

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA
SISTEMA DE ESTUDIOS DE POSGRADO

DETERMINACIÓN DE ÁREAS PRIORITARIAS ACTUALES Y FUTURAS PARA LA
CONSERVACIÓN DE SEIS ESPECIES DE AVES EN PELIGRO DE EXTINCIÓN EN
COSTA RICA USANDO MODELOS DE DISTRIBUCIÓN DE ESPECIES.

Tesis sometida a la consideración de la Comisión del Programa de Estudios de Posgrado en
Biología para optar al grado de Maestría Académica en Biología

SERGIO ARMANDO VILLEGAS RETANA

Ciudad Universitaria Rodrigo Facio, Costa Rica

2024

DEDICATORIA

Dedico este trabajo en primer lugar a Dios, quien creo la vida y en la cual encuentro cada día inspiración y una razón para trabajar en pro de su conservación.

A mi esposa, Verónica Isabel Alpízar Montero, quién en todo momento ha creído en mí. Ella siempre ha sido mi principal soporte y es quien me impulsado a nunca rendirme y perseguir mis sueños hasta alcanzarlos.

A mis padres William José Villegas Montero y Sonia Retana Rojas, quiénes me han apoyado desde niño para que siguiera mis sueños de estudiar y formarme como biólogo profesional.

“La naturaleza es un gran regalo que Dios nos ha dado, y es nuestro deber protegerla.”

San Francisco de Asís (1182-1226)

AGRADECIMIENTOS

Agradezco en primer lugar a Dios, quien me ha dado la vida, la salud y la inteligencia para estudiar y cumplir mis sueños profesionales.

A mi esposa, padres, familia y amigos, que en todo momento me han apoyado y han creído en mí.

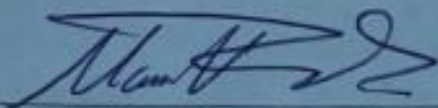
A mi comité de tesis, Gerardo Ávalos, Adrián García y Guillermo Artavia, por su invaluable apoyo para el desarrollo de esta tesis. Toda su gran experiencia, conocimiento y recomendaciones han hecho posible este trabajo y me ha permitido a mi crecer como profesional. Gracias por su paciencia y sacar tiempo de su apretada agenda para ayudarme de manera siempre desinteresada. Todos son excelentes personas y profesionales. A Gerardo Ávalos por sus consejos siempre acertados, por ser un gran profesional y siempre estar dispuesto a ayudarme. A Adrián García por su gran paciencia y sabiduría para enseñarme desde cero todo lo que necesitaba saber para llevar a cabo mis análisis. Y a Guillermo, por su amabilidad y disposición para ayudarme siempre a mejorar la tesis.

A la Asociación Ornitológica de Costa Rica por otorgarme la beca Fondo Alexander Skutch, por medio de la cual pude comprar algunos de los insumos para llevar a cabo mis análisis.

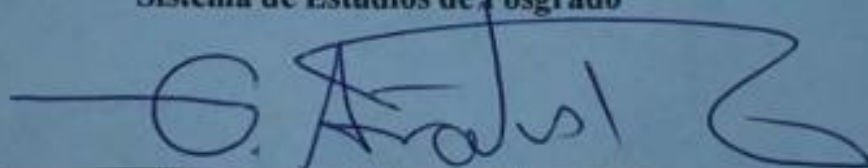
A Jamie Kass por su invaluable ayuda de manera desinteresada en el desarrollo y resolución de los análisis estadísticos.

A todos los amantes y protectores de la naturaleza, principalmente a todos aquellos observadores de aves, que día a día contribuyen con la ciencia por medio de sus observaciones en el campo.

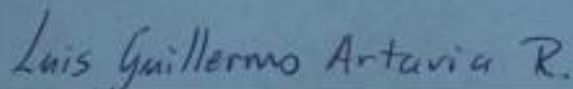
Esta tesis fue aceptada por la Comisión del Programa de Estudios de Posgrado en Biología de la Universidad de Costa Rica, como requisito parcial para optar al grado y título de Maestría Académica en Biología.



M.Sc. Marco Retana López
**Representante del Decana
Sistema de Estudios de Posgrado**



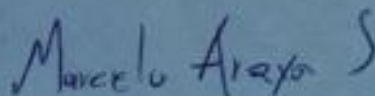
Dr. Gerardo Avalos Rodríguez
Director de Tesis



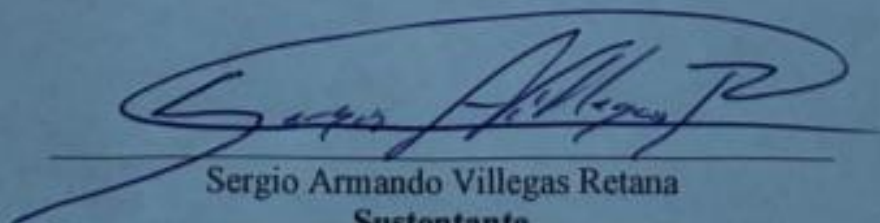
M.Sc. Luis Guillermo Artavia Rodríguez
Asesor



Dr. Adrián García Rodríguez
Asesor



Dr. Marcelo Araya Salas
**Representante del director
Programa de Posgrado en Biología**



Sergio Armando Villegas Retana
Sustentante

TABLA DE CONTENIDO

RESUMEN	vi
ABSTRACT.....	vii
LISTA DE TABLAS.....	viii
LISTA DE FIGURAS	ix
INTRODUCCIÓN	1
OBJETIVO GENERAL	5
Objetivos Específicos	5
MATERIALES Y MÉTODOS.....	5
RESULTADOS.....	15
DISCUSIÓN	29
CONCLUSIONES	35
AGRADECIMIENTOS	36
BIBLIOGRAFÍA	36

RESUMEN

Las especies en peligro de extinción son prioritarias en las acciones de conservación. En Costa Rica se conocen 935 especies de aves, de las cuales siete se encuentran en peligro de extinción y tres están en peligro crítico de extinción. Determinar sus posibles distribuciones actuales y futuras mediante Modelos de Nicho Ecológico (MNE) es un paso crucial para identificar las áreas prioritarias para su conservación. En este estudio determiné las áreas prioritarias actuales y futuras para la conservación en Costa Rica de seis especies de aves en peligro de extinción (*Amazilia boucardi*, *Habia atrimaxillaris*, *Cephalopterus glabricollis*, *Carpodectes antoniae*, *Amazona auropalliata* y *Ara ambiguus*) usando MNE. Para esto, recopilé 1230 registros georreferenciados de Global Biodiversity Information Facility y de eBird de todas las especies. Utilicé al menos siete variables bioclimáticas por especie obtenidas de WorldClim, y para los escenarios de cambio climático usé las Trayectorias de Concentración Representativas (RCP), proyectadas bajo los escenarios RCP 2.6, 4.5, 6 y 8.5, para los periodos 2030s, 2050s y 2070s. Para predecir el área de hábitat potencialmente adecuado de cada especie, desarrollé MNEs utilizando un algoritmo de Máxima Entropía. Utilicé la Tasa de Omisión Media (OR) y el Área bajo la curva de respuesta (AUC) para seleccionar los modelos óptimos. Estos modelos fueron posteriormente proyectados a condiciones futuras. A partir de dichas predicciones determiné el Área Adecuada Real (AAR) y la parte de la predicción que se encuentra en Áreas Silvestres Protegida (ASP) considerando los datos de ocurrencia, los polígonos de distribución de las especies de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza y la preferencia de hábitat de cada especie. Los resultados muestran un aumento generalizado en el Área Potencial (AP) en el futuro para la mayoría de las especies. En promedio para el presente, el AAR para las especies varió entre 6% y 77%, y el ASP entre 3% y 42% del AP total estimada por los modelos. En el futuro el AAR varió entre 3% y 77%, y el ASP entre 1% y 40%. Las proyecciones muestran que para la mayoría de las especies la mayor parte del AP corresponde al AAR y que en el futuro podría haber un aumento en su rango de distribución. La idoneidad de estos sitios va a depender de la disponibilidad de recursos, conectividad y presencia de zonas boscosas. Este estudio representa un primer paso enfocado en el manejo y la toma de decisiones para la conservación estas seis especies. Los resultados deben integrarse con otros enfoques más allá de modelos correlativos, que permitan validar y refinar los resultados con estudios de campo. Los modelos MNE son útiles para orientar los esfuerzos de investigación y seleccionar áreas prioritarias para la sobrevivencia de las aves.

ABSTRACT

Species at risk of extinction are a priority in conservation efforts. Costa Rica has 935 bird species, of which seven are endangered and three are critically endangered. Determining their potential current and future distributions through the application of Ecological Niche Models (ENMs) is a crucial step in identifying priority areas for their conservation. In this study, I identified current and future priority areas for the conservation of six endangered bird species in Costa Rica (*Amazilia boucardi*, *Habia atrimaxillaris*, *Cephalopterus glabricollis*, *Carpodectes antoniae*, *Amazona auropalliata* and *Ara ambiguus*) using ENMs. I compiled 1230 georeferenced records from the Global Biodiversity Information Facility and the eBird platform for all species. I used a minimum of seven bioclimatic variables per species obtained from WorldClim. For climate change scenarios, I used Representative Concentration Pathways (RCPs) projected under RCP 2.6, 4.5, 6, and 8.5 scenarios for the years 2030s, 2050s, and 2070s. To predict the potentially suitable habitat for each species, I developed ENMs using a Maximum Entropy algorithm. I used the Average Omission Rate (OR) and the Area Under the Receiver Operating Characteristic Curve (AUC) to select optimal models. These models were subsequently projected to future conditions. Based on these predictions, I determined the Actual Adequate Range (AAR) and the portion of the prediction within Wildlife Protected Areas (WPAs) considering occurrence data, species distribution polygons from the International Union for Conservation of Nature, and the habitat preference of each species. The results show a widespread increase in Potential Area (PA) in the future for most species. On average for the present, AAR for species ranged from 6% to 77%, and WPAs from 3% to 42% of the total PA estimated by the models. In the future, AAR varied between 3% and 77%, and WPAs between 1% and 40%. Projections indicate that for most species, the majority of PA corresponds to AAR, and in the future, there could be an increase in their distribution range. The suitability of these sites will depend on resource availability, connectivity, and the presence of forested areas. This study represents a first step focused on the management and decision-making for the conservation of these six species. The results should be integrated with other approaches beyond correlative models to validate and refine the findings through field research. ENMs are useful for guiding research efforts and selecting priority areas for bird survival.

LISTA DE TABLAS

CUADRO 1. Registros de ocurrencia utilizados según la especie para la determinación de las áreas prioritarias actuales y futuras de conservación mediante la aplicación de modelos de nicho ecológico.....	9
CUADRO 2. Variables bioclimáticas predictivas utilizadas según la especie para la determinación de las áreas prioritarias actuales y futuras de conservación mediante la aplicación de modelos de nicho ecológico.	11
CUADRO 3. Preferencia de hábitat de las seis especies en peligro de extinción según el tipo de uso de suelo del Atlas de Costa Rica 2014.	14
CUADRO 4. Valores de Clases de Función (FC), Multiplicadores de Regularización (RM), Tasa de Omisión Media (OR), Área Bajo la Curva de Respuesta (AUC) y umbral de presencia del percentil 10 (P10) de los modelos óptimos de seis especies en peligro de extinción en Costa Rica.....	15
CUADRO 5. Contribución de las variables bioclimáticas en la construcción del modelo óptimo de seis especies en peligro de extinción en Costa Rica. En negrita las variables con mayor contribución.....	16
CUADRO 6. Área Potencial (AP), Área Adecuada Real (AAR) y Área Silvestre Protegida (ASP) actual y futura esperada para cada especie bajo diferentes escenarios de cambio climático (RCP 2.6, RCP 4.5, RCP 6 y RCP 8.5) y durante los períodos 2030s (2021-2040), 2050s (2041-2060) y 2070s (2061-2080). Las áreas están en km ²	20
CUADRO 7. Áreas de Importancia para la Conservación de las Aves (IBAs) prioritarias para la conservación de las de seis especies en peligro de extinción según el Área Adecuada Real (AAR) actual y futura.	33

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Diagrama de BAM. El área verde A representa las regiones en el espacio geográfico donde las condiciones escenopoéticas que permiten que las tasas de crecimiento intrínsecas sean positivas, y es la expresión geográfica del Nicho Fundamental (NF). El área azul B representa aquellas regiones geográficas donde las interacciones bióticas son favorables para la presencia de la especie. Y el área roja M corresponde a las regiones geográficas accesibles para la especie sin barreras para el movimiento y la colonización. La intersección $A \cap B \cap M = P$ es el equivalente a la distribución geográfica de la especie. Basado en Soberón & Peterson (2005, p. 3).....	4
Figura 2. Mapas binarios del Área Potencial (AP) según los modelos óptimos y puntos georreferenciados de A), <i>Amazilia boucardi</i> B), <i>Ara ambiguus</i> C), <i>Amazona auropalliata</i> D), <i>Carpodectes antoniae</i> E) <i>Cephalopterus glabricollis</i> y F) <i>Habia atrimaxillaris</i>	17
Figura 3. Área Potencial (AP) actual y futura esperada para cada especie bajo los escenarios extremos de cambio climático (RCP 2.6 y RCP 8.5) y durante los períodos 2030s (2021-2040), 2050s (2041-2060) y 2070s (2061-2080).....	19
Figura 4. Área Potencial (AP), Área Adecuada Real (AAR) y Área Silvestre Protegida (ASP) actual y futura de <i>Amazilia boucardi</i> bajo diferentes escenarios de cambio climático (RCP 2.6, RCP 4.5, RCP 6 y RCP 8.5) y durante los períodos 2030s (2021-2040), 2050s (2041-2060) y 2070s (2061-2080).	23
Figura 5. Área Potencial (AP), Área Adecuada Real (AAR) y Área Silvestre Protegida (ASP) actual y futura de <i>Ara ambiguus</i> bajo diferentes escenarios de cambio climático (RCP 2.6, RCP 4.5, RCP 6 y RCP 8.5) y durante los períodos 2030s (2021-2040), 2050s (2041-2060) y 2070s (2061-2080).....	24
Figura 6. Área Potencial (AP), Área Adecuada Real (AAR) y Área Silvestre Protegida (ASP) actual y futura de <i>Amazona auropalliata</i> bajo diferentes escenarios de cambio climático (RCP 2.6, RCP 4.5, RCP 6 y RCP 8.5) y durante los períodos 2030s (2021-2040), 2050s (2041-2060) y 2070s (2061-2080).....	25
Figura 7. Área Potencial (AP), Área Adecuada Real (AAR) y Área Silvestre Protegida (ASP) actual y futura de <i>Carpodectes antoniae</i> bajo diferentes escenarios de cambio climático (RCP 2.6, RCP 4.5, RCP 6 y RCP 8.5) y durante los períodos 2030s (2021-2040), 2050s (2041-2060) y 2070s (2061-2080).	26

Figura 8. Área Potencial (AP), Área Adecuada Real (AAR) y Área Silvestre Protegida (ASP) actual y futura de <i>Cephalopterus glabricollis</i> bajo diferentes escenarios de cambio climático (RCP 2.6, RCP 4.5, RCP 6 y RCP 8.5) y durante los períodos 2030s (2021-2040), 2050s (2041-2060) y 2070s (2061-2080).....	27
Figura 9. Área Potencial (AP), Área Adecuada Real (AAR) y Área Silvestre Protegida (ASP) actual y futura de <i>Habia atrimaxillaris</i> bajo diferentes escenarios de cambio climático (RCP 2.6, RCP 4.5, RCP 6 y RCP 8.5) y durante los períodos 2030s (2021-2040), 2050s (2041-2060) y 2070s (2061-2080).	28

INTRODUCCIÓN

Las especies en peligro de extinción y peligro crítico de extinción presentan poblaciones reducidas y un riesgo de extinción de muy alto a extremadamente alto bajo condiciones de vida silvestre (ver UICN, 2012, pp. 16-20). El número de especies en peligro de extinción a nivel mundial al día de hoy no tiene precedentes en la historia de la humanidad, pues se estima que alrededor del 25 % de las plantas y animales en el mundo se encuentran en riesgo de extinción, lo cual representa aproximadamente un millón de especies (Díaz 2019; IPBES; 2019). En los ecosistemas tropicales el riesgo de extinción es mucho mayor debido a que las acciones humanas afectan a algunos de los ecosistemas más diversos del planeta. Se estima que el 85% de las extinciones de especies de vertebrados se concentran en taxones tropicales (Barlow et al., 2018). Las especies en peligro de extinción deberían ser prioritarias en las acciones de conservación debido a su alto riesgo de extinción, a su valor ecológico (*i.e.*, muchas mantienen relaciones tróficas especializadas y permiten mantener la biodiversidad de un mayor número de especies), y estratégico (*i.e.*, especies que al ser protegidas generan importantes servicios ambientales y tienen alto valor cultural) (Hunter & Gibbs, 2007; UICN, 2012).

