

**CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL
DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA**

DIVISIÓN DE EDUCACIÓN

PROGRAMA DE POSGRADO

**Impacto potencial del cambio climático en la distribución de aves
frugívoras en el gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills en Costa Rica**

**Tesis sometida a consideración de la División de Educación y el Programa de
Posgrado como requisito para optar por el grado de *Magister Scientiae* en
Manejo y Conservación de Bosques Tropicales y Biodiversidad**

Katherine Marlenis Araúz Ponce

TURRIALBA, COSTA RICA

2015

Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma por la División de Educación y el Programa 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 TROPICALES Y BIODIVERSIDAD**

FIRMANTES:


Bryan Finegan, Ph.D.
Director de tesis

Viviana Ruiz-Gutiérrez, Ph.D.
Miembro Comité Consejero


Diego Delgado, M.Sc.
Miembro Comité Consejero


Francisco Jimenez, Dr. Sc.
Decano Programa de Posgrado


Katherine Arauz Ponce
Candidata

DEDICATORIA

A mi papá, Efraín Arauz (q. e. p. d.), por ser ejemplo de perseverancia, honradez, puntualidad y responsabilidad.

A mi mamá, Marlenis Ponce, mi hermana Ariadna Arauz y mi abuela Tomasa, por todo el amor y el apoyo a lo largo de mi vida.

A los biólogos de Latinoamérica, con el fin de motivarlos a seguir realizando investigaciones en el Neotrópico.

A las aves...

AGRADECIMIENTOS

Al Servicio Alemán de Intercambio Académico (DAAD), por el apoyo financiero que me brindó a través del programa regional de becas para Centroamérica, el cual me permitió realizar mis estudios de maestría.

Al CATIE y la Cátedra Latinoamericana de ecología en manejo de bosques tropicales y biodiversidad, por el apoyo financiero recibido.

A Viviana Ruiz-Gutiérrez, por su entusiasmo y motivación constante durante mi formación como investigadora y ecóloga tropical. Gracias por el tiempo y el respaldo para llevar a cabo esta investigación.

A Bryan Finegan, por darme la oportunidad y la confianza de desarrollar mi tesis de maestría en el gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills y de esta manera aportar conocimientos sobre la ornitología en Costa Rica.

A Diego Delgado, Edwin Pereira y Leo Coto, por el apoyo logístico para efectuar la investigación.

A Juan Carlos, por la ayuda brindada para resolver las dudas con SIG.

Al SINAC y tanto a los administradores como a los guardaparques de las Áreas de Conservación Pacífico y Caribe de Costa Rica.

A todo el equipo de asistentes, voluntarios y colaboradores que con gran entusiasmo le hicieron frente a todas las giras de campo en Villa Mills, Tapantí, La Esperanza y Barbilla. Amilkar Moncada, Carol Gantes, Cristhian Ureña, Leo Jiménez, David Segura, Karla Aparicio, Gerald Mena, Darwin Pitty, Claudia Medellín, Juan Pablo Iñamagua, Nancy Merlo, Jerónimo Moncada y Ricardo.

A Eduardo Pacay, por su apoyo incondicional en todo momento y por rescatarme en todas las maneras posibles.

A mis amigos y familia en CATIE: Mónica, Ruth, Maureen, Eduardo, Juan Pablo, Kauê, Suelen y Margarita, por los buenos momentos compartidos.

A mis compañeros de Maestría de Bosques y la promoción 2013, por compartir sus experiencias y buenos momentos a lo largo de nuestros estudios en CATIE.

BIOGRAFÍA

La autora nació en Panamá el 21 de enero de 1987. Entre 2010 y 2011 realizó su trabajo de investigación sobre supervivencia de aves residentes tropicales en el Parque Nacional Chagres y obtuvo su título de la Licenciatura en Biología durante el año 2012, en la Universidad Autónoma de Chiriquí. Tiene gran interés y pasión por las aves tropicales y ha estado involucrada en proyectos tanto de monitoreo como de conservación desde los inicios de sus estudios universitarios.

Ha colaborado como asistente de investigación en diferentes proyectos relacionados con ecología y conservación de aves residentes y migratorias tropicales para el Instituto de Investigaciones Tropicales Smithsonian (STRI), *The Nature Conservancy* y el *Institute for Birds Populations* (IBP). Asimismo, ha brindado apoyo en educación ambiental y monitoreos científicos con la Asociación Nacional para la Conservación de la Naturaleza (ANCON), el Patronato Amigos del Águila Harpía, Fundación NATURA y el Ministerio del Ambiente de Panamá.

Ha recibido capacitaciones sobre técnicas para el monitoreo y conservación de la biodiversidad, las cuales incluyen el diseño de muestreo y análisis estadístico de modelos de ocurrencia y captura-recaptura en diferentes partes de Centroamérica. También ha participado como expositora en diferentes eventos nacionales e internacionales. En 2013, ingresó a la maestría en Manejo y Conservación de Bosques Tropicales y Biodiversidad del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE).

CONTENIDO

DEDICATORIA.....	iii
AGRADECIMIENTOS	iv
BIOGRAFÍA	v
CONTENIDO	vi
LISTA DE FIGURAS.....	vii
LISTA DE CUADROS	viii
LISTA DE ACRÓNIMOS.....	ix
CAPÍTULO I	12
INTRODUCCIÓN Y SÍNTESIS GENERAL DE LA TESIS	12
1.1 Justificación e importancia	12
1.2 Objetivos.....	13
1.2.1 General.....	13
1.2.2 Objetivos específicos:.....	13
1.3 Marco referencial.....	14
1.3.1 Aves frugívoras tropicales.....	14
1.3.2 Aves en gradientes altitudinales	15
1.3.3 Contexto del cambio climático.....	17
1.3.4 Escenarios de cambio climático	18
1.3.5 Modelos de ocupación	20
1.4 Principales resultados	22
1.5 Principales conclusiones.....	23
1.6 Literatura citada.....	24
CAPÍTULO II.....	30
ARTÍCULO I.....	31
Resumen.....	31
1. Introducción.....	32
2. Metodología	34
2.1. Área de estudio	34
2.2. Métodos de muestreo.....	35
2.3. Selección de variables bioclimáticas.....	36
2.4. Estimación de la ocupación.....	37
2.5. Modelos predictivos de distribución actual y futura para las especies.....	38
3. Resultados.....	39
4. Discusión	49
5. Recomendaciones.....	52
6. Conclusión	54
7. Agradecimientos.....	54
8. Literatura citada	54
CAPÍTULO III.....	59
RESULTADOS E INFORMACIÓN COMPLEMENTARIA	59

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación de los 43 sitios de muestreo en el gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills en Costa Rica.	34
Figura 2. Diseño de muestro en el gradiente altitudinal Caribe Villa-Mills. Combinación de metodologías de muestreo con redes de niebla y conteo por puntos. Adaptado de Ruiz-Gutiérrez <i>et al.</i> (2012)	36
Figura 3. ACP del principal gradiente climático para el área de estudio. Los 43 puntos de muestreo estuvieron ubicados dentro de 16 pixeles correspondientes a la información de variables bioclimáticas.	36
Figura 4. Histograma de ocupación estimada para especies frugívoras en el gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills durante una temporada de muestreo.	42
Figura 5. Ocupación de las aves frugívoras a través del Gradiente Altitudinal Caribe-Villa Mills	43
Figura 6. Ocupación de <i>Tangara icterocephala</i> y <i>Zimmerius vilissimus</i> a través del Gradiente Altitudinal Caribe-Villa Mills.	44
Figura 7. Distribución actual de <i>Zimmerius vilissimus</i> . A. Gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills (0-3000 msnm) y B. Distribución actual en el gradiente altitudinal.	46
Figura 8. Proyección futura para 19 modelos correspondientes al escenario RCP4.5 muestran el área de distribución potencial de <i>Zimmerius vilissimus</i> al año 2050.....	47
Figura 9a. Distribución futura proyectada al año 2050 de <i>Zimmerius vilissimus</i> utilizando el escenario RCP4.5.....	48
Figura 9b. Distribución futura proyectada al año 2050 de <i>Zimmerius vilissimus</i> utilizando el escenario RCP4.5.....	48
Figura 10. Distribución futura proyectada al año 2050 de <i>Zimmerius vilissimus</i> utilizando el escenario RCP4.5.....	49

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Atributos climáticos actuales del gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills	37
Cuadro 2. Familias de aves frugívoras registradas en el gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills durante una temporada	40
Cuadro 3. Resultados del modelo de ocupación para una temporada sin covariables para aves frugívoras en el gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills.	41
Cuadro 4. Resumen del proceso de selección del modelo para <i>Zimmerius vilissimus</i>	45

LISTA DE ACRÓNIMOS

ACLA-C	Área de Conservación La Amistad Caribe.
ACLA-P	Área de Conservación La Amistad Pacífico.
ACP	Análisis de Componentes Principales.
CMNUCC	Convención Marco de las Naciones Unidas sobre el Cambio Climático.
CMIP5	<i>Coupled model intercomparison project.</i>
IPCC	<i>Intergovernmental Panel on Climate Change.</i>
FR	Forzamiento radiativo.
GEI	Gases de efecto invernadero.
GACVM	Gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills.
RCP	<i>Representative Concentration Pathways.</i>

RESUMEN

Las investigaciones que han cuantificado el impacto del cambio climático sobre las especies tropicales en gradientes altitudinales son limitadas. Las estimaciones de ocupación proveen una forma eficaz de establecer líneas bases de distribución para explorar cambios potenciales de especies utilizando escenarios de cambio. Se estimó la probabilidad de ocupación y detección de especies de aves frugívoras en el gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills en Costa Rica.

Se generaron historiales de detección utilizando datos de avistamientos para cuatro ocasiones de muestreo. Asimismo, se efectuó un modelo de ocupación de una temporada para una especie, implementado en el paquete unmarked en el lenguaje estadístico R. Para ver efectos de condiciones climáticas sobre la distribución de especies, fueron utilizadas variables bioclimáticas y de elevación, como variables de detección y ocupación.

Los valores estimados de ocupación fueron bajos a lo largo del gradiente altitudinal. Mediante los coeficientes de regresión del modelo con más apoyo de los datos, fue posible proyectar la probabilidad de ocupación según el escenario RCP4.5 al año 2050, la cual resulta en una disminución.

Estos resultados proporcionan una mejor evidencia de los impactos del cambio climático sobre la biodiversidad, al tratarse este de uno de los primeros estudios ejemplares sobre el impacto del cambio climático en las comunidades de aves tropicales para ecosistemas tropicales de montaña de Centroamérica. El presente análisis sirve de guía para otros proyectos en el Neotrópico y, de esta manera, para llenar el vacío de información que existe del impacto potencial del cambio climático sobre la avifauna tropical en gradientes altitudinales.

ABSTRACT

Few studies have quantified the potential impact of climate change on tropical species on altitudinal gradients. Occupancy estimates provide an effective way to establish baselines to explore species distribution change using change scenarios. The probability of occupancy and detection of frugivorous birds on the Caribbean-Villa Mills altitudinal gradient in Costa Rica was estimated. We generated records using presence-absence data from four sampling occasions. We ran single-season occupancy models using the Package 'unmarked' in R. To detect effects of climatic conditions on species distribution, we used bioclimatic and elevation covariates for both probabilities in the model. The estimated values for occupancy along the altitudinal gradient were low. To extract information about the dynamics of occupation of each species, we projected future distribution scenarios. Using the regression coefficients of the model with strongest support from the data, we projected the probability of occupation for the year 2050 according to the RCP 4.5, finding a decrease. These results show clear evidence of the potential impacts of climate change on biodiversity, being one the first studies on the impact of climate change on communities of tropical birds for forests on mountains of Central America. This study serves as a guide for other projects in the Neotropics and thus contributes to filling the information gap that exists regarding potential impacts of climate change on tropical birds in altitudinal gradients.

CAPÍTULO I

INTRODUCCIÓN Y SÍNTESIS GENERAL DE LA TESIS

1.1 Justificación e importancia

Los bosques tropicales de montaña son una de las regiones más sensibles al cambio climático (Malhi *et al.* 2010). Las variables climáticas (como la precipitación), cambian a lo largo de un gradiente altitudinal a distancias relativamente cortas, de manera que son susceptibles a cambios de estas condiciones a causa de factores naturales y antropogénicos (Malhi *et al.* 2010).

Se caracterizan por contar con una alta biodiversidad que a menudo tiene rangos estrechos de distribución a lo largo del gradiente de temperatura y precipitación (Janzen 1967; Colwell *et al.* 2008; Malhi *et al.* 2010). Por dicha razón, estos ecosistemas se consideran los indicadores más evidentes frente al cambio climático, pues ayudan a comprender la influencia de variables bioclimáticas sobre la biodiversidad (Körner *et al.* 2005; Malhi *et al.* 2010; Grêt-Regamey *et al.* 2012).

Poco se sabe acerca de la importancia biológica de los bosques tropicales de montaña en su capacidad de amortiguar el cambio climático (Körner *et al.* 2005). Los servicios ecosistémicos de soporte, como la dispersión de semillas por vertebrados frugívoros, contribuyen al mantenimiento de la composición y por ende a la estructura del bosque, siendo estos servicios el mecanismo de mitigación de los efectos del cambio climático (M.E.A. 2005). En este sentido, debido a los constantes cambios que afectan a los bosques tropicales de montaña, como la fragmentación, destrucción del hábitat y recientemente el cambio climático (Stocker *et al.* 2013), ha surgido el interés de enfocarse en las aves frugívoras, ya que estas juegan un papel importante en la dinámica del bosque tropical.

Los estudios sobre aves, como su distribución, supervivencia o movimientos migratorios, permiten conocer cómo y por qué cambian las poblaciones en el tiempo (Nichols *et al.* 2004). Los programas de monitoreo en el trópico se han centrado principalmente en aves paserinas y rapaces migratorias, ayudando a identificar las posibles causas de las fluctuaciones en sus poblaciones, promoviendo programas de manejo y conservación (Lamanna *et al.* 2012; Rushing *et al.* 2014).

Por otro lado, el limitado conocimiento sobre la dinámica y el entendimiento de la biología de las poblaciones de aves tropicales promueve el interés de enfocarse en las especies residentes (Parker *et al.* 2006; Ruiz-Gutiérrez *et al.* 2012), con el fin de llevar a cabo planes de manejo y conservación para estas especies (Yoccoz *et al.* 2001; Nichols y Williams 2006; Sauer y Knutson 2008).

En los trópicos, los estudios sobre grupos de plantas y animales a través de gradientes altitudinales han tomado importancia frente al cambio climático. Existe evidencia proveniente de numerosas especies y diferentes grupos taxonómicos cuya distribución ha variado en respuesta a cambios en las condiciones climatológicas (Hannah *et al.* 2005; Peh 2007; Hampe 2011; McConkey *et al.* 2012). Se espera que ciertas especies logren conseguir

condiciones abióticas óptimas a través del gradiente altitudinal (Parmesan y Yohe 2003; Parmesan 2006; Moritz *et al.* 2008; Feeley y Silman 2010) y puedan adaptarse a los impactos del cambio climático.

En los bosques tropicales de montaña, las investigaciones que han cuantificado el impacto del cambio climático sobre las comunidades biológicas en gradientes altitudinales son limitadas (Pounds *et al.* 1999; Pounds *et al.* 2005; Thomas 2005). La mayoría de estos estudios para aves se restringen a regiones templadas, boreales y árticas a grandes altitudes, con un solo estudio reportado para los trópicos de Costa Rica (Pounds *et al.* 1999) y otro para Perú (Forero-Medina *et al.* 2011).

Esto lleva a investigar cuál es el impacto potencial del cambio climático en las distribuciones futuras de aves frugívoras en gradientes altitudinales. Al utilizar esta información, se puede identificar cambios en los rangos de distribución a causa de los impactos del cambio climático. Además, es posible establecer indicadores, con el fin de ayudar a delinear acciones potenciales de conservación para mitigar la pérdida de la avifauna en gradientes altitudinales (Böhning-Gaese y Lemoine 2004).

El presente proyecto constituye uno de los primeros estudios ejemplares del impacto potencial del cambio climático sobre las comunidades de aves frugívoras para bosques tropicales de montaña de Centroamérica. También, sirve de guía para difundir otros proyectos en el Neotrópico y de esta manera llenar el vacío de información que existe acerca del impacto generado por el cambio climático sobre la avifauna tropical en gradientes altitudinales.

1.2 Objetivos

1.2.1 General

Estimar la distribución actual de las especies de aves frugívoras en el gradiente altitudinal Caribe Villa-Mills y proyectar variaciones en distribución bajo diferentes escenarios de cambio climático.

1.2.2 Objetivos específicos

- Estimar la relación funcional entre la ocupación de aves frugívoras con variables bioclimáticas de temperatura y precipitación.
- Proyectar cambios en ocupación bajo diferentes escenarios de precipitación y temperatura al año 2050, para las especies de aves frugívoras cuya distribución está correlacionada con variables bioclimáticas.

1.3 Marco referencial

1.3.1 Aves frugívoras tropicales

Las aves cuentan con adaptaciones anatómicas, fisiológicas y de comportamiento que les han permitido explotar el recurso alimenticio de una diversidad de plantas (Murray 1986). Se define a las aves frugívoras como aquellas especies que tienen su dieta compuesta en más del 50 % por frutos carnosos (Fleming *et al.* 1987). Sin embargo, cabe considerar que en la familia de los trogones, córvidos, momotos, mosqueros y algunas cotingas consumen tanto frutas como insectos para completar sus requerimientos de proteínas, por lo que resulta difícil tener una categoría definida (Janzen 1991).

Para la presente investigación, se define como aves frugívoras a todas aquellas especies incluidas en las categorías de frugívoras obligadas, frugívoras oportunistas y frugívoras facultativas. De acuerdo con Kissling *et al.* (2009), estas especies consumen frutos en algún momento de su ciclo de vida. Lo anterior toma importancia para el entendimiento de la dinámica del bosque tropical porque las comunidades de aves frugívoras cumplen con un papel importante en la reproducción de las especies vegetales y con el funcionamiento del ecosistema (Karr 1976; Levey 1988).

En los trópicos, entre el 50 % y el 90 % de árboles y arbustos, dependiendo del hábitat, necesitan de vertebrados frugívoros para dispersar sus semillas (Fleming *et al.* 1987). En los bosques tropicales de América, se encuentra una mayor riqueza de aves frugívoras, en comparación con zonas similares en África y Asia, donde la riqueza es más alta para mamíferos frugívoros (Fleming *et al.* 1987). Kissling *et al.* (2009) señalan que el Neotrópico cuenta con la mayor riqueza de aves frugívoras, donde más de 50 % de las especies pertenecen al orden de las passeriformes y entre un 9 y un 15 % de las especies están en los órdenes piciformes, columbiformes y psittaciformes.

Muchas aves tropicales residen en sus territorios de reproducción durante todo el año (Stiles y Skutch 2003). En el caso de las frugívoras, la demanda de tiempo y energía para suplir sus necesidades reproductivas y mudar sus plumas conlleva a que las aves realicen desplazamiento para aprovechar al máximo los períodos de fructificación de las plantas que cambian con la época y la zona (Blake y Loiselle 2000). Tal es el ejemplo de algunas especies de psitácidos que realizan extensos desplazamientos (decenas a cientos de kilómetros) para la búsqueda de alimentos, como la *Amazona finschi* en México (Renton 2001), *Ara ambiguus* en Costa Rica (Powell *et al.* 1999), y *Amazona farinosa* en Guatemala (Bjork 2004).

Para Costa Rica se han reportado 910 especies de aves, de estas 648 especies son residentes permanentes (Obando-Calderón *et al.* 2014). Slud (1964) clasificó a las aves de Costa Rica dentro de cuatro zonas: Tierras bajas del Pacífico norte, Tierras bajas del Pacífico sur, Tierras bajas del Caribe y Tierras altas de Costa Rica-Chiriquí en Panamá. Esta clasificación resulta útil para describir la avifauna costarricense, de acuerdo con la compleja historia climática y geológica.

Las especies de aves dentro del área de estudio para esta investigación tienen afinidad con dos de las cuatro zonas de avifaunas. Estas incluyen a las Tierras bajas del Caribe y las

Tierras altas de Costa Rica-Chiriquí. No existen publicaciones de aves en el área de estudio referente a distribución de aves frugívoras en un gradiente altitudinal, solo algunos inventarios de aves y listas de especies dentro de los parques nacionales y reservas privadas. Esta área de estudio probablemente es poco estudiada debido al difícil acceso por la topografía de la cordillera de Talamanca y las estribaciones del Caribe.

1.3.2 Aves en gradientes altitudinales

Los bosques tropicales de montaña se caracterizan por tener una alta biodiversidad (Körner *et al.* 2005). Esto se debe a que sus condiciones climáticas cambian rápidamente con la elevación a distancias relativamente cortas, siendo susceptibles ante cambios naturales y antropogénicos (Körner *et al.* 2005; Malhi *et al.* 2010). Además, estos bosques son altamente susceptibles al cambio climático, ya que su biota está adaptada a zonas altitudinales a menudo con rangos muy estrechos de temperatura y precipitación (Janzen 1967; Colwell *et al.* 2008; Malhi *et al.* 2010).

Debido al alto nivel de vulnerabilidad frente al cambio climático, estos bosques excepcionalmente únicos se consideran frágiles (Körner *et al.* 2005) y representan cerca de la mitad de los *hotspots* de biodiversidad del mundo, por lo que se tornan de interés para la conservación de la biodiversidad (Körner *et al.* 2005; Malhi *et al.* 2010). Por ello, se requiere de acciones urgentes para promover su conservación, no solo debido a su riqueza biológica, sino porque juegan un papel fundamental en el mantenimiento y abastecimiento de agua y otros servicios ecosistémicos para la sociedad (M.E.A. 2005).

Los bosques tropicales de montaña también proveen numerosos servicios ecosistémicos, siendo los más relevantes en términos ecológicos y socioeconómicos, los de provisión, culturales y de regulación (Grêt-Regamey *et al.* 2012). De importancia global, se destacan los beneficios obtenidos de la regulación de los procesos del ecosistema, por ejemplo, la modelación del clima, reservorio de agua y carbón, control de plagas y enfermedades (Körner *et al.* 2005). Sin embargo, estos bosques han sido poco estudiados y documentados sobre los servicios ecosistémicos que proveen (Malhi *et al.* 2010). Por esta razón, se necesita investigar acerca de los beneficios que brindan dichos ecosistemas, y los posibles impactos del cambio climático sobre su biodiversidad.

Malhi *et al.* (2010) y McCain (2009) sugieren que los gradientes altitudinales proporcionan un espacio para el monitoreo y entendimiento de la biodiversidad en los trópicos. Las características abióticas propias de las diferentes elevaciones, y a pequeñas distancias, propician un laboratorio óptimo para evaluar impactos futuros del clima sobre la biodiversidad (Malhi *et al.* 2010). A través de los ecosistemas tropicales de montaña varios factores climáticos cambian predeciblemente, siendo uno de los más estudiados la temperatura y la precipitación (Körner *et al.* 2005).

En gradientes altitudinales, la temperatura decrece linealmente con el incremento de la elevación, a razón de 0,4 a 0,7 °C por cada 100 metros de aumento en altitud (McCain y Grytnes 2010). Mientras que la precipitación se ve influenciada por patrones locales como la pendiente o la proximidad al océano o de algún cuerpo de agua grande (Barry 2008). En los

trópicos, McCain y Grytnes (2010) encontraron que la precipitación resulta mayor a elevaciones bajas e intermedias o con poca variación a lo largo de los gradientes altitudinales.

