensis</b>	1982-1985	145	1.8	19.3	No dato	1-9,9 cm DAP	Condit et al 1993
<b>Inga cocleensis</b>	1985-1990	133	2	27.3	No dato	1-9,9 cm DAP	Condit et al 1993
<b>Inga marginata</b>	1982-1985	540	1.2	26.8	No dato	1-9,9 cm DAP	Condit et al 1993
<b>Inga marginata</b>	1985-1990	390	1	34.3	No dato	1-9,9 cm DAP	Condit et al 1993
<b>Inga punctata</b>	1982-1985	9	3.7	29.3	No dato	1-9,9 cm DAP	Condit et al 1993
<b>Inga punctata</b>	1985-1990	8	6.1	12.3	No dato	1-9,9 cm DAP	Condit et al 1993
<b>Inga spectabilis</b>	1982-1985	9	1.8	8.9	No dato	1-9,9 cm DAP	Condit et al 1993
<b>Inga spectabilis</b>	1985-1990	11	2.5	12	No dato	1-9,9 cm DAP	Condit et al 1993
<b>Jacaranda copaia</b>	1982-1985	91	2.3	28	No dato	1-9,9 cm DAP	Condit et al 1993
<b>Jacaranda copaia</b>	1985-1990	73	3	31.9	No dato	1-9,9 cm DAP	Condit et al 1993
<b>Laetia procera</b>	1982-1985	11	7.2	13.3	No dato	1-9,9 cm DAP	Condit et al 1993
<b>Laetia procera</b>	1985-1990	12	3.3	8.9	No dato	1-9,9 cm DAP	Condit et al 1993
<b>Lofoensia punicifolia</b>	1982-1985	4	4.1	5.7	No dato	1-9,9 cm DAP	Condit et al 1993
<b>Lofoensia punicifolia</b>	1985-1990	2	10.7	11.7	No dato	1-9,9 cm DAP	Condit et al 1993
<b>Ocotea oblonga</b>	1982-1985	112	1.2	12.2	No dato	1-9,9 cm DAP	Condit et al 1993
<b>Ocotea oblonga</b>	1985-1990	77	1.5	27.2	No dato	1-9,9 cm DAP	Condit et al 1993
<b>Ocotea puberula</b>	1982-1985	183	1.2	23.2	No dato	1-9,9 cm DAP	Condit et al 1993
<b>Ocotea puberula</b>	1985-1990	152	0.9	35	No dato	1-9,9 cm DAP	Condit et al 1993
<b>Pouroma guianensis</b>	1982-1985	28	1.9	12.9	No dato	1-9,9 cm DAP	Condit et al 1993
<b>Pouroma guianensis</b>	1985-1990	28	2.9	17.6	No dato	1-9,9 cm DAP	Condit et al 1993

<b>Pseudobombax septenatum</b>	1982-1985	6	1.2	3.8	No dato	1-9,9 cm DAP	Condit et al 1993
<b>Pseudobombax septenatum</b>	1985-1990	1	3.8	3.8	No dato	1-9,9 cm DAP	Condit et al 1993
<b>Simarouba amara</b>	1982-1985	798	1.7	31.7	No dato	1-9,9 cm DAP	Condit et al 1993
<b>Simarouba amara</b>	1985-1990	714	1.9	21.3	No dato	1-9,9 cm DAP	Condit et al 1993
<b>Solanum hayesii</b>	1982-1985	42	2.4	20.1	No dato	1-9,9 cm DAP	Condit et al 1993
<b>Solanum hayesii</b>	1985-1990	21	2.8	20.1	No dato	1-9,9 cm DAP	Condit et al 1993
<b>Spondias mombi</b>	1982-1985	26	3	22.8	No dato	1-9,9 cm DAP	Condit et al 1993
<b>Spondias mombi</b>	1985-1990	29	4.8	30.9	No dato	1-9,9 cm DAP	Condit et al 1993
<b>Trema micrantha</b>	1982-1985	3	9	29.7	No dato	1-9,9 cm DAP	Condit et al 1993
<b>Trema micrantha</b>	1985-1990	3	25.9	47.6	No dato	1-9,9 cm DAP	Condit et al 1993
<b>Turpina occidentalis</b>	1982-1985	61	2	16.4	No dato	1-9,9 cm DAP	Condit et al 1993
<b>Turpina occidentalis</b>	1985-1990	37	4.2	15	No dato	1-9,9 cm DAP	Condit et al 1993
<b>Vochysia ferruginea</b>	1982-1985	20	1.7	30.4	No dato	1-9,9 cm DAP	Condit et al 1993
<b>Vochysia ferruginea</b>	1985-1990	15	2.1	15.3	No dato	1-9,9 cm DAP	Condit et al 1993
<b>Zanthoxylum belizense</b>	1982-1985	71	11.4	30	No dato	1-9,9 cm DAP	Condit et al 1993
<b>Zanthoxylum belizense</b>	1985-1990	68	12	38.1	No dato	1-9,9 cm DAP	Condit et al 1993
<b>Lecythis ampla</b>	1985-1987	35	0.5	6.5	No dato	<1cm	Clark et al 1992
<b>Minquartia guianensis</b>	1985-1987	48	0.7	4.9	No dato	<1cm	Clark et al 1992
<b>Hymenolobium mesoamericanum</b>	1985-1987	4	0.8	2.6	No dato	<1cm	Clark et al 1992
<b>Dipteryx panamensis</b>	1985-1987	27	0.3	3.6	No dato	<1cm	Clark et al 1992
<b>Pithecellobium elegans</b>	1985-1987	10	0.3	5.9	No dato	<1cm	Clark et al 1992
<b>Lecythis ampla</b>	1985-1987	50	0.6	4.4	No dato	<1cm	Clark et al 1992
<b>Minquartia guianensis</b>	1985-1987	74	0.7	6.8	No dato	<1cm	Clark et al 1992
<b>Hymenolobium mesoamericanum</b>	1985-1987	16	0.5	4.2	No dato	<1cm	Clark et al 1992
<b>Dipteryx panamensis</b>	1985-1987	11	0.7	3	No dato	<1cm	Clark et al 1992
<b>Pithecellobium elegans</b>	1985-1987	11	0.4	7.2	No dato	<1cm	Clark et al 1992
<b>Hyeronima alchorneoides</b>	1985-1987	9	0.7	10.3	No dato	<1cm	Clark et al 1992
<b>Quercus Costarricensis</b>	Dendrocronologia	40	3.18	No dato	No dato	NA	Bernal, 2014