El cambio de uso de la tierra y el mar, la explotación directa de los organismos, el cambio climático, la contaminación y las especies invasoras han contribuido a que hoy en días muchas especies se encuentren en riesgo de extinción (Barlow et al., 2018; Díaz 2019; IPBES; 2019). El cambio climático, en particular, está teniendo consecuencias directas en todos los niveles de organización. Por ejemplo, se estima que el 23% de las aves en peligro de extinción han experimentado cambios negativos en su distribución geográfica, los cuales están asociados a la progresión del cambio climático (IPBES; 2019). Esto es una muestra de que muchas especies no están preparadas para el rápido ritmo del cambio climático (Wright, 2010; Freeman et al., 2018; IPBES; 2019). En consecuencia, numerosas especies podrían extinguirse, ya que no podrían adaptarse o desplazarse lo suficientemente rápido para alcanzar los climas y hábitats adecuados adonde sobrevivir (IPCC, 2014; Freeman et al., 2018; IPBES; 2019). Se estima que, con un aumento de la temperatura de 2 °C, el porcentaje de especies en riesgo de extinción sería del 5 %, y con un aumento de 4.3 °C podría aumentar hasta el 16 % (IPBES; 2019).

En los ecosistemas tropicales, las especies son más sensibles al cambio climático, ya que evolucionaron en áreas con una variación temporal de temperatura menor, por lo que, si no logran desplazarse o adaptarse podrían extinguirse (Janzen, 1967; Ghalambor et al., 2006; Wright, 2010; Barlow et al., 2018; Sheldon, 2019). Los modelos climáticos globales predicen durante el Siglo XXI un incremento en la temperatura de 1-4 °C, un aumento o disminución regional en las precipitaciones, y un aumento en los eventos climáticos extremos, como el fenómeno de El Niño (Sheldon, 2019). Pequeños cambios, tales como un leve aumento en la temperatura o una pequeña variación en la duración de la estación seca, podrían tener un gran impacto en el valor adaptativo (“*fitness*”) de las especies o modificar la estructura de las comunidades (Barlow et al., 2018; Sheldon, 2019). Las respuestas de las especies tropicales al cambio climático pueden ser variadas y dependen de cada especie. Por ejemplo, se han observado cambios fenológicos en los tiempos de floración y fructificación de algunas especies de plantas, y han ocurrido extinciones de especies como el sapo dorado (*Incilius periglenes*) del bosque nuboso de Monteverde (Wright, 2010; Sheldon, 2019). Sin embargo, aún existen importantes lagunas de conocimiento en la comprensión del mecanismo de las respuestas ecológicas y evolutivas de la biota en las zonas tropicales ante el cambio climático, lo cual afecta la capacidad de predecir los impactos en estos ecosistemas (Sheldon, 2019).

En Costa Rica se conocen 935 especies de aves (Garrigues et al., 2023), de las cuales siete se encuentran en peligro de extinción y tres en peligro crítico de extinción, según la Lista Roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN, 2020). Las especies en peligro de extinción son *Amazilia boucardi*, *Habia atrimaxillaris*, *Cephalopterus glabricollis*, *Carpodectes antoniae*, *Amazona auropalliata*, *Pterodroma hasitata* y *Setophaga chrysoparia*, y en peligro crítico de extinción son *Ara ambiguus*, *Pterodroma phaeopygia* y *Amazilia alfaroana* (UICN, 2020). Los principales factores que afectan la sobrevivencia de estas especies son la pérdida y fragmentación del hábitat, deforestación, cambio de uso de suelo, cambio climático, expansión urbana, contaminación, drenaje de humedales, agricultura extensiva, cacería, extracción para uso como mascotas o ejemplares de zoológico, turismo irresponsable, entre otros (Stiles & Skutch, 1989; Sánchez et al., 2009; Garrigues & Dean, 2014; SINAC, 2017; BirdLife International, 2021). Si bien este grupo de especies presentan requisitos ecológicos diferentes (Stiles & Skutch, 1989), son básicamente afectadas por factores de riesgo comunes (BirdLife International, 2021). Lo

cual representa una ventaja de investigación, pues podría permitir encontrar patrones comunes en las necesidades de hábitat y generar resultados para desarrollar investigaciones adicionales.

Existen estudios de base sobre la ecología e historia natural de estas especies (*p.ej.*, Stiles & Skutch, 1989; Chassot et al., 2007; Kirwan & Green, 2012; Sandoval & Gallo, 2009). Sin embargo, no se han desarrollado investigaciones espacialmente explícitas para determinar el hábitat potencial para estas especies en Costa Rica. A excepción del estudio de Martínez Urbina (2022) sobre *A. auropalliata*, que se enfocó en analizar los nichos ecológicos de *A. auropalliata* y *Quiscalus mexicanus* para obtener patrones de distribución espacial y pronosticar el nivel de solapamiento de nichos y áreas de interacción entre ambas especies.

Determinar las distribuciones potenciales actuales y futuras de las especies en peligro de extinción mediante Modelos de Nicho Ecológico (MNE) es crucial para poder identificar áreas prioritarias para su conservación (Peterson, 2001; Kumar & Stohlgren, 2009; Remya et al., 2015), implementar programas de reintroducción (Peterson, 2001), mejorar el manejo del uso de la tierra (Kumar & Stohlgren, 2009), evaluar los impactos ambientales (Peterson, 2001), establecer medidas de conservación, planificación y gestión capaces de mitigar los efectos del cambio climático (Khanum et al., 2013; Toranza & Maneyro, 2013; Tian et al., 2014; Remya et al., 2015), y desarrollar planes de manejo (Tian et al., 2014). Además, definir las áreas prioritarias donde se puede encontrar una especie permitiría enfocar los esfuerzos de conservación y educación ambiental, aumentar la probabilidad de encontrar o redescubrir poblaciones en peligro de extinción, y aumentar la eficiencia en el uso de recursos dedicados a la conservación (Kumar & Stohlgren, 2009; García-Rodríguez et al., 2012).

Los MNE se basan en la determinación del **Nicho Fundamental** (*i.e.*, un hipervolumen de variables ambientales, donde cada punto corresponde a un estado del medio ambiente que permitiría que una especie exista indefinidamente, Hutchinson, 1957) para estimar la distribución geográfica potencial de una especie (Peterson, 2001; Soberón & Peterson, 2005). De acuerdo con el diagrama de BAM (Biótico, Abiótico y Movimiento, Figura 1; Soberón & Peterson, 2005), la distribución geográfica de una especie está determinada por tres conjuntos de condiciones: el **conjunto A**, representa las regiones en el

espacio geográfico donde las condiciones escenopoéticas (*i.e.*, aquellas que no se ven afectadas dinámicamente por la especie, por ejemplo, el clima) que permiten que las tasas de crecimiento intrínsecas sean positivas, y es la expresión geográfica del Nicho Fundamental; el **conjunto B** representa aquellas regiones geográficas donde las interacciones bióticas con otras especies son favorables para la presencia de la especie; y el **conjunto M** corresponde a las regiones geográficas accesibles para la especie sin barreras para el movimiento y la colonización (Soberón & Peterson, 2005; Peterson et al. 2011). La intersección $A \cap B \cap M = P$ es el equivalente a la distribución geográfica de la especie (Soberón & Peterson, 2005). No obstante, al trabajar con MNE, para la mayoría de las especies no hay información sobre las variables bióticas (B), por lo que los algoritmos hacen las predicciones con base en el conjunto A y M, por lo que la interpretación de los resultados debe ser cuidadosa ya que puede haber una subestimación del nicho fundamental (Soberón & Peterson, 2005; Barve et al 2011).

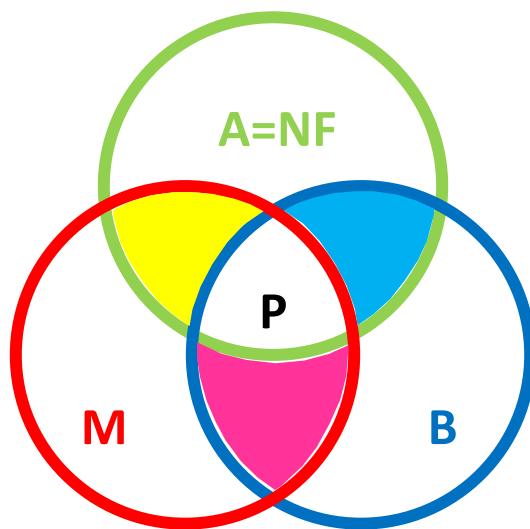


Figura 1. Diagrama de BAM. El área verde **A** representa las regiones en el espacio geográfico donde las condiciones escenopoéticas permiten que las tasas de crecimiento intrínsecas sean positivas, y es la expresión geográfica del Nicho Fundamental (**NF**). El área azul **B** representa aquellas regiones geográficas donde las interacciones bióticas son favorables para la presencia de la especie. Y el área roja **M** corresponde a las regiones geográficas accesibles para la especie sin barreras para el movimiento y la colonización. La intersección $A \cap B \cap M = P$ es el equivalente a la distribución geográfica de la especie.

Basado en Soberón & Peterson (2005, p. 3).

OBJETIVO GENERAL

Determinar las áreas prioritarias actuales y futuras para la conservación de seis aves en peligro de extinción en Costa Rica usando modelos de distribución de especies.

Objetivos Específicos

- 1- Identificar zonas prioritarias actuales y futuras para la conservación de las seis especies de aves en peligro de extinción en Costa Rica.
- 2- Cuantificar posibles cambios en el rango de distribución de dichas especies bajo diferentes escenarios de cambio climático.
- 3- Definir el porcentaje del rango de distribución de las especies de estudio que se encuentra dentro de las Áreas Silvestres Protegidas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Descripción de las especies consideradas en este estudio

Esta investigación se concentra en seis especies de aves de Costa Rica, cinco de las cuáles se encuentran en peligro de extinción (*Amazilia boucardi*, *Habia atrimaxillaris*, *Cephalopterus glabricollis*, *Carpodectes antoniae* y *Amazona auropalliata*), y una está en peligro crítico de extinción (*Ara ambiguus*; SINAC, 2017; UICN, 2020). Todas las especies cuentan además con suficiente información de puntos de ocurrencia para desarrollar MNE robustos. Las cuatro especies restantes (*Pterodroma hasitata*, *Setophaga chrysoparia*, *Pterodroma phaeopygia* y *Amazilia alfaroana*) no fueron incluidas por falta de datos (Stiles & Skutch, 1989; Garrigues & Dean, 2014; Farnsworth, 2010; Kirwan & Collar, 2016; BirdLife International, 2021).

***Amazilia boucardi* (Colibrí de Manglar, Familia Trochilidae):** esta especie es endémica de Costa Rica. Habita en los manglares a lo largo de la costa Pacífica, desde el Golfo de Nicoya hasta el Golfo Dulce, así como en algunas partes de Guanacaste, desde el nivel del mar hasta los 75 msnm (Stiles & Skutch, 1989; Luther, 2009; Garrigues & Dean, 2014). Prefiere el interior y los bordes de los manglares, donde abunda el mangle piñuela (*Pelliciera rhizophorae*), así como hábitats adyacentes (Stiles & Skutch, 1989; Luther, 2009; Garrigues & Dean, 2014; Villegas, 2022). Se encuentra en peligro de extinción debido a la destrucción

de los manglares, construcción de diques y carreteras, y la contaminación, principalmente en el Golfo de Nicoya (UICN, 2020; BirdLife International, 2021). Esto ha reducido y fragmentado severamente su ya de por sí restringido rango de distribución (Luther, 2009; Hirschfeld et al., 2013; BirdLife International, 2021). Además, podría verse afectada ante una posible reducción del área cubierta por manglares debido al aumento del nivel del mar como consecuencia del cambio climático (UICN, 2020; BirdLife International, 2021). Esta especie se encuentra en el Apéndice II de CITES (UNEP, 2019).

***Amazona auropalliata* (Lora de Nuca Amarilla, Familia Psittacidae):** se distribuye desde el sur de México (Oaxaca y Chiapas), Guatemala, El Salvador, Nicaragua y noroeste de Costa Rica a lo largo de la vertiente del Pacífico, las Islas de la Bahía (Honduras), y la vertiente del Caribe en el este de Honduras y el noreste de Nicaragua; desde el nivel del mar hasta los 700 msnm (Stiles & Skutch, 1989; Parr & Juniper, 2010; Garrigues & Dean, 2014; BirdLife International, 2021). En Costa Rica es poco común en el Pacífico Norte, en las cercanías de Tárcoles, y en el Valle Central, desde el nivel del mar hasta los 600 msnm (Stiles & Skutch, 1989; Garrigues & Dean, 2014). Prefiere el dosel y los bordes de los bosques deciduos y de galería, sabanas con árboles aislados, los bosques secundarios y las áreas de cultivo (Stiles & Skutch, 1989). Se encuentra en peligro de extinción debido a la disminución muy rápida de las poblaciones producto de la pérdida de hábitat por deforestación y la agricultura intensiva, y la cacería y extracción indiscriminada para el comercio ilegal de especies (Stiles & Skutch, 1989; UICN, 2020; BirdLife International, 2021; Wright et al., 2019; Dupin et al., 2020). Esta especie podría verse afectada por el cambio climático, debido al aumento en la intensidad y duración de la estación seca en la región Mesoamericana (UICN, 2020; BirdLife International, 2021). Se estima que en la parte sur de su área de distribución (en Nicaragua y Costa Rica) esta lora es cada vez más vulnerable a la extinción, y que sus poblaciones han seguido un camino hacia el declive y la extirpación local, mientras que ya se han observado individuos en regiones más al norte de su área de distribución (Wright et al., 2019). En el Pacífico Norte de Costa Rica, por ejemplo, las poblaciones han disminuido en un 54% durante los últimos 11 años (Wright et al., 2019).

***Ara ambiguus* (Guacamayo Verde Mayor, Familia Psittacidae):** esta especie se distribuye de manera disyuntiva, con al menos 5 poblaciones. Su distribución actual va desde el este de

Honduras y Nicaragua a través de Costa Rica y Panamá hasta el noroeste de Colombia y el oeste de Ecuador (Esmeraldas y Guayas), desde el nivel del mar hasta los 1500 msnm (Stiles & Skutch, 1989; Chassot et al., 2007; Arias et al., 2010; BirdLife International, 2021). En Costa Rica es una especie residente poco común de las tierras bajas del Caribe y Zona Norte, desde el nivel del mar hasta los 800 msnm (Stiles & Skutch, 1989; Garrigues & Dean, 2014). Prefiere el dosel de los bosques húmedos de las tierras bajas. Su rango de anidación está limitado a los bosques tropicales muy húmedos de la zona norte del país (Stiles & Skutch, 1989; Chassot et al., 2007). Se encuentra en peligro crítico de extinción debido a la pérdida del hábitat como resultado de la deforestación, así como a la captura de polluelos para el comercio de aves de jaula, lo que ha causado una disminución muy rápida y sostenida de su población (Stiles & Skutch, 1989; Chassot et al., 2007; UICN, 2020; BirdLife International, 2021). Esta especie se encuentra en el Apéndice I de CITES (UNEP, 2019)

***Carpodectes antoniae* (Cotinga Piquiamarillo, Familia Cotingidae):** esta especie es endémica de la vertiente del Pacífico de Costa Rica y del oeste de Panamá, desde el nivel del mar hasta los 800 msnm (Stiles & Skutch, 1989; Kirwan & Green, 2012; Hirschfeld et al., 2013; Garrigues & Dean, 2014; Lebbin et al., 2014). En Costa Rica se distribuye en la vertiente del Pacífico, desde el Río Tárcoles hasta la Península de Osa, desde el nivel del mar hasta los 800 msnm (Stiles & Skutch, 1989; Kirwan & Green, 2012; Garrigues & Dean, 2014). Prefiere el dosel y sub-dosel de los manglares y bosques tropicales húmedos circundantes, así como árboles altos en áreas abiertas adyacentes (Stiles & Skutch, 1989; Kirwan & Green, 2012; Hirschfeld et al., 2013; Garrigues & Dean, 2014; Lebbin et al., 2014). Se encuentra en peligro de extinción debido a su pequeño rango de distribución y al rápido declive de sus poblaciones por la pérdida hábitat, producto de la deforestación y la destrucción de los manglares (Stiles & Skutch, 1989; Hirschfeld et al., 2013; UICN, 2020; BirdLife International, 2021). Es poco lo que se conoce sobre la historia natural y reproducción de esta especie (Jones et al., 2014).