Las variables climáticas como la precipitación y la temperatura determinan la disponibilidad de recurso que se da a través de los bosques tropicales de montaña (McCain y Grytnes 2010). La disponibilidad de recurso alimenticio es un aspecto capaz de restringir que las especies ocurran en un cierto lugar, así como el tamaño de las poblaciones y el número de individuos (Hawkins *et al.* 2003; McCain 2009).

La riqueza de especies en gradientes altitudinales exhibe cuatro tendencias principales: 1) la riqueza disminuye al aumentar la elevación, 2) en las elevaciones bajas, la riqueza se mantiene en niveles altos a través de la parte inferior del gradiente (>300 msnm), disminuyendo a medida que se incrementa la elevación, 3) la riqueza aumenta en elevaciones intermedias y 4) la riqueza aumenta en elevaciones intermedias, pero luego disminuye en el extremo de mayor altitud.

Sin embargo, estos patrones de aumento o disminución de la diversidad a través del gradiente pueden variar en grupos taxonómicos y en distintas regiones geográficas (McCain 2009; McCain y Grytnes 2010). McCain (2009) señala que la mayor riqueza de aves se encuentra donde haya las condiciones óptimas para la producción de recursos alimenticios.

En Costa Rica, estudios sobre las comunidades de aves en gradientes altitudinales en la Cordillera Central y la Cordillera de Tilarán demuestran que ambas regiones son biológicamente diversas e importantes para la conservación (Levey 1988; Stiles 1991; Loiselle y Blake 1992; Blake y Loiselle 2000; Blake *et al.* 2002; Chaves-Campos 2004).

Se ha registrado que las aves realizan reemplazos de sus congéneres a medida que aumenta la elevación, lo que refleja que la composición de especies varía según el tipo de hábitat a través del gradiente altitudinal (Janzen 1991; Stiles y Skutch 2003). Otros estudios realizados por Stiles (1991) y Stiles y Skutch (2003), describen los movimientos altitudinales de aves frugívoras de acuerdo con la disponibilidad de alimento.

Las aves frugívoras de menor tamaño y menos especializadas como las tangaras (Familia: Thraupidae) aumentan en abundancia a medida que se elevan en el gradiente (Janzen 1991). Otras de mayor tamaño y más especializadas como los tucanes (Familia: Ramphastidae), quetzales (Familia: Trogonidae) y las cotingas (Familia: Cotingidae) tienen menor abundancia a elevaciones mayores (Powell y Bjork 1994).

Blake *et al.* (2002) sugieren la necesidad de conocer más sobre la dinámica en las comunidades de aves en el trópico y mencionan la falta de estudios más profundos sobre las poblaciones de especies residentes. El mantenimiento de la complejidad estructural de los ecosistemas tropicales de montaña constituye un aspecto que se ha definido como una de las funciones ecológicas que desempeñan las comunidades de aves frugívoras como dispersores de semilla (Karr 1976; Levey 1988; Stiles y Skutch 2003). Por lo tanto, las aves frugívoras también estarían contribuyendo al desplazamiento de especies de plantas a través del gradiente altitudinal (Renton *et al.* 2013).

1.3.3 Contexto del cambio climático

A través del tiempo, el clima es influenciado por mecanismos internos propios (tales como, El Niño/Oscilación del Sur) y de factores externos conocidos como forzamientos radiativos naturales. Las variaciones de la actividad solar, los movimientos planetarios, las erupciones volcánicas y los cambios en la composición de la atmósfera comprenden factores externos importantes que regulan el clima (Cifuentes Jara 2009). De la misma forma, se hace evidente la influencia humana en el sistema climático desde mediados del siglo XX (Cifuentes Jara 2009).

Pachauri y Reisinger (2007) definen al cambio climático "como cualquier cambio en el clima a lo largo del tiempo, ya sea debido a la variabilidad natural o como resultado de una actividad humana". Por otro lado, el Artículo 1 de la Convención Marco de las Naciones Unidas sobre el Cambio Climático (CMNUCC) lo describe como "un cambio del clima atribuido directa o indirectamente a la actividad humana, que altera la composición de la atmósfera mundial y que viene a sumarse a la variabilidad climática natural observada". El Quinto Informe de Evaluación del Panel Intergubernamental sobre el Cambio Climático (IPCC, por sus siglas en inglés), concluye que el calentamiento en el sistema climático es un hecho, ya que desde la década de 1950, se han observado variaciones en la superficie terrestre (Stocker *et al.* 2013). Las concentraciones de gases de efecto invernadero (Flynn *et al.* 2009) en la atmósfera han documentado un aumento en las temperaturas, cambios en las precipitaciones, la elevación del nivel del mar y la creciente frecuencia e intensidad de fenómenos climáticos extremos produciendo mayor variabilidad climática (Stocker *et al.* 2013).

El cambio climático es el resultado de desequilibrios en el balance energético de la Tierra, causados por agentes naturales y antropogénicos (Stocker *et al.* 2013). Los cambios internos en la composición de la atmósfera o la variación en el flujo neto de la energía radiativa hacia la superficie del planeta se denomina forzamiento radiativo (FR) (Stocker *et al.* 2013). El FR es el resultado de los cambios en las concentraciones de varios gases de efecto invernadero (Flynn *et al.* 2009), siendo los principales el dióxido de carbono (CO₂), el metano (CH₄) y el óxido nitroso (N₂O), que han aumentado debido a la actividad humana y actualmente superan considerablemente las concentraciones más altas registradas desde el siglo pasado (Stocker *et al.* 2013). Un forzamiento positivo supone una mayor concentración de GEI, es decir, una mayor energía atrapada en la atmósfera debido a que no es reflejada. Por otro lado, un forzamiento negativo se interpreta como un enfriamiento, ya que la energía reflejada es mayor que la recibida (Stocker *et al.* 2013).

Es probable que los gases de efecto invernadero hayan contribuido al calentamiento medio global de la atmósfera de la Tierra en un rango de 0,5 °C a 1,3 °C durante el período de 1951 a 2010 (Stocker *et al.* 2013). Con respecto a la precipitación, se estima que para el final de este siglo sean más intensos y frecuentes los fenómenos de precipitación extrema en las regiones tropicales húmedas, conforme vaya aumentando la temperatura media global en superficie (Stocker *et al.* 2013).

En relación con el cambio climático y su impacto potencial en las comunidades de especies animales, Conroy *et al.* (2011) sugieren estudiar los grupos de aves. Şekercioğlu *et al.* (2012) mencionan que las aves residentes tropicales podrían brindar información

necesaria para evaluar la respuesta de los ecosistemas forestales frente a este fenómeno. Además, estudios de modelamiento sobre condiciones climáticas en el futuro, para predecir cambios en rangos de distribución para ciertas especies, proveen información que permite explicar la futura distribución de otros grupos taxonómicos asociados, o que dependen de estas especies para su distribución (Hannah *et al.* 2005).

Conroy *et al.* (2011) afirman que debe estudiarse la relación entre el cambio climático y su impacto potencial en la distribución de aves, por varias razones: primero, porque las aves se distribuyen a nivel mundial, son relativamente fáciles de observar, además existe un amplio conocimiento de su historia de vida, comportamiento, fisiología, distribución y afinidades de hábitats. Karr y Schemske (1990) indican que el entendimiento sobre la avifauna tropical, además de ser una contribución al conocimiento científico, también provee la información necesaria para desarrollar planes de manejo y conservación para estas especies y sus hábitats.

Los impactos potenciales de estos cambios esperados en el clima incluyen modificaciones relacionadas con aspectos de la biodiversidad. Entre los impactos regionales proyectados para América Latina, se espera la sustitución gradual de los bosques tropicales por las sabanas en el este de la Amazonía. Estos impactos, originados por los aumentos de temperatura y disminuciones de la humedad del suelo, incrementarán la pérdida de la diversidad biológica al punto que muchas especies puedan quedar extintas (Cifuentes Jara 2009). Para algunas especies confinadas a las partes más altas de la montaña, se espera que desaparezcan a causa del cambio climático (Körner *et al.* 2005).

En resumen, se presume que el cambio climático causará un desplazamiento de las aves tropicales hacia la parte alta de las montañas (Gasner *et al.* 2010). Sin embargo, el vacío de información sobre los rangos de distribución de la mayoría de especies, y las comunidades de plantas a las cuales están actualmente asociadas, constituyen los factores limitantes para predecir el impacto verdadero del cambio climático sobre estas comunidades. La utilización de las aves como indicadores biológicos sensibles a las condiciones climáticas actuales tiene el potencial de aportar al entendimiento de los procesos que encarará la biodiversidad frente al cambio climático y, de esta manera, contribuir en la toma de decisiones sobre su manejo, conservación y monitoreo a largo plazo (Thomas 2005).

1.3.4 Escenarios de cambio climático

Un escenario climático es una representación lógica y simplificada de un posible clima a futuro, basada en el entendimiento de cómo funciona el clima y los distintos factores que lo influyen (Cifuentes Jara 2009). Las proyecciones del clima a futuro tienen un cierto nivel de incertidumbre a la naturaleza cambiante del clima y a la dificultad para establecer cuáles serán las emisiones futuras de GEI. Estas concentraciones de los GEI dependen de muchos supuestos y factores con diferentes grados de incertidumbre, tales como el crecimiento de la población, el desarrollo y uso de energías alternativas, el desarrollo tecnológico y económico y las actitudes humanas acerca del ambiente. Por estas razones, se utilizan escenarios que contemplan diferentes rangos de los factores mencionados anteriormente para investigar las consecuencias potenciales del cambio climático antropogénico (Stocker *et al.* 2013).

La quinta evaluación del IPCC utiliza simulaciones climáticas globales del Proyecto 5 de Comparación de Modelos Acoplados (CMIP5, por sus siglas en inglés) que incluye los nuevos escenarios de emisiones, denominados trayectorias de concentración representativas (RCP, por sus siglas en inglés) (Stocker *et al.* 2013). Estos RCP representan posibles escenarios de futuras trayectorias de emisiones y concentración de gases de efecto invernadero, contaminantes del aire y cambios de uso de suelo. Son representativas, porque cada escenario denominado RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0 y RCP8.5 concentra escenarios diferentes pero con forzamientos radiativos similares (Stocker *et al.* 2013). Se clasifican en cuatro trayectorias: una elevada o más extrema RCP8.5, las temperaturas medias globales (cambios probables de 3,8 a 5,7 °C durante 2090-2099) tendrán un aumento más lento que para el período 2035-2080 y más rápido que para otro periodo. Para el RCP4.5, las temperaturas medias globales (cambios probables 2,0-2,9 °C para el año 2090-2099) tendrán un rápido aumento hasta el 2050 y el RCP2.6 tiene un forzamiento menor que cualquier otro escenario (Stocker *et al.* 2013).

Para el período 2016-2035, se espera que el rango de temperatura sea de 0,3 °C a 0,7 °C. Esa evaluación se basa en varias líneas de evidencia y en el supuesto de que no se producirán erupciones volcánicas importantes ni alteraciones persistentes en la irradiación solar total. En relación con la variabilidad interna natural, se prevé que los aumentos a corto plazo en las temperaturas medias estacionales y anuales serán mayores en los trópicos y subtropicos que en las latitudes medias (Stocker *et al.* 2013).

Las proyecciones de cambio en la temperatura media global del aire en la superficie para mediados (período 2046-2065) y finales de siglo (período 2081-2100), en relación con el período de referencia de 1986-2005, suponen los siguientes valores: Período 2046-2065, proyecta un rango probable de 0,4 °C a 1,6 °C. (RCP2.6), de 0,9 °C a 2,0 °C (RCP4.5), de 0,8 °C a 1,8 °C (RCP6.0), y de 1,4 °C a 2,6 °C (RCP8.5). Para el período 2081-2100, proyecta un rango probable de 0,3 °C a 1,7 °C. (RCP2.6), de 1,1 °C a 2,6 °C (RCP4.5), de 1,4 °C a 3,1 °C (RCP6.0), y de 2,6 °C a 4,8 °C (RCP8.5) (Stocker *et al.* 2013).

Se prevé que la región del Ártico se calentará más rápidamente que la media global y el calentamiento medio en las zonas continentales afectará a una mayor extensión que sobre los océanos. Las dos vías de estabilización intermedias de RCP6.0 y RCP4.5 tienen que disminuir en el año 2060 aproximadamente, considerando un escenario de políticas climáticas. Esto es necesario para poner un límite a las emisiones y no rebasar los valores de forzamiento radiativo al año 2100 (Stocker *et al.* 2013).

En las próximas décadas habrá temperaturas extremas calientes más frecuentes y temperaturas frías menos frecuentes en la mayoría de las zonas continentales, en escalas temporales diarias y estacionales, conforme vaya aumentando la temperatura media global (Stocker *et al.* 2013). En relación con los cambios proyectados de la precipitación en respuesta al calentamiento durante el siglo XXI, no serán uniformes.

A medida que aumente la temperatura media global en la superficie, se provocará un incremento en la precipitación global a largo plazo. Se espera un contraste entre las regiones húmedas y secas y entre las estaciones húmedas y secas. Es muy probable que, para finales de este siglo, sean más intensos y frecuentes los fenómenos de precipitación extrema en las regiones tropicales, conforme vaya aumentando la temperatura media global en la superficie (Stocker *et al.* 2013).

Para la región Mesoamericana, se han proyectado cambios de temperatura y la precipitación (Giorgi 2006; Cifuentes Jara 2009). Los patrones de precipitación muestran una tendencia de aumento en la intensidad de las lluvias durante cortos periodos (Cifuentes Jara 2009). Recientemente, para Mesoamérica las proyecciones del RCP4.5 (promedio de 19 GCM) muestran el promedio de la temperatura tiene un rango entre 2,2-1,4 °C y 2,6-1,8 °C para el período 2050 y 2070. Del mismo modo, el promedio de precipitación del RCP4.5 (promedio de 19 GCM) para el 2050 muestra un aumento o disminución de la precipitación dependiendo de la localización considerada para la región de Mesoamérica (Imbach *et al.* 2015). Para el caso de Costa Rica y Panamá, se muestra un aumento en la precipitación.

1.3.5 Modelos de ocupación

Se define ocupación como la probabilidad de que una especie esté presente durante un periodo específico o durante un tiempo en un sitio definido (MacKenzie *et al.* 2002). Desde 2002, el desarrollo y aplicación de los modelos de ocupación se ha enfocado en estimar la probabilidad de ocupación de especies y los procesos dinámicos que generan estos patrones (MacKenzie *et al.* 2002; MacKenzie *et al.* 2003).

La aplicación de modelos de ocupación se ha enfocado a realizar inferencias sobre los patrones de ocurrencia de especies, distribución, selección de hábitat, estudios de metapoblaciones, diversidad, entre otros (MacKenzie y Royle 2005). Los estudios de ocupación resultan útiles para especies crípticas y son la base de algunos programas de monitoreo, de modo que resultan costo-eficientes en la colecta de datos (MacKenzie *et al.* 2002; Finley *et al.* 2005; Karanth *et al.* 2011; Meyer *et al.* 2011; Ruiz-Gutiérrez y Zipkin 2011; Eskew *et al.* 2012; Weller y Baldwin 2012).

Un diseño de muestreo típico para aplicar modelos de ocupación implica identificar todo el conjunto de unidades de la muestra de interés y la selección de esta, de manera que se permita generar conclusiones basadas en una muestra específica de una unidad de la población (MacKenzie y Royle 2005; MacKenzie 2006a). Para los modelos de ocupación, se debe efectuar varios muestreos repetidos en el espacio y dentro de un corto tiempo, para generar los historiales de detección y no detección de las especies. Esto se torna necesario para hacer inferencias correctas sobre la realidad biológica de la presencia y ausencia de las especies, corrigiendo por diferencias en las probabilidades de detección (MacKenzie 2006b).

La detectabilidad de las especies se ha comprobado como imperfecta para plantas, mamíferos, aves, insectos, anfibios, y varía por especie y hábitat (Archaux *et al.* 2012). Por ejemplo, las especies pueden estar presentes en un parche de hábitat, pero no ser detectadas, siendo una seria consecuencia para los modelos de selección de hábitat (MacKenzie y Royle 2005). La metodología actual sobre la modelación de la ocupación logra estimar la probabilidad de corregir por falsas ausencias utilizando probabilidades de detección, generando predicciones más precisas referentes al verdadero estado de ocupación y dinámicas relacionadas (Nichols *et al.* 2008).

Se pueden utilizar modelos de ocupación para múltiples estudios (MacKenzie *et al.* 2009), como la estimación de la ocurrencia de especies en múltiples escalas espaciales y temporales

(Nichols *et al.* 2008; Kendall y White 2009). Otros modelos han permitido que las probabilidades de detección sean heterogéneas (MacKenzie 2006a), también se han realizado estudios en que se modela el efecto de la heterogeneidad inducida por la abundancia sobre la probabilidad de detección (Royle y Nichols 2003) y el desarrollo de métodos para hacer frente a la violación de los supuestos de cierre (Rota *et al.* 2009; Kendall *et al.* 2013). Para los estudios de ocupación, se asume que (MacKenzie 2006b):

1. La población está cerrada: es decir, el estado de ocupación (0/1) no cambia durante la temporada de muestreo.
2. No existe heterogeneidad que no está incluida en el modelo: en otras palabras, la probabilidad de ocupación es constante a través de los sitios o depende de alguna covariable.
3. La probabilidad de detección es constante a través de todos los sitios y muestras, o depende de alguna covariable específica de los sitios o muestras.
4. Los muestreos y sitios son independientes: las detecciones de las especies y el historial de estas en cada sitio resultan independientes.
5. Las especies no están mal identificadas o falsamente detectadas como presentes cuando el sitio no está ocupado.

Con respecto a los períodos de muestreo, se refiere a una temporada como los periodos cortos de muestreo, definidos como muestreos primarios, dentro de los cuales se realizan muestreos consecutivos, o sesiones secundarias, denominados en estudios de captura-recaptura como el diseño robusto (MacKenzie 2006b). Dentro de cada temporada, se supone que la población está cerrada a cambios en la composición de especies de un muestreo secundario a otro, donde se espera que el estado de la ocupación no cambie. Entre temporadas primarias (como meses o años), el estado de ocupación puede variar en los sitios. Por ejemplo, lugares ocupados pueden estar desocupados (extinción local) y sitios desocupados pueden ser colonizados (MacKenzie 2006a). El modelo de ocupación de múltiples temporadas tiene los siguientes parámetros (MacKenzie *et al.* 2003):

Ψ_{ij} = probabilidad de que la unidad i esté ocupada por una especie durante la primera temporada.

P_{ijt} = probabilidad de detectar la especie en una unidad i durante el j muestreo durante la temporada t , dado que la especie está presente.

ϵ_{it} = probabilidad de que la unidad i ocupada en la temporada t , se convierte en desocupada durante la temporada $t+1$ (extinción local).

Y_{it} = probabilidad de que una unidad desocupada i en la temporada t esté ocupado por la especie durante la temporada $t+1$ (colonización).

Los datos de detección y no detección que se utilizan bajo los modelos de ocurrencia tienen una gran ventaja, ya que son fáciles de coleccionar y existe la disponibilidad de varios programas de cómputo gratuito para su análisis. Entre ellos, está el programa PRESENCE (Hines 2006), el programa MARK (White y Burnham 1999), OpenBUGS (Lunn *et al.* 2009) y el paquete *unmarked* en el lenguaje estadístico R (Fiske y Chandler 2011).

Recientemente, el paquete *unmarked* en el lenguaje estadístico R facilita la aplicación de modelos de ocupación (MacKenzie *et al.* 2002). Estas características incluyen estimaciones ponderadas de varios modelos y procedimientos para corregir sobredispersión de los datos. Además, componentes de los procedimientos para separar la varianza de muestreo y el proceso de variación en un conjunto de estimaciones de los parámetros, y el uso del procedimiento de arranque para evaluar bondad de ajuste (Fiske y Chandler 2011). Este paquete estadístico facilita la extracción de coeficientes de regresión ponderados, para ser utilizados junto con otras herramientas de GIS para generar mapas de distribución de especies.

1.3.5.1 Modelos de ocupación de una especie para una temporada

Entre los modelos implementados en el paquete *unmarked* en el lenguaje estadístico R, se encuentra el modelo de una temporada para una especie (MacKenzie *et al.* 2002; Fiske y Chandler 2011). Este modelo estima la probabilidad de ocupación de especies, modelando factores asociados al cambio en la probabilidad de que un sitio esté ocupado. Además, este modelo no requiere iguales esfuerzos de muestreos en todos los lugares, ya que los parámetros pueden estar en función de las variables como tipo de hábitat (MacKenzie *et al.* 2002).

Estos modelos utilizan información de las observaciones repetidas en cada sitio para estimar la probabilidad de detección, con el fin de corregir la probabilidad de ocupación por este error de muestreo. La detectabilidad puede variar con las características del lugar (como por ejemplo, hábitat) o por características de muestreo (como condiciones climáticas), mientras que la ocupación solo se refiere a las características biológicas del sitio (MacKenzie *et al.* 2002; MacKenzie *et al.* 2003; Mackenzie *et al.* 2004).

De esta manera, las estimaciones de ocupación y modelos basados en datos de detección y no detección proveen una forma eficaz de explorar el cambio en la distribución de las especies a través del tiempo y el espacio, principalmente en casos donde la especie no se detecta con certeza (MacKenzie 2006b). También, los modelos de distribución proveen información sobre la estructura de la comunidad, así como la dinámica de distintas especies, y se pueden utilizar para proyectar escenarios de distribución a futuro y diseñar planes de conservación donde es probable que cambien a causa del cambio climático (Jones 2011).

1.4 Principales resultados

En relación con la probabilidad de ocupación sin covariables durante una temporada para 27 especies de aves frugívoras, se obtuvo un rango de Ψ 0.14 (0.06 SE) a Ψ 0.62 (0.08 SE) y un rango de valores de la probabilidad de detección de p 0.13 (0.08 SE) a p 0.68 (0.09 SE) a través del gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills en Costa Rica. Estos resultados muestran que las estimaciones de probabilidad de ocupación y detección brindan información sobre la presencia y ausencia para inferir sobre la distribución actual de las especies (MacKenzie 2006b). También, dichos resultados señalan que, para dieciséis especies frugívoras, la ocupación fue menos del 30 % y para 11 especies la ocupación fue de 40-70 % durante una

temporada. Para el resto de las especies, no se consideraron los resultados de ocupación cercanos a uno y probabilidades de detección <0.15 , ya que al modelo se le dificulta distinguir entre el sitio donde la especie está genuinamente ausente y el lugar en que simplemente no fue detectada.

También, se encontró dos grupos de avifauna frugívora a través del gradiente altitudinal Caribe Villa Mills. Primero, un grupo de especies asociadas a las tierras altas que se extiende a través del Área de Conservación Pacífico arriba de los 1 500 msnm (Parque Nacional Tapantí) y otro grupo de especies de Área de Conservación Caribe (Parque Nacional Barbilla), siendo la parte más baja del gradiente 400-500 msnm. Las especies *Chlorophonia callophrys*, *Chlorospingus pileatus*; *Mionectes olivaceus* y *Turdus plebejus* se encuentran asociadas a la parte más alta del gradiente arriba de los 1 000 msnm, mientras que *Pipra mentalis*, *Corapipo altera*, *Amazona farinosa*, *Euphonia gouldi* y *Cacicus uropygialis* se encuentran asociadas a la parte más baja del gradiente altitudinal <500 msnm.