***Cephalopterus glabricollis* (Pájaro-sombrilla Cuellinudo, Familia Cotingidae):** esta es una especie endémica de la vertiente del Caribe de Costa Rica, el oeste de Panamá, y el sur de Nicaragua, desde el nivel del mar hasta los 2500 msnm (Stiles & Skutch, 1989; Kirwan & Green, 2012; Hirschfeld et al., 2013; Garrigues & Dean, 2014). En Costa Rica se distribuye

en la vertiente del Caribe, desde el Parque Nacional Rincón de la Vieja hacia el este, desde los 50 hasta los 2000 msnm (Stiles & Skutch, 1989; Kirwan & Green, 2012; Garrigues & Dean, 2014). Prefiere la parte alta del sotobosque hasta el sub-dosel de los bosques muy húmedos maduros, así como árboles con frutos en las áreas adyacentes de crecimiento secundario denso (Stiles & Skutch, 1989; Kirwan & Green, 2012; Garrigues & Dean, 2014). Se encuentra en peligro de extinción debido a sus poblaciones reducidas y la pérdida del hábitat, producto de la deforestación, y la expansión agrícola y ganadera (Stiles & Skutch, 1989; Hirschfeld et al., 2013; UICN, 2020; BirdLife International, 2021). Podría verse afectada por el cambio climático ante posibles variaciones en los límites de elevación de su área reproductiva (UICN, 2020; BirdLife International, 2021). Realiza migraciones altitudinales en busca de alimento y depende del bosque primario (Kirwan & Green, 2012). Se cree que su rango de distribución disminuyó significativamente debido a la deforestación (Elizondo Sancho & Molina Mora, 2020).

***Habia atrimaxillaris* (Tangara Hormiguera Carinegra, Familia Cardinalidae):** esta especie es endémica de Costa Rica. Habita en las zonas bajas del Golfo Dulce y la Península de Osa, desde el nivel del mar hasta los 1200 msnm (Stiles & Skutch, 1989; Hirschfeld et al., 2013; Pott et al., 2013; Garrigues & Dean, 2014). Prefiere el sotobosque denso de las tierras bajas y bosques riparios, aunque ocasionalmente penetra en las zonas adyacentes de crecimiento secundario, pero rara vez utiliza la vegetación frente a la playa (Stiles & Skutch, 1989; Pott et al., 2013; Newcombe et al., 2023). Se encuentra en peligro de extinción debido a su pequeño rango de distribución, la pérdida de hábitat producto de la deforestación y la expansión urbana en el Golfo Dulce (Stiles & Skutch, 1989; Sandoval & Gallo, 2009; Pott et al., 2013; UICN, 2020; BirdLife International, 2021). Presenta poca tolerancia a los hábitats abiertos o dominados por humanos. Su historia natural es poco conocida (Sandoval & Gallo, 2009; Cornils et al., 2015).

Datos de ocurrencia y áreas de calibración: recopilé registros georreferenciados de dos repositorios públicos, eBird Basic Dataset Metadata, v1.13 (eBird, 2021) y del Global Biodiversity Information Facility (disponibles en www.gbif.org, 2021) para las especies de estudio. Ambas plataformas son de uso frecuente en la obtención de datos de presencia para el desarrollo de modelos de distribución (Manthey et al., 2015; Kobori et al., 2016; Li et al.,

2020). Para capturar la heterogeneidad ambiental que abarca cada especie y evitar un truncamiento de su nicho climático, usé todos los registros disponibles que contenían coordenadas geográficas y fecha de observación. Los datos fueron inspeccionados detalladamente y eliminé los puntos duplicados y todos aquellos registros que no coincidieran con el rango de distribución conocido para la especie. Usé como referencia los polígonos de distribución de estas especies disponibles en la Lista Roja de la UICN, 2020 (<https://www.iucnredlist.org/resources/spatial-data-download>). Para evitar sesgos asociados a autocorrelación espacial implementé un adelgazamiento espacial (“*spatial thinning*”) con el objetivo de crear un subconjunto de datos en el que todas las ubicaciones de ocurrencia estuvieran separadas por una distancia mínima de 5 km.

Posteriormente creé un “buffer” con un radio de 50 km alrededor de todas las ocurrencias con el cual definí para cada especie la extensión del área de calibración de los modelos. Dicho buffer permitió comprender y delimitar las áreas de accesibilidad “M” (Figura 1, Soberón & Peterson, 2005) y mejoró la calibración, evaluación y comparabilidad del modelo (Barve et al 2011). Estos análisis los llevé a cabo utilizando el paquete “spThin” (Aiello-Lammens et al., 2019) y “raster” (Hijmans, 2020) en R 4.2.2 (R Foundation for Statistical Computing, 2020). Los registros de ocurrencia filtrados variaron según la especie, entre 62 y 801 (Cuadro 1).

CUADRO 1. Registros de ocurrencia utilizados según la especie para la determinación de las áreas prioritarias actuales y futuras de conservación mediante la aplicación de modelos de nicho ecológico.

Especie	Registros encontrados	Registros filtrados
<i>Amazilia boucardi</i>	795	124
<i>Ara ambiguus</i>	381	105
<i>Amazona auropalliata</i>	3893	801
<i>Carpodectes antoniae</i>	360	65
<i>Cephalopterus glabricollis</i>	267	73
<i>Habia atrimaxillaris</i>	712	62

Selección de variables bioclimáticas y escenarios de cambio climático: como variables predictoras utilicé las 19 capas bioclimáticas de WorldClim (www.worldclim.org) a una resolución de 30 s ($\sim 1 \times 1$ km en el Ecuador). Este conjunto de capas climáticas globales fue creado a partir de la interpolación de los datos de los promedios mensuales del clima medidos en diferentes estaciones meteorológicas para el período de 1950-2000 y son utilizadas para mapeo y modelado espacial (Hijmans et al., 2005; Toranza & Maneyro, 2013; Booth et al., 2014; Fick & Hijmans, 2017). Para evitar la multicolinealidad (correlación entre dos o más variables predictoras), en el set de variables calculé el Factor de Inflación de la Varianza (Variance Inflation Factor, VIF; Marquardt, 1970). Este índice excluye a las variables altamente correlacionadas si tienen valores de $VIF > 10$ (Naimi et al., 2014). Estos análisis los realicé con el paquete “usdm” (Naimi et al., 2014) en R 4.2.2 (R Foundation for Statistical Computing, 2020). Después de excluir las variables altamente correlacionadas establecí las variables predictoras para cada especie (Cuadro 2). Para los escenarios de cambio climático utilicé las Trayectorias de Concentración Representativas (Representative Concentration Pathway, RCP), proyectadas bajo los escenarios RCP 2.6, RCP 4.5, RCP 6 y RCP 8.5, usando el modelo MIROC 6, para los periodos 2030s (2021-2040), 2050s (2041-2060) y 2070s (2061-2080). Los RCPs describen el forzamiento de flujo de radiación infrarroja de la atmósfera al océano para el año 2100, y que oscilan entre 2.6 a 8.5 W/m^2 (Van Vuuren et al., 2011). El RCP 2.6 representa niveles de forzamiento muy bajos, el RCP 4.5 y 6 escenarios de estabilización intermedios, mientras que el RCP 8.5 representa un escenario de emisión de referencia muy alto (Van Vuuren et al., 2011).

CUADRO 2. Variables bioclimáticas predictivas utilizadas según la especie para la determinación de las áreas prioritarias actuales y futuras de conservación mediante la aplicación de modelos de nicho ecológico.

Variable	Descripción	<i>Amazilia boucardi</i>	<i>Ara ambiguus</i>	<i>Amazona auropalliata</i>	<i>Carpodectes antoniae</i>	<i>Cephalopterus glabricollis</i>	<i>Habia atrimaxillaris</i>
BIO2	Rango medio diurno	X	X	-	X	X	-
BIO3	Isotermalidad	X	-	X	X	X	X
BIO4	Estacionalidad de la Temperatura	X	X	X	X	X	X
BIO7	Rango anual de temperatura	-	-	X	-	-	X
BIO8	Temperatura media del trimestre más húmedo	X	X	X	X	X	-
BIO13	Precipitación del mes más lluvioso	-	X	X	-	-	-
BIO14	Precipitación del mes más seco	X	X	X	X	X	-
BIO15	Estacionalidad de la precipitación	X	X	X	X	X	X
BIO16	Precipitación del trimestre más húmedo	X	-	-	X	X	X
BIO18	Precipitación del trimestre más cálido	X	X	X	X	X	X
BIO19	Precipitación del trimestre más frío	X	X	X	X	X	X

Parametrización y evaluación del modelo: para predecir el área de hábitat potencialmente adecuado para las especies de estudio, desarrollé Modelos de Nicho Ecológico (ENMs) utilizando el algoritmo de Máxima Entropía (MaxEnt; Phillips et al. 2006). Este algoritmo permite predecir la distribución geográfica potencial de las especies mediante únicamente registros de presencia/ausencia, así como variables ambientales predictoras, que pueden ser continuas y/o categóricas, como por ejemplo la temperatura y el uso del suelo (Phillips et al., 2006; Phillips & Dudík, 2008; Kumar & Stohlgren, 2009; Elith et al., 2011). MaxEnt estima la probabilidad de idoneidad del hábitat para que una población pueda persistir en el tiempo (incluso con tamaños poblacionales pequeños, $N < 25$; Pearson et al., 2007), a partir de una distribución de máxima entropía (*i.e.*, la más cercana a la uniforme; Phillips et al., 2004; Elith et al., 2006; Phillips et al., 2006; Pearson et al., 2007; Phillips & Dudík, 2008). Para la calibración de los modelos, generé 63 modelos candidatos por cada especie, ajustados de acuerdo con diferentes valores de “Clases de Función” (Feature Classes, FC) y “Multiplicadores de Regularización” (Regularization Multiplier Values, RM, Merow et al., 2013). La FC son un conjunto de transformaciones de las covariables originales que determinan la forma potencial de las curvas de respuesta y que permiten generar diferentes ajustes de los datos (Elith et al., 2011). Los valores de RM limitan la complejidad del modelo para evitar el sobreajuste (Radosavljevic & Anderson, 2014). Utilicé siete combinaciones de FC (FC= "L", "H", "Q", "LH", "LQ", "QH", "LQH"; donde L = lineal, H = bisagra, Q = cuadrático) y valores RM de 1 a 5 en incrementos de 0,5. Establecí 10000 puntos de fondo, que son puntos no registrados como presencia, de los cuales el algoritmo extrae una muestra a comparar con las localidades con registros de presencia (Phillips et al., 2006; Cruz-Cárdenas et al., 2014). Posteriormente hice una partición de los datos utilizando el método de bloques, lo que permitió tener datos de prueba y entrenamiento para construir los modelos. El método de bloques divide los datos en cuatro partes en función de las líneas de latitud y longitud creando subconjuntos de igual número de localidades, tanto ocurrencias como puntos de fondo (Muscarella et al., 2014). Escogí este método porque separa las localidades de manera más equitativa (Muñoz et al., 2021), y porque permite predicciones más realistas y tiene un mejor desempeño para evitar el sobreajuste de modelo por autocorrelación (Muscarella, 2014; Radosavljevic & Anderson, 2014). Estos análisis los llevé a cabo con el

paquete “ENMeval” (Muscarella et al., 2014) en R 4.2.2 (R Foundation for Statistical Computing, 2020).

Utilicé la Tasa de Omisión Media (OR; *i.e.*, las localidades de prueba que el modelo no logra predecir, porque sus valores de idoneidad son más bajos en relación con las localidades de entrenamiento con los valores más bajos, las $OR > 0$ indican un sobreajuste del modelo) y el Área bajo la curva de respuesta (AUC; *i.e.*, la diferencia entre el valor de AUC de entrenamiento y el AUC de prueba, su valor está asociado positivamente con el grado de sobreajuste del modelo) para seleccionar el modelo óptimo para cada especie (Muscarella et al., 2014). Una vez seleccionados los modelos óptimos los convertí en mapas binarios, los cuales se definieron mediante el umbral de presencia del percentil 10 (P10), el cual establece como umbral el valor que excluye el 10 % de las localidades que tienen los valores predichos más bajos (Radosavljevic & Anderson, 2014). Este umbral ha sido utilizado ampliamente en el modelaje de distribución de especies, especialmente cuando los datos han sido recolectados por diferentes personas (Wei et al., 2019). Estos análisis los llevé a cabo utilizando los paquetes “raster” (Hijmans, 2020), “dismo” (Hijmans et al., 2017) y “maptools” (Bivand & Lewin-Koh, 2020) en R 4.2.2 (R Foundation for Statistical Computing, 2020).

Escenarios de cambio climático: para proyectar los modelos a futuro, utilicé la función “*predict*” (del paquete “dismo”). Usé el mismo conjunto de variables predictivas obtenidas con el VIF, con las que proyecté el modelo óptimo de cada especie calibrado en condiciones actuales. Posteriormente, convertí las predicciones a futuro en mapas binarios utilizando como umbral el P10 obtenido en el presente. Se hizo el mismo proceso con cada especie, tomando en cuenta los diferentes escenarios de cambio climático y los diferentes periodos. Estos análisis los llevé a cabo con los paquetes “raster” (Hijmans, 2020), “dismo” (Hijmans et al., 2017) y “maptools” (Bivand & Lewin-Koh, 2020) en R 4.2.2 (R Foundation for Statistical Computing, 2020).

Determinación del Área Potencial, Área Adecuada Real y Áreas Silvestres Protegidas: para determinar cuáles áreas, dentro del Área Potencial (AP, *i.e.*, área potencialmente adecuada estimada por el modelo) correspondían al Área Adecuada Real (AAR, *i.e.*, área remanente del área AP tomando en cuenta la preferencia de hábitat y distribución conocida de la especie) tomé en cuenta únicamente las zonas de distribución conocidas para cada

especie, según los datos de ocurrencia (eBird, 2021 y www.gbif.org, 2021) y los polígonos de la UICN (UICN, 2020). Eliminé las áreas donde las especies no ocurren naturalmente. Además, consideré la preferencia de hábitat de cada especie según los diferentes tipos de uso de suelo, tomando como referencia el conocimiento sobre la historia natural de cada especie (Stiles & Skutch, 1989, Garrigues & Dean, 2014, Birds of the World <https://birdsoftheworld.org/bow/home>; Cuadro 3). Para ello proyecté los mapas binarios sobre el mapa de Costa Rica y lo superpuse con la capa de Uso de suelo del Atlas de Costa Rica actualizado al 2014 (Ortiz-Malavasi, 2014). Asumí que los cambios que ocurrieron entre el 2014 y el 2023 y los cambios para el futuro no eran relevantes para el objetivo de este estudio. La capa de Uso de suelo, abarca todo el territorio nacional y está dividida en 17 diferentes tipos de cobertura del suelo (Ortiz-Malavasi, 2014). Posteriormente creé un mapa binario del AAR para cada especie, con un buffer de 1 Km alrededor del área (Muñoz et al., 2021). Para determinar cuáles de esas AAR se encuentran dentro de las Áreas Silvestres Protegidas (ASP) llevé a cabo el mismo proceso, pero utilizando la capa “Areassilvestresprotegidas” del Atlas de Costa Rica actualizado al 2014 (Ortiz-Malavasi, 2014). Finalmente creé un mapa binario con las AAR que se encuentran en las ASP. Ambos análisis los llevé a cabo utilizando los paquetes “raster” (Hijmans, 2020), y “rgdal” (Bivand & Lewin-Koh, 2020) en R 4.2.2 (R Foundation for Statistical Computing, 2020).

CUADRO 3. Preferencia de hábitat de las seis especies en peligro de extinción según el tipo de uso de suelo del Atlas de Costa Rica 2014.

Tipo de cobertura	<i>Amazilia boucardi</i>	<i>Ara ambiguus</i>	<i>Amazona auropalliata</i>	<i>Carpodectes antoniae</i>	<i>Cephalopterus glabricollis</i>	<i>Habia atrimaxillaris</i>
Pasto	-	-	X	-	-	-
Bosque Natural	-	X	X	X	X	X
Bosque Intervenido	-	X	X	X	X	X
Bosque Secundario	-	X	X	X	X	X
Humedal/pantano	-	X	-	-	-	-
Manglar	X	-	-	X	-	-

RESULTADOS

Parametrización y evaluación del modelo: la Tasa de Omisión Media (OR) de los mejores modelos para todas las especies varió entre 0.02 y 0.09, y el Área Bajo la Curva de Respuesta (AUC) entre 0.03 y 0.1. Mientras que umbral de presencia del percentil 10 (P10) osciló entre 0.20 y 0.47. La estacionalidad de la temperatura fue la variable que más contribuyó para explicar la ocurrencia con el modelo de *A. auropalliata* y *C. antoniae*. Para *A. boucardi* y *C. glabricollis* la temperatura media del trimestre más húmedo fue la variable con mayor aporte para explicar la ocurrencia del modelo. Mientras que la precipitación del trimestre más frío fue la variable que más contribuyó a explicar la ocurrencia del modelo de *A. ambiguus* y *H. atrimaxillaris* (Cuadro 4 y 5, Figura 2).

CUADRO 4. Valores de Clases de Función (FC), Multiplicadores de Regularización (RM), Tasa de Omisión Media (OR), Área Bajo la Curva de Respuesta (AUC) y umbral de presencia del percentil 10 (P10) de los modelos óptimos de seis especies en peligro de extinción en Costa Rica.

Especie	FC	RM	OR	AUC	P10
<i>Amazilia boucardi</i>	L	5	0.0227	0.046	0.4788
<i>Ara ambiguus</i>	H	1.5	0.0454	0.0839	0.2358
<i>Amazona auropalliata</i>	Q	5	0.02	0.1005	0.3605
<i>Carpodectes antoniae</i>	L	2	0.0576	0.0623	0.2003
<i>Cephalopterus glabricollis</i>	H	2	0.0950	0.1065	0.2955
<i>Habia atrimaxillaris</i>	Q	1.5	0.0454	0.0359	0.275

CUADRO 5. Contribución de las variables bioclimáticas en la construcción del modelo óptimo de seis especies en peligro de extinción en Costa Rica. En negrita las variables con mayor contribución.

Descripción	Contribución de las variables por especies (%)					
	<i>Amazilia boucardi</i>	<i>Ara ambiguus</i>	<i>Amazona auropalliata</i>	<i>Carpodectes antoniae</i>	<i>Cephalopterus glabricollis</i>	<i>Habia atrimaxillaris</i>
Rango medio diurno	7.0077	13.8689	-	2.7576	7.6181	-
Isotermalidad	0	-	3.8136	0	14.2747	1.3977
Estacionalidad de la Temperatura	5.0731	3.3613	45.3425	48.2806	6.4897	0
Rango anual de temperatura	-	-	0	-	-	27.7845
Temperatura media del trimestre más húmedo	77.9159	0.5406	25.197	7.2557	39.7692	-
Precipitación del mes más lluvioso	-	5.196	10.1208	-	-	-
Precipitación del mes más seco	0	8.8729	2.6502	0.0468	12.9236	-
Estacionalidad de la precipitación	0	14.3468	6.5032	0	5.8691	24.2402
Precipitación del trimestre más húmedo	3.8332	-	-	0	2.9591	0
Precipitación del trimestre más cálido	0	26.0915	2.1778	9.5252	9.8964	4.373
Precipitación del trimestre más frío	6.1701	27.722	4.1949	32.1342	0.2001	42.2046

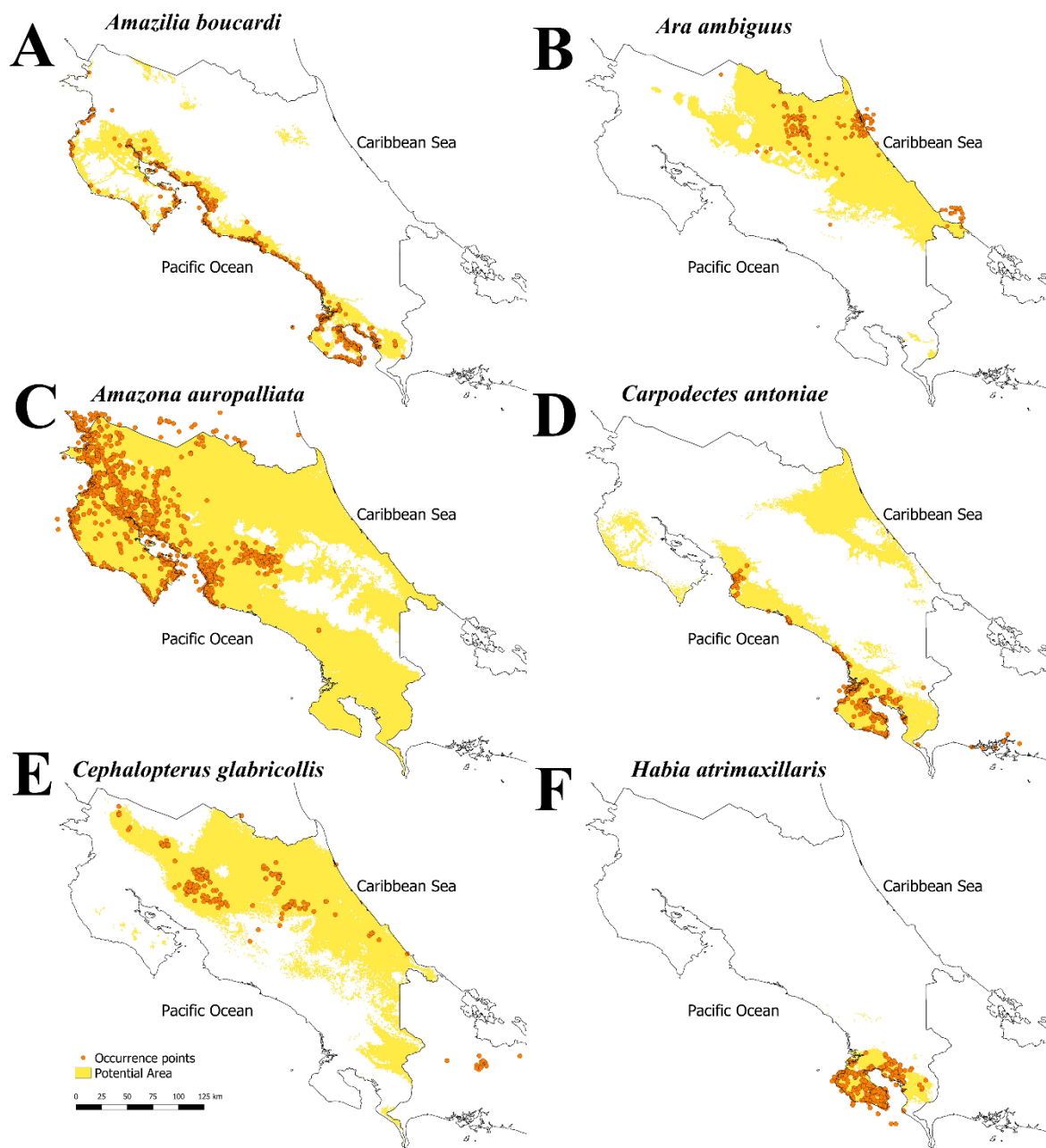


Figura 2. Mapas binarios del Área Potencial (AP) según los modelos óptimos y puntos georreferenciados de A), *Amazilia boucardi* B), *Ara ambiguus* C), *Amazona auropalliata* D), *Carpodectes antoniae* E) *Cephalopterus glabricollis* y F) *Habia atrimaxillaris*.

Distribución geográfica potencial actual: las proyecciones en el escenario presente muestran que el Área Potencial (AP) actual de *A. boucardi* abarca gran parte de la región costera y zonas bajas adyacentes (fuera del manglar) de la vertiente del Pacífico Norte,

Central y Sur, y Zona Norte (Figura 2A). Para *A. ambiguus* el AP se distribuyó sobre las zonas bajas y elevaciones intermedias de la Zona Norte (Sarapiquí, San Carlos, Los Chiles y elevaciones intermedias de la Cordillera de Guanacaste) y Caribe Norte y Sur (Figura 2B). En el caso de *A. auropalliata* el AP se distribuyó sobre las zonas bajas y elevaciones intermedias de todo territorio nacional (Figura 2C). Mientras que el AP para *C. antoniae* se proyectó a lo largo de las zonas bajas del Pacífico Central y Sur, algunos sectores del Golfo de Nicoya y Caribe Norte, y algunas áreas de elevación intermedia del Pacífico Sur (Figura 2D). Para *C. glabricollis* el AP correspondió a las zonas bajas, intermedias y altas de toda la Vertiente del Caribe y las zonas intermedias y altas del Pacífico Norte, Central y Sur, y zonas altas del Valle Central (Figura 2E). Finalmente, el AP de *H. atrimaxillaris* se distribuyó en las zonas bajas y algunos sectores de elevación intermedia de la región sureste del Pacífico Sur, primordialmente alrededor del Golfo Dulce (Figura 2F).

Distribución geográfica potencial bajo diferentes escenarios de cambio climático: las proyecciones de los modelos a futuro bajo diferentes escenarios de cambio climático (RCP 2.6, RCP 4.5, RCP 6 y RCP 8.5) y durante los períodos 2030s (2021-2040), 2050s (2041-2060) y 2070s (2061-2080), mostraron un aumento generalizado a través del tiempo en el AP prevista para la distribución de *A. boucardi*, hacia zonas que actualmente no son adecuadas para la especie, es decir fuera del manglar sobre la mayor parte de la vertiente del pacífico, lejos de los manglares (Figura 3 y 4, Cuadro 6). En el caso de *A. ambiguus* se proyecta un aumento en el AP, que se mantendrá relativamente constante temporalmente. Se espera que el AP aumente hacia la región oeste de la Zona Norte (Upala, Guatuso y Los Chiles) y zonas más altas de las cordilleras sobre la Vertiente del Caribe (Figura 3 y 5, Cuadro 6). Para *A. auropalliata* también se espera un aumento muy pequeño en el AP ($\leq 204 \text{ Km}^2$), la cual se mantendrá relativamente constante con el transcurrir de los años. Este aumento será hacia algunas zonas más altas de la Cordillera de Guanacaste (Figura 3 y 6, Cuadro 6). Para *C. antoniae* se espera un aumento generalizado en el AP (notar que en los primeros 30 años se espera que el AP sea menor al AP en el presente), que incrementará con el paso de los años, primordialmente hacia las regiones intermedias del Pacífico Sur (Figura 3 y 7, Cuadro 6). Para *C. glabricollis* se espera una disminución generalizada en el AP en las zonas más bajas de su rango actual y un desplazamiento hacia las zonas intermedias y altas la Cordillera Volcánica Central y de Talamanca (Figura 3 y 8, Cuadro 6). Finalmente, para *H.*

atrimaxillaris se espera una disminución generalizada en el AP en las zonas más bajas de la Península de Osa y en el Golfo Dulce y un desplazamiento hacia las zonas más altas en la región Norte del Pacífico Sur, principalmente en Buenos Aires y parte de Pérez Zeledón y Coto Brus (Figura 3 y 9, Cuadro 6).

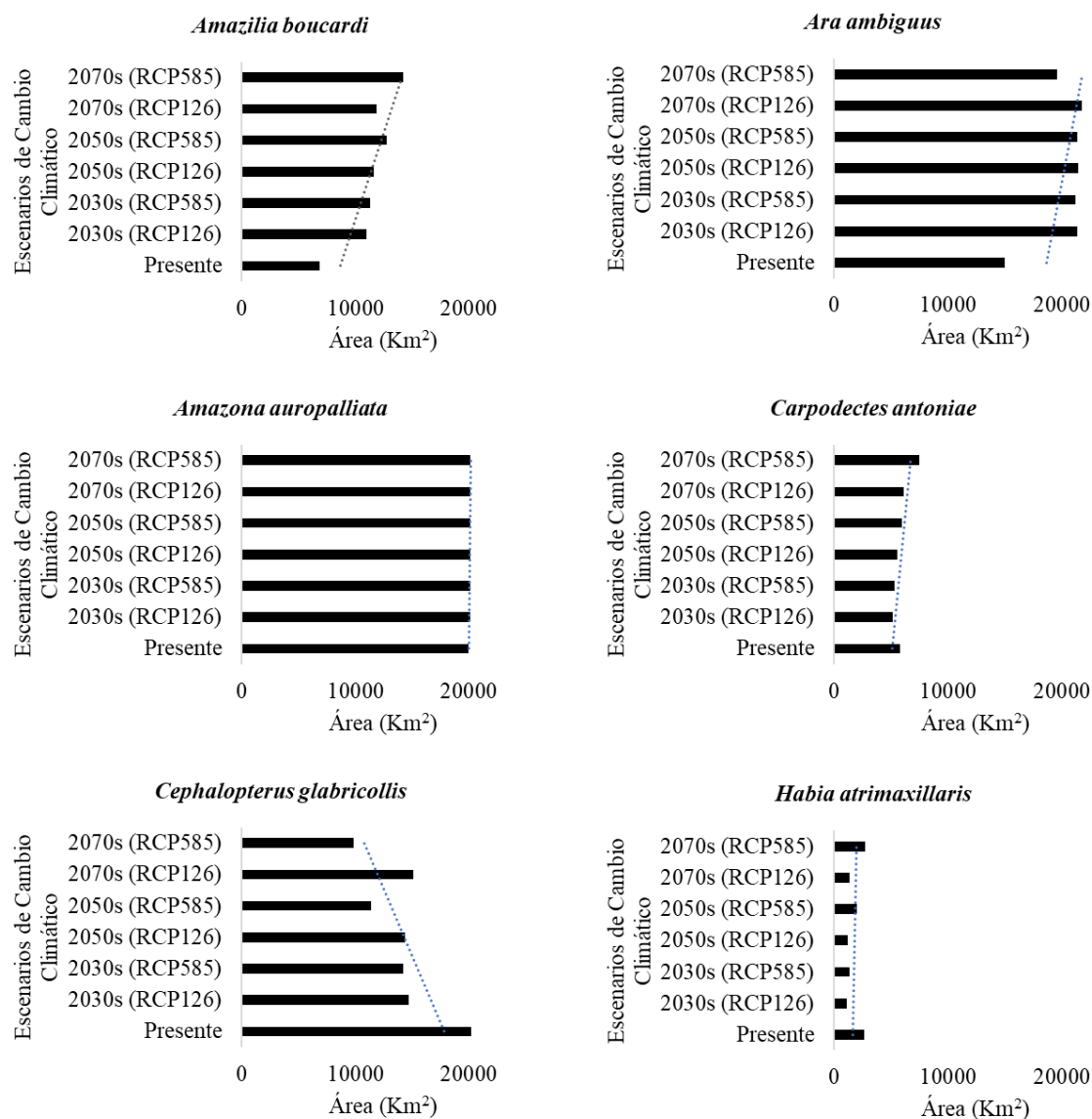


Figura 3. Área Potencial (AP) actual y futura esperada para cada especie bajo los escenarios extremos de cambio climático (RCP 2.6 y RCP 8.5) y durante los períodos 2030s (2021-2040), 2050s (2041-2060) y 2070s (2061-2080).

CUADRO 6. Área Potencial (AP), Área Adecuada Real (AAR) y Área Silvestre Protegida (ASP) actual y futura esperada para cada especie bajo diferentes escenarios de cambio climático (RCP 2.6, RCP 4.5, RCP 6 y RCP 8.5) y durante los periodos 2030s (2021-2040), 2050s (2041-2060) y 2070s (2061-2080). Las áreas están en km².

Especie		<i>Amazilia boucardi</i>			<i>Ara ambiguus</i>			<i>Amazona auropalliata</i>		
Periodo	RCP	AP*	AAR	ASP	AP*	AAR	ASP	AP*	AAR	ASP
Presente	-	6851 (7905)	433	178	15055 (15915)	9329	3501	19943 (44558)	15412	2685
2030s	2.6	10999	452	181	21385	12459	5106	20085	15497	2731
2030s	4.5	11001	455	181	21508	12526	5178	20108	15519	2746
2030s	6	10914	449	181	21761	12668	5125	20071	15486	2717
2030s	8.5	11289	455	181	21204	12340	5088	20105	15517	2745
2050s	2.6	11658	455	181	21486	12516	5181	20086	15498	2730
2050s	4.5	11953	455	181	21625	12633	5221	20131	15540	2766
2050s	6	12283	456	181	21030	12283	5079	20147	15556	2776
2050s	8.5	12787	456	181	21400	12507	5155	20126	15535	2757
2070s	2.6	11866	455	181	21769	12644	5179	20096	15508	2738
2070s	4.5	12755	456	181	21815	12701	5196	20131	15540	2758
2070s	6	13844	456	181	20649	12159	5020	20121	15533	2753
2070s	8.5	14208	456	181	19607	11605	4909	20101	15512	2742
Especie		<i>Carpodectes antoniae</i>			<i>Cephalopterus glabricollis</i>			<i>Habia atrimaxillaris</i>		
Periodo	RCP	AP*	AAR	ASP	AP*	AAR	ASP	AP*	AAR	ASP
Presente	-	5784 (12722)	2825	1416	20183 (22751)	11881	4566	2640 (2640)	1611	1104
2030s	2.6	5205	2485	1285	14729	9097	3921	1125	434	175
2030s	4.5	5375	2589	1315	15398	9559	4214	1705	704	286
2030s	6	5344	2517	1301	15355	9475	4109	1244	486	208
2030s	8.5	5300	2457	1275	14235	8933	3915	1370	503	200
2050s	2.6	5578	2686	1334	14388	8865	3815	1196	469	207
2050s	4.5	5757	2659	1318	13639	8572	3823	1707	670	263
2050s	6	5522	2637	1335	10465	7070	3329	1587	619	241

2050s	8.5	6007	2876	1355	11420	7621	3728	2028	806	291
2070s	2.6	6155	2869	1355	15145	9520	4340	1373	508	194
2070s	4.5	6549	3068	1368	12566	8137	3813	1477	577	222
2070s	6	6689	3073	1416	10267	7396	4170	3024	1205	330
2070s	8.5	7511	3425	1438	9868	6904	3961	2774	1120	358

*Área Potencial (AP) tomando en cuenta únicamente las zonas de distribución conocidas para cada especie, según los datos de ocurrencia (eBird, 2021 y www.gbif.org, 2021) y los polígonos de la UICN (UICN, 2020). Las áreas donde las especies no ocurren naturalmente fueron eliminadas. Entre paréntesis se encuentran los valores del AP en el presente sin filtrar.