Se predice que, del 70 al 100 % de los 19 modelos para el escenario RCP4.5 simulan una disminución de 10 a 80 % de la ocupación en las elevaciones medias y 19 de los modelos simulan un aumento del 90-100 % de la ocupación en las elevaciones altas. Estas disminuciones se observan principalmente dentro de las áreas de conservación Cordillera Volcánica Central (ACCV-C) y La Amistad Caribe (ACLA-C), mientras que los incrementos se proyectan para el Área de Conservación La Amistad Pacífico (ACLA-P). La utilización del escenario RCP4.5 de impacto moderado puede dar una buena idea de los posibles cambios de distribución a futuro de las especies bajo un contexto de cambio no tan extremista. La evidencia que presenta esta investigación predice que, con un promedio de temperatura media global de 1,4 °C para el escenario RCP4.5, resulta suficiente para encontrar cambios en los patrones de distribución de las aves frugívoras, en particular para *Zimmerius vilissimus*.

Las predicciones futuras muestran que *Zimmerius vilissimus* se desplazará pendiente arriba, esto será posible porque el gradiente altitudinal mantiene un trayecto de bosque maduro continuo que al parecer cuenta con óptimas condiciones abióticas para las especies y no muestra variaciones notables de uso de suelo. Al tratarse este del primer estudio sobre distribución de aves en dicho gradiente altitudinal, apenas se tienen indicios de cómo se están comportando las especies. Existen registros de otras especies que no son tan móviles como *Zimmerius vilissimus*, por lo tanto, otras especies podrían verse afectadas por tener distribuciones muy restringidas, lo que traería como consecuencias retrasos en las respuestas de desplazamiento y adaptación, siendo más vulnerables a extinciones.

1.5 Principales conclusiones

- De las 27 especies frugívoras, solo se proyectó la distribución actual y futura para *Zimmerius vilissimus*, ya que esta fue la única con mayor número de detecciones a lo largo del gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills. La altitud y las variables climáticas estacionalidad de la temperatura, rango anual de temperatura y estacionalidad de la

precipitación tuvieron el mismo grado de apoyo para la estimación de la probabilidad de ocupación, esto permitió inferir la distribución actual de *Zimmerius vilissimus*.

- Para *Zimmerius vilissimus*, se predice al año 2050 un desplazamiento positivo de las elevaciones medias hacia la parte más alta del gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills en Costa Rica. Estos resultados proveen una mejor evidencia de los potenciales impactos del cambio climático sobre la biodiversidad, al tratarse de uno de los primeros estudios ejemplares del impacto del cambio climático sobre aves tropicales para ecosistemas tropicales de montaña de Centroamérica.
- Para las distribuciones de especies, resulta de gran interés conocer cómo serán los cambios de sus distribuciones en el tiempo. Al utilizar los modelos de ocupación, pueden implementarse programas de monitoreo para evaluar a escala espacial y temporal no solo las aves frugívoras, sino la diversidad biológica, con el fin de realizar un manejo adaptativo para las Áreas de Conservación de Costa Rica.
- Para estimar ocupación, se requiere como mínimo de dos visitas a campo, sin embargo, este estudio muestra que cuatro visitas no fueron suficientes para estimar los coeficientes de regresión para el resto de las especies. Por esta razón, para futuros estudios sobre el impacto del cambio climático en una zona tan diversa como los gradientes altitudinales, que presentan rangos estrechos de temperatura y precipitación, se requerirá incluir más pisos altitudinales e incrementar las repeticiones en puntos de muestreo, para captar la distribución de especies que tienen rangos muy restringidos.

1.6 Literatura citada

Archaux, F.; Henry, P.Y.; Gimenez, O. 2012. When can we ignore the problem of imperfect detection in comparative studies? *Methods in Ecology and Evolution* 3 (1): 188-194.

Barry, R.G. 2008. *Mountain Weather and Climate*. Cambridge New York.

Bjork, R.D. 2004. Delineating pattern and process in tropical lowland: mealy parrot migration dynamics as a guide for regional conservation planning.

Blake, J.G.; Loiselle, B.A. 2000. Diversity of birds along an elevational gradient in the Cordillera Central, Costa Rica. *The Auk* 117 (3): 663-686.

Blake, J.G.; Loiselle, B.A.; Brawn, J. 2002. Manakins (Pipridae) in second-growth and old-growth forests: patterns of habitat use, movement, and survival. *The Auk* 119 (1): 132-148.

Böhning-Gaese, K.; Lemoine, N. 2004. Importance of climate change for the ranges, communities and conservation of birds. *Advances in Ecological Research* 35: 211-236.

Cifuentes Jara, M. 2009. *ABC del cambio climático en Mesoamérica*. CATIE, Turrialba, 83 p.

- Colwell, R.K.; Brehm, G.; Cardelús, C.L.; Gilman, A.C.; Longino, J.T. 2008. Global warming, elevational range shifts, and lowland biotic attrition in the wet tropics. *Science* 322 (5899): 258-261.
- Conroy, M.J.; Runge, M.C.; Nichols, J.D.; Stodola, K.W.; Cooper, R.J. 2011. Conservation in the face of climate change: the roles of alternative models, monitoring, and adaptation in confronting and reducing uncertainty. *Biological Conservation* 144 (4): 1204-1213.
- Chaves-Campos, J. 2004. Elevational movements of large frugivorous birds and temporal variation in abundance of fruits along an elevational gradient. *Ornitologia Neotropical* 15 (4): 433-445.
- Eskew, E.A.; Price, S.J.; Dorcas, M.E. 2012. Effects of River-Flow Regulation on Anuran Occupancy and Abundance in Riparian Zones. *Conservation Biology* 26 (3): 504-512.
- Feeley, K.J.; Silman, M.R. 2010. Land-use and climate change effects on population size and extinction risk of Andean plants. *Global Change Biology* 16 (12): 3215-3222.
- Finley, D.J.; White, G.C.; Fitzgerald, J.P. 2005. Estimation of swift fox population size and occupancy rates in eastern Colorado. *Journal of Wildlife Management* 69 (3): 861-873.
- Fiske, I.; Chandler, R. 2011. unmarked: An R package for fitting hierarchical models of wildlife occurrence and abundance. *Journal of Statistical Software* 43 (10): 1-23.
- Fleming, T.H.; Breitwisch, R.; Whitesides, G.H. 1987. Patterns of tropical vertebrate frugivore diversity. *Annual review of ecology and systematics*: 91-109.
- Flynn, D.F.; Gogol-Prokurat, M.; Nogeire, T.; Molinari, N.; Richers, B.T.; Lin, B.B.; Simpson, N.; Mayfield, M.M.; DeClerck, F. 2009. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology letters* 12 (1): 22-33.
- Forero-Medina, G.; Terborgh, J.; Socolar, S.J.; Pimm, S.L. 2011. Elevational ranges of birds on a tropical montane gradient lag behind warming temperatures. *PloS one* 6 (12): e28535.
- Gasner, M.R.; Jankowski, J.E.; Ciecka, A.L.; Kyle, K.O.; Rabenold, K.N. 2010. Projecting the local impacts of climate change on a Central American montane avian community. *Biological Conservation* 143 (5): 1250-1258.
- Giorgi, F. 2006. Climate change hot-spots. *Geophysical Research Letters* 33 (8).
- Grêt-Regamey, A.; Brunner, S.H.; Kienast, F. 2012. Mountain ecosystem services: who cares? *Mountain Research and Development* 32 (S1): S23-S34.
- Hampe, A. 2011. Plants on the move: The role of seed dispersal and initial population establishment for climate-driven range expansions. *Acta Oecologica* 37 (6): 666-673.

- Hannah, L.; Lovejoy, T.; Scheider, S. 2005. Biodiversity and Climate Change in Context. *In* Lovejoy, T.E.; Hannah, L. eds. 2005. Biodiversity and climate change. London, Yale University Press. p. 3-14.
- Hawkins, B.A.; Field, R.; Cornell, H.V.; Currie, D.J.; Guégan, J.-F.; Kaufman, D.M.; Kerr, J.T.; Mittelbach, G.G.; Oberdorff, T.; O'Brien, E.M. 2003. Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology* 84 (12): 3105-3117.
- Hines, J. 2006. PRESENCE version 2.0—software to estimate patch occupancy and related parameters. USGS-PWRC
- Imbach, P.; Locatelli, B.; Zamora, J.C.; Fung, E.; Calderer, L.; Molina, L.; Ciais, P. 2015. Impacts of climate change on ecosystem hydrological services of Central America: Water availability *In* Chiabai, A. ed. 2015. Climate Change Impacts on Tropical Forests in Central America: An Ecosystem Service Perspective. p. 65-90.
- Janzen, D. 1991. Historia natural de Costa Rica.
- Janzen, D.H. 1967. Why mountain passes are higher in the tropics. *American Naturalist*: 233-249.
- Jones, J.P.G. 2011. Monitoring species abundance and distribution at the landscape scale. *Journal of Applied Ecology* 48 (1): 9-13.
- Karanth, K.U.; Gopaldaswamy, A.M.; Kumar, N.S.; Vaidyanathan, S.; Nichols, J.D.; MacKenzie, D.I. 2011. Monitoring carnivore populations at the landscape scale: occupancy modelling of tigers from sign surveys. *Journal of Applied Ecology* 48 (4): 1048-1056. 10.1111/j.1365-2664.2011.02002.x
- Karr, J.; Schemske, D. 1990. Variaciones temporales de la comunidad de aves del sotobosque de un bosque tropical. *Ecología de un Bosque Tropical*. Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa (Panamá): 443-451.
- Karr, J.R. 1976. Seasonality, resource availability, and community diversity in tropical bird communities. *American Naturalist*: 973-994.
- Kendall, W.L.; White, G.C. 2009. A cautionary note on substituting spatial subunits for repeated temporal sampling in studies of site occupancy. *Journal of Applied Ecology* 46 (6): 1182-1188.
- Kendall, W.L.; Hines, J.E.; Nichols, J.D.; Grant, E.H.C. 2013. Relaxing the closure assumption in occupancy models: staggered arrival and departure times. *Ecology* 94 (3): 610-617.
- Kissling, D.W.; Böhning-Gaese, K.; Jetz, W. 2009. The global distribution of frugivory in birds. *Global Ecology and Biogeography* 18 (2): 150-162.
- Körner, C.; Ohsawa, M.; Spehn, E.; Berge, E.; Bugmann, H.; Groombridge, B.; Thomas, H.; Ives, J.; Jodha, N.; Messerli, B.; Price, M.; Reasoned, M.; Rodgers, A.; Thonell, J.; Yashino, M.; Baron, J.; Barry, R.; Blais, J.; Bradley, R.; Hofstede, R.; Kapos, V.; Leavitt, P.; Monson, R.; Nagy, L.; Schindler, D.; Vinebrooke, R.; Watanabe, T. 2005. Mountain Systems. *In* Hassan, R.; Scholes, R.; Ash, N. eds. 2005. Ecosystems and

- human well-being: current state and trends, Millennium Ecosystem Assessment. Washington, DC, Island press. p. p. 681-716.
- LaManna, J.A.; George, T.L.; Saracco, J.F.; Nott, M.P.; DeSante, D.F. 2012. El Niño–Southern Oscillation influences annual survival of a migratory songbird at a regional scale. *The Auk* 129 (4): 734-743.
- Levey, D.J. 1988. Spatial and temporal variation in Costa Rican fruit and fruit-eating bird abundance. *Ecological monographs*: 251-269.
- Loiselle, B.A.; Blake, J.G. 1992. Population variation in a tropical bird community. *BioScience*: 838-845.
- Lunn, D.; Spiegelhalter, D.; Thomas, A.; Best, N. 2009. The BUGS project: evolution, critique and future directions. *Statistics in medicine* 28 (25): 3049-3067.
- M.E.A. 2005. *Ecosystems and human well-being*. Island Press Washington, DC.
- MacKenzie, D.I.; Nichols, J.D.; Lachman, G.B.; Droege, S.; Andrew Royle, J.; Langtimm, C.A. 2002. Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology* 83 (8): 2248-2255.
- MacKenzie, D.I.; Nichols, J.D.; Hines, J.E.; Knutson, M.G.; Franklin, A.B. 2003. Estimating site occupancy, colonization, and local extinction when a species is detected imperfectly. *Ecology* 84 (8): 2200-2207.
- MacKenzie, D.I.; Bailey, L.L.; Nichols, J. 2004. Investigating species co-occurrence patterns when species are detected imperfectly. *Journal of Animal Ecology* 73 (3): 546-555.
- Mackenzie, D.I.; Royle, J.A. 2005. Designing occupancy studies: general advice and allocating survey effort. *Journal of Applied Ecology* 42 (6): 1105-1114.
- MacKenzie, D.I. 2006a. Modeling the probability of resource use: the effect of, and dealing with, detecting a species imperfectly. *Journal of Wildlife Management* 70 (2): 367-374.
- _____. 2006b. *Occupancy estimation and modeling: inferring patterns and dynamics of species occurrence*. Academic Press.
- MacKenzie, D.I.; Nichols, J.D.; Seamans, M.E.; Gutiérrez, R. 2009. Modeling species occurrence dynamics with multiple states and imperfect detection. *Ecology* 90 (3): 823-835.
- Malhi, Y.; Silman, M.; Salinas, N.; Bush, M.; Meir, P.; Saatchi, S. 2010. Introduction: elevation gradients in the tropics: laboratories for ecosystem ecology and global change research. *Global Change Biology* 16 (12): 3171-3175.
- McCain, C.M. 2009. Global analysis of bird elevational diversity. *Global Ecology and Biogeography* 18 (3): 346-360.
- McCain, C.M.; Grytnes, J.A. 2010. Elevational gradients in species richness. *eLS*.

- McConkey, K.R.; Prasad, S.; Corlett, R.T.; Campos-Arceiz, A.; Brodie, J.F.; Rogers, H.; Santamaria, L. 2012. Seed dispersal in changing landscapes. *Biological Conservation* 146 (1): 1-13.
- Meyer, C.F.; Aguiar, L.; Aguirre, L.F.; Baumgarten, J.; Clarke, F.M.; Cosson, J.F.; Villegas, S.E.; Fahr, J.; Faria, D.; Furey, N. 2011. Accounting for detectability improves estimates of species richness in tropical bat surveys. *Journal of Applied Ecology* 48 (3): 777-787.
- Moritz, C.; Patton, J.L.; Conroy, C.J.; Parra, J.L.; White, G.C.; Beissinger, S.R. 2008. Impact of a century of climate change on small-mammal communities in Yosemite National Park, USA. *Science* 322 (5899): 261-264.
- Murray, K.G. 1986. Consequences of seed dispersal for gap-dependent plants: relationships between seed shadows, germination requirements, and forest dynamic processes. *In*. 1986. *Frugivores and seed dispersal.*, Springer. p. 187-198.
- Nichols, J.D.; Kendall, W.L.; Runge, M.C. 2004. Estimating survival and movement. *Bird Ecology and Conservation: A Handbook of Techniques* (eds WJ Sutherland, I. Newton & RE Green): 119-139.
- Nichols, J.D.; Williams, B.K. 2006. Monitoring for conservation. *In*. 2006. *Trends in Ecology & Evolution*. England, p. 668-673.
- Nichols, J.D.; Bailey, L.L.; Talancy, N.W.; Campbell Grant, E.H.; Gilbert, A.T.; Annand, E.M.; Husband, T.P.; Hines, J.E. 2008. Multi-scale occupancy estimation and modelling using multiple detection methods. *Journal of Applied Ecology* 45 (5): 1321-1329.
- Obando-Calderón, G.; J. Chaves-Campos; R. Garrigues; M. Montoya; O. Ramirez; Zook, J. 2014. Lista Oficial de las Aves de Costa Rica – Actualización 2014. Comité de Especies Raras y Registros Ornitológicos de Costa Rica (Comité Científico), Asociación Ornitológica de Costa Rica. San José, Costa Rica
- Pachauri, R.; Reisinger, A. 2007. Cambio climático 2007: Informe de síntesis. Contribución de los Grupos de trabajo I, II y III al Cuarto Informe de evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático (IPCC).
- Parker, T.; Becker, C.; Sandercock, B.; Agreda, A. 2006. Apparent Survival Estimates for Five Species of Tropical Birds in an Endangered Forest Habitat in Western Ecuador. *Biotropica* 38 (6): 764-769.
- Parmesan, C.; Yohe, G. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421 (6918): 37-42.
- Parmesan, C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*: 637-669.
- Peh, K.S. 2007. Potential effects of climate change on elevational distributions of tropical birds in Southeast Asia. *The Condor* 109 (2): 437-441.

- Pounds, J.A.; Fogden, M.P.; Campbell, J.H. 1999. Biological response to climate change on a tropical mountain. *Nature* 398 (6728): 611-615.
- Pounds, J.A.; Fogden, M.P.L.; Masters, K.L. 2005. Case study: responses of natural communities to climate change in a highland forest. *In* Lovejoy, T.E.; Hannah, L. eds. 2005. *Climate change and biodiversity* London, Yale University Press. p. 70-74.
- Powell, G.; Wright, P.; Guindon, C.; Alemán, I.; Bjork, R. 1999. Results and Recommendations for the Conservation of the Great Green Macaw (*Ara ambigua*) in Costa Rica. San José, Costa Rica: Centro Científico Tropical.
- Powell, G.V.; Bjork, R.D. 1994. Implications of altitudinal migration for conservation strategies to protect tropical biodiversity: a case study of the Resplendent Quetzal *Pharomacrus mocinno* at Monteverde, Costa Rica. *Bird Conservation International* 4 (2-3): 161-174.
- Renton, K. 2001. Lilac-crowned parrot diet and food resource availability: resource tracking by a parrot seed predator. *Condor* 103: 62-69.
- Renton, M.; Childs, S.; Standish, R.; Shackelford, N. 2013. Plant migration and persistence under climate change in fragmented landscapes: Does it depend on the key point of vulnerability within the lifecycle? *Ecological Modelling* 249: 50-58.
- Rota, C.T.; Fletcher Jr, R.J.; Dorazio, R.M.; Betts, M.G. 2009. Occupancy estimation and the closure assumption. *Journal of Applied Ecology*.
- Royle, J.A.; Nichols, J.D. 2003. Estimating abundance from repeated presence-absence data or point counts. *Ecology* 84 (3): 777-790.
- Ruiz-Gutiérrez, V.; Zipkin, E.F. 2011. Detection biases yield misleading patterns of species persistence and colonization in fragmented landscapes. *Ecosphere* 2 (5): art61.
- Ruiz-Gutiérrez, V.; Doherty Jr, P.F.; Martínez, S.C.; Schondube, J.; Munguía, H.V.; Iñigo-Elias, E. 2012. Survival of resident neotropical birds: considerations for sampling and analysis based on 20 years of bird-banding efforts in Mexico. *The Auk* 129 (3): 500-509.
- Rushing, C.S.; Ryder, T.B.; Saracco, J.F.; Marra, P.P. 2014. Assessing migratory connectivity for a long-distance migratory bird using multiple intrinsic markers. *Ecological Applications* 24 (3): 445-456.
- Sauer, J.R.; Knutson, M.G. 2008. Objectives and Metrics for Wildlife Monitoring. *Journal of Wildlife Management* 72 (8): 1663-1664. Consultado 2015/06/16.
- Şekercioğlu, Ç.H.; Primack, R.B.; Wormworth, J. 2012. The effects of climate change on tropical birds. *Biological Conservation* 148 (1): 1-18.
- Slud, P. 1964. The birds of Costa Rica: distribution and ecology. *Las aves de Costa Rica: distribución y ecología*. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 128: 1-430.

- Stiles, F.G.; Skutch, A.F. 2003. Guía de aves de Costa Rica. Editorial INBio. 571 p.
- Stiles, G. 1991. Aves. *In* Jansen, D.H. ed. 1991. Historia natural de Costa Rica. San José, Costa Rica, Editorial de la Universidad de Costa Rica. p. 515-629.
- Stocker, T.; Qin, D.; Plattner, G.; Tignor, M.; Allen, S.; Boschung, J.; Nauels, A.; Xia, Y.; Bex, B.; Midgley, B. 2013. IPCC, 2013: climate change 2013: the physical science basis. Contribution of working group I to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change.
- Thomas, C. 2005. Recent evolutionary effects of climate change. *In* Lovejoy, E.; Hannah, L. eds. 2005. Climate change and biodiversity. United States., Yale University press. p. 75-88.
- Weller, T.J.; Baldwin, J.A. 2012. Using echolocation monitoring to model bat occupancy and inform mitigations at wind energy facilities. *The Journal of Wildlife Management* 76 (3): 619-631.
- White, G.C.; Burnham, K.P. 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird study* 46 (S1): S120-S139.
- Yoccoz, N.G.; Nichols, J.D.; Boulinier, T. 2001. Monitoring of biological diversity in space and time. *Trends in Ecology & Evolution* 16 (8): 446-453.

CAPÍTULO II

ARTÍCULO I

Impacto potencial del cambio climático en la distribución de aves frugívoras en el gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills en Costa Rica

Katherine Araúz-Ponce

M.Sc. Manejo y Conservación de Bosques Tropicales y Biodiversidad. CATIE 7170, Turrialba 30501, Costa Rica; karauzp@catie.ac.cr

Resumen

Las investigaciones que han cuantificado el impacto del cambio climático sobre las especies tropicales en gradientes altitudinales son limitadas. Las estimaciones de ocupación proveen una forma eficaz de establecer líneas bases de distribución para explorar cambios potenciales de especies utilizando escenarios de cambio. Se estimó la probabilidad de ocupación y detección de especies de aves frugívoras en el gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills en Costa Rica. Se generaron historiales de detección utilizando datos de avistamientos para cuatro ocasiones de muestreo, así como se aplicó un modelo de ocupación de una temporada para una especie implementado en el paquete unmarked en el lenguaje estadístico R.

Para ver efectos de condiciones climáticas sobre la distribución de especies, se utilizaron variables tanto bioclimáticas y de elevación como de detección y ocupación. Los valores estimados de ocupación fueron bajos a lo largo del gradiente altitudinal. Mediante los coeficientes de regresión del modelo con más apoyo de los datos, se logró proyectar la probabilidad de ocupación según el escenario RCP4.5 al año 2050, resultando en una disminución. Estos resultados disponen de una mejor evidencia de los impactos del cambio climático sobre la biodiversidad, al tratarse de uno los primeros estudios ejemplares sobre el impacto del cambio climático sobre las comunidades de aves tropicales para ecosistemas tropicales de montaña de Centroamérica. Este estudio sirve de guía para otros proyectos en el Neotrópico y de esta manera será posible llenar el vacío de información que existe del impacto del cambio climático sobre la avifauna tropical en gradientes altitudinales.

Palabras clave: gradiente altitudinal; cambio climático; ocupación; aves frugívoras; unmarked.

Abstract

Few studies have quantified the potential impact of climate change on tropical species on altitudinal gradients. Occupancy estimates provide an effective way to establish baselines to explore species distribution change using change scenarios. The probability of occupancy and detection of frugivorous birds on the Caribbean-Villa Mills altitudinal gradient in Costa Rica was estimated. We generated records using presence-absence data from four sampling occasions. We ran single-season occupancy models using the Package 'unmarked' in R. To

detect effects of climatic conditions on species distribution, we used bioclimatic and elevation covariates for both probabilities in the model. The estimated values for occupancy along the altitudinal gradient were low. To extract information about the dynamics of occupation of each species, we projected future distribution scenarios. Using the regression coefficients of the model with strongest support from the data, we projected the probability of occupation for the year 2050 according to the RCP 4.5, finding a decrease. These results show clear evidence of the potential impacts of climate change on biodiversity, being one the first studies on the impact of climate change on communities of tropical birds for forests on mountains of Central America. This study serves as a guide for other projects in the Neotropics and thus contributes to filling the information gap that exists regarding potential impacts of climate change on tropical birds in altitudinal gradients.

Keywords: altitudinal gradient; climate change; occupancy; fruit-eating birds; unmarked.

1. Introducción

En los últimos años, científicos y planificadores de la conservación se han enfocado en comprender los cambios que afectan a los ecosistemas (Parmesan y Yohe 2003; Parmesan 2006). Estos cambios han sido asociados a la modificación climática causada por factores antropogénicos, que ha impactado a la distribución de las especies (Thomas *et al.* 2004; Jetz *et al.* 2007; Pimm *et al.* 2014). Los cambios en los patrones de temperatura y precipitación, aumentan las perturbaciones climáticas y modifica a las comunidades biológicas, aumentando el riesgo de la pérdida de biodiversidad en el trópico (Hannah *et al.* 2005; Cifuentes Jara 2009).

Los bosques tropicales de montaña contienen un alto endemismo de especies, confinadas a pequeñas áreas (Hannah *et al.* 2005). Las especies tropicales con estrechos rangos de distribución, producto de la baja tolerancia a variaciones en temperatura, son más vulnerables al cambio climático (Janzen 1967; Pimm *et al.* 2014). El alto riesgo asociado con la modificación de los regímenes climáticos en las montañas afecta los patrones de distribución altitudinal de las especies; en consecuencia, se espera que algunas especies confinadas a las partes más altas de la montaña desaparezcan a causa del cambio climático (Körner *et al.* 2005).

En el trópico, se han documentado algunas tendencias de desplazamiento altitudinal positivo por efectos del cambio climático (Pounds *et al.* 1999; Parmesan 2006; Peh 2007). En Costa Rica, mediante la comparación de la composición y listas de aves tropicales, a través de un gradiente altitudinal, se ha documentado que algunas especies de tierras bajas han comenzado a reproducirse en hábitats de bosques montanos en los últimos 20 años (Pounds *et al.* 1999; Pounds *et al.* 2005). También hay evidencias de que, en un gradiente altitudinal en Perú, las aves tropicales, en respuesta al cambio climático, se han desplazado hacia elevaciones más altas, menos de lo esperado en un período de 41 años (Forero-Medina *et al.* 2011).

Recientemente, el desarrollo y la aplicación de modelos de ocupación se ha enfocado en estimar patrones de ocurrencia de especies y las tasas dinámicas que los determinan (como colonización y extinción), permitiendo hacer inferencias a diferentes escalas (ocupación en una reserva o distribución a nivel nacional) (MacKenzie 2006; MacKenzie *et al.* 2009). Los modelos de ocupación toman en cuenta que la detectabilidad de las especies suele ser imperfecta y podría variar por tipo de hábitat, es decir, que las especies pueden estar presentes en un sitio y no ser detectadas (MacKenzie 2006). En los últimos años, los modelos de ocupación han sido ampliamente utilizados en estudios de la ecología y en procesos tales como el modelado de la distribución de las especies (Kéry *et al.* 2010; Kery *et al.* 2013), modelos de selección de hábitat (Ball *et al.* 2005), ecología de metapoblaciones (Ferraz *et al.* 2007), relaciones entre especies (por ejemplo, competencia) (Yackulic *et al.* 2014), dinámicas de comunidades (Zipkin *et al.* 2009; Ruiz-Gutiérrez *et al.* 2010), entre otros.

La aplicación de modelos de ocupación ha sido aceptada a nivel internacional para la investigación y el monitoreo de poblaciones de vida silvestre a escala de paisaje, ya que poseen un alto grado de credibilidad, debido a que consideran la detectabilidad imperfecta de las especies (MacKenzie 2006). Además, este enfoque tiene muchas ventajas, como el bajo costo en la colecta de datos, existen recomendaciones para los diseños de muestreo (como número de sitios y número de repeticiones), combina diferentes fuentes de información (por ejemplo, conteos, redes, cámaras trampa) y permite incluir diferentes tipos de variables (hábitat, porcentaje de bosque, variables climáticas y tipos de manejo) (MacKenzie 2006). Debido a la amenaza y pérdida del hábitat natural de la biodiversidad, algunos estudios han estimado la ocupación de aves en diferentes hábitats bajo diferentes estrategias de manejo, con el fin de hacer predicciones sobre qué especies y poblaciones están en mayor riesgo (Dorazio *et al.* 2006; Zipkin *et al.* 2010; Ruiz-Gutiérrez y Zipkin 2011). Por lo tanto, los estudios de ocupación se han convertido en una herramienta clave para diseñar estrategias de manejo que cumplan con los objetivos mundiales para la conservación.

En cuanto al posible impacto del cambio climático sobre la biodiversidad, Jones (2011) sugiere que, utilizando modelos de ocupación, puede inferirse en la distribución de especies para proyectar los posibles escenarios futuros de cambio climático y visualizar las variaciones potenciales en la distribución de las especies. Por tanto, el modelo de ocupación de una temporada para una especie, estima la probabilidad de ocupación de especies, modelando función de condiciones climáticas asociados al cambio en la probabilidad de que un sitio esté ocupado. Este modelo permite explorar el cambio en rangos de distribución de las especies a través del tiempo y el espacio, principalmente en casos donde la especie no se detecta con certeza (MacKenzie 2006; Fiske y Chandler 2011).

El presente trabajo se llevó a cabo en bosques maduros protegidos en un gradiente altitudinal de 400 msnm a 3 000 msnm en Costa Rica. Estos bosques brindan servicios ecosistémicos de enorme valor al país, sin embargo, su grado de vulnerabilidad ante el cambio climático se desconoce. Se enfoca a las aves frugívoras debido a que su papel en la dispersión de semillas resulta clave respecto a la capacidad de adaptación del ecosistema. Por esta razón, los objetivos de este estudio son: 1) Estimar la relación funcional entre la

ocupación de aves frugívoras con variables bioclimáticas de temperatura y precipitación y 2) Proyectar cambios en ocupación bajo diferentes escenarios de precipitación y temperatura al año 2050, para las especies de aves frugívoras cuya distribución está correlacionada con variables bioclimáticas.

2. Metodología

2.1. Área de estudio

La investigación se llevó a cabo durante los meses de mayo a julio de 2014 en el gradiente altitudinal denominado "Caribe-Villa Mills". El gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills (en adelante, el GACVM) tiene un área de 227 674 ha, representado por bosques tropicales de montaña. Presenta una orientación nororiente-suroccidente y se encuentra delimitado al norte por el río Reventazón, al sur por el río Matina, y por la divisoria de aguas continental al suroccidente. Tiene una variación altitudinal de los 400 msnm a los 3 000 msnm que se extiende desde el Parque Nacional Barbilla hasta el Parque Nacional Tapantí Macizo de la Muerte (Figura 1).

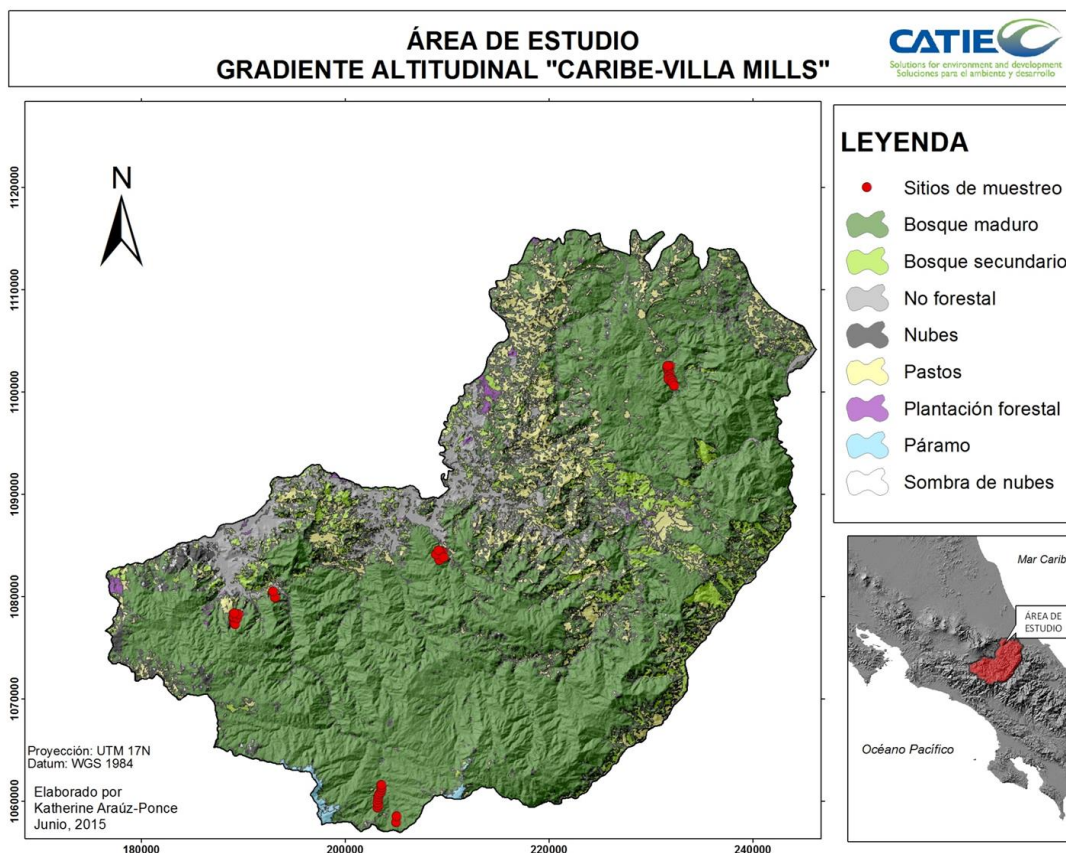


Figura 1. Ubicación de los 43 sitios de muestreo en el gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills en Costa Rica. Fuente: Elaboración propia.

El clima de la zona, de acuerdo con los datos de WorldClim (<http://www.worldclim.org/>), presenta precipitaciones medias anuales que van desde los 2 000 mm hasta 4 000 mm, y temperaturas medias anuales que van desde los 24,4 °C en la parte baja del gradiente, hasta los 10 °C en la parte más alta del gradiente. En la parte alta del GACVM, se encuentra la zona de vida bosque pluvial montano, representado por rodales mixtos de especies del género *Quercus* (*Q. bumelioides*, *Q. costarricensis* y *Q. seemanii*) en la parte media se encuentra el bosque pluvial premontano y montano bajo y en la parte baja se encuentra el bosque muy húmedo premontano (Holdridge 2000). Se establecieron cuatro sitios de muestreos a través del gradiente altitudinal de bosque maduro continuo. Los cuatro sitios fueron identificados como Sitio 1 a ~2 301-2 800 msnm, Sitio 2 a ~1 601-2 300 msnm, Sitio 3 a ~901-1 600 msnm y Sitio 4 a ~300-900 msnm. Los 43 puntos de muestreo estuvieron ubicados dentro de 16 pixeles correspondientes a la información de variables bioclimáticas de WorldClim (www.worldclim.org).

2.2. Métodos de muestreo

Los muestreos de aves se realizaron durante los meses de mayo a julio de 2014 (Brawn *et al.* 1999; Ruiz-Gutiérrez *et al.* 2012). Se efectuaron cuatro visitas a campo, muestreando dos grupos de redes de niebla por cada sitio, durante dos días consecutivos (Ruiz-Gutiérrez *et al.* 2012) y se alternaron los muestreos de las redes con puntos de conteo.

Cada grupo de redes estaba conformado de 10-20 redes de niebla (9 metros de largo x 2 metros alto x 36 mm luz de maya) (10-20 redes de niebla por cada sitio, dependiendo de la facilidad del terreno) (Ruiz-Gutiérrez *et al.* 2012). Estas fueron ubicadas en pares y cada par estaba separado por 40 metros. Los días de captura, las redes fueron operadas durante seis horas (5:30-11:30 a. m.), y fueron revisadas cada 20 a 30 minutos. Todas las aves capturadas fueron identificadas hasta especie utilizando la *Guía de las Aves de Costa Rica* (Stiles y Skutch 2003), y posteriormente fueron liberadas. También se ubicaron diez puntos de conteo a intervalos de 250 metros, paralelo a la pendiente en cada sitio. Durante los conteos, se registraron todas las aves vistas y/o escuchadas durante 10 minutos a menos de 50 metros de distancia máxima de detección. Los puntos de conteos fueron registrados a partir de la salida del sol (5:30 a. m.) hasta las 11:00 a. m.

La configuración espacial para cada sitio de muestreo consistió en que cada grupo de redes estaba separado por 100-300 metros, dependiendo del sitio y la distancia entre el punto de conteo más cercano al primer grupo de redes, que fue de 100 metros o más. Este diseño de muestreo corresponde a una adaptación de la configuración espacial de monitoreo de sobrevivencia para aves residentes tropicales utilizando redes de niebla, propuestas por Ruiz-Gutiérrez *et al.* (2012), como se muestra en la Figura 2.

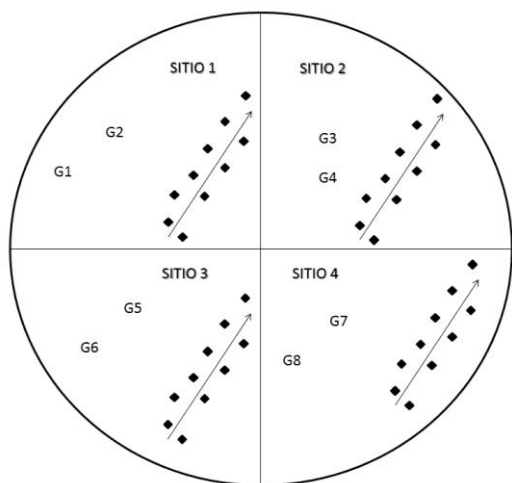


Figura 2. Diseño de muestreo en el gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills. Combinación de metodologías de muestreo con redes de niebla y conteo por puntos. Adaptado de Ruiz-Gutiérrez *et al.* (2012) Nota: G=corresponde a un agrupamiento de 20 redes de niebla, haciendo un total de 40 redes por piso altitudinal; cada rombo de color negro corresponde a cada punto de conteo (10 puntos de conteo por piso altitudinal).

2.3. Selección de variables bioclimáticas

De las 19 variables bioclimáticas proporcionadas por la base de datos mundial WorldClim 1.4 (www.worldclim.org) (Anexo 1), se realizó un análisis de componentes principales (ACP) para seleccionar las que mejor explican las condiciones del sitio, representando el gradiente climático principal para el área de estudio (Figura 3).

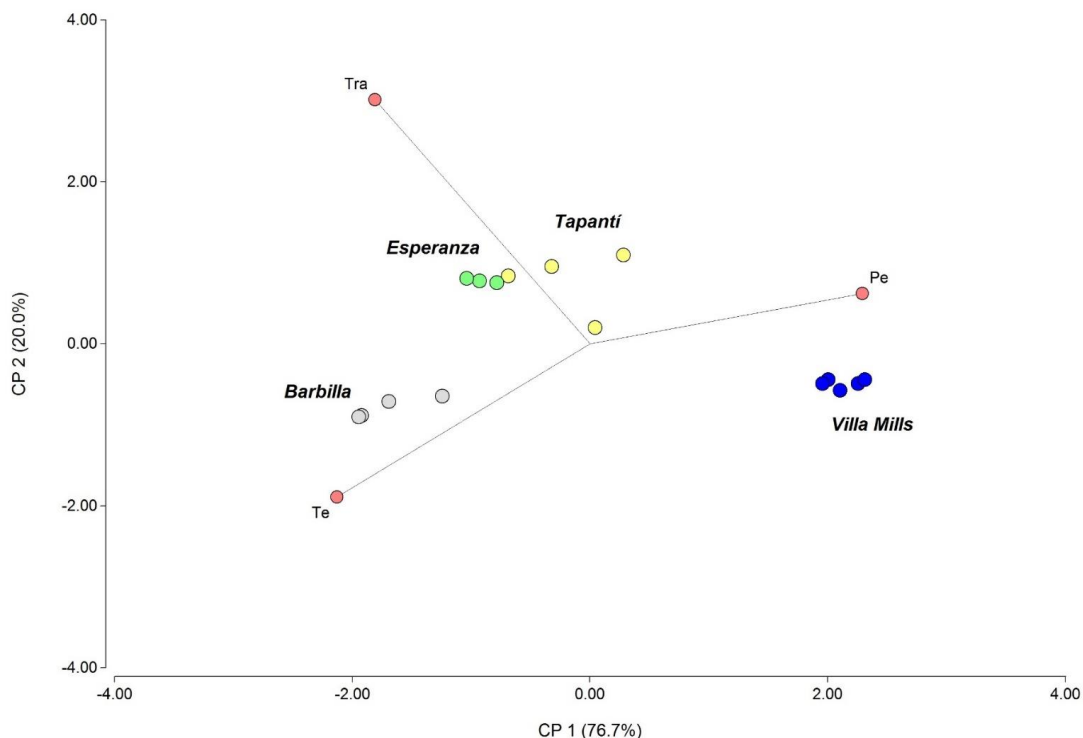


Figura 3. ACP del principal gradiente climático para el área de estudio. Los 43 puntos de muestreo estuvieron ubicados dentro de 16 pixeles correspondientes a la información de variables bioclimáticas. Te: estacionalidad de la temperatura, es mayor en Barbilla y Pe: estacionalidad de la precipitación, es mayor en Villa Mills.

De acuerdo con el ACP, las variables climáticas seleccionadas fueron: 1. La estacionalidad de la temperatura (Te), una medida del cambio de temperatura en el transcurso del año. El coeficiente de temperatura de variación es la relación entre la desviación estándar de las temperaturas medias mensuales para la media de las temperaturas mensuales y se expresa como un porcentaje. Cuanto mayor sea el porcentaje, mayor la variabilidad de la temperatura (Hijmans *et al.* 2005). 2. El rango anual de temperatura, resulta útil al examinar si la distribución de especies se ve afectada por rangos de temperaturas extremas. El rango anual de temperatura es una medida de la variación de la temperatura durante un período determinado (temperatura mínima del mes más frío menos el máximo de temperatura del mes más cálido) y está dada en grados centígrados (Hijmans *et al.* 2005). 3. La estacionalidad de la precipitación (Pe), una medida de la variación en los totales mensuales de precipitación en el transcurso del año. Este índice es el coeficiente de variación de la precipitación mensual y se expresa en porcentaje. Los porcentajes mayores representan una mayor variabilidad de las precipitaciones (Hijmans *et al.* 2005). A continuación, se presentan las estadísticas descriptivas para las variables bioclimáticas seleccionadas actuales y futuras (Cuadro 1 y Anexo 2, 3 y 4).

Cuadro 1. Atributos climáticos actuales del gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills

Variable bioclimática	Media	DE	Min.	Max.
Estacionalidad de la temperatura (%)	58.70	8.10	54.70	76.50
Rango Anual de Temperatura (°C)	11.60	0.84	10.10	12.50
Estacionalidad de la Precipitación (%)	3.90	1.32	2.3	6.3

2.4. Estimación de la ocupación

El diseño de muestreo fue definido basándose en las recomendaciones para modelos estadísticos de ocupación, donde se realizan muestreos secundarios para estimar la probabilidad de detección (MacKenzie *et al.* 2002). Este enfoque resulta útil porque reduce costos y esfuerzo asociados a otros protocolos de monitoreo continuos y maximiza el valor de las probabilidades de reavistamientos, aumentando la proporción de especies detectadas (Ruiz-Gutiérrez *et al.* 2012).

Para la estimación de ocupación, se aplicó el modelo de ocupación para una temporada (MacKenzie 2006) implementado en el paquete *unmarked* (Fiske y Chandler 2011) en el lenguaje estadístico R. Se utilizaron las frecuencias de los historiales de encuentro (detección y no detección) para estimar la probabilidad de que los sitios están ocupados, y estimar las probabilidades de detección de cada especie.

Las historias de detección constituyen un registro de la detección y no de las especies en cada encuesta de cada sitio. Las observaciones x fueron denotadas de la siguiente manera: ($y=1$) para detección o ($y=0$) para no detectadas. Las especies i (1,2,...,203) para los sitios j

(1,2,...43) durante las ocasiones de muestreo k (1, 2, 3, 4). La probabilidad de cada historial de detección de cada sitio se representa con la siguiente ecuación:

$$\Pr (H_i = 1001) = \Psi \times p_1 (1-p_2) (1-p_3) p_4$$

La probabilidad de que el sitio esté ocupado se representa por el parámetro Ψ , si la especie fue detectada en una ocasión de muestreo, se representa como p_j y cuando la especie no fue detectada en una ocasión de muestreo se representa como $(1-p_j)$.

Los modelos fueron elaborados utilizando el paquete *unmarked* en el lenguaje estadístico R (Fiske y Chandler 2011). Se asumió que las probabilidades de ocupación estaban relacionadas linealmente con las variables bioclimáticas (estacionalidad de la temperatura, rango anual de temperatura y estacionalidad de la precipitación) y la elevación, en la escala Logit (Fiske y Chandler 2011). La función *Occu* fue implementada en este modelo para describir las variables de detección y ocupación para modelos de una temporada (MacKenzie *et al.* 2002).

A partir de un modelo global, se generó un conjunto de modelos para cada especie con diferentes combinaciones de variables por detección y ocupación, utilizando la función "dredge" en el paquete *MuMIn* (Barton 2011) en el lenguaje estadístico R. El modelo Global está definido en la siguiente ecuación:

$$\Psi (\text{altitud} + \text{altitud}^2 + \text{Tra} + \text{Te} + \text{Pe}) p (\text{altitud})$$

Donde p es una función de altitud y Ψ es una función de altitud y un efecto cuadrado, más las covariables bioclimáticas (Te: estacionalidad de la temperatura, Pe: estacionalidad de la precipitación y Tra: rango anual de temperatura). El paquete *MuMIn* (Barton 2011) contiene funciones para simplificar la selección del modelo, utilizando el criterio de información de Akaike. Los valores estimados para cada parámetro ponderan por los pesos de AIC de cada modelo, que representa la forma en que los datos apoyan un modelo en relación a todos los demás modelos del conjunto. Estas estimaciones dan resultados con errores estándar e intervalos de confianza que toman en cuenta la incertidumbre del proceso de selección de modelos.

2.5. Modelos predictivos de distribución actual y futura para las especies

Se utilizaron los coeficientes de regresión ponderado de las especies cuya ocupación fue influenciada por las variables bioclimáticas en el gradiente altitudinal. La información de estos coeficientes fue proyectada en mapa de distribución actual utilizando el paquete *raster* en el lenguaje estadístico R (Hijmans y Van Etten 2013)

Para construir los escenarios de cambio climático, se utilizaron capas de Sistema de Información Geográfico en formato ráster con una resolución espacial de 30 segundos ($\sim 1 \text{ km}^2$), obtenidas de la base de datos mundial WorldClim 1.4 (www.worldclim.org), la cual ha sido elaborada a partir de promedios anuales de precipitación, temperaturas máximas y

mínimas para el periodo de 1950-2000. (Hijmans *et al.* 2005). Los escenarios de climas futuros provienen del CMIP5 para el RCP4.5 (Stocker *et al.* 2013). Se utilizó escenarios futuros de 19 de Modelos de Circulación General (GCM, por sus siglas en inglés) del CMIP5. Las climatologías de escala reducida para cada GCM se obtuvieron de un promedio de 20 años para el 2050 (2041-2060). El método de reducción de escala es un enfoque simple conocido como el "método delta", donde las anomalías climáticas de resolución gruesa (GCM modelado es la diferencia entre el futuro y las condicione del clima de referencia) se añaden a la alta resolución climatología (Imbach *et al.* 2015). Para la construcción de los escenarios futuros, se cambiaron los datos climáticos actuales por datos climáticos simulados de los 19 modelos provenientes de escenarios escenario RCP4.5 para proyectar la distribución futura al año 2050 propuesta por IPCC (Stocker *et al.* 2013). La información generada a partir de estos modelos predictivos se proyectó en el paquete *raster* en el lenguaje estadístico R (Hijmans y Van Etten 2013).