Determinación del Área Adecuada Real (AAR): en promedio para el presente el AAR de las especies estudiadas vario entre 6% y 77%, y el ASP entre 3% y 42%. En el futuro el AAR de las especies estudiadas variaría entre 3% y 77%, y el ASP entre 1% y 40%. El AP estimada para *A. boucardi* en el escenario presente fue de 6851 Km². Sin embargo, solamente el 6% corresponden al AAR, y apenas el 3% se encuentran en ASP. En el escenario futuro el AP osciló entre los 10914 y los 14208 Km², pero únicamente del 3 al 4% corresponden al AAR y apenas del 1 al 3% al ASP (Figura 4, Cuadro 6). En el caso de *A. ambiguus*, para el escenario presente el AP fue de 15055 Km², de los cuales el 62% corresponden al AAR y el 23% a ASP. En el escenario futuro el AP varió de los 19607 a los 21815 Km², de los cuales el 58-59% corresponde al AAR y apenas el 24-25% al ASP (Figura 5, Cuadro 6). Para *A. auropalliata* el AP estimada en el escenario presente fue de 19943 Km², de los cuales el 77% corresponden al AAR, y apenas el 13% al ASP. Para el escenario futuro el AP osciló entre los 20071 y los 20147 Km², de los cuales el 77% corresponde al AAR y el 14% al ASP (Figura 6, Cuadro 6). En el caso de *C. antoniae* el AP fue de 5784 Km², de los cuales el 49% corresponden al AAR, y el 24% al ASP. Para el escenario futuro el AP osciló entre los 5205 y los 7511 Km², pero solamente el 46-48% corresponde al AAR y 19-25% al ASP (Figura 7, Cuadro 6). Por otro lado, para *C. glabricollis* el AP en el escenario presente fue de 20183 Km², sin embargo, solo el 59% corresponden al AAR y el 23% al ASP. Para el escenario futuro el AP osciló entre los 6904 y los 9559 Km², y el porcentaje de AAR varió del 62 al 72% y el ASP del 27 al 40% (Figura 8, Cuadro 6). Finalmente, para *H. atrimaxillaris* el AP estimada fue de 2640 Km², de los cuales el 61% corresponden al AAR y el 42% al ASP. Para el escenario futuro el AP osciló entre los 1125 y los 3024 Km², y el porcentaje de AAR varió del 37 al 41% y el ASP del 11 al 17% (Figura 9, Cuadro 6).

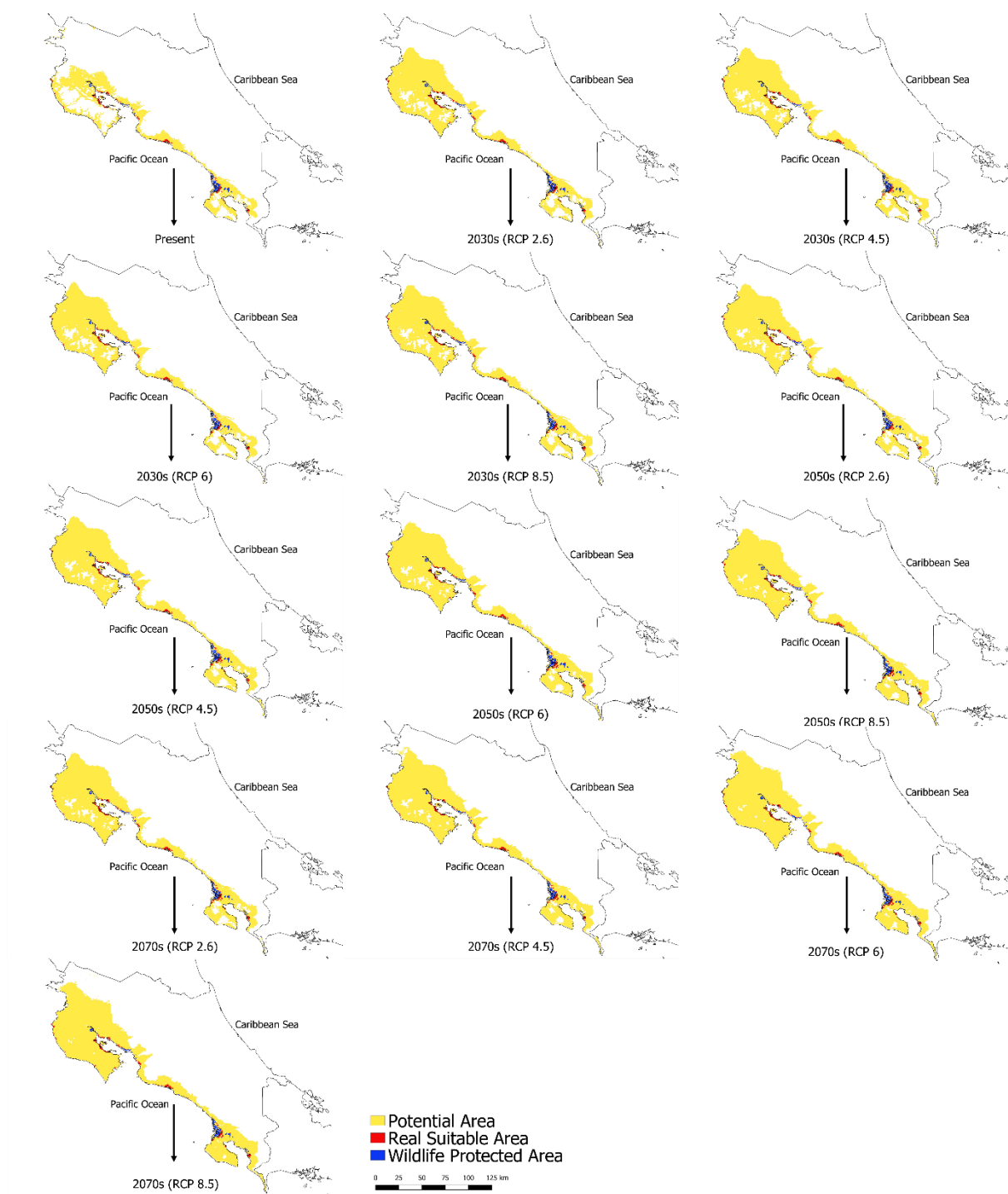


Figura 4. Área Potencial (AP), Área Adecuada Real (AAR) y Área Silvestre Protegida (ASP) actual y futura de *Amazilia boucardi* bajo diferentes escenarios de cambio climático (RCP 2.6, RCP 4.5, RCP 6 y RCP 8.5) y durante los períodos 2030s (2021-2040), 2050s (2041-2060) y 2070s (2061-2080).

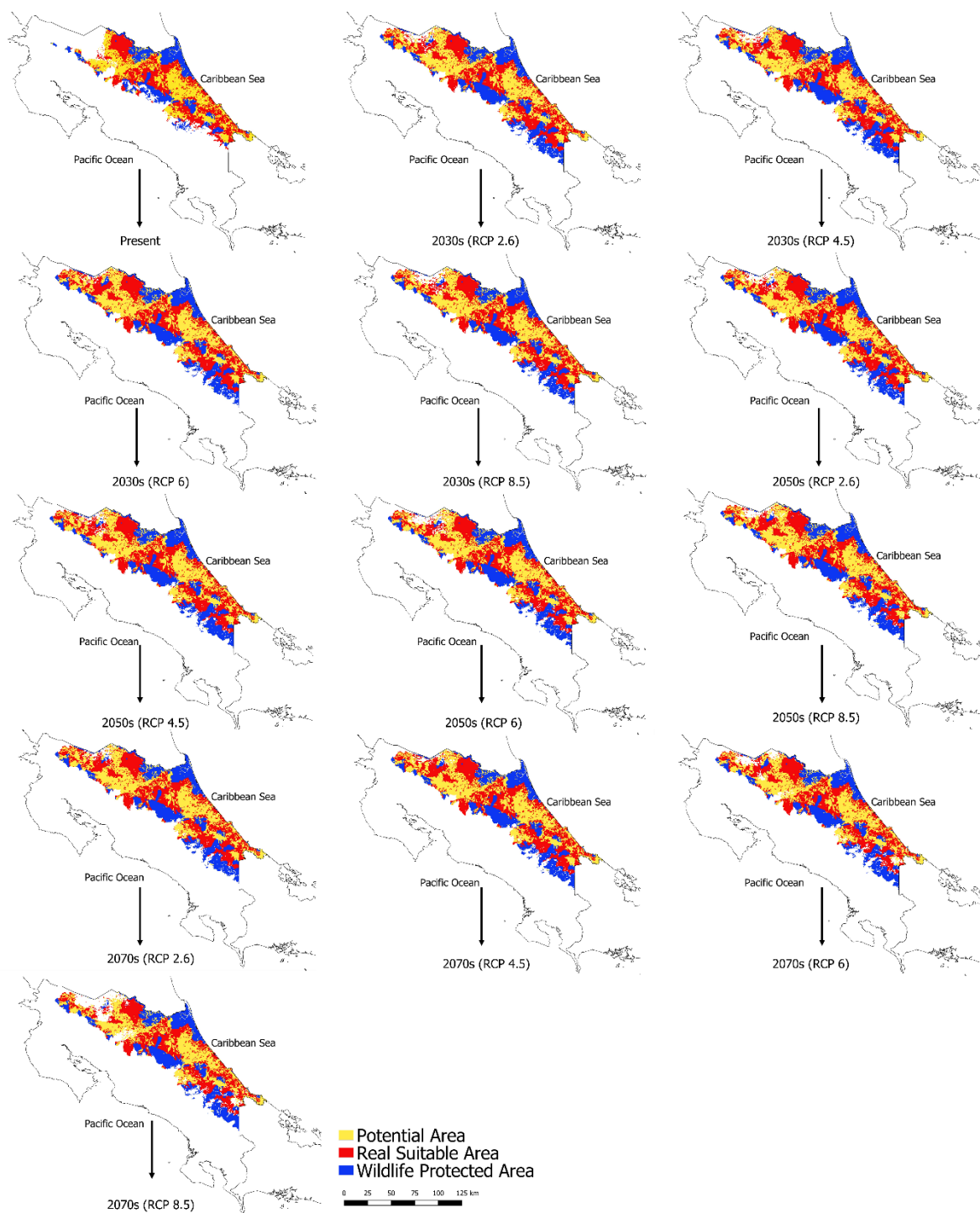


Figura 5. Área Potencial (AP), Área Adecuada Real (AAR) y Área Silvestre Protegida (ASP) actual y futura de *Ara ambiguus* bajo diferentes escenarios de cambio climático (RCP 2.6, RCP 4.5, RCP 6 y RCP 8.5) y durante los períodos 2030s (2021-2040), 2050s (2041-2060) y 2070s (2061-2080).

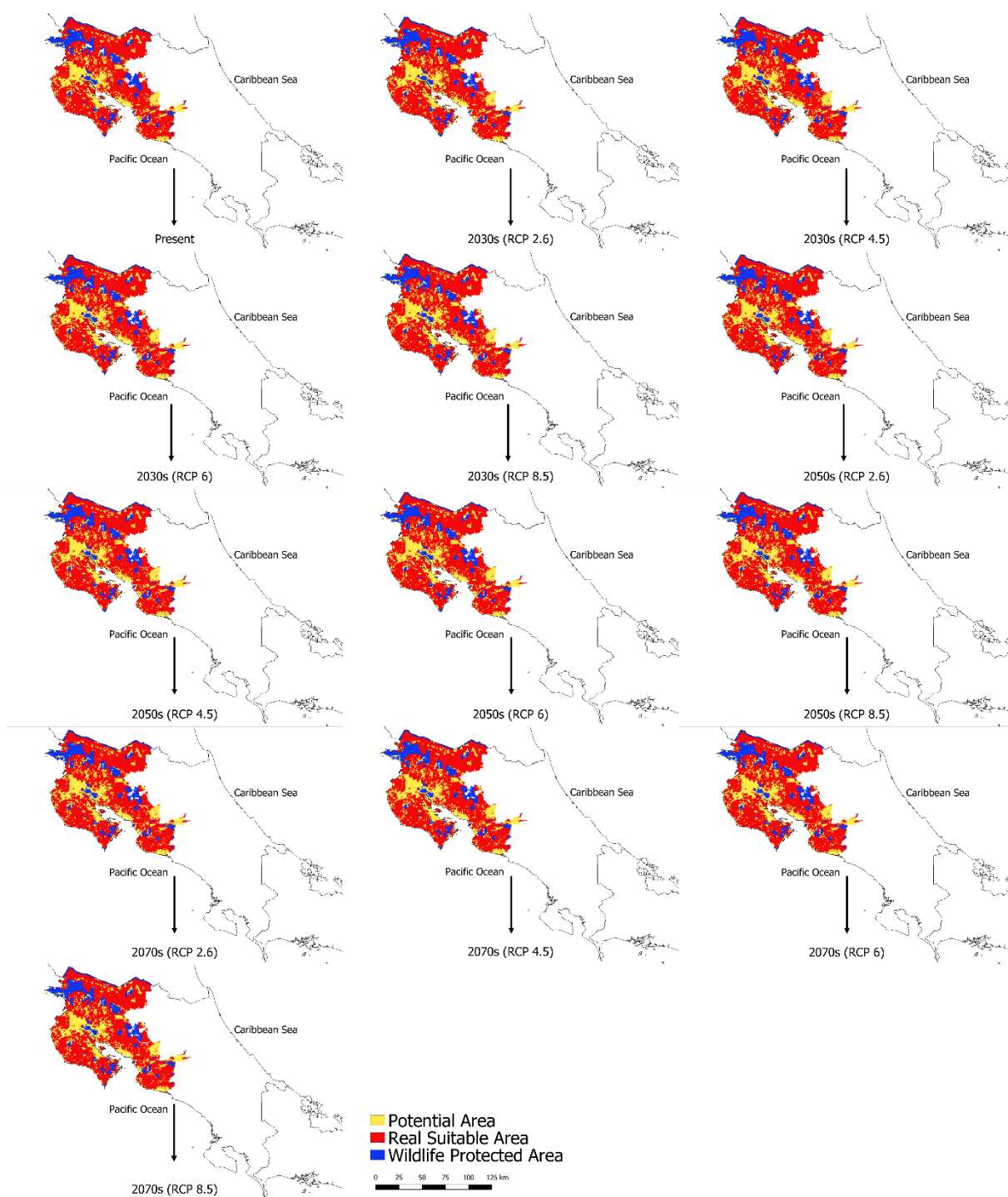


Figura 6. Área Potencial (AP), Área Adecuada Real (AAR) y Área Silvestre Protegida (ASP) actual y futura de *Amazona auropalliata* bajo diferentes escenarios de cambio climático (RCP 2.6, RCP 4.5, RCP 6 y RCP 8.5) y durante los períodos 2030s (2021-2040), 2050s (2041-2060) y 2070s (2061-2080).

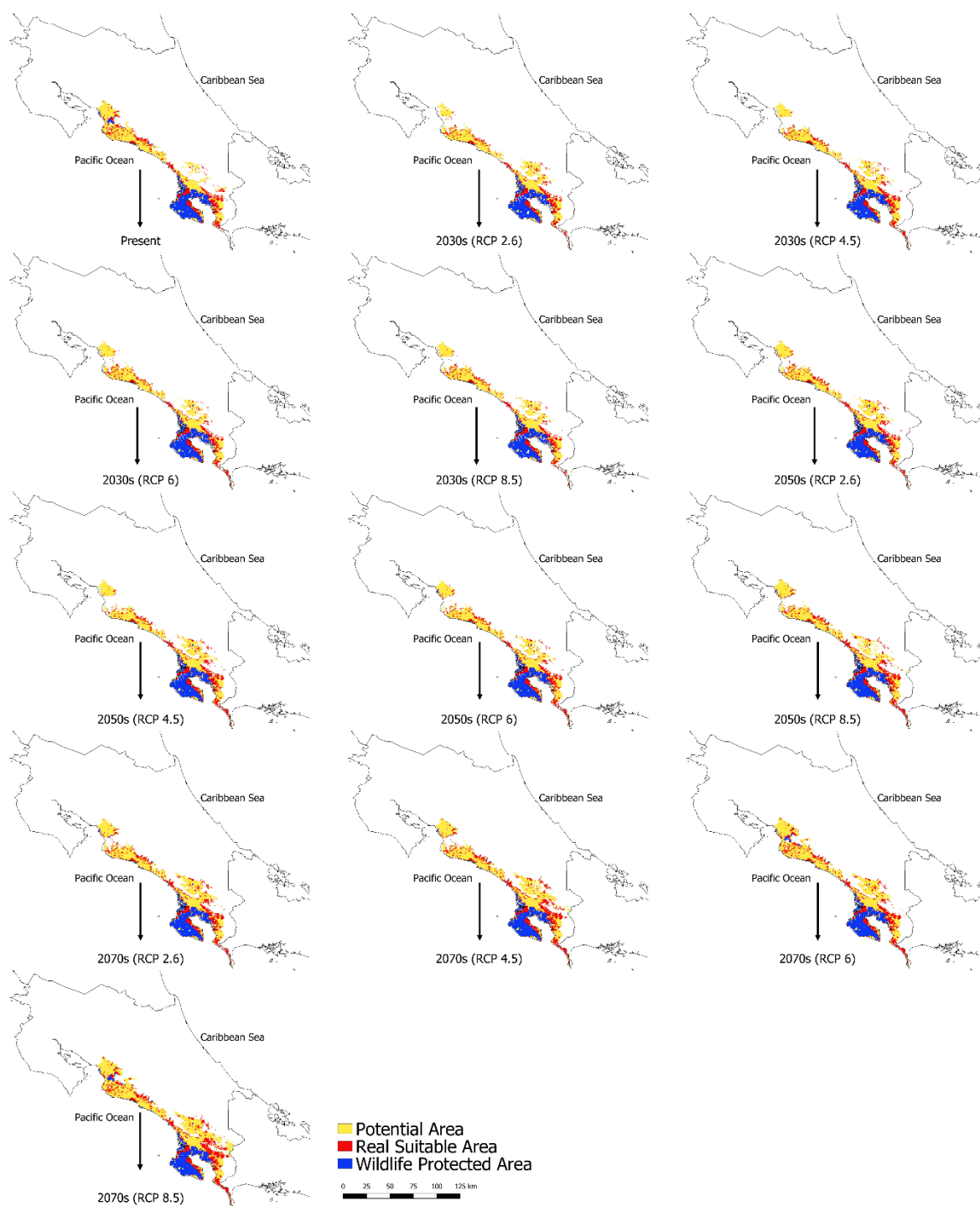


Figura 7. Área Potencial (AP), Área Adecuada Real (AAR) y Área Silvestre Protegida (ASP) actual y futura de *Carpodectes antoniae* bajo diferentes escenarios de cambio climático (RCP 2.6, RCP 4.5, RCP 6 y RCP 8.5) y durante los períodos 2030s (2021-2040), 2050s (2041-2060) y 2070s (2061-2080).

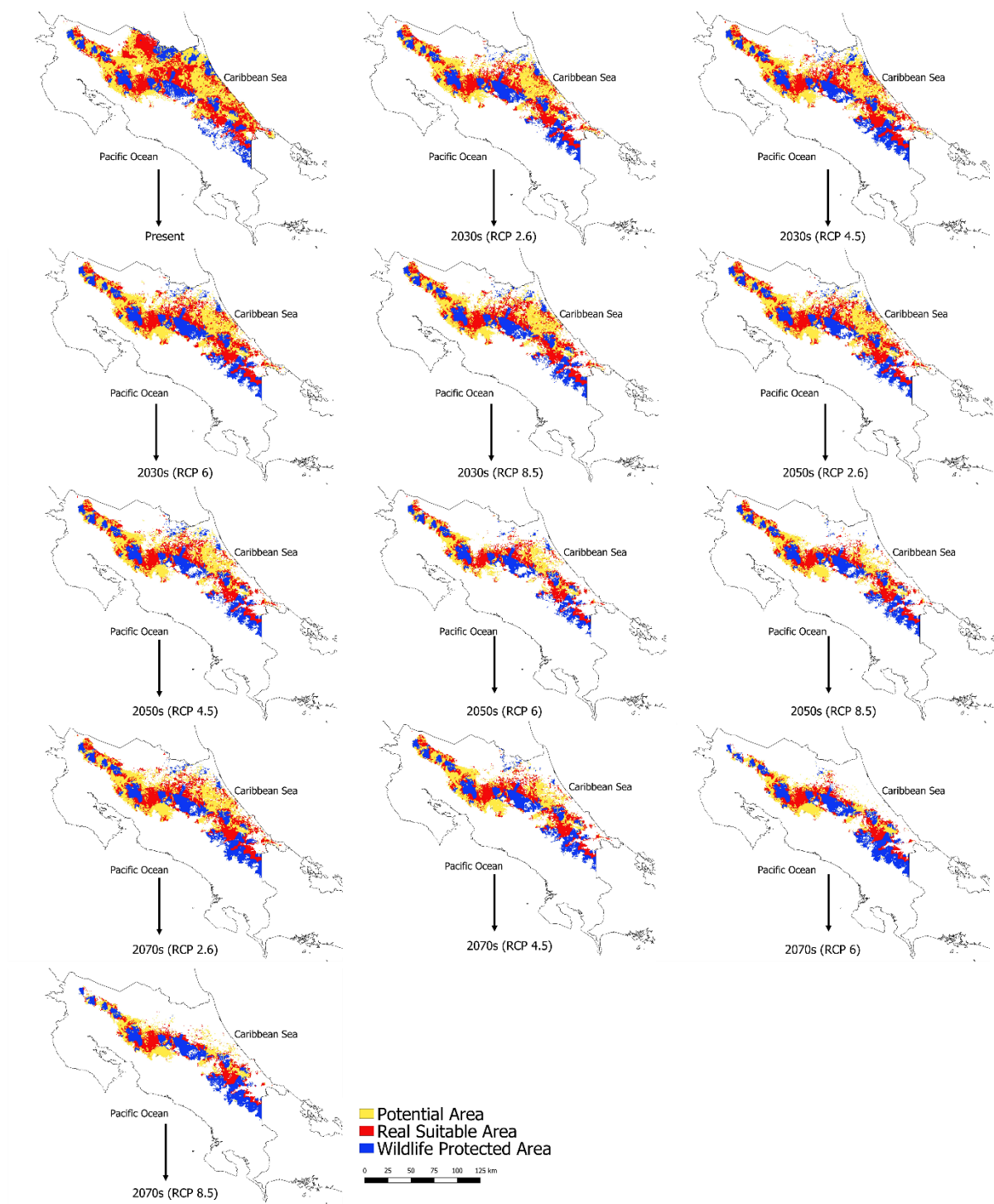


Figura 8. Área Potencial (AP), Área Adecuada Real (AAR) y Área Silvestre Protegida (ASP) actual y futura de *Cephalopterus glabricollis* bajo diferentes escenarios de cambio climático (RCP 2.6, RCP 4.5, RCP 6 y RCP 8.5) y durante los períodos 2030s (2021-2040), 2050s (2041-2060) y 2070s (2061-2080).

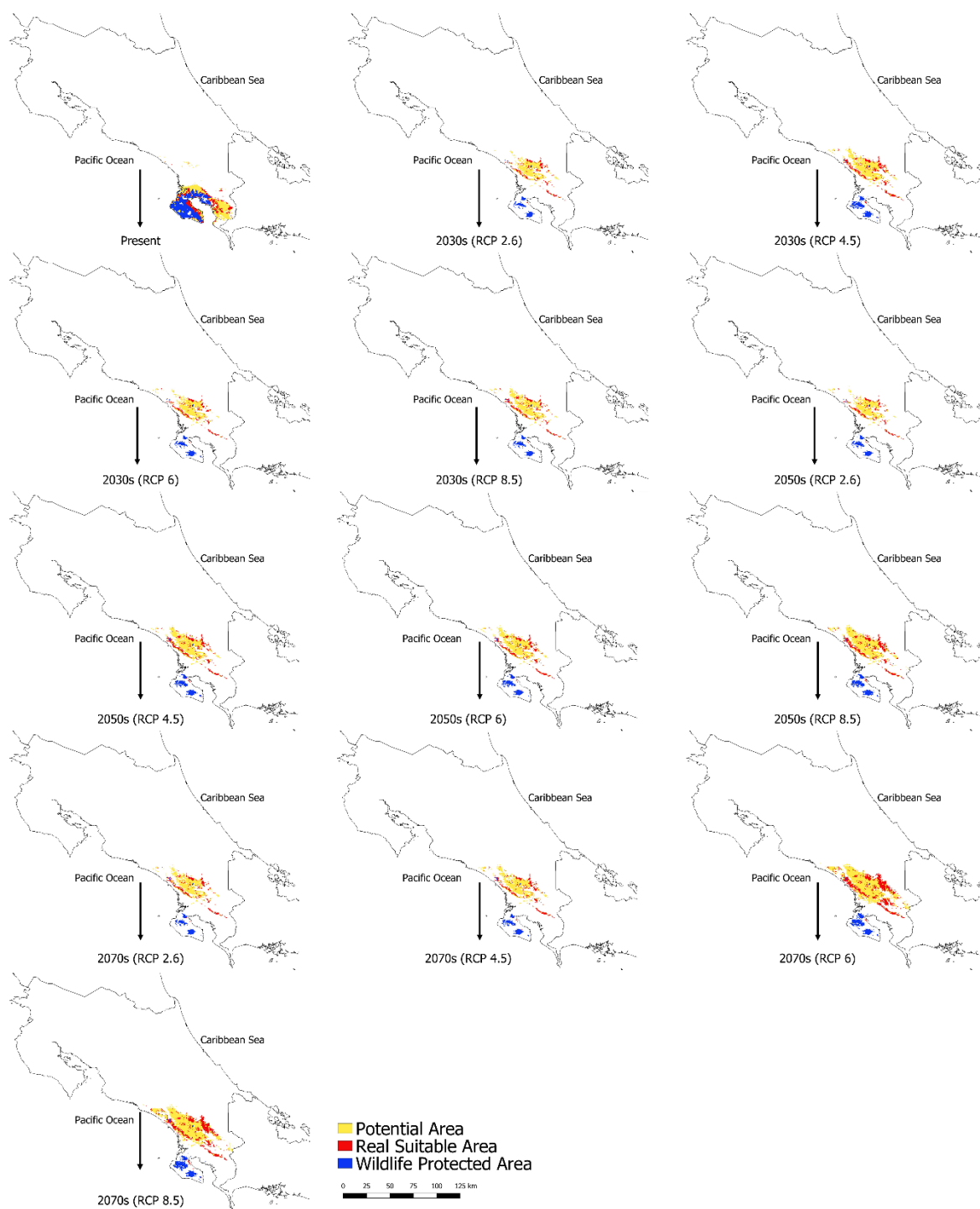


Figura 9. Área Potencial (AP), Área Adecuada Real (AAR) y Área Silvestre Protegida (ASP) actual y futura de *Habia atrimaxillaris* bajo diferentes escenarios de cambio climático (RCP 2.6, RCP 4.5, RCP 6 y RCP 8.5) y durante los períodos 2030s (2021-2040), 2050s (2041-2060) y 2070s (2061-2080).

DISCUSIÓN

Las proyecciones demuestran que para la mayoría de las especies la mayor parte del AP corresponde al AAR y que en el futuro podría haber un aumento en su rango de distribución. La idoneidad de estos sitios va a depender de la disponibilidad de recursos, conectividad y presencia de zonas boscosas. Asimismo, las áreas prioritarias para la conservación deben estar enfocadas en aquellas zonas del AAR fuera de las ASP.

Para *A. boucardi* la mayor parte del AP estimada por el modelo, tanto presente como futura, no es adecuada (Figura 4 y 2, Cuadro 6). Esto se debe a que esta especie depende de los bosques de manglar de la costa Pacífica para reproducirse y alimentarse, por lo que, el AAR en todos los escenarios está restringida a estos ecosistemas (Stiles & Skutch, 1989; Luther, 2009; Garrigues & Dean, 2014). Si bien es cierto *A. boucardi* ha sido reportada en sitios adyacentes al manglar, su presencia en estas zonas parece ser irregular y posiblemente esté relacionada con el ciclo de floración de los manglares y la época reproductiva de este colibrí (Jones et al., 2009). Probablemente utiliza la vegetación circundante solamente para alimentarse y como sitios de percha (Jones et al., 2009; Luther, 2009, Villegas, 2022). La dependencia de *A. boucardi* a los manglares lo hace particularmente vulnerable. En Costa Rica, la cobertura de los bosques de mangle disminuyó en más de un 40% durante los últimos 30 años, debido a su destrucción por tala, contaminación, sedimentación, salinización y aumento del nivel de mar como consecuencia del cambio climático. El aumento en el nivel del mar podría provocar la pérdida de 1-2% por año del área de manglar global (MINAE – SINAC – CONAGEBIO – FONAFIFO, 2018). Por lo tanto, es esencial la protección de los estos ecosistemas para la sobrevivencia de *A. boucardi*.

Para *A. ambiguus*, la mayor parte del AP estimada, en el presente y futuro, podría ser adecuada (Figura 5 y 2, Cuadro 6). Su área de distribución históricamente ha sido amplia a lo largo de toda la Vertiente del Caribe (Slud, 1964; Stiles & Skutch, 1989), ya que esta especie realiza migraciones temporales altitudinales entre su zona de anidamiento (diciembre-junio) en las zonas bajas del Caribe Norte, y su zona de post-anidamiento (junio-agosto) en las faldas de la Cordillera Volcánica Central y la de Tilarán (Chassot et al. 2004). Se ha determinado previamente que el Caribe Sur también representa el hábitat adecuado para la especie, ya que cuenta con suficientes recursos para alimentación, posibles sitios de anidación y bastante cobertura boscosa (Fraixedas *et al.* 2014). Además, cabe recalcar que,

aunque *A. ambiguus* depende de los bosques húmedos para su sobrevivencia (Powell et al. 1999), recientemente se encontró que prefieren cavidades en árboles aislados en potreros o bosques secundarios, como sitios de anidación, posiblemente como una forma de adaptación a su nuevo entorno (Lewis et al. 2023). La presencia de estos árboles en potreros debería fomentarse. En cuanto al aumento en su rango de distribución esperado para el futuro, esta especie ha sido reportada por encima de los 1000 msnm en la Cordillera Volcánica Central (Chassot et al. 2004; eBird, 2021). Sin embargo, los resultados muestran que altitudes mayores podrían ser también adecuadas en el futuro (≈ 2000 msnm) sobre la Vertiente del Caribe y que su rango de distribución podría extenderse hacia el sector oeste de la Zona Norte (Upala, Guatuso y Los Chiles). No obstante, la idoneidad de estos sitios va a depender de la disponibilidad de recursos para la lapa verde.

Para *A. auropalliata*, la mayor parte del AP, en el presente y futuro, corresponde al AAR (Figura 6 y 2, Cuadro 6). Esto puede deberse a que históricamente esta especie ha presentado una amplia distribución en el Pacífico Norte, hasta las cercanías del Tárcoles, e incluso se ha reportado en Los Chiles, en la Zona Norte (Slud, 1964; Stiles & Skutch, 1989). Sitios como Parrita, Quepos, Los Chiles, Upala, Guatuso y San Carlos también podrían ser áreas idóneas para la especie, sobre todo si se considera que esta especie habita bosques deciduos y de galería, bosques secundarios, sabanas con árboles aislados y áreas de cultivo y que puede ser bastante tolerante a perturbaciones de bajo nivel (Stiles & Skutch, 1989; Wright et al., 2019). En cuanto al aumento esperado para el futuro en su rango de distribución hacia zonas más altas, *A. auropalliata* se distribuye primordialmente hasta los 600 msnm (Garrigues & Dean, 2014). Pero podría alcanzar altitudes mayores (< 2000 msnm) sobre la Cordillera de Guanacaste. Aunque la idoneidad en estos sitios también va a depender de la disponibilidad de recursos. En Nicaragua, esta especie está prácticamente ausente en las tierras bajas de Pacífico debido a la pérdida del hábitat, lo que ha obligado a sus poblaciones a desplazarse hacia las laderas superiores donde sobrevive en zonas boscosas (Wright et al., 2019). Cabe recalcar que las poblaciones del Pacífico Norte han sufrido una fuerte disminución en los últimos años debido a la captura de pichones para el comercio de mascotas y al cambio de uso de suelo debido a prácticas de agricultura intensiva. Lo cual ha hecho sumamente vulnerable a esta especie en esta parte de su rango de distribución (Wright et al., 2019).