3. Resultados

Se registraron 203 especies de aves residentes en 43 puntos de muestreo ubicados entre 400 msnm y 2 872 msnm a través del GACVM, durante cuatro ocasiones para una temporada en el 2014 (Anexo 5). Se reporta que 91 (45 %) especies en el gradiente altitudinal son frugívoras. Estas aves frugívoras pertenecen a 24 familias de frugívoros; la familia Thraupidae (17) obtuvo más representantes, seguidos de los Turdidae (7), Tyrannidae (8), Psittacidae (6) y Trogonidae (6) (Cuadro 2).

Cuadro 2. Familias de aves frugívoras registradas en el gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills durante una temporada

Familias	Número de especies
Bombycillidae	1
Capitonidae	1
Cardinalidae	4
Coerebidae	1
Columbidae	5
Corvidae	2
Cotingidae	2
Cracidae	2
Emberizidae	2
Icteridae	5
Momotidae	1
Odontophoridae	1
Parulidae	3
Picidae	1
Pipridae	4
Psittacidae	6
Ramphastidae	4
Semnornithidae	1
Thraupidae	17
Tinamidae	2
Trogonidae	6
Turdidae	7
Tyrannidae	8
Vireonidae	5

Se obtuvo que la probabilidad de ocupación fue variable para las especies, con un rango de Ψ 0.14 (0.06 SE) a Ψ 0.62 (0.08 SE) a través del gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills. El rango de valores de la probabilidad de detección fue de p 0.13 (0.08 SE) a p 0.68 (0.09 SE) (Cuadro 3).

Cuadro 3. Resultados del modelo de ocupación para una temporada sin covariables para aves frugívoras en el gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills.

Nombre científico	Ocupación				p	Detección		
	Psi	SE	95% IC			SE	95% IC	
<i>Pipra mentalis</i>	0.17	0.06	0.08	0.32	0.55	0.10	0.35	0.73
<i>Pezopetes capitalis</i>	0.25	0.09	0.14	0.41	0.49	0.09	0.32	0.66
<i>Zimmerius vilissimus</i>	0.62	0.08	0.46	0.76	0.60	0.05	0.50	0.70
<i>Chlorospingus ophthalmicus</i>	0.30	0.07	0.17	0.46	0.51	0.08	0.36	0.66
<i>Myadestes melanops</i>	0.38	0.09	0.23	0.57	0.38	0.08	0.24	0.54
<i>Catharus fuscater</i>	0.22	0.08	0.11	0.4	0.37	0.11	0.19	0.58
<i>Tangara icterocephala</i>	0.19	0.06	0.10	0.33	0.68	0.09	0.50	0.82
<i>Euphonia anneae</i>	0.49	0.19	0.18	0.81	0.19	0.08	0.08	0.39
<i>Cacicus uropygialis</i>	0.22	0.08	0.11	0.40	0.37	0.11	0.43	0.79
<i>Patagioenas nigrirostris</i>	0.28	0.07	0.17	0.44	0.66	0.07	0.51	0.78
<i>Turdus plebejus</i>	0.41	0.09	0.25	0.59	0.39	0.08	0.25	0.54
<i>Vireo carmioli</i>	0.24	0.07	0.12	0.41	0.42	0.10	0.25	0.61
<i>Chlorospingus pileatus</i>	0.25	0.08	0.13	0.43	0.38	0.10	0.21	0.58
<i>Chlorophonia callophrys</i>	0.36	0.08	0.23	0.52	0.54	0.07	0.40	0.67
<i>Patagioenas subvinacea</i>	0.14	0.06	0.07	0.29	0.56	0.11	0.35	0.76
<i>Tangara guttata</i>	0.24	0.09	0.11	0.44	0.32	0.11	0.15	0.55
<i>Mionectes olivaceus</i>	0.26	0.09	0.13	0.46	0.34	0.10	0.17	0.55
<i>Corapipo altera</i>	0.17	0.06	0.08	0.32	0.55	0.10	0.35	0.73
<i>Tachyphonus delatrii</i>	0.37	0.14	0.15	0.66	0.22	0.09	0.09	0.44
<i>Chlorothraupis carmioli</i>	0.37	0.11	0.19	0.58	0.30	0.09	0.16	0.49
<i>Ramphastos sulfuratus</i>	0.35	0.10	0.19	0.55	0.34	0.09	0.19	0.52
<i>Mionectes oleagineus</i>	0.10	0.05	0.04	0.23	0.61	0.13	0.35	0.82
<i>Catharus mexicanus</i>	0.48	0.28	0.09	0.89	0.13	0.08	0.04	0.39
<i>Amazona farinosa</i>	0.17	0.06	0.08	0.32	0.50	0.11	0.30	0.70
<i>Electron platyrhynchum</i>	0.44	0.20	0.14	0.79	0.17	0.08	0.06	0.40
<i>Tinamus major</i>	0.31	0.12	0.13	0.58	0.24	0.10	0.10	0.47
<i>Euphonia gouldi</i>	0.22	0.09	0.09	0.43	0.30	0.11	0.13	0.55

De las 27 especies a las que se le realizó el análisis de ocupación mediante el Modelo de ocupación sin covariables, 11 especies obtuvieron un Ψ 0.40-0.70, mientras que las dieciséis especies restantes obtuvieron un $\Psi < 0.30$ (Figura 4).

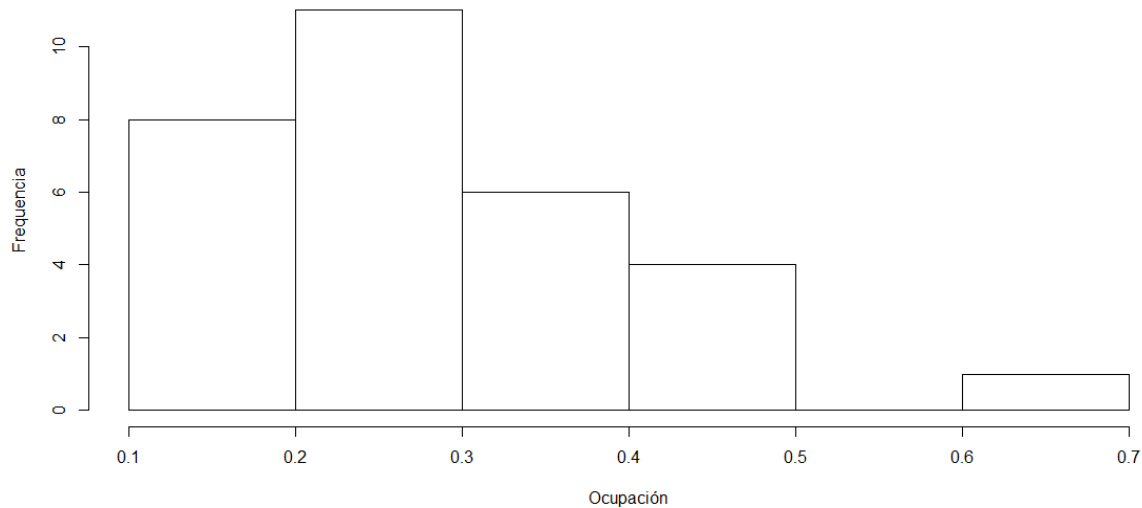


Figura 4. Histograma de ocupación estimada para especies frugívoras en el gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills durante una temporada de muestreo.

Luego, se obtuvo la probabilidad de ocupación por cada punto de muestreo para cada especie y se definió la información válida utilizando los intervalos de confianza para cada resultado. Se halló dos grupos de avifauna frugívora a través del GACVM. Primero, especies asociadas a las tierras altas que se extienden a través del Área de Conservación Pacífico arriba de los 1 500 msnm (Parque Nacional Tapantí) y otras especies de Área de Conservación Caribe (Parque Nacional Barbilla), siendo la parte más baja del gradiente ~400-500 msnm. Las especies *Chlorophonia callophrys*, *Chlorospingus pileatus*; *Mionectes olivaceus* y *Turdus plebejus* se encuentran asociadas a la parte más alta del gradiente arriba de los 1 000 msnm, mientras que *Pipra mentalis*, *Corapipo altera*, *Amazona farinosa*, *Euphonia gouldi* y *Cacicus uropygialis* se encuentran asociadas a la parte más baja del GACVM <500 msnm (Figura 5).

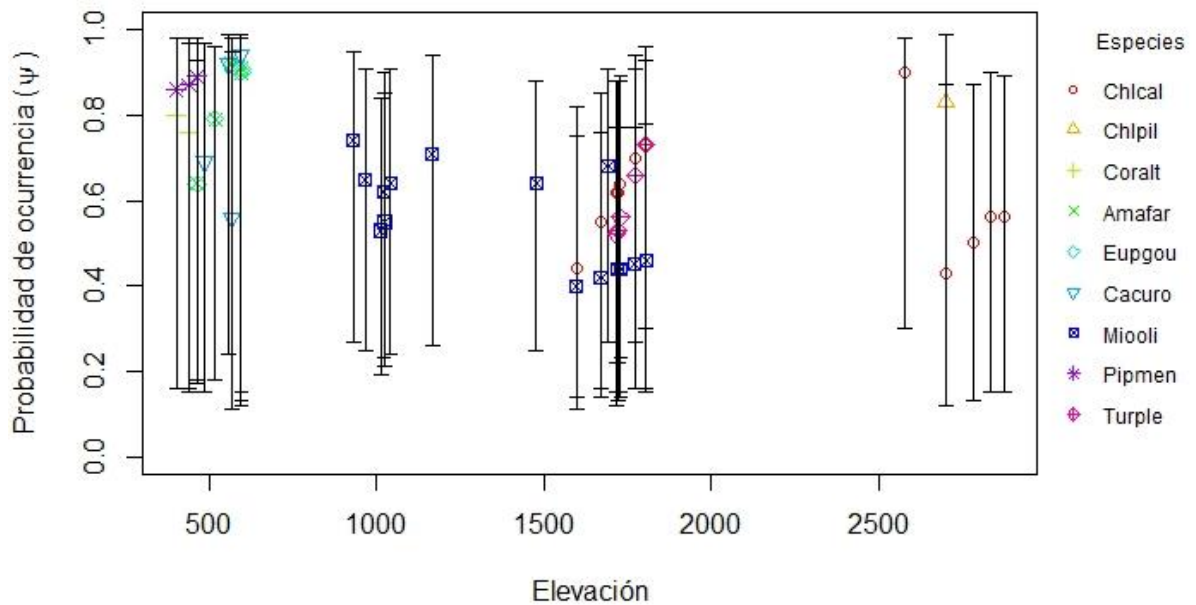


Figura 5. Ocupación de las aves frugívoras a través del Gradiente Altitudinal Caribe-Villa Mills. Chlcal: *Chlorophonia callophrys*; Chlpil: *Chlorospingus pileatus*; Coralt: *Corapipo altera*; Amafar: *Amazona farinosa*; Eupgou: *Euphonia gouldi*; Cacuro: *Cacicus uropygialis*; Miooli: *Mionectes olivaceus*; Pipmen: *Pipra mentalis*; Turple: *Turdus plebejus*.

Entre las especies registradas en la parte más alta del gradiente, se tiene a la *Chlorophonia callophrys*, una especie frugívora endémica entre Costa Rica y Panamá, para esta se obtuvieron resultados de ocupación entre rangos de 1 500-2 800 msnm dentro del gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills; *Chlorospingus pileatus* ocupó un rango de 2 500-2 800msnm; *Mionectes olivaceus* abarcó un rango de 1 000-1 900 msnm, *Turdus plebejus*, un rango de 1 600-2 800msnm. Para las especies registradas en la parte más baja del gradiente que va de los 300-500 msnm *Amazona farinosa* ostentó un rango de 400-590 msnm; *Euphonia gouldi* ocupó un rango de los 400-560msnm y *Pipra mentalis* un rango de 400-560 msnm.

También se consiguió la ocupación para dos especies presentes en tres de los cuatro sitios de muestreo que van desde los 1 000 msnm a 2 500 msnm en el gradiente altitudinal. Se trató de *Tangara icterocephala*, que ocupó un rango de los 1 000-1 800 msnm y *Zimmerius vilissimus*, con un rango de los 400-2 800 msnm, con lo cual se trató de una de las especies registrada en todo el gradiente altitudinal (Figura 6).

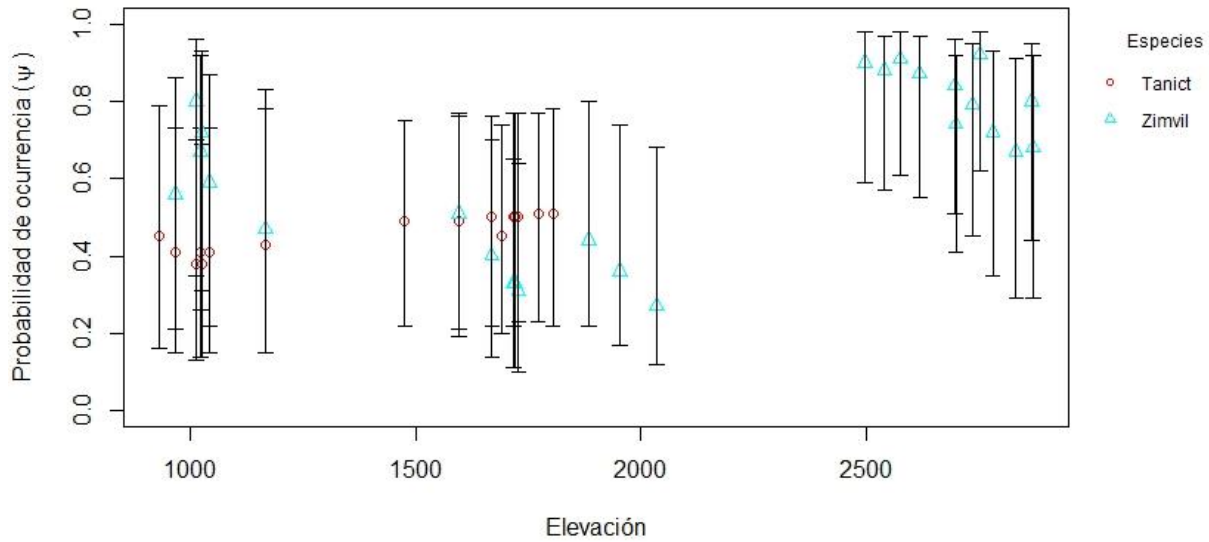


Figura 6. Ocupación de *Tangara icterocephala* y *Zimmerius vilissimus* a través del Gradiente Altitudinal Caribe-Villa Mills.

Modelos predictivos de distribución de las especies actual y futura para *Zimmerius vilissimus*

Se aplicaron los modelos de ocupación para 27 especies frugívoras, de las cuales *Zimmerius vilissimus* tuvo mayor cantidad de datos para estimar los coeficientes de regresión, porque esta especie obtuvo registros en varios puntos de muestreo a través del GACVM. Por esta razón, se presenta el caso de predicción de la distribución actual y futura para esta especie.

A partir del modelo global que incluía todas las covariables predictivas, se generó un conjunto de 32 modelos (Cuadro 4).

Cuadro 4. Resumen del proceso de selección del modelo para *Zimmerius vilissimus*. Los modelos fueron clasificados de acuerdo con el AIC_c.

Modelo	<i>K</i>	AIC _c	ΔAIC	<i>w</i>
Ψ(altitud + Tra)p(altitud)	5	159.11	0.00	0.339
Ψ(altitud + Pe + Tra)p(altitud)	6	160.00	0.89	0.218
Ψ(altitud + Te + Tra)p(altitud)	6	160.29	1.17	0.189
Ψ(altitud + Pe + Te + Tra)p(altitud)	7	160.57	1.46	0.163
Ψ(Te + Tra)p(altitud)	5	163.59	4.47	0.036
Ψ(Tra)p(altitud)	4	165.67	6.56	0.013
Ψ(Pe + Tra)p(altitud)	5	165.94	6.83	0.011
Ψ(Pe + Te + Tra)p(altitud)	6	166.27	7.16	0.009
Ψ(.)p(altitud)	3	167.20	8.09	0.006
Ψ(Pe + Te)p(altitud)	5	167.93	8.82	0.004
Ψ(Te)p(altitud)	4	168.60	9.48	0.003
Ψ(altitud + Te)p(altitud)	5	169.48	10.36	0.002
Ψ(altitud)p(altitud)	4	169.55	10.44	0.002
Ψ(Pe)p(altitud)	4	169.63	10.52	0.002
Ψ(altitud + Pe + Te)p(altitud)	6	170.60	11.49	0.001
Ψ(altitud + Pe)p(altitud)	5	170.84	11.73	0.001
Ψ(altitud + Pe + Tra)p(.)	5	196.53	37.41	0.000
Ψ(altitud + Tra)p(.)	4	196.57	37.45	0.000
Ψ(Tra)p(.)	3	196.98	37.87	0.000
Ψ(altitud + Pe + Te + Tra)p(.)	6	197.88	38.76	0.000
Ψ(Te + Tra)p(.)	4	197.91	38.80	0.000
Ψ(altitud + Te + Tra)p(.)	5	197.92	38.81	0.000
Ψ(Pe + Tra)p(.)	4	198.64	39.52	0.000
Ψ(.)p(.)	2	199.35	40.24	0.000
Ψ(Pe + Te + Tra)p(.)	5	200.37	41.25	0.000
Ψ(Pe)p(.)	3	201.39	42.27	0.000
Ψ(Pe + Te)p(.)	4	201.53	42.41	0.000
Ψ(Te)p(.)	3	201.60	42.49	0.000
Ψ(altitud)p(.)	3	201.61	42.49	0.000
Ψ(altitud + Te)p(.)	4	202.72	43.61	0.000
Ψ(altitud + Pe)p(.)	4	203.13	44.02	0.000
Ψ(altitud + Pe + Te)p(.)	5	204.09	44.98	0.000

Nota: *K* es el número de parámetros; AIC_c es el Criterio de Información de Akaike; ΔAIC si lo modelos difieren con valores de ΔAIC, menor que 2, son considerados igual de parsimoniosos con respecto al modelo que es mejor apoyado (ΔAIC_c=0); *w* es el peso AIC_c del modelo. Las variables utilizadas: Pe es la estacionalidad de la precipitación, Te es la estacionalidad de la temperatura y Tra es el rango anual de temperatura.

Para *Zimmerius vilissimus*, los modelos fueron ordenados de acuerdo con el valor de AIC, que es un criterio que selecciona el modelo más parsimonioso. Además, si los modelos difieren con valores de ΔAIC, menor que 2, son considerados igual de parsimoniosos con respecto al modelo que es mejor apoyado (ΔAIC=0). En este caso, los cuatro primeros

modelos del Cuadro 4 tienen una alta probabilidad de haber generado los datos. Estos cuatro modelos incluyen todas las variables que explican ocupación, pero que ninguna explica mejor por sí misma que en conjunto. El Tra y Te no explica más que altitud y Pe. Todas tienen básicamente el mismo grado de apoyo y eso se puede comparar con el modelo sin covariables, donde se genera ocupación sin covariables.

Luego, se calcularon las predicciones del modelo promediado con sus respectivos errores estándar e intervalos de confianza, basados en el conjunto de modelos del Cuadro 4. De esta manera, se obtuvieron los valores de coeficientes de regresión ponderado de la ocupación para los betas y los parámetros para *Zimmerius vilissimus*. De acuerdo con los valores ponderados de los coeficientes de regresión para *Zimmerius vilissimus*, se consiguieron valores de Ψ 0.84 (0.44-0.97 IC) y p 0.63 (0.50-0.74 IC) (Figura 7).

Al utilizar la función Logit, se estima la probabilidad de que el sitio estuviera ocupado:

$$\text{Logit}(\Psi) = \beta_0 + \beta_1(\text{altitud}) + \beta_2(\text{Tra}) + \beta_3(\text{Pe}) + \beta_4(\text{Te})$$

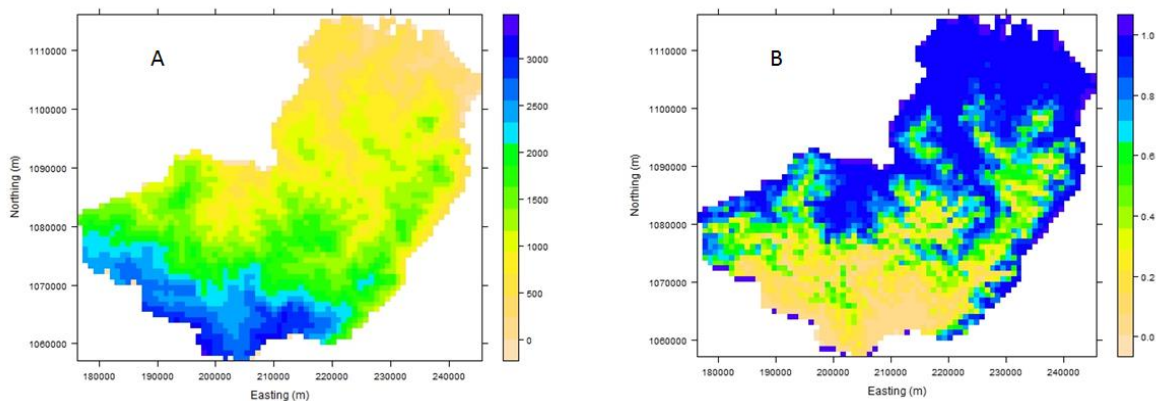


Figura 7. Distribución actual de *Zimmerius vilissimus*. A. Gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills (0-3 000 msnm) y B. Distribución actual en el gradiente altitudinal. Fuente: Elaboración propia.

También, se obtuvo proyecciones para las distribuciones futuras bajo diferentes supuestos de cambios, con el fin de proveer un rango de posibles variaciones de distribución para *Zimmerius vilissimus*, que fue la especie con mayor cantidad de datos. Se utilizó las proyecciones de los 19 modelos del escenario RCP4.5 analizando las proyecciones para el horizonte de tiempo cercano 2050 (Figura 8).

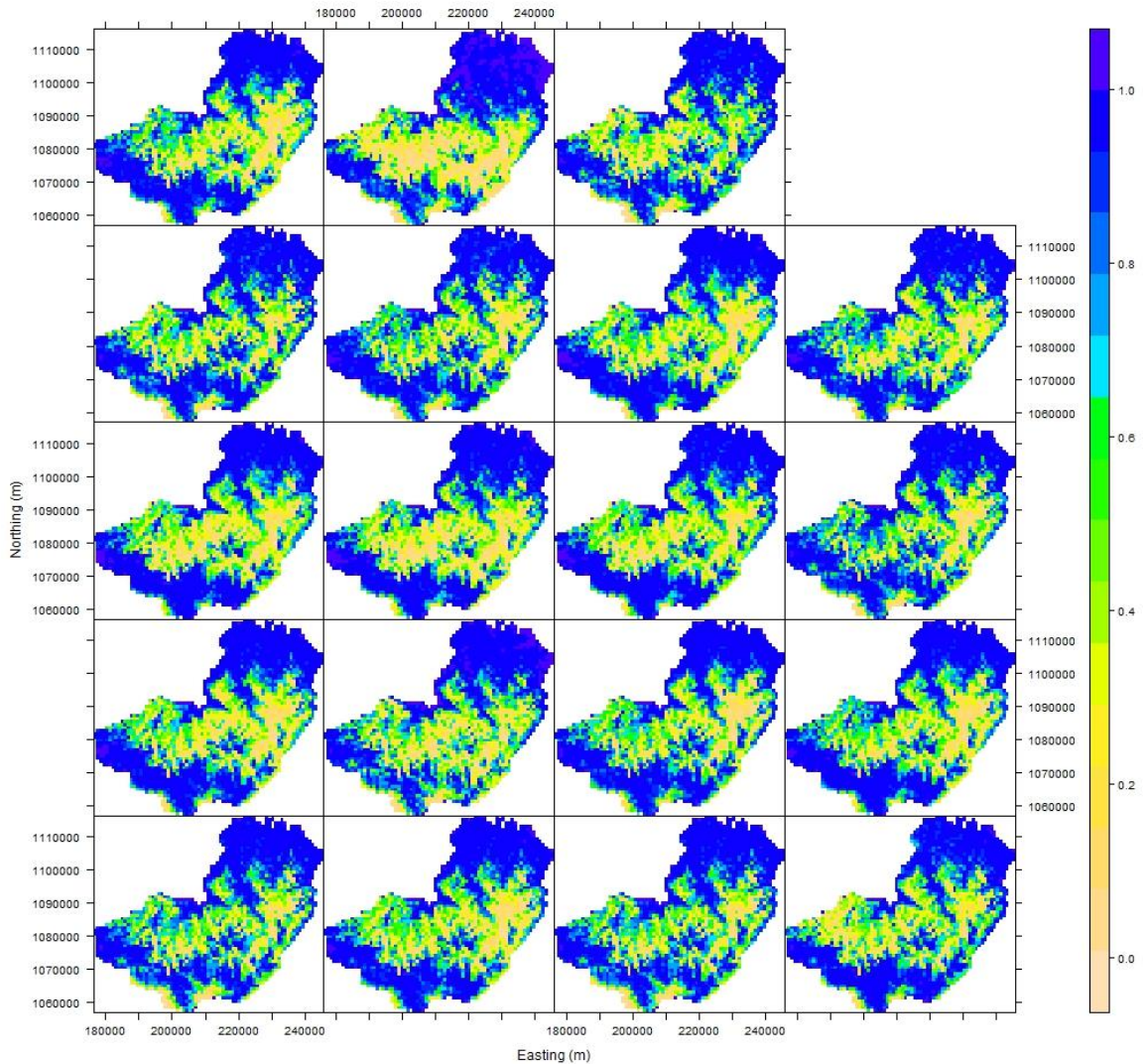


Figura 8. Proyección futura para 19 modelos correspondientes al escenario RCP4.5 muestran el área de distribución potencial de *Zimmerius vilissimus* al año 2050. Fuente: Elaboración propia.

Posteriormente, se proyectaron mapas de cambio que representan los aumentos y disminuciones de la distribución de la especie. Se evaluó, con base en diferentes probabilidades de ocupación, el grado de apoyo de los 19 modelos para cada km² (Figura 9a y Figura 9b).

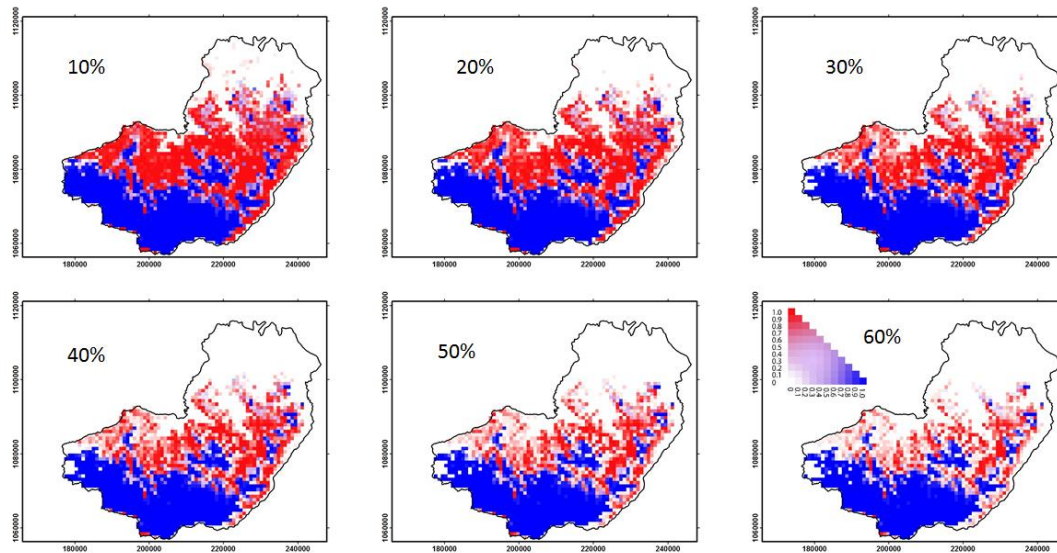


Figura 9a. Distribución futura proyectada al año 2050 de *Zimmerius vilissimus* utilizando el escenario RCP4.5. Estos mapas representan que 18 de los modelos simulan disminuciones entre 10 y 60 % de ocupación para las elevaciones medias (color rojo). Y que del 18 de los modelos simulan un aumento del 10 al 60 % de la ocupación en las elevaciones altas (color azul). Además, que del 0-10 % no habrá cambios en las elevaciones bajas (color blanco). Fuente: Elaboración propia.

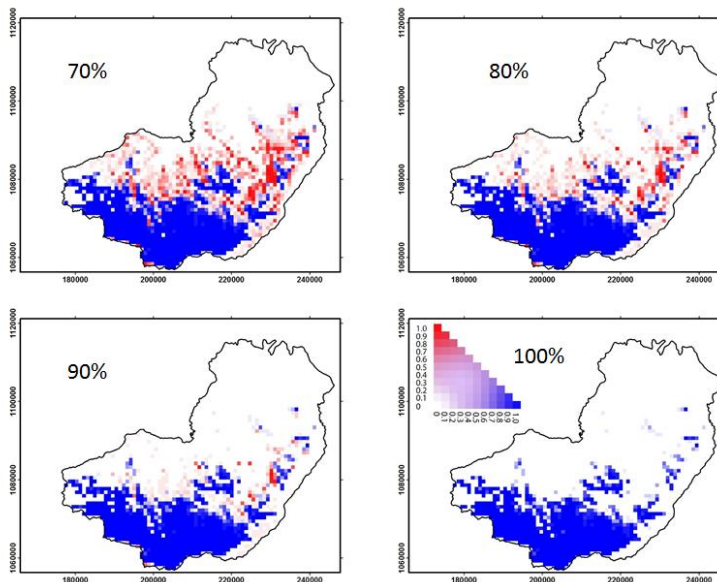


Figura 9b. Distribución futura proyectada al año 2050 de *Zimmerius vilissimus* utilizando el escenario RCP4.5. Estos mapas representan que 18 modelos simulan un aumento del 70 al 100 % de la ocupación en las elevaciones altas (color azul) y que 18 los modelos simulan disminuciones entre el 70-100 % de ocupación para pocos sitios en las elevaciones medias (color rojo). Además, se desprende que cinco modelos simulan que en la mayoría del gradiente no habrá cambios en las elevaciones medias y bajas (color blanco). Fuente: Elaboración propia.

En resumen, del 70-100 % de los 19 modelos para el escenario RCP4.5 simulan una disminución de 10-80 % de la ocupación en las elevaciones medias y 19 de los modelos simulan un aumento del 90-100 % de la ocupación en las elevaciones altas. Estas disminuciones se observan principalmente dentro de las áreas de conservación: el Área de Conservación Cordillera Volcánica Central (ACCV-C) y La Amistad Caribe (ACLA-C), mientras que los aumentos se proyectan para el Área de Conservación La Amistad Pacífico (ACLA-P) (Figura 10).

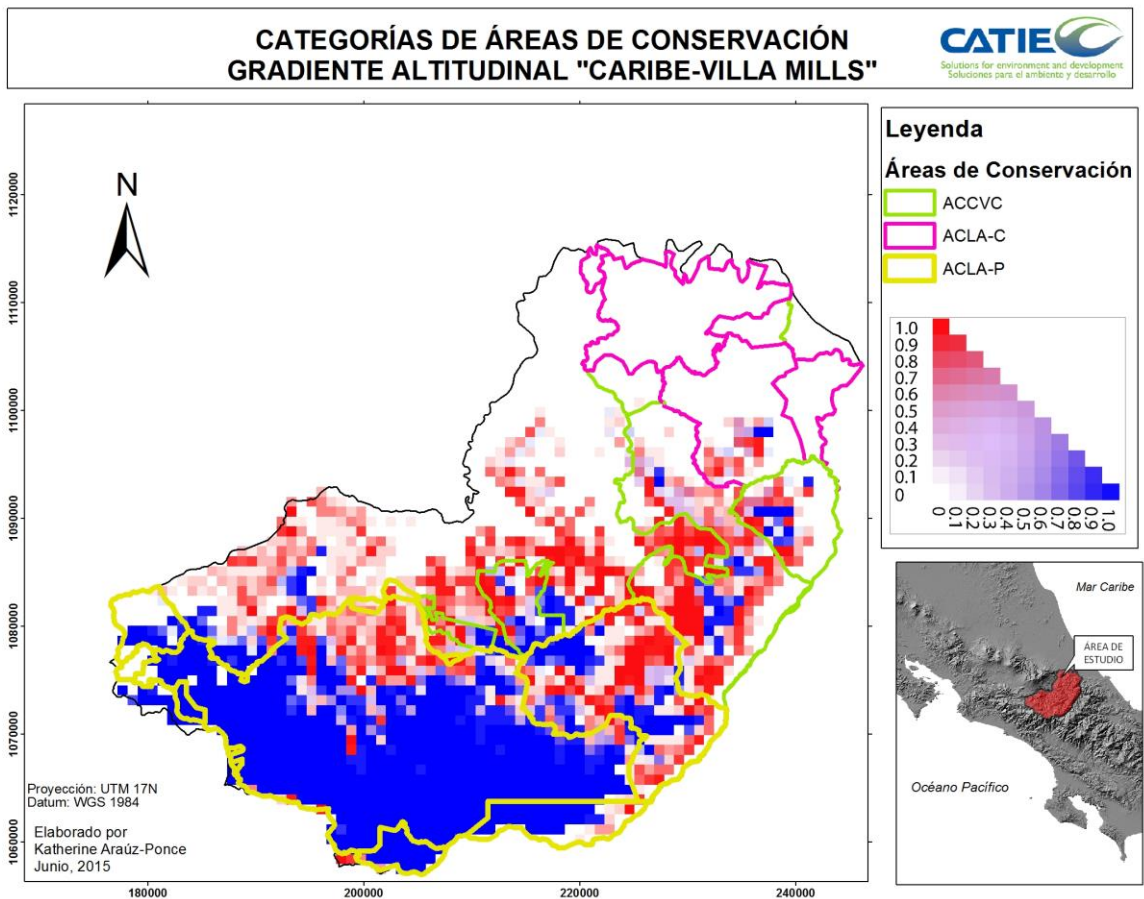


Figura 10. Distribución futura proyectada al año 2050 de *Zimmerius vilissimus* utilizando el escenario RCP4.5.

4. Discusión

Se utilizó una metodología estandarizada para coleccionar datos sobre aves residentes tropicales (Ruiz-Gutiérrez *et al.* 2012). Este estudio es el primero para Costa Rica en utilizar una metodología adecuada para el muestreo de aves residentes y reportar la ocupación utilizando datos de detección y no detección para aves frugívoras en un gradiente altitudinal y proyectar los cambios de distribución con base en los escenarios de cambio climático a futuro.

Se aplicó el modelo de una temporada para una especie, con el fin de estimar la probabilidad de ocupación y detección para cada especie en el GACVM. Estos resultados muestran que las estimaciones de probabilidad de ocupación y detección brindan información sobre la presencia y ausencia para inferir sobre la distribución actual de las especies (MacKenzie 2006). De las dieciséis especies frugívoras, la ocupación fue menos del 30 % y para once especies alcanzó un porcentaje de 40-70 % durante una temporada. Para el resto de las especies, no se consideran los resultados de ocupación cercanos a uno y probabilidades de detección <0.15 , ya que al modelo se le dificulta distinguir entre el sitio donde la especie está genuinamente ausente y el sitio donde simplemente no fue detectada. También, este modelo asume los factores que afectan la probabilidad de que el sitio esté ocupado por la especie a través del tiempo y espacio, principalmente en casos donde esta no se detecta con certeza (MacKenzie 2006).

Las estimaciones de ocupación actual para once especies fueron similares con las descripciones de rangos de distribución realizadas por Stiles y Skutch (2003). Otras especies, como *Chlorophonia callophrys*, *Turdus plebejus* y *Zimmerius vilissimus* tienen probabilidad de ocupación a elevaciones medias y altas en el GACVM, lo que difiere con los primeros estudios realizados por Wolf (1976) y Barrantes (2009), que registraron a estas especies como residentes para tierras altas del sureste de Costa Rica y el occidente de Panamá, las cuales ocurren arriba de los 2 900 msnm.

La distribución actual de las aves frugívoras de acuerdo con las variables climáticas que más influyen en la ocupación de las especies muestra dos grupos de especies asociados a diferentes elevaciones en el GACVM durante el periodo reproductivo. Primero, especies asociadas a las tierras altas que se extienden a través del Área de Conservación Pacífico arriba de los 1 500 msnm (Parque Nacional Tapantí) y otras especies del Área de Conservación Caribe (Parque Nacional Barbilla), siendo la parte más baja del gradiente ~ 300 -500 msnm. Se supone que estas especies tienen un rango de distribución restringido, tal como menciona Janzen (1967), que las especies tropicales tienen rangos estrechos de tolerancia de temperatura en función con la elevación, convirtiendo a algunas especies en especialistas térmicas y elevacionales.

La escasa variación anual de las temperaturas dentro de los trópicos en relación con las regiones templadas puede resultar en barreras fisiológicas más fuertes para la dispersión de especies tropicales (Janzen 1967; Colwell *et al.* 2008; McCain 2009a). Según Parmesan (2006), las especies con distribución restringida particularmente en la cima de las montañas muestran severas contracciones en sus rangos, de modo que se trata de los primeros grupos de especies que se han extinguido debido al cambio climático reciente. Sin embargo, se ha documentado que algunas especies de aves de tierras bajas han empezado a reproducirse en hábitats de bosque nublado montano en los últimos 20 años (Pounds *et al.* 1999; Pounds *et al.* 2005).

En Costa Rica, las residentes frugívoras que se encuentran a elevaciones medias, tienen una mayor tendencia a realizar movimientos estacionales durante diferentes épocas del año, ejemplo de ello, ocho de las once aves frugívoras reportadas para este estudio llevan a cabo movimientos estacionales en búsqueda de alimento fuera de la época de reproducción (Stiles y Skutch 2003). Entre ellas, *Corapipo altera*, *Chlorophonia callophrys*, *Cacicus uropygialis*, *Mionectes olivaceus*, *Pipra mentalis*, *Turdus plebejus*, *Tangara icterocephala* y por último *Zimmerius vilissimus*, que tiene un amplio rango de dispersión, según lo observado en este estudio.

Si se considera que la distribución actual de cada especie es distinta, sus respuestas de desplazamiento frente a impactos del cambio climático podrían resultar diferentes. En este estudio, se registra que *Chlorospingus pileatus*, especie endémica de las tierras altas entre Panamá y Costa Rica, podría comprender una de las más vulnerables al cambio climático, debido a que su población está confinada a altas elevaciones, arriba de los 2 500 msnm. En regiones montañosas, se espera que las especies presenten mayores restricciones laterales y verticales para su distribución (McCain 2009b; La Sorte y Jetz 2010). Asimismo, como consecuencia de su alta vulnerabilidad a los cambios de temperatura en zonas de montaña, podría esperarse que el impacto del cambio climático resulte más severo en las regiones tropicales (Tewksbury *et al.* 2008). Muy probablemente, las aves especialistas en las partes más altas del gradiente se vean más vulnerables a sufrir reducciones en sus poblaciones a causa del cambio climático.

Se evalúan los cambios en el comportamiento de la precipitación y temperatura porque existe una tendencia de aumento en dichos factores para el trópico (Stocker *et al.* 2013). Con el fin de evaluar las distribuciones de especies a través del gradiente, utilizando datos climáticos como predictores, se selecciona a *Zimmerius vilissimus*, ya que esta fue una de las especies que presentó mejores datos para las predicciones de distribución actuales y futuras. Resulta interesante el papel de dicha especie en la dinámica del bosque, pues se le considera un frugívoro especializado que consume el 77 % de Loranthaceae y Eremolepidaceae (Sargent 1994). En Costa Rica, cerca de 58 familias de plantas son hospederas de 38 especies de Loranthaceae (Lobo 2003).

En los cambios de la distribución de *Zimmerius vilissimus*, utilizando escenarios de cambio climático al 2050, se observa un desplazamiento ascendente en la elevación, el cual va de sur a norte en el GACVM. Se predice que del 70-100 % de los 19 modelos para el escenario RCP4.5 simulan una disminución de 10-80 % de la ocupación en las elevaciones medias y 19 de los modelos prevén un aumento del 90-100 % de la ocupación en las elevaciones altas.

Estas disminuciones se observan principalmente dentro de las áreas de conservación: el Área de Conservación Cordillera Volcánica Central (ACCV-C) y Área de Conservación La Amistad Caribe (ACLA-C), mientras que los aumentos se proyectan para el Área de Conservación La Amistad Pacífico (ACLA-P). La utilización del escenario RCP4.5 de impacto moderado puede dar una buena idea de los posibles cambios de distribución a futuro de las especies bajo un contexto de cambio no tan extremista. La evidencia que presenta esta

investigación predice que, con un promedio de temperatura media global de 1,4 °C para el escenario RCP4.5, es suficiente para encontrar cambios en los patrones de distribución de las aves frugívoras, en particular para *Zimmerius vilissimus*.

Las predicciones futuras muestran que *Zimmerius vilissimus* se desplazará pendiente arriba, lo cual resulta posible, pues el GACVM mantiene un trayecto de bosque maduro continuo que al parecer cuenta con óptimas condiciones abióticas para las especies y sin cambios notables de uso de suelo. Al tratarse este del primer estudio sobre distribución de aves en dicho gradiente altitudinal, apenas se tienen indicios de cómo se están comportando las especies. Estudios más profundos sobre las interacciones de las especies se tornan necesarios. Hay registros de otras especies que no son tan móviles como lo es *Zimmerius vilissimus*, por lo tanto, si se producen cambios en la competencia con otras especies, estas podrían verse afectadas, trayendo como consecuencias retrasos en las respuestas de desplazamiento y adaptación, siendo más vulnerables a extinciones.

Algunas especies tropicales podrían tener dificultades para su desplazamiento a través de las "barreras fisiológicas" que envuelve un gradiente de temperatura y precipitación (Janzen 1967). Sin embargo, este podría no ser el caso para *Zimmerius vilissimus*, ya que Ghalambor *et al.* (2006) sugiere que las aves, al tener alta movilidad, pueden no recibir afectación por los pasos altos de las montañas tropicales. Además, se ha documentado que las aves frugívoras tropicales son sensibles a cambios estacionales, ya que dependen de distintos recursos variables en espacio y tiempo (Levey y Stiles 1994), permitiendo una alta movilidad a través del paisaje. El comportamiento migratorio de las aves de Costa Rica señala una mayor probabilidad de desplazamiento frente al cambio climático, para así mantener sus poblaciones viables.

El desplazamiento de las especies hacia arriba debido a la presión en las tierras bajas puede conducir a las montañas tropicales como refugios claves para la conservación de la biodiversidad. Para las montañas de Tapantí, cabe considerar que las aves podrían tener muchas ventajas para mantener sus poblaciones viables, ya que este sitio conecta con un área binacional, contando con mayor terreno para su desplazamiento. Aparte, las aves residentes del GACVM tienen más oportunidad de moverse hacia mayores elevaciones, porque las características del bosque lluvioso de las Tierras bajas del Caribe se parecen más a las zonas de montañas, comparadas con el bosque seco del Caribe de Monteverde, donde los cambios fenológicos resultan más drásticos y, en consecuencia, eso afectaría la adaptabilidad de las especies, o bien los movimientos hacia zonas más altas (Janzen 1991).

5. Recomendaciones

El GACVM presenta un escenario completo para evaluar la dinámica entre las complejas comunidades de aves, ya que estas dependen de la heterogeneidad espacial del bosque para vivir y así se podría explicar mejor los movimientos estacionales. A través de los años, los estudios repetitivos en este gradiente servirán como herramienta para entender la influencia de las variables bioclimáticas sobre la distribución de aves frugívoras y sus respuestas en

función con el cambio global. No puede predecirse con precisión el momento en que se manifestará en el futuro una tendencia de calentamiento, sin embargo, el entendimiento de los futuros cambios de distribuciones provee una línea base para evaluar variaciones en los sistemas de bosques tropicales de montaña para Costa Rica.

Aunque el estudio se encuentra en un bosque continuo, es importante reconocer que los objetivos de conservación deben abarcar una escala más amplia, debido a la alta movilidad de las especies. Además, considerar que este estudio no capta la variabilidad de acuerdo con la topografía, lluvias locales, la formación de nubes, la hidrología, patrones de alteración como el tipo de suelo y las interacciones bióticas hacen que las predicciones aún sean inciertas, por tanto, se requiere considerar e incluir otras variables que afectan la ocupación de las especies.

Se torna fundamental aprender, desarrollar y determinar una gestión adecuada para los recursos del sistema de interés. Debido al acelerado calentamiento global, son necesarias estas estimaciones y modelos para predecir la respuesta de las especies frente al cambio climático (Nichols y Williams 2006; Jones 2011). Para estudios futuros, es necesario considerar zonas fuera de las áreas protegidas, ya que la ocupación de las especies depende de su historia natural, es decir, de su territorialidad, densidad en el espacio, comportamiento e interacciones con otras especies y el tamaño de su rango de hábitat. Tomar en cuenta estas características que definen individualmente a cada especie, o cómo estas se comportan en presencia de otras, permite comprender las dinámicas y comportamiento del sistema que se está monitoreando (MacKenzie 2004). Para especies que tienen amplios rangos de distribución (en muchos casos mayores al área de muestreo), las estimaciones tienden a ser sesgadas, ya que las especies pueden encontrarse en otra parte de su "*home range*" durante el muestreo.

Para las distribuciones de especies, resulta de gran interés conocer cómo serán los cambios de dichos datos en el tiempo. Al utilizar los modelos de ocupación es posible implementar programas de monitoreo para evaluar a escala espacial y temporal no solo las aves frugívoras, sino la diversidad biológica con el fin de realizar un manejo adaptativo para las Áreas de Conservación de Costa Rica. Se ocupa que un buen diseño de muestreo obtenga resultados relevantes para acercarse y entender lo que realmente está pasando en el ecosistema (Yoccoz *et al.* 2001). Para estimar ocupación, se requiere como mínimo de dos visitas a campo, sin embargo, este estudio muestra que cuatro visitas no resultaron suficientes. Por esta razón, es necesario realizar más repeticiones e inclusión de otras variables para obtener resultados más robustos.