En el caso de *C. antoniae*, menos de la mitad del AP corresponde al AAR, tanto en el presente como en el futuro (Figura 7 y 2, Cuadro 6). Esto se debe a que esta especie depende de los manglares y los bosques tropicales húmedos para la anidación y alimentación, respectivamente; además de usar los ecotonos entre ambos tipos de hábitats (Stiles & Skutch, 1989; Kirwan & Collar, 2016; Jones et al., 2014). El AAR en todos los escenarios está restringida a estos ecosistemas. Cabe recalcar que su permanencia cerca de las zonas costeras aparentemente está relacionada con la época reproductiva. Posteriormente se desplaza tierra adentro. Estos movimientos estacionales son poco conocidos; se han observado comportamientos reproductivos tierra adentro (ca. 6 km de la costa) a lo largo del año (Jones et al., 2014; Lebbin et al., 2014). Bajo este contexto es posible que algunas zonas que podrían ser aparentemente idóneas para *C. antoniae* (p.ej., Parrita, Golfito y Puerto Jiménez) realmente no lo sean, debido a la pérdida de hábitat (Jones et al., 2014). En cuanto al aumento esperado para el futuro en su rango de distribución, esta especie podría alcanzar los 800 msnm (Kirwan & Collar, 2016), e incluso elevaciones mayores de hasta 1500 msnm en el Pacífico Central y Sur. La idoneidad en estos sitios va a depender de la disponibilidad de recursos y la conectividad entre los manglares y el bosque. Cabe recalcar, que al igual que *A. boucardi*, la dependencia de esta especie a los manglares, la hace particularmente vulnerable. La protección de los manglares y zonas boscosas adyacentes es primordial para su sobrevivencia.

En el caso de *C. glabricollis*, la mayor parte del AP correspondió al AAR, tanto en el presente como en el futuro (Figura 3 y 7, Cuadro 6). Esto puede deberse a que históricamente esta especie ha presentado una amplia distribución a lo largo de la Vertiente del Caribe y rara vez se ha observado en la Vertiente del Pacífico, sobre la Cordillera de Tilarán, Cordillera de Guanacaste y en la región de Dota (Slud, 1964; Stiles & Skutch, 1989). Su amplia distribución se debe a que realiza migraciones altitudinales que están estrechamente relacionadas con los periodos de fructificación entre su zona de reproducción en las partes altas, y su zona no reproductiva en las partes bajas (Kirwan & Collar, 2016; Elizondo Sancho & Molina Mora, 2020). Es posible que el AAR esperada sobre la Vertiente del Caribe sea idónea para la especie. Sin embargo, esto va a depender de la existencia de zonas boscosas, la conectividad y la disponibilidad de recursos (p.ej., la variación temporal y espacial en la abundancia de frutos), ya que *C. glabricollis* depende de tractos amplios de bosque maduro

para sobrevivir (Stiles & Skutch, 1989; Chaves-Campos, 2004; Kirwan & Collar, 2016). Es poco probable que la especie pueda desplazarse más hacia la vertiente del Pacífico (Slud, 1964; Kirwan & Collar, 2016), posiblemente por la barrera montañosa que divide ambas vertientes. Para el futuro podría haber una reducción en su rango de distribución, específicamente en las zonas bajas, las cuales lamentablemente han sido las más afectadas por la deforestación, ya que la mayoría de los bosques primarios por debajo de los 400 m han sido destruidos (Kirwan & Green, 2012). En cuanto al desplazamiento esperado hacia zonas más altas, *C. glabricollis* se distribuye primordialmente hasta los 2500 msnm (Kirwan & Green, 2012), pero podría alcanzar altitudes mayores (< 3000 msnm) sobre la vertiente del Caribe. Sin embargo, la idoneidad de hábitat en estos sitios va a depender de la cobertura de bosque, la conectividad entre parches de bosque, y la disponibilidad de recursos.

En el caso de *H. atrimaxillaris*, en el presente la mayor parte del AP correspondió al AAR. Para el futuro podría disminuir a menos de la mitad (Figura 9 y 2, Cuadro 6). Históricamente esta especie ha sido bastante común en la Península de Osa, y en los alrededores de Golfo Dulce y Golfito (Slud, 1964; Stiles & Skutch, 1989), lo cual coincide con el rango de distribución estimado por el modelo para el presente. No obstante, la idoneidad en estos sitios va a depender de la presencia de zonas boscosas, la conectividad y la disponibilidad de recursos, pues la especie requiere de bosque denso para sobrevivir (Stiles & Skutch, 1989; Jones et al., 2009; Cornils et al., 2015; Newcombe et al., 2023). Para el futuro podría ocurrir una disminución en el AP en las zonas más bajas de la Península de Osa y el Golfo Dulce, por lo que, es posible que haya una reducción de su rango de distribución en las zonas bajas. En cuanto al desplazamiento hacia las zonas más altas en la región Norte del Pacífico Sur, *H. atrimaxillaris* se distribuye hasta los 300 msnm (Kirwan & Green, 2012), aunque podría alcanzar altitudes mayores (<1500 msnm). Esta especie ha sido reportada lejos de su rango de distribución conocido, a 1200 msnm en San Vito de Coto Brus, aunque se supone que fue un individuo vagabundo (Olivieri, & Girard, 2012). Por lo que parece poco probable que esta especie se desplace hacia estos sitios. De igual forma la idoneidad va a depender de la presencia de zonas boscosas, la conectividad y la disponibilidad de alimentos. En este sentido, esta especie utiliza los bosques secundarios como sitios de anidación y forrajeo, lo cual podría facilitar un mayor grado de resiliencia al cambio climático y a la pérdida de bosque primario, ya que las franjas de bosque secundario (fuera de las ASP)

pueden servir como hábitat y corredores a lo largo de un gradiente altitudinal (Newcombe et al., 2023).

Finalmente, en cuanto a las ASP, para todas las especies, tanto en el presente como en el futuro, menos del 50% del AP corresponde a ASP. En este sentido, las áreas prioritarias para la conservación de cada una de las especies deben enfocarse en zonas del AAR que no se encuentran cubiertas por ninguna categoría de conservación, ya que posiblemente sean más vulnerables, al estar sometidos a una degradación creciente. El principal desafío de la conservación fuera de las ASP es enfrentar, detener y revertir la fragmentación de los ecosistemas naturales y la pérdida de conectividad (Sepúlveda et al., 1997). Asimismo, es importante considerar las Áreas Importantes para la Conservación de las Aves (Important Bird Areas, IBAs, por su nombre en inglés; ver mapa en http://datazone.birdlife.org/userfiles/file/IBAs/AmCntryPDFs/Costa_Rica_es.pdf), dentro de las cuales se encuentran el AAR de cada especie (Cuadro 7). Las IBAs incluyen sitios que son valiosos para la conservación de aves amenazadas de extinción y especies endémicas (Sandoval & Sánchez, 2011). Lastimosamente, dichas IBAs han sido sometidas a diversas presiones ambientales, entre ellas la cacería ilegal, incendios forestales, deforestación, fragmentación, sobreexplotación turística, ausencia de áreas protegidas, pérdida de hábitat, cambio del uso de suelo, contaminación por agroquímicos, introducción de especies exóticas, minería a cielo abierto, ganadería y desarrollo urbano (Sandoval & Sánchez, 2011).

CUADRO 7. Áreas de Importancia para la Conservación de las Aves (IBAs) prioritarias para la conservación de las de seis especies en peligro de extinción según el Área Adecuada Real (AAR) actual y futura.

IBA	<i>Amazilia boucardi</i>	<i>Ara ambiguus</i>	<i>Amazona auropalliata</i>	<i>Carpodectes antoniae</i>	<i>Cephalopterus glabricollis</i>	<i>Habia atrimaxillaris</i>
CR001	-	-	X	-	-	-
CR002	X	-	X	-	-	-
CR003	X	-	X	-	-	-
CR004	X	-	X	-	-	-
CR005	-	X	X	-	X	-
CR006	-	X	X	-	X	-
CR007	-	X	X	-	X	-
CR008	-	-	X	-	-	-
CR009	-	X	X	-	X	-

CR010	X	-	X	X	-	-
CR011	-	-	X	X	-	X
CR012	X	-	-	X	-	-
CR013	-	-	-	X	-	X
CR014	X	-	-	X	-	X
CR015	-	X	X	-	X	-
CR016	-	X	-	-	X	-
CR017	-	X	-	-	X	-
CR018	-	X	-	-	X	-
CR019	-	X	-	-	X	-
CR020	-	X	-	-	X	-
CR021	-	-	-	-	-	-
Total	6	10	12	5	10	3

* CR001 = Tierras bajas de Guanacaste, CR002 = Tierras Península de Nicoya, CR003 = Humedales de Palo Verde, CR004 = Manglares y franja costera del Golfo de Nicoya, CR005 = Tierras altas de Tilarán, CR006 = Arenal-Monteverde, CR007 = Cordillera Volcánica Central, CR008 = El Rodeo, Cerros de Escazú y La Carpintera, CR009 = Cordillera de Talamanca, CR010 = Tárcoles, Carara y La Cangreja, CR011 = Los Santos, La amistad Pacífico, CR012 = Manglares del Pacífico Central, CR013 = Fila Costeña, CR014 = Humedales de Sierpe y Península de Osa, CR015 = Maleku-Caño Negro, CR016 = Lianura y humedales del Caribe, CR017 = Pacuare, humedales costeros y corredor para aves migratorias, CR018 = Cahuita, Gandoca-Manzanillo y corredor para aves migratorias, CR019 = Kédöldi, CR020 = La Amistad Caribe, CR021 = Isla del Coco (Sandoval & Sánchez, 2011).

Implicaciones para la conservación y futuras investigaciones: los MNE son herramientas eficientes para la planificación de la conservación, ya que al identificar áreas prioritarias permiten enfocar los esfuerzos en la búsqueda de regiones donde aumente la probabilidad de encontrar una especie (García-Rodríguez et al., 2012; Giovannini et al, 2014; Viteri Herrera, 2016). Este estudio representa un primer paso enfocado en el manejo y la toma de decisiones de estas seis especies. Identificar los sitios prioritarios para su conservación, puede ayudar a establecer zonas de importancia para la restauración del hábitat (primordialmente en zonas fuera de las ASP), conformación de corredores biológicos, ampliación y formación de nuevas ASP, mejorar el manejo del uso de la tierra, de manera que las especies no se vean tan afectadas, evaluar impactos ambientales, para comprender el impacto de las actividades humanas sobre las especies, y establecer medidas de planificación y gestión, y prever y mitigar los efectos del cambio climático (Viteri Herrera, 2016; Tirira & Gallo-Viracocha, 2021). Por último, las futuras investigaciones deberían enfocarse en llevar a cabo estudios sobre la evaluación de la idoneidad y calidad del hábitat *in situ* para cada especie, realizar estudios poblacionales (*p.ej.*, análisis de viabilidad poblacional, interacciones con otras

especies), analizar la conectividad entre áreas prioritarias, estudiar el impacto de las variaciones microclimáticas y desarrollar estrategias de mitigación del cambio climático.

CONCLUSIONES

Las proyecciones demuestran que para la mayoría de las especies la mayor parte del AP corresponde al AAR. Para el futuro se espera un aumento generalizado en el área de distribución de las especies. La idoneidad de estos sitios va a depender de la disponibilidad de recursos, conectividad y presencia de zonas boscosas. Las áreas prioritarias para la conservación deben estar enfocadas en aquellas zonas del AAR fuera de las ASP. Esta investigación representa un primer paso para el manejo y la toma de decisiones de estas seis especies. Las investigaciones a futuro deben enfocarse estudios sobre la idoneidad del hábitat, estudios poblacionales, conectividad entre áreas prioritarias, entre otras.

Finalmente, y a manera de recomendaciones, es necesario comprender que existen peligros claves (*i.e.*, principios y procedimientos subestimados o mal aplicados), que pueden dar lugar al desarrollo de modelos poco fiables e interpretaciones erróneas, afectando su utilidad. Dichos peligros están relacionados con la recopilación y procesamiento de datos, construcción, evaluación e interpretación del modelo, entre otros. No obstante, existe una serie de recomendaciones, que se deben implementar para desarrollar modelos con mayor rigurosidad, permitiendo mejorar su utilidad, fiabilidad e interpretación (Soley-Guardia et al., 2024). Asimismo, estos modelos no consideran factores como las relaciones interespecíficas, variaciones microclimáticas y del hábitat, y componentes históricos de la distribución de las especies (Soberón, 2010; García-Rodríguez et al., 2012; Sheldon 2019). Por lo que, los resultados deben integrarse con otros enfoques más allá de modelos correlativos, que permitan llevar a cabo observaciones de campo, experimentos para determinar la causalidad de la repuesta de las especies, analizar la calidad del hábitat, interacciones con otras especies, implicaciones de las variaciones microclimáticas, entre otros (Soberón, 2010; Sheldon 2019).

AGRADECIMIENTOS

A Jamie Kass por su invaluable ayuda en el desarrollo de los análisis estadísticos. A la Asociación Ornitológica de Costa Rica por otorgarme la beca Fondo Alexander Skutch, necesaria para llevar a cabo los análisis.

BIBLIOGRAFÍA

- Aiello-Lammens, M. E., Boria, R. A., Radosavljevic, A., Vilela, B., Anderson R. P., Bjornson, R. & Weston, S. (2019). *Functions for Spatial Thinning of Species Occurrence Records for Use in Ecological Models*. <https://github.com/mlammens/spThin/issues>
- Arias, G. M., Chassot, O., Ramírez, O., Zelaya, I. A., & Figueroa, A. (2010). Censo poblacional durante el periodo reproductivo de la subpoblación de *Ara ambiguus* en el sureste de Nicaragua y norte de Costa Rica 2009. *Zeledonia*, 14(2), 12-24.
- Barlow, J., França, F., Gardner, T. A., Hicks, C. C., Lennox, G. D., Berenguer, E., Castello, L., Economo, E. P., Ferreira, J., Guénard, B., Leal, C. G., Isaac, V., Lees, A. C., Parr, C. L., Wilson, S. K., Young, P. & Graham, N. A. (2018). The future of hyperdiverse tropical ecosystems. *Nature*, 559(7715), 517-526. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0301-1>
- Barve, N., Barve, V., Jiménez-Valverde, A., Lira-Noriega, A., Maher, S. P., Peterson, A. T., Soberón, J. & Villalobos, F. (2011). The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecological modelling*, 222(11), 1810-1819. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2011.02.011>
- BirdLife International. (2021). *IUCN Red List for birds*. Recuperado de <http://www.birdlife.org>
- Bivand, R. & Lewin-Koh, N. (2020). *maptools: Tools for Handling Spatial Objects*. R package version 1.0-1. <https://CRAN.R-project.org/package=maptools>
- Booth, T. H., Nix, H. A., Busby, J. R., & Hutchinson, M. F. (2014). BIOCLIM: the first species distribution modelling package, its early applications and relevance to most

- current MAXENT studies. *Diversity and Distributions*, 20(1), 1-9.
<https://doi.org/10.1111/ddi.12144>
- Chassot, O., Monge, G. & Powell, G. (2007). Biología de la conservación de *Ara ambiguus* en Costa Rica, 1994-2006. *Mesoamericana* 11(2), 41-47.
- 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.
- Cornils, J. S., Riedl, I., Fricke, J., Katz, M., & Schulze, C. H. (2015). Population density and habitat preferences of the Black-cheeked Ant-tanager *Habia atrimaxillaris*. *Bird Conservation International*, 25(3), 306-321.
<https://doi.org/10.1017/S0959270914000215>
- Cruz-Cárdenas, G., Villaseñor, J. L., López-Mata, L., Martínez-Meyer, E., & Ortiz, E. (2014). Selection of environmental predictors for species distribution modeling in Maxent. *Revista Chapingo. Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 20(2), 187-201.
- Díaz, S., Settele, J., Brondízio, E. S., Ngo, H. T., Agard, J., Arneth, A., ... & Zayas, C. N. (2019). Pervasive human-driven decline of life on Earth points to the need for transformative change. *Science*, 366(6471).
- Dupin, M. K., Dahlin, C. R., & Wright, T. F. (2020). Range-Wide Population Assessment of the Endangered Yellow-Naped Amazon (*Amazona auropalliata*). *Diversity*, 12(10), 377. <https://doi.org/10.3390/d12100377>
- eBird. (2021). *eBird Basic Dataset Metadata (v1.13)*. New York: The Cornell Lab of Ornithology.
- Elith, J., Phillips, S. J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y. E., & Yates, C. J. (2011). A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and distributions*, 17(1), 43-57.
- Elizondo Sancho, M. & Molina Mora, I. (2020). *Bare-necked Umbrellabird (Cephalopterus glabricollis), version 1.0*. Billerman, S. M. Keeney, B. K., Rodewald, P. G. &