Con el fin de tomar correctas decisiones de manejo, los estudios y programas de monitoreos deben ser diseñados para proveer información sobre la probabilidad de detección (muestreos repetitivos), en conjunto con métodos apropiados de análisis. Si se considera que la especie puede estar presente en los trópicos, pero la baja densidad de sus poblaciones, plumajes crípticos o territoriales, la hace menos visible y por tanto, pueden dificultar su detección y llevar a malas decisiones de manejo (MacKenzie 2006). La planificación y

desarrollo de un diseño de muestreo eficiente y repetible proporciona la colecta de registros y variables ambientales localizados. Por esta razón, la proporción de sitios ocupados por las especies ayuda a identificar los lugares que contengan un alto valor para priorizar su protección.

6. Conclusión

Se encontró dos grupos de especies asociados a diferentes elevaciones en el GACVM durante el periodo reproductivo. Primero, especies relacionadas con las tierras altas, que se extienden a través del Área de Conservación Pacífico arriba de los 1 500 msnm (Parque Nacional Tapantí) y otras especies del Área de Conservación Caribe (Parque Nacional Barbilla) constituían la parte más baja del gradiente ~300-500 msnm. *Zimmerius vilissimus* fue la especie que obtuvo más registros en todo el GACVM.

Se proyectó la distribución actual y futura para *Zimmerius vilissimus*, ya que esta fue la única especie con mayor número de detecciones a lo largo del gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills. La altitud y las variables climáticas estacionalidad de la temperatura, rango anual de temperatura y estacionalidad de la precipitación tuvieron el mismo grado de apoyo para la estimación de la probabilidad de ocupación, lo que permitió inferir en la distribución actual de *Zimmerius vilissimus*.

Para dicha especie, se predice al año 2050 un desplazamiento positivo de las elevaciones medias hacia la parte más alta del gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills en Costa Rica. Estos resultados proveen una mejor evidencia de los potenciales impactos del cambio climático sobre la biodiversidad, al tratarse de uno de los primeros estudios ejemplares del impacto del cambio climático sobre aves tropicales para ecosistemas tropicales de montaña de Centroamérica. Para futuros estudios sobre el impacto del cambio climático en una zona tan diversa como los gradientes altitudinales, que presentan rangos estrechos de temperatura y precipitación, se debe incluir más pisos altitudinales e incrementar las repeticiones en puntos de muestreo para captar la distribución de especies que tienen rangos muy restringidos.

7. Agradecimientos

Al CATIE y al Servicio Alemán de Intercambio Académico (DAAD) por el apoyo financiero brindado a través del programa regional de becas para Centroamérica, con el fin de que realizara mis estudios de maestría. A Viviana Ruiz-Gutiérrez, Bryan Finegan, Diego Delgado, Juan Carlos Zamora. Al SINAC y tanto a los administradores como guardaparques de las Áreas de Conservación Pacífico y Caribe de Costa Rica. A todo el equipo técnico y voluntarios en la investigación de campo.

8. Literatura citada

Ball, L.C.; Doherty Jr, P.F.; McDONALD, M.W. 2005. An occupancy modeling approach to evaluating a Palm Springs ground squirrel habitat model. *Journal of Wildlife Management* 69 (3): 894-904.

- Barrantes, G. 2009. The role of historical and local factors in determining species composition of the highland avifauna of Costa Rica and western Panamá. *Revista de Biología Tropical* 57: 333-346.
- Barton, K. 2011. MuMIn: Multi-model inference. R package version 1.0. 0. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. See <http://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>.
- Brawn, J.; Karr, J.; Nichols, J.; Robinson, W. 1999. Demography of forest birds in Panama: How do transients affect estimates of survival rates. *In* Proceedings of the International Ornithological Congress 1999. p. 297-305.
- Cifuentes Jara, M. 2009. ABC del cambio climático en Mesoamérica. CATIE, Turrialba, 83 p.
- Colwell, R.K.; Brehm, G.; Cardelús, C.L.; Gilman, A.C.; Longino, J.T. 2008. Global warming, elevational range shifts, and lowland biotic attrition in the wet tropics. *Science* 322 (5899): 258-261.
- Dorazio, R.M.; Royle, J.A.; Söderström, B.; Glimskär, A. 2006. Estimating species richness and accumulation by modeling species occurrence and detectability. *Ecology* 87 (4): 842-854.
- Ferraz, G.; Nichols, J.D.; Hines, J.E.; Stouffer, P.C.; Bierregaard, R.O.; Lovejoy, T.E. 2007. A large-scale deforestation experiment: effects of patch area and isolation on Amazon birds. *science* 315 (5809): 238-241.
- Fiske, I.; Chandler, R. 2011. unmarked: An R package for fitting hierarchical models of wildlife occurrence and abundance. *Journal of Statistical Software* 43 (10): 1-23.
- Forero-Medina, G.; Terborgh, J.; Socolar, S.J.; Pimm, S.L. 2011. Elevational ranges of birds on a tropical montane gradient lag behind warming temperatures. *PloS one* 6 (12): e28535.
- Ghalambor, C.K.; Huey, R.B.; Martin, P.R.; Tewksbury, J.J.; Wang, G. 2006. Are mountain passes higher in the tropics? Janzen's hypothesis revisited. *Integrative and Comparative Biology* 46 (1): 5-17.
- Hannah, L.; Lovejoy, T.; Scheider, S. 2005. Biodiversity and Climate Change in Context. *In* Lovejoy, T.E.; Hannah, L. eds. 2005. Biodiversity and climate change. London, Yale University Press. p. 3-14.
- Hijmans, R.; Van Etten, J. 2013. raster: Geographic data analysis and modeling. R package version 2.0-41
- Hijmans, R.J.; Cameron, S.E.; Parra, J.L.; Jones, P.G.; Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25 (15): 1965-1978.
- Holdridge, L.E. 2000. El diagrama de las zonas de vida. *Ecología basada en zonas de vida*, 5ta Reimp., Editorial IICA, San José, Costa Rica: 13-26.

- Imbach, P.; Locatelli, B.; Zamora, J.C.; Fung, E.; Calderer, L.; Molina, L.; Ciais, P. 2015. Impacts of climate change on ecosystem hydrological services of Central America: Water availability *In* Chiabai, A. ed. 2015. Climate Change Impacts on Tropical Forests in Central America: An Ecosystem Service Perspective. p. 65-90.
- Janzen, D. 1991. Historia natural de Costa Rica.
- Janzen, D.H. 1967. Why mountain passes are higher in the tropics. *American Naturalist*: 233-249.
- Jetz, W.; Wilcove, D.S.; Dobson, A.P. 2007. Projected impacts of climate and land-use change on the global diversity of birds. *PLoS biology* 5 (6): e157.
- Jones, J.P.G. 2011. Monitoring species abundance and distribution at the landscape scale. *Journal of Applied Ecology* 48 (1): 9-13.
- Kery, M.; Guillera-Arroita, G.; Lahoz-Monfort, J.J. 2013. Analysing and mapping species range dynamics using occupancy models. *Journal of Biogeography* 40 (8): 1463-1474.
- Kéry, M.; Gardner, B.; Monnerat, C. 2010. Predicting species distributions from checklist data using site-occupancy models. *Journal of Biogeography* 37 (10): 1851-1862.
- Körner, C.; Ohsawa, M.; Spehn, E.; Berge, E.; Bugmann, H.; Groombridge, B.; Thomas, H.; Ives, J.; Jodha, N.; Messerli, B.; Price, M.; Reasoned, M.; Rodgers, A.; Thonell, J.; Yashino, M.; Baron, J.; Barry, R.; Blais, J.; Bradley, R.; Hofstede, R.; Kapos, V.; Leavitt, P.; Monson, R.; Nagy, L.; Schindler, D.; Vinebrooke, R.; Watanabe, T. 2005. Mountain Systems. *In* Hassan, R.; Scholes, R.; Ash, N. eds. 2005. Ecosystems and human well-being: current state and trends, Millennium Ecosystem Assessment. Washington, DC, Island press. p. p. 681-716.
- La Sorte, F.; Jetz, W. 2010. Avian distributions under climate change: towards improved projections. *The Journal of experimental biology* 213 (6): 862-869.
- Levey, D.J.; Stiles, F.G. 1994. Variabilidad de recursos, habitat y movimientos estacionales en aves neotropicales: implicaciones para la evolución de la migración a larga distancia. *Bird Conservation International* 4 (2-3): 109-113.
- Lobo, S. 2003. Los hospederos de las plantas hemiparásitas dela familia Loranthaceae (sl.) en Costa Rica. *LANKESTERIANA*: 17.
- MacKenzie, D.I.; Nichols, J.D.; Lachman, G.B.; Droege, S.; Andrew Royle, J.; Langtimm, C.A. 2002. Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology* 83 (8): 2248-2255.
- MacKenzie, D.I.; Bailey, L.L.; Nichols, J. 2004. Investigating species co-occurrence patterns when species are detected imperfectly. *Journal of Animal Ecology* 73 (3): 546-555.
- MacKenzie, D.I. 2006. Occupancy estimation and modeling: inferring patterns and dynamics of species occurrence. Academic Press.

- MacKenzie, D.I.; Nichols, J.D.; Seamans, M.E.; Gutiérrez, R. 2009. Modeling species occurrence dynamics with multiple states and imperfect detection. *Ecology* 90 (3): 823-835.
- McCain, C.M. 2009a. Vertebrate range sizes indicate that mountains may be 'higher' in the tropics. *Ecology letters* 12 (6): 550-560.
- _____. 2009b. Global analysis of bird elevational diversity. *Global Ecology and Biogeography* 18 (3): 346-360.
- Nichols, J.D.; Williams, B.K. 2006. Monitoring for conservation. *In*. 2006. *Trends in Ecology & Evolution*. England, p. 668-673.
- Parmesan, C.; Yohe, G. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421 (6918): 37-42.
- Parmesan, C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*: 637-669.
- Peh, K.S. 2007. Potential effects of climate change on elevational distributions of tropical birds in Southeast Asia. *The Condor* 109 (2): 437-441.
- Pimm, S.; Jenkins, C.; Abell, R.; Brooks, T.; Gittleman, J.; Joppa, L.; Raven, P.; Roberts, C.; Sexton, J. 2014. The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection. *Science* 344 (6187): 1246-1252.
- Pounds, J.A.; Fogden, M.P.; Campbell, J.H. 1999. Biological response to climate change on a tropical mountain. *Nature* 398 (6728): 611-615.
- Pounds, J.A.; Fogden, M.P.L.; Masters, K.L. 2005. Case study: responses of natural communities to climate change in a highland forest. *In* Lovejoy, T.E.; Hannah, L. eds. 2005. *Climate change and biodiversity* London, Yale University Press. p. 70-74.
- Ruiz-Gutiérrez, V.; Zipkin, E.F.; Dhondt, A.A. 2010. Occupancy dynamics in a tropical bird community: unexpectedly high forest use by birds classified as non-forest species. *Journal of Applied Ecology* 47 (3): 621-630.
- Ruiz-Gutiérrez, V.; Zipkin, E.F. 2011. Detection biases yield misleading patterns of species persistence and colonization in fragmented landscapes. *Ecosphere* 2 (5): art61.
- Ruiz-Gutiérrez, V.; Doherty Jr, P.F.; Martínez, S.C.; Schondube, J.; Munguía, H.V.; Iñigo-Elias, E. 2012. Survival of resident neotropical birds: considerations for sampling and analysis based on 20 years of bird-banding efforts in Mexico. *The Auk* 129 (3): 500-509.
- Sargent, S. 1994. Seed dispersal of mistletoes by birds in Monteverde, Costa Rica. Cornell University, January.
- Stiles, F.G.; Skutch, A.F. 2003. *Guía de aves de Costa Rica*. Editorial INBio. 571 p.

- Stocker, T.; Qin, D.; Plattner, G.; Tignor, M.; Allen, S.; Boschung, J.; Nauels, A.; Xia, Y.; Bex, B.; Midgley, B. 2013. IPCC, 2013: climate change 2013: the physical science basis. Contribution of working group I to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change.
- Tewksbury, J.J.; Huey, R.B.; Deutsch, C.A. 2008. Putting the Heat on Tropical Animals. *Science* 320 (5881): 1296-1297.
- Thomas, C.D.; Cameron, A.; Green, R.E.; Bakkenes, M.; Beaumont, L.J.; Collingham, Y.C.; Erasmus, B.F.N.; de Siqueira, M.F.; Grainger, A.; Hannah, L.; Hughes, L.; Huntley, B.; van Jaarsveld, A.S.; Midgley, G.F.; Miles, L.; Ortega-Huerta, M.A.; Townsend Peterson, A.; Phillips, O.L.; Williams, S.E. 2004. Extinction risk from climate change. *Nature* 427 (6970): 145-148.
- Wolf, L.L. 1976. Avifauna of the Cerro de la Muerte Region Costa Rica. Avifauna de la región del Cerro de la Muerte Costa Rica. *American Museum Novitates*. (2606): 1-37.
- Yackulic, C.B.; Reid, J.; Nichols, J.D.; Hines, J.E.; Davis, R.; Forsman, E. 2014. The roles of competition and habitat in the dynamics of populations and species distributions. *Ecology* 95 (2): 265-279.
- Yoccoz, N.G.; Nichols, J.D.; Boulinier, T. 2001. Monitoring of biological diversity in space and time. *Trends in Ecology & Evolution* 16 (8): 446-453.
- Zipkin, E.F.; DeWan, A.; Andrew Royle, J. 2009. Impacts of forest fragmentation on species richness: a hierarchical approach to community modelling. *Journal of Applied Ecology* 46 (4): 815-822.
- Zipkin, E.F.; Royle, J.A.; Dawson, D.K.; Bates, S. 2010. Multi-species occurrence models to evaluate the effects of conservation and management actions. *Biological Conservation* 143 (2): 479-484.

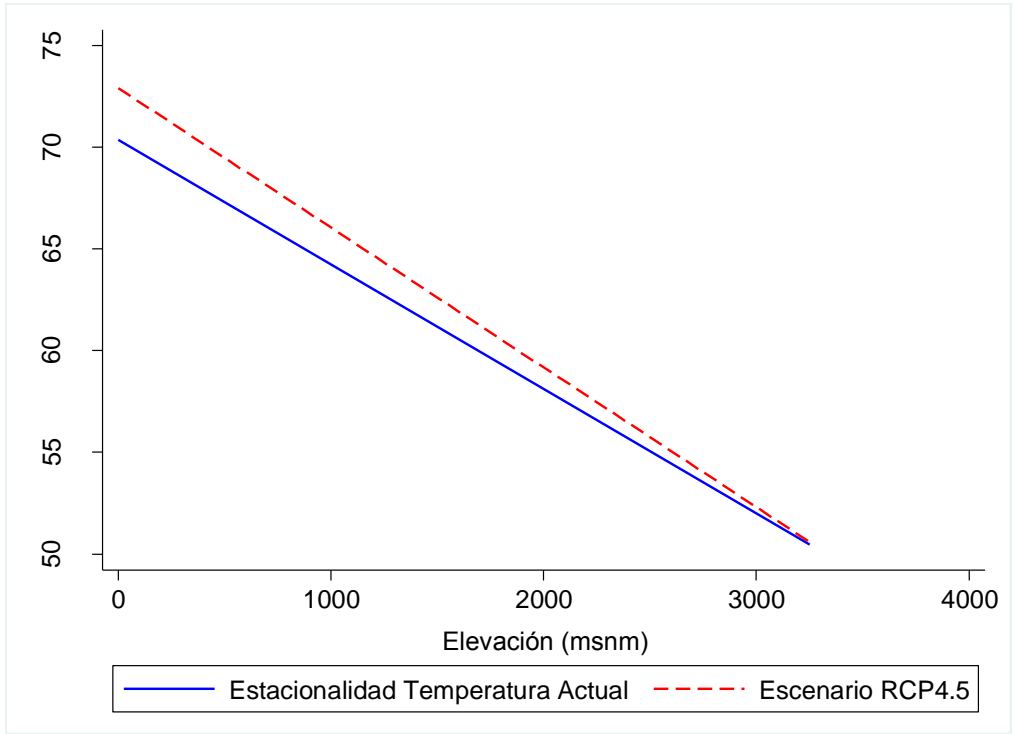
CAPÍTULO III

RESULTADOS E INFORMACIÓN COMPLEMENTARIA

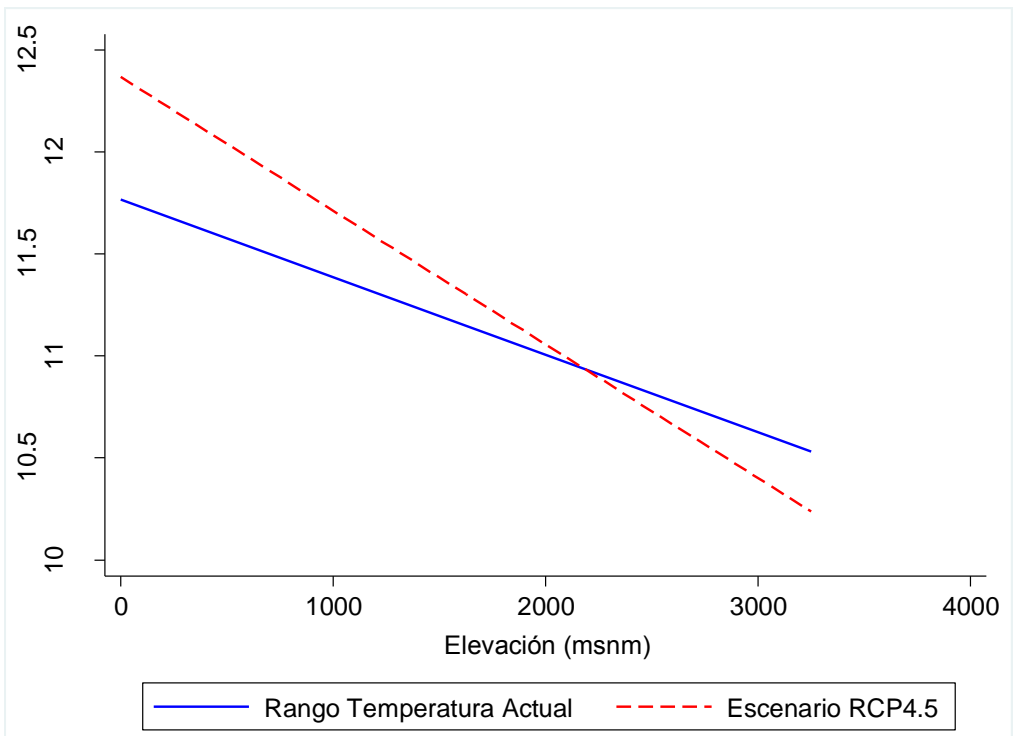
Anexo 1. Variables bioclimáticas evaluadas para explicar la distribución actual de las aves frugívoras.

Abreviatura	Nombre de la variable bioclimática	Unidad de medición
Tma	Temperatura media anual	°C
Tmrd	Temperatura media del rango diario	°C
Ti	Isotermalidad	%
Te	Estacionalidad de la temperatura	°C
Txcm	Temperatura máxima del mes más cálido	°C
Tnfm	Temperatura mínima del mes más frío	°C
Tra	Rango anual de temperatura	°C
Tmht	Temperatura media del trimestre más húmedo	°C
Tmst	Temperatura media del trimestre más seco	°C
Tmct	Temperatura media del trimestre más cálido	°C
Tmft	Temperatura media del trimestre más frío	°C
Pa	Precipitación anual	mm
Phm	Precipitación del mes más lluvioso	mm
Psm	Precipitación del mes más seco	mm
Pe	Estacionalidad de la precipitación	%
Pht	Precipitación del trimestre más húmedo	mm
Pst	Precipitación del trimestre más seco	mm
Pct	Precipitación del trimestre más cálido	mm
Pft	Precipitación del trimestre más frío	mm

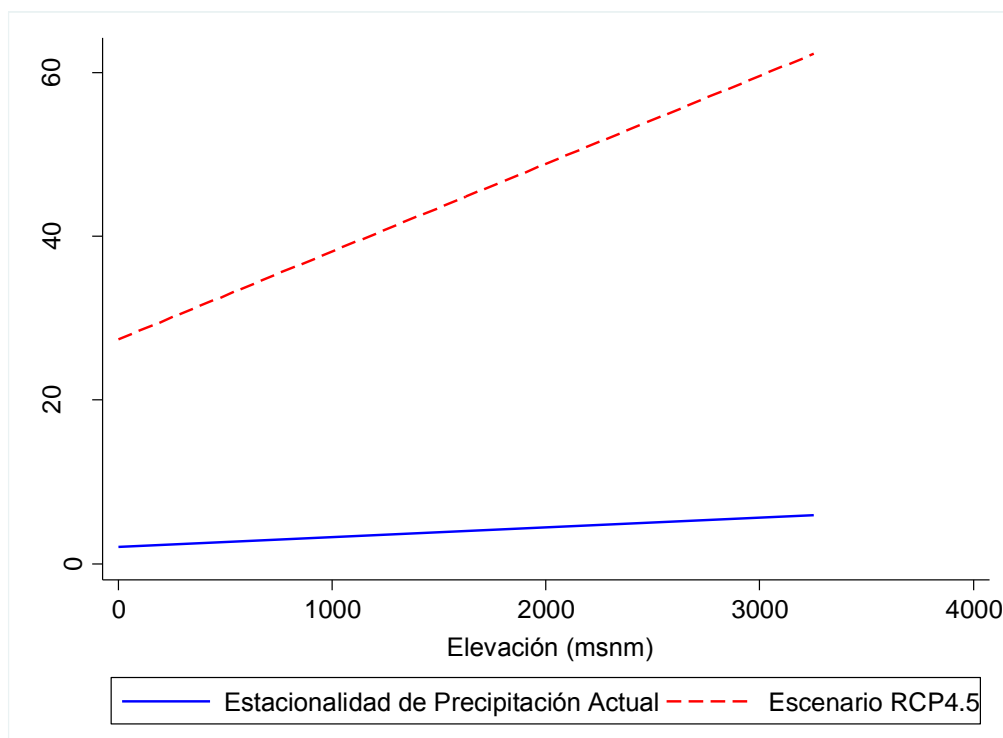
Anexo 2. Comparación de la Estacionalidad de la temperatura actual y futura para el escenario RCP4.5 del Gradiente Altitudinal Caribe-Villa Mills



Anexo 3. Comparación del Rango de Temperatura Anual y futura para el escenario RCP4.5 del Gradiente Altitudinal Caribe-Villa Mills



Anexo 4. Comparación de la Estacionalidad de la Precipitación actual y futura para el escenario RCP4.5 del Gradiente Altitudinal Caribe-Villa Mills



Anexo 5. Listado total de especies de aves observadas y capturadas en los 43 puntos de muestreo en el Gradiente Altitudinal Caribe-Villa Mills.

No.	Familia	Nombre común en inglés	Nombre científico	Estado	Categoría de IUCN (2014)	Gremio
1	Tinamidae	Highland Tinamou	<i>Nothocercus bonapartei</i>	R	LC	F
2	Tinamidae	Great Tinamou	<i>Tinamus major</i>	R	NT	F
3	Cracidae	Black Guan	<i>Chamaepetes unicolor</i>	R	NT	F
4	Cracidae	Crested Guan	<i>Penelope purpurascens</i>	R	LC	F
5	Odontophoridae	Black-breasted Wood-quail	<i>Odontophorus leucolaemus</i>	R	LC	
6	Odontophoridae	Spotted Wood-quail	<i>Odontophorus guttatus</i>	R	LC	F
7	Columbidae	Northern Band-tailed Pigeon	<i>Patagioenas fasciata</i>	R	LC	F
8	Columbidae	Ruddy Pigeon	<i>Patagioenas subvinacea</i>	R	VU	F
9	Columbidae	Short-billed Pigeon	<i>Patagioenas nigrirostris</i>	R	LC	F
10	Columbidae	Olive-backed Quail-dove	<i>Leptotrygon veraguensis</i>	R	LC	
11	Columbidae	Buff-fronted Quail-dove	<i>Zentrygon costaricensis</i>	R	LC	F
12	Columbidae	Purplish-backed Quail-dove	<i>Zentrygon lawrencii</i>	R	LC	F
13	Trochilidae	White-tipped Sicklebill	<i>Eutoxeres aquila</i>	R	LC	N
14	Trochilidae	Stripe-throated Hermit	<i>Phaethornis striigularis</i>	R	LC	N
15	Trochilidae	Green Hermit	<i>Phaethornis guy</i>	R	LC	N
16	Trochilidae	Long-billed Hermit	<i>Phaethornis longirostris</i>	R	LC	N
17	Trochilidae	Green-fronted Lancebill	<i>Doryfera ludovicae</i>	R	LC	
18	Trochilidae	Brown Violet-ear	<i>Colibri delphinae</i>	R	LC	N
19	Trochilidae	Green-crowned Brilliant	<i>Heliodoxa jacula</i>	R	LC	N
20	Trochilidae	Violet-headed Hummingbird	<i>Klais guimeti</i>	R	LC	N
21	Trochilidae	Violet Sabrewing	<i>Campylopterus hemileucurus</i>	R	LC	N
22	Trochilidae	Stripe-tailed Hummingbird	<i>Eupherusa eximia</i>	R	LC	N
23	Trochilidae	Black-bellied Hummingbird	<i>Eupherusa nigriventris</i>	R	LC	N
24	Trochilidae	Snowcap	<i>Microchera albocoronata</i>	R	LC	N
25	Trochilidae	Bronze-tailed Plumeleteer	<i>Chalybura urochrysis</i>	R	LC	N
26	Trochilidae	Crowned Woodnymph	<i>Thalurania colombica</i>	R	LC	N

Anexo 5. Continuación

No.	Familia	Nombre común en inglés	Nombre científico	Estado	Categoría de IUCN (2014)	Gremio
27	Trochilidae	Rufous-tailed Hummingbird	<i>Amazilia tzacatl</i>	R	LC	N
28	Trochilidae	Blue-chested Hummingbird	<i>Amazilia amabilis</i>	R	LC	N
29	Trochilidae	Blue-throated Goldentail	<i>Hylocharis eliciae</i>	R	LC	N
30	Trochilidae	Magnificent Hummingbird	<i>Eugenes fulgens</i>	R	LC	N
31	Trochilidae	Fiery-throated Hummingbird	<i>Panterpe insignis</i>	R	LC	N
32	Trochilidae	White-bellied Mountain-gem	<i>Lampornis hemileucus</i>	R	LC	N
33	Trochilidae	Purple-throated Mountain-gem	<i>Lampornis calolaemus</i>	R	LC	N
34	Trochilidae	White-throated Mountain-gem	<i>Lampornis castaneiventris</i>	R	LC	N
35	Trochilidae	Volcano Hummingbird	<i>Selasphorus flammula</i>	R	LC	N
36	Accipitridae	Bicolored Hawk	<i>Accipiter bicolor</i>	R	LC	
37	Accipitridae	Barred Hawk	<i>Morphnarchus princeps</i>	R	LC	
38	Accipitridae	Red-tailed Hawk	<i>Buteo jamaicensis</i>	R	LC	
39	Trogonidae	Resplendent Quetzal	<i>Pharomachrus mocinno</i>	R	NT	F
40	Trogonidae	Slaty-tailed Trogon	<i>Trogon massena</i>	R	LC	F
41	Trogonidae	Black-headed Trogon	<i>Trogon melanocephalus</i>	R	LC	F
42	Trogonidae	Violaceous Trogon	<i>Trogon violaceus</i>	R	LC	F
43	Trogonidae	Black-throated Trogon	<i>Trogon rufus</i>	R	LC	F/I
44	Trogonidae	Collared Trogon	<i>Trogon collaris</i>	R	LC	F/I
45	Momotidae	Broad-billed Motmot	<i>Electron platyrhynchum</i>	R	LC	F/I
46	Galbulidae	Rufous-tailed Jacamar	<i>Galbula ruficauda</i>	R	LC	I
47	Bucconidae	White-whiskered Puffbird	<i>Malacoptila panamensis</i>	R	LC	I
48	Ramphastidae	Yellow-throated Toucan	<i>Ramphastos ambiguus</i>	R	NT	F
49	Ramphastidae	Keel-billed Toucan	<i>Ramphastos sulfuratus</i>	R	LC	F
50	Ramphastidae	Emerald Toucanet	<i>Aulacorhynchus prasinus</i>	R	LC	F
51	Ramphastidae	Collared Araçari	<i>Pteroglossus torquatus</i>	R	LC	F
52	Capitonidae	Red-headed Barbet	<i>Eubucco bourcierii</i>	R	LC	F
53	Semnornithidae	Prong-billed Barbet	<i>Semnornis frantzii</i>	R	LC	F
54	Picidae	Rufous-winged Woodpecker	<i>Piculus simplex</i>	R	LC	I

Anexo 5. Continuación

No.	Familia	Nombre común en inglés	Nombre científico	Estado	Categoría de IUCN (2014)	Gremio
55	Picidae	Golden-olive Woodpecker	<i>Colaptes rubiginosus</i>	R	LC	I
56	Picidae	Cinnamon Woodpecker	<i>Celeus loricatus</i>	R	LC	I
57	Picidae	Acorn Woodpecker	<i>Melanerpes formicivorus</i>	R	LC	I
58	Picidae	Black-cheeked Woodpecker	<i>Melanerpes pucherani</i>	R	LC	F
59	Picidae	Hairy Woodpecker	<i>Leuconotopicus villosus</i>	R	LC	I
60	Picidae	Smoky-brown Woodpecker	<i>Leuconotopicus fumigatus</i>	R	LC	I
61	Psittacidae	Barred Parakeet	<i>Bolborhynchus lineola</i>	R	LC	F
62	Psittacidae	Brown-hooded Parrot	<i>Pyrilia haematotis</i>	R	LC	F
63	Psittacidae	White-crowned Parrot	<i>Pionus senilis</i>	R	LC	F
64	Psittacidae	Red-lored Amazon	<i>Amazona autumnalis</i>	R	LC	F
65	Psittacidae	Southern Mealy Amazon	<i>Amazona farinosa</i>	R	NT	F
66	Psittacidae	Great Green Macaw	<i>Ara ambiguus</i>	R	EN	F
67	Pipridae	White-ruffed Manakin	<i>Corapipo altera</i>	R	LC	F
68	Pipridae	White-collared Manakin	<i>Manacus candei</i>	R	LC	F
69	Pipridae	White-crowned Manakin	<i>Pipra pipra</i>	R	LC	F
70	Pipridae	Red-capped Manakin	<i>Pipra mentalis</i>	R	LC	F
71	Cotingidae	Thrush-like Schiffornis	<i>Schiffornis turdina</i>	R	LC	F/I
72	Cotingidae	Barred Becard	<i>Pachyramphus versicolor</i>	R	LC	F/I
73	Tyrannidae	Paltry Tyrannulet	<i>Zimmerius vilissimus</i>	R	LC	F
74	Tyrannidae	Olive-striped Flycatcher	<i>Mionectes olivaceus</i>	R	LC	F/I
75	Tyrannidae	Ochre-bellied Flycatcher	<i>Mionectes oleagineus</i>	R	LC	F/I
76	Tyrannidae	Slaty-capped Flycatcher	<i>Leptopogon superciliaris</i>	R	LC	F
77	Tyrannidae	Scale-crested Pygmy-tyrant	<i>Lophotriccus pileatus</i>	R	LC	I
78	Tyrannidae	Black-headed Tody-flycatcher	<i>Todirostrum nigriceps</i>	R	LC	I
79	Tyrannidae	Eye-ringed Flatbill	<i>Rhynchocyclus brevirostris</i>	R	LC	F
80	Tyrannidae	White-throated Spadebill	<i>Platyrrinchus mystaceus</i>	R	LC	I
81	Tyrannidae	Sulphur-rumped Flycatcher	<i>Myiobius sulphureipygius</i>	R	LC	I

82	Tyrannidae	Black-tailed Flycatcher	<i>Myiobius atricaudus</i>	R	LC	I
----	------------	-------------------------	----------------------------	---	----	---

Anexo 5. Continuación

No.	Familia	Nombre común en inglés	Nombre científico	Estado	Categoría de IUCN (2014)	Gremio
83	Tyrannidae	Ruddy-tailed Flycatcher	<i>Terenotriccus erythrurus</i>	R	LC	I
84	Tyrannidae	Tufted Flycatcher	<i>Mitrephanes phaeocercus</i>	R	LC	I
85	Tyrannidae	Ochraceous Pewee	<i>Contopus ochraceus</i>	R	LC	I
86	Tyrannidae	Western Wood-pewee	<i>Contopus sordidulus</i>	R	LC	I
87	Tyrannidae	Yellowish Flycatcher	<i>Empidonax flavescens</i>	R	LC	I
88	Tyrannidae	Black-capped Flycatcher	<i>Empidonax atriceps</i>	R	LC	I
89	Tyrannidae	Golden-bellied Flycatcher	<i>Myiodynastes hemichrysus</i>	R	LC	F/I
90	Tyrannidae	Rufous Mourner	<i>Rhytipterna holerythra</i>	R	LC	F/I
91	Tyrannidae	Bright-rumped Attila	<i>Attila spadiceus</i>	R	LC	F/I
92	Thamnophilidae	Plain Antvireo	<i>Dysithamnus mentalis</i>	R	LC	I
93	Thamnophilidae	Streak-crowned Antvireo	<i>Dysithamnus striaticeps</i>	R	LC	I
94	Thamnophilidae	Checker-throated Antwren	<i>Epinecrophylla fulviventris</i>	R	LC	I
95	Thamnophilidae	White-flanked Antwren	<i>Myrmotherula axillaris</i>	R	LC	I
96	Thamnophilidae	Slaty Antwren	<i>Myrmotherula schisticolor</i>	R	LC	I
97	Thamnophilidae	Dot-winged Antwren	<i>Microrhopias quixensis</i>	R	LC	I
98	Thamnophilidae	Dusky Antbird	<i>Cercomacra tyrannina</i>	R	LC	I
99	Thamnophilidae	Chestnut-backed Antbird	<i>Myrmeciza exsul</i>	R	LC	I
100	Thamnophilidae	Dull-mantled Antbird	<i>Myrmeciza laemosticta</i>	R	LC	I
101	Thamnophilidae	Immaculate Antbird	<i>Myrmeciza immaculata</i>	R	LC	I
102	Thamnophilidae	Bicoloured Antbird	<i>Gymnopithys leucaspis</i>	R	LC	I
103	Thamnophilidae	Spotted Antbird	<i>Hylophylax naevioides</i>	R	LC	I
104	Thamnophilidae	Ocellated Antbird	<i>Phaenostictus mcleannani</i>	R	LC	I
105	Rhinocryptidae	Silvery-fronted Tapaculo	<i>Scytalopus argentifrons</i>	R	LC	
106	Formicariidae	Black-faced Antthrush	<i>Formicarius analis</i>	R	LC	I
107	Formicariidae	Black-headed Antthrush	<i>Formicarius nigricapillus</i>	R	LC	I
108	Formicariidae	Scaled Antpitta	<i>Grallaria guatemalensis</i>	R	LC	I
109	Formicariidae	Spectacled Antpitta	<i>Hylopezus perspicillatus</i>	R	LC	I
110	Formicariidae	Thicket Antpitta	<i>Hylopezus dives</i>	R	LC	I

Anexo 5. Continuación

No.	Familia	Nombre común en inglés	Nombre científico	Estado	Categoría de IUCN (2014)	Gremio
111	Formicariidae	Ochre-breasted Antpitta	<i>Grallaricula flavirostris</i>	R	NT	I
112	Furnariidae	Red-faced Spinetail	<i>Cranioleuca erythropis</i>	R	LC	I
113	Furnariidae	Spotted Barbtail	<i>Premnoplex brunnescens</i>	R	LC	I
114	Furnariidae	Ruddy Treerunner	<i>Margarornis rubiginosus</i>	R	LC	I
115	Furnariidae	Buffy Tuftedcheek	<i>Pseudocolaptes lawrencii</i>	R	LC	I
116	Furnariidae	Striped Woodhaunter	<i>Hyloctistes subulatus</i>	R	LC	I
117	Furnariidae	Streak-breasted Treehunter	<i>Thripadectes rufobrunneus</i>	R	LC	I
118	Furnariidae	Buff-throated Foliage-gleaner	<i>Automolus ochrolaemus</i>	R	LC	I
119	Furnariidae	Tawny-throated Leaf-tosser	<i>Sclerurus mexicanus</i>	R	LC	I
120	Furnariidae	Plain Xenops	<i>Xenops minutus</i>	R	LC	I
121	Dendrocolaptidae	Plain-brown Woodcreeper	<i>Dendrocincla fuliginosa</i>	R	LC	I
122	Dendrocolaptidae	Ruddy Woodcreeper	<i>Dendrocincla homochroa</i>	R	LC	I
123	Dendrocolaptidae	Wedge-billed Woodcreeper	<i>Glyphorhynchus spirurus</i>	R	LC	I
124	Dendrocolaptidae	Strong-billed Woodcreeper	<i>Xiphocolaptes promeropirhynchus</i>	R	LC	I
125	Dendrocolaptidae	Buff-throated Woodcreeper	<i>Xiphorhynchus guttatus</i>	R	LC	I
126	Dendrocolaptidae	Cocoa Woodcreeper	<i>Xiphorhynchus susurrans</i>	R	LC	I
127	Dendrocolaptidae	Black-striped Woodcreeper	<i>Xiphorhynchus lachrymosus</i>	R	LC	I
128	Dendrocolaptidae	Spotted Woodcreeper	<i>Xiphorhynchus erythropygius</i>	R	LC	I
129	Dendrocolaptidae	Streak-headed Woodcreeper	<i>Lepidocolaptes souleyetii</i>	R	LC	I
130	Dendrocolaptidae	Spot-crowned Woodcreeper	<i>Lepidocolaptes affinis</i>	R	LC	I
131	Dendrocolaptidae	Brown-billed Scythebill	<i>Campylorhamphus pusillus</i>	R	LC	I
132	Vireonidae	Rufous-browed Peppershrike	<i>Cyclarhis gujanensis</i>	R	LC	I
133	Vireonidae	Green Shrike-vireo	<i>Vireolanius pulchellus</i>	R	LC	F/I
134	Vireonidae	Yellow-winged Vireo	<i>Vireo carmioli</i>	R	LC	F/I
135	Vireonidae	Brown-capped Vireo	<i>Vireo leucophrys</i>	R	LC	F/I
136	Vireonidae	Tawny-crowned Greenlet	<i>Hylophilus ochraceiceps</i>	R	LC	F/I
137	Vireonidae	Lesser Greenlet	<i>Hylophilus decurtatus</i>	R	LC	F/I
138	Corvidae	Azure-hooded Jay	<i>Cyanolyca cucullata</i>	R	LC	F/I

Anexo 5. Continuación

No.	Familia	Nombre común en inglés	Nombre científico	Estado	Categoría de IUCN (2014)	Gremio
139	Corvidae	Silvery-throated Jay	<i>Cyanolyca argentigula</i>	R	LC	F/I
140	Bombycillidae	Long-tailed Silky-flycatcher	<i>Ptilogonys caudatus</i>	R	LC	F/I
141	Troglodytidae	Bay Wren	<i>Thryothorus nigricapillus</i>	R	LC	I
142	Troglodytidae	Stripe-breasted Wren	<i>Thryothorus thoracicus</i>	R	LC	I
143	Troglodytidae	Ochraceous Wren	<i>Troglodytes ochraceus</i>	R	LC	I
144	Troglodytidae	Timberline Wren	<i>Thryorchilus browni</i>	R	LC	I
145	Troglodytidae	White-breasted Wood-wren	<i>Henicorhina leucosticta</i>	R	LC	I
146	Troglodytidae	Grey-breasted Wood-wren	<i>Henicorhina leucophrys</i>	R	LC	I
147	Troglodytidae	Northern Nightingale-wren	<i>Microcerculus philomela</i>	R	LC	I
148	Troglodytidae	Southern Nightingale-wren	<i>Microcerculus marginatus</i>	R	LC	I
149	Troglodytidae	Song Wren	<i>Cyphorhinus phaeocephalus</i>	R	LC	I
150	Poliophtilidae	Long-billed Gnatwren	<i>Ramphocaenus melanurus</i>	R	LC	I
151	Poliophtilidae	Tropical Gnatcatcher	<i>Poliophtila plumbea</i>	R	LC	I
152	Turdidae	Black-faced Solitaire	<i>Myadestes melanops</i>	R	LC	F
153	Turdidae	Black-billed Nightingale-thrush	<i>Catharus gracilirostris</i>	R	LC	I
154	Turdidae	Slaty-backed Nightingale-thrush	<i>Catharus fuscater</i>	R	LC	F/I
155	Turdidae	Black-headed Nightingale-thrush	<i>Catharus mexicanus</i>	R	LC	F/I
156	Turdidae	Swainson's Thrush	<i>Catharus ustulatus</i>	M	LC	
157	Turdidae	Sooty Thrush	<i>Turdus nigrescens</i>	R	LC	F
158	Turdidae	American Mountain Thrush	<i>Turdus plebejus</i>	R	LC	F/I
159	Turdidae	Pale-vented Thrush	<i>Turdus obsoletus</i>	R	LC	F/I
160	Turdidae	Clay-coloured Thrush	<i>Turdus grayi</i>	R	LC	F
161	Parulidae	Tropical Parula	<i>Parula pitiayumi</i>	R	LC	F/I
162	Parulidae	Flame-throated Warbler	<i>Parula gutturalis</i>	R	LC	I
163	Parulidae		<i>Seiurus sp.</i>	M	LC	
164	Parulidae	Slate-throated Redstart	<i>Myioborus miniatus</i>	R	LC	I
165	Parulidae	Collared Redstart	<i>Myioborus torquatus</i>	R	LC	I
166	Parulidae	Golden-crowned Warbler	<i>Basileuterus culicivorus</i>	R	LC	F/I

Anexo 5. Continuación

No.	Familia	Nombre común en inglés	Nombre científico	Estado	Categoría de IUCN (2014)	Gremio
167	Parulidae	Black-cheeked Warbler	<i>Basileuterus melanogenys</i>	R	LC	F/I
168	Parulidae	Three-striped Warbler	<i>Basileuterus tristriatus</i>	R	LC	I
169	Parulidae	Wrenthrush	<i>Zeledonia coronata</i>	R	LC	I
170	Icteridae	Chestnut-headed Oropendola	<i>Psarocolius wagleri</i>	R	LC	F/I
171	Icteridae	Montezuma Oropendola	<i>Psarocolius montezuma</i>	R	LC	F
172	Icteridae	Scarlet-rumped Cacique	<i>Cacicus uropygialis</i>	R	LC	F
173	Icteridae	Yellow-billed Cacique	<i>Amblycercus holosericeus</i>	R	LC	F/I
174	Icteridae	Melodious Blackbird	<i>Dives dives</i>	R	LC	F/I
175	Coerebidae	Bananaquit	<i>Coereba flaveola</i>	R	LC	F/N/I
176	Emberizidae	Slaty Finch	<i>Haplospiza rustica</i>	R	LC	
177	Emberizidae	Peg-billed Finch	<i>Acanthidops bairdi</i>	R	LC	N
178	Emberizidae	Orange-billed Sparrow	<i>Arremon aurantiirostris</i>	R	LC	I
179	Emberizidae	Chestnut-capped Brush-finch	<i>Arremon brunneinucha</i>	R	LC	I
180	Emberizidae	Large-footed Finch	<i>Pezopetes capitalis</i>	R	LC	F/I
181	Emberizidae	Yellow-thighed Finch	<i>Pselliophorus tibialis</i>	R	LC	F/N/I
182	Thraupidae	White-shouldered Tanager	<i>Tachyphonus luctuosus</i>	R	LC	F/I
183	Thraupidae	Tawny-crested Tanager	<i>Tachyphonus delatrii</i>	R	LC	F/I
184	Thraupidae	Silver-throated Tanager	<i>Tangara icterocephala</i>	R	LC	F/I
185	Thraupidae	Speckled Tanager	<i>Tangara guttata</i>	R	LC	F
186	Thraupidae	Bay-headed Tanager	<i>Tangara gyrola</i>	R	LC	F
187	Thraupidae	Spangle-cheeked Tanager	<i>Tangara dowii</i>	R	LC	F
188	Thraupidae	Scarlet-thighed Dacnis	<i>Dacnis venusta</i>	R	LC	F
189	Thraupidae	Shining Honeycreeper	<i>Cyanerpes lucidus</i>	R	LC	F/N/I
190	Thraupidae	Green Honeycreeper	<i>Chlorophanes spiza</i>	R	LC	F/N/I
191	Thraupidae	Black-and-yellow Tanager	<i>Chrysothlypis chrysomelas</i>	R	LC	F/I
192	Thraupidae	Slaty Flowerpiercer	<i>Diglossa plumbea</i>	R	LC	I
193	Thraupidae	Common Bush-tanager	<i>Chlorospingus ophthalmicus</i>	R	LC	F
194	Thraupidae	Sooty-capped Bush-tanager	<i>Chlorospingus pileatus</i>	R	LC	F

Anexo 5. Final

No.	Familia	Nombre común en inglés	Nombre científico	Estado	Categoría de IUCN (2014)	Gremio
195	Cardinalidae	Olive Tanager	<i>Chlorothraupis carmioli</i>	R	LC	F/I
196	Thraupidae	Blue-rumped Euphonia	<i>Euphonia elegantissima</i>	R	LC	F
197	Thraupidae	Olive-backed Euphonia	<i>Euphonia gouldi</i>	R	LC	F
198	Thraupidae	White-vented Euphonia	<i>Euphonia minuta</i>	R	LC	F/I
199	Thraupidae	Tawny-capped Euphonia	<i>Euphonia annae</i>	R	LC	F
200	Thraupidae	Golden-browed Chlorophonia	<i>Chlorophonia callophrys</i>	R	LC	F
201	Cardinalidae	Black-thighed Grosbeak	<i>Pheucticus tibialis</i>	R	LC	F
202	Cardinalidae	Black-faced Grosbeak	<i>Caryothraustes poliogaster</i>	R	LC	F/N/I
203	Cardinalidae	Blue-black Grosbeak	<i>Cyanocompsa cyanooides</i>	R	LC	F/I

Nota: Gremio: F = Frugívora; N = nectarívora; I = Insectívora; O = omnívora. Gremios tróficos identificados de acuerdo con Stiles y Skutch (2003) y <http://neotropical.birds.cornell.edu/portal/species/lifehistory>. Fuente: BirdLife International (2014). The BirdLife checklist of the birds of the world: Version 7. Descargado de: http://www.birdlife.org/datazone/userfiles/file/Species/Taxonomy/BirdLife_Checklist_Version_70.zip
 Stiles, F.G.; Skutch, A.F. 2003. Guía de aves de Costa Rica. Editorial INBio. 571 p.