- Schulenberg, T. S. (Eds.) *Neotropical Birds Online*. New York: Cornell Lab of Ornithology. Recuperado de <https://doi.org/10.2173/bow.banumb1.01>
- Farnsworth, A. (2010). *Black-capped Petrel (Pterodroma hasitata)*, version 1.0. Schulenberg, T. S. (Ed.). *Neotropical Birds Online*. New York: Cornell Lab of Ornithology. Recuperado de <https://doi.org/10.2173/nb.bkcpet.01>
- Fick, S. E. & Hijmans, R. J. (2017). Worldclim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*.
- Freeman, B. G., Scholer, M. N., Ruiz-Gutierrez, V., & Fitzpatrick, J. W. (2018). Climate change causes upslope shifts and mountaintop extirpations in a tropical bird community. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(47), 11982-11987. <https://doi.org/10.1073/pnas.1804224115>
- 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. <https://doi.org/10.1093/icb/icj003>
- García-Rodríguez, A., Chaves, G., Benavides-Varela, C., & Puschendorf, R. (2012). Where are the survivors? Tracking relictual populations of endangered frogs in Costa Rica. *Diversity and Distributions*, 18(2), 204-212. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2011.00862.x>
- Garrigues, R. & Dean, R. (2014). *The birds of Costa Rica a field guide*. Second Edition. New York: A Zona Tropical Publication.
- Garrigues, R., Camacho-Varela, P., Montoya, M., O'Donnell, P., Ramírez-Alán, O., Zook, J. (2023). *Lista Oficial de las Aves de Costa Rica – Actualización Febrero 2023*. Comité de Especies Raras y Registros Ornitológicos de Costa Rica (Comité Científico), Asociación Ornitológica de Costa Rica. <https://wordpress.com/page/listaoficialavesdecostarica.wordpress.com>
- GBIF.org. (2021). *GBIF Occurrence Download* [22 de junio, 2021]. <https://doi.org/10.15468/dl.y9z284>

- Giovannini, A., Seglie, D., & Giacoma, C. (2014). Identifying priority areas for conservation of spadefoot toad, *Pelobates fuscus insubricus* using a maximum entropy approach. *Biodiversity and Conservation*, 23, 1427-1439. <https://doi.org/10.1007/s10531-014-0674-x>
- Hijmans, R. J. (2020). *raster: Geographic Data Analysis and Modeling*. R package version 3.1-5. <https://CRAN.R-project.org/package=raster>
- 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: A Journal of the Royal Meteorological Society*, 25(15), 1965-1978. DOI: 10.1002/joc.1276
- Hijmans, R. J., Phillips, S., Leathwick, J. & Elith, J. (2017). *dismo: Species Distribution Modeling*. R package version 1.1-4. <https://CRAN.R-project.org/package=dismo>
- Hirschfeld, E., Swash, A., & Still, R. (2013). *The World's rarest birds*. New Jersey: Princeton University Press.
- Hunter Jr, M. L., & Gibbs, J. P. (2007). *Fundamentals of conservation biology*. Blackwell Publishing: Malden, USA.
- Hutchinson, G. E. (1957). Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22, 415-42. <https://doi.org/10.1101/SQB.1957.022.01.039>
- IPBES, Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. (2019). *Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services*. Díaz, S., Settele, J., Brondízio, E. S., Ngo, H. T., Guèze, M., Agard, J., Arneth, A., Balvanera, P., Brauman, K. A., Butchart, S. H. M., Chan, K. M. A., Garibaldi, L. A., Ichii, K., Liu, J., Subramanian, S. M., Midgley, G. F., Miloslavich, P., Molnár, Z., Obura, D., Pfaff, A., Polasky, S., Purvis, A., Razzaque, J., Reyers, B., Roy Chowdhury, R., Shin, Y. J., Visseren-Hamakers, I. J., Willis, K. J. & Zayas, C. N. (eds.). Bonn, Germany: IPBES secretariat. <https://doi.org/10.5281/zenodo.3553579>

- IPCC, The Intergovernmental Panel on Climate Change (2014). *Cambio climático 2014: Informe de síntesis. Contribución de los Grupos de trabajo I, II y III al Quinto Informe de Evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático*. [Equipo principal de redacción, Pachauri, R.K. & Meyer L.A. (Eds.)], Ginebra: IPCC.
- Janzen, D. H. (1967). Why mountain passes are higher in the tropics. *The American Naturalist*, 101(919), 233-249.
- Jones, E., Gallo, A. & Lebbin, D. (2009). *Ecology and Distribution of Endemic Birds of the Osa Peninsula*. Final Report for Friends of the Osa and Evergreen Foundation.
- Jones, E., Gallo, A., Lebbin, D. J., Pott, C., Leavelle, K. M., & Powell, L. L. (2014). Notes on the distribution, natural history and conservation of the Yellow-billed Cotinga (*Carpodectes antoniae*). *Ornitología Neotropical*, 25, 169-177.
- Khanum, R., Mumtaz, A. S., & Kumar, S. (2013). Predicting impacts of climate change on medicinal asclepiads of Pakistan using Maxent modeling. *Acta Oecologica*, 49, 23-31. <http://dx.doi.org/10.1016/j.actao.2013.02.007>
- Kirwan, G. M. & Green, G. (2012). *Cotingas and manakins*. New Jersey: Princeton University Press.
- Kirwan, G., & Collar, N. J. (2016). The ‘foremost ornithological mystery of Costa Rica’: *Amazilia alfaroana* Underwood, 1896. *Zootaxa*, 4189(2), 244-250.
- Kumar, S., & Stohlgren, T. J. (2009). Maxent modeling for predicting suitable habitat for threatened and endangered tree *Canacomyrica monticola* in New Caledonia. *Journal*
- Lebbin, D. J., C. Pott, K. Leavelle, E. Jones, A. Gallo, and L. Powell (2014). *Yellow-billed Cotinga (Carpodectes antoniae), version 1.0*. Schulenberg, T. S. (Ed.). *Neotropical Birds Online*. New York: Cornell Lab of Ornithology. Recuperado de <https://doi.org/10.2173/nb.yebcot1.01>
- Li, J., Fan, G., & He, Y. (2020). Predicting the current and future distribution of three *Coptis* herbs in China under climate change conditions, using the MaxEnt model and

- chemical analysis. *Science of the Total Environment*, 698, 134141. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.134141>
- Luther, D. (2009). *Mangrove Hummingbird (Amazilia boucardi)*, version 1.0. Schulenberg, T. S. (Ed.). *Neotropical Birds Online*. New York: Cornell Lab of Ornithology. Recuperado de <https://doi.org/10.2173/nb.manhum1.01>
- Manthey, J. D., Campbell, L. P., Saupe, E. E., Soberón, J., Hensz, C. M., Myers, C. E., ... & Lira-Noriega, A. (2015). A test of niche centrality as a determinant of population trends and conservation status in threatened and endangered North American birds. *Endangered Species Research*, 26(3), 201-208.
- Marquardt, D. W. (1970). Generalized inverses, ridge regression, biased linear estimation, and nonlinear estimation. *Technometrics*, 12(3), 591-612. <https://doi.org/10.1080/00401706.1970.10488699>
- Martínez-Urbina, J. (2022). Análisis de nicho ecológico de *Amazona auropalliata* (Psittaciformes: Psittacidae) y *Quiscalus mexicanus* (Passeriformes: Icteridae) en Costa Rica. *Biocenosis*, 33(2), 7-15. <https://doi.org/10.22458/rb.v33i2.4537>
- Merow, C., Smith, M. J., & Silander Jr, J. A. (2013). A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: what it does, and why inputs and settings matter. *Ecography*, 36(10), 1058-1069.
- MINAE – SINAC – CONAGEBIO – FONAFIFO. (2018). *Resumen del Sexto Informe Nacional de Costa Rica ante el Convenio de Diversidad Biológica*. Programa de Naciones Unidas para el Desarrollo - Apoyo técnico para que las Partes Elegibles desarrollen el Sexto Informe Nacional para el CDB (6NR-LAC) Costa Rica. <https://www.chmcostarica.go.cr/sites/default/files/content/Estado%20de%20la%20Biodiversidad%20lectura%20digital.pdf>
- Muñoz, P., García-Rodríguez, A., & Sandoval, L. (2021). Urbanization, habitat extension and spatial pattern, threaten a Costa Rican endemic bird. *Revista de Biología Tropical*, 69(1), 170-180. <http://dx.doi.org/10.15517/rbt.v69i1.41742>

- Muscarella, R., Galante, P. J., Soley-Guardia, M., Boria, R. A., Kass, J. M., Uriarte, M., & Anderson, R. P. (2014). ENMeval: An R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for Maxent ecological niche models. *Methods in ecology and evolution*, 5(11), 1198-1205. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12261>
- Naimi, B., Hamm, N. A., Groen, T. A., Skidmore, A. K., & Toxopeus, A. G. (2014). Where is positional uncertainty a problem for species distribution modelling?. *Ecography*, 37(2), 191-203. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00205.x>
- Newcombe, P. B., Forsyth, A., Brumberg, H., & Whitworth, A. (2023). Climate-resilient conservation strategies for an endemic forest bird, the Black-cheeked Ant-Tanager. *Journal of Field Ornithology*, 94(2), 2. <https://doi.org/10.5751/JFO-00250-940202>
- Olivieri, A. & Girard, J. (2012). Tangara hormiguera carinegra en San Vito, Coto Brus. *Zeledonia*, 16(2), 89-90.
- Ortiz-Malavasi, E. (2014). *Atlas de Costa Rica*. Cartago: Instituto Tecnológico de Costa Rica.
- Parr, M., & Juniper, T. (2010). *Parrots: a guide to parrots of the world*. London: Bloomsbury Publishing.
- Pearson, R. G., Raxworthy, C. J., Nakamura, M., & Townsend Peterson, A. (2007). Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of biogeography*, 34(1), 102-117.
- Peterson, A. T. (2001). Predicting species' geographic distributions based on ecological niche modeling. *The Condor*, 103(3), 599-605.
- Peterson, A. T., Soberón, J., Pearson, R. G., Anderson, R. P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M., & Araújo, M. B. (2011). *Ecological niches and geographic distributions (MPB-49)*. Princeton University Press.

- Phillips, S. J., & Dudík, M. (2008). Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, 31(2), 161-175.
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., & Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological modelling*, 190(3-4), 231-259.
- Pott, C., Lebbin, D. J., Jones, E. & Gallo, A. (2013). *Black-cheeked Ant-Tanager (Habia atrimaxillaris)*, version 1.0. Schulenberg, T. S. (Ed.). *Neotropical Birds Online*. New York: Cornell Lab of Ornithology. Recuperado de <https://doi.org/10.2173/nb.bcatan1.01>
- R Foundation for Statistical Computing (2020). R Development Core Team *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. <http://www.R-project.org/>
- Radosavljevic, A., & Anderson, R. P. (2014). Making better Maxent models of species distributions: complexity, overfitting and evaluation. *Journal of biogeography*, 41(4), 629-643. <https://doi.org/10.1111/jbi.12227>
- Remya, K., Ramachandran, A., & Jayakumar, S. (2015). Predicting the current and future suitable habitat distribution of *Myristica dactyloides* Gaertn. using MaxEnt model in the Eastern Ghats, India. *Ecological engineering*, 82, 184-188. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecoleng.2015.04.053>
- Sánchez, J. E., Criado, J., Sánchez, C. & Sandoval, L. (2009). *Costa Rica*. C. Devenish, D. F. Díaz Fernández, R. P. Clay, I. Davidson & I. Yépez Zabala (Eds.). *Important Bird Areas Americas - Priority sites for biodiversity conservation*. Quito: BirdLife International (BirdLife Conservation Series No. 16).
- Sandoval, L. & Sánchez, C. (Eds.). (2011). *Áreas Importantes para la Conservación de las Aves en Costa Rica*. Unión de Ornitólogos de Costa Rica. San José, Costa Rica.
- Sandoval, L., & Gallo, A. (2009). Description of the nest and eggs of the Black-cheeked Ant Tanager (*Habia atrimaxillaris*). *The Wilson Journal of Ornithology*, 121(3), 635-638.

- Şekercioğlu, Ç. H., Primack, R. B., & Wormworth, J. (2012). The effects of climate change on tropical birds. *Biological conservation*, 148(1), 1-18. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.10.019>
- Sepúlveda, C., Moreira, A., & Villarroel, P. (1997). Conservación biológica fuera de las áreas silvestres protegidas. *Ambiente y desarrollo*, 13(2), 48-58.
- Sheldon, K. S. (2019). Climate change in the tropics: ecological and evolutionary responses at low latitudes. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 50, 303-333. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110218-025005>
- SINAC, Sistema Nacional de Áreas de Conservación. (2017). *Listado de especies de fauna silvestre en peligro de extinción*. San José: MINAE ALCANCE DIGITAL N° 239 a La Gaceta N° 187 de la fecha 03 10 2017 RSINAC-CONAC-092-2017. Recuperado de http://www.pgrweb.go.cr/scij/Busqueda/Normativa/Normas/nrm_texto_completo.aspx?param1=NRTC&nValor1=1&nValor2=84908&nValor3=109703&strTipM=TC#ddown
- Slud, P. (1964). The birds of Costa Rica: Distribution and Ecology. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 128: 1-430.
- Soberón, J. & Peterson, A. T. (2005). Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2, 1-10. <https://doi.org/10.17161/bi.v2i0.4>
- Soberón, J. M. (2010). Niche and area of distribution modeling: a population ecology perspective. *Ecography*, 33(1), 159-167. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.06074.x>
- Soley-Guardia, M., Alvarado-Serrano, D. F., & Anderson, R. P. (2024). Top ten hazards to avoid when modeling species distributions: a didactic guide of assumptions, problems, and recommendations. *Ecography*, 2024(4), 1-21. <https://doi.org/10.1111/ecog.06852>

- Stiles, G. & Skutch, A. (1989). *A Guide to the Birds of Costa Rica*. Ithaca: Cornell University Press.
- Tian, Y., Wu, J., Wang, T., & Ge, J. (2014). Climate change and landscape fragmentation jeopardize the population viability of the Siberian tiger (*Panthera tigris altaica*). *Landscape ecology*, 29(4), 621-637. DOI 10.1007/s10980-014-0009-z
- Tirira, D. G., & Gallo-Viracocha, F. (2021). Áreas prioritarias para la conservación y vulnerabilidad al cambio climático de *Alouatta palliata aequatorialis* (Atelidae) y *Cebus aequatorialis* (Cebidae) en la provincia de Azuay, Ecuador. *Mammalia aequatorialis*, 3, 37-57. <https://doi.org/10.59763/mam.aeq.v3i.8>
- Toranza, C., & Maneyro, R. (2013). Potential effects of climate change on the distribution of an endangered species: *Melanophryniscus montevidensis* (Anura: Bufonidae). *Phyllomedusa*, 12(2), 97-106.
- UICN, International Union for Conservation of Nature. (2012). *IUCN Red List categories and criteria, version 3.1, second edition*. Gland and Cambridge: IUCN.
- UICN, International Union for Conservation of Nature. (2020). *The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2020-3*. <https://www.iucnredlist.org> descargado el 4 de octubre del 2021
- UNEP, United Nations Environment Programme (2019). *The Species+ Website*. Nairobi, Kenya. Cambridge: UNEP-WCMC. Recuperado de www.speciesplus.net.
- Van Vuuren, D. P., Edmonds, J., Kainuma, M., Riahi, K., Thomson, A., Hibbard, K., Hurtt, G. C., Kram, T., Krey, V., Lamarque, J. F., Masui, T., Meinshausen, M., Nakicenovic, N. & Smith, S. J. (2011). The representative concentration pathways: an overview. *Climatic change*, 109(1-2), 5. <https://doi.org/10.1007/s10584-011-0148-z>
- Villegas, S. (2022). Nuevos registros en la dieta de nueve especies de aves neotropicales de Costa Rica. *Zeledonia*, 26(2), 57-64.

- Viteri Herrera, C. F. (2016). *Modelamiento de nicho ecológico del Guacamayo Verde Mayor (Ara ambiguus guayaquilensis Chapman, 1925): implicaciones para su conservación* [Tesis de Maestría]. Universidad de Guayaquil.
- Wei, J., Peng, L., He, Z., Lu, Y., & Wang, F. (2019). Potential distribution of two invasive pineapple pests under climate change. *Pest management science*, 76(5), 1652-1663. <https://doi.org/10.1002/ps.5684>
- Wright, S. J. (2010). The future of tropical forests. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1195(1), 1-27. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2010.05455.x>
- Wright, T. F., Lewis, T. C., Lezama-Lopez, M., Smith-Vidaurre, G., & Dahlin, C. R. (2019). Yellow-naped Amazon *Amazona auropalliata* populations are markedly low and rapidly declining in Costa Rica and Nicaragua. *Bird Conservation International*, 29(2), 291-307. <https://doi.org/10.1017/S0959270918000114>