

Páramos Neotropicales como Unidades Biogeográficas

Carlos Javier Diaz Acevedo

Trabajo de Grado para optar al título de Biólogo

Director

Daniel Rafael Miranda Esquivel

Doctorado en Ciencias Naturales

Codirectora

Leidy Viviana Romero Alarcon

Bióloga

Universidad Industrial de Santander

Facultad de Ciencias

Escuela de Biología

Bucaramanga

2019

Dedicatoria

A mis padres, por su amor, trabajo y sacrificio en todos estos años.

A mis hermanos Monica, Diego y Juan.

Agradecimientos

Agradezco a mi familia por el apoyo durante el desarrollo de mi carrera. También agradezco a mis amigos y compañeros por las vivencias de estos inolvidables años de universidad.

A mi director y codirectora de trabajo de grado, por dedicar su tiempo, experiencia y conocimiento en la guía de mi proyecto.

A los miembros del Laboratorio de Sistemática y Biogeografía, y Laboratorio de Entomología por su tiempo y valiosos aportes.

Tabla de Contenido

Introducción	13
1 Objetivos	16
2 Métodos	17
2.1 Datos	17
2.2 Búsqueda de áreas de endemismo/VNDM	17
2.3 Comparación de áreas entre autores	19
3 Resultados	19
3.1 Unidades biogeográficas dentro de Páramo	20
3.2 Comparación de polígonos	23
4 Discusión	25
4.1 Ocurrencias a partir de bases de datos	25
4.2 Tamaños de cuadrícula y particiones	25
4.3 Unidades biogeográficas	26
5 Recomendaciones	29
6 Conclusiones	30

Referencias Bibliográficas

30

Apéndices

42

Lista de Figuras

Figura1	Distribución geográfica de las áreas de endemismo	22
Figura2	Distribución geográfica de áreas de endemismo por partición	24
Figura3	Sobreposición 0.25° en 0.5°	42
Figura4	Sobreposición 0.25° en Monasterio (1980)	43
Figura5	Sobreposición 0.25° en Rangel (2000) y Vargas Pedraza (2004)	44
Figura6	Sobreposición 0.25° en Morrone (2017)	45
Figura7	Sobreposición 0.25° en Cuatrecasas (1958)	46
Figura8	Sobreposición 0.25° en Van der Hammen (1997)	47
Figura9	Sobreposición 0.25° en Jiménez-Rivillas et al. (2018)	48

Lista de Tablas

Tabla1	Número de arreglos iniciales de cada partición por tamaño de cuadrícula	21
--------	---	----

Lista de Apéndices

	pág.
Apéndice A Sobreposición con definiciones previas	42

Resumen

Título: Páramos Neotropicales como unidades biogeográficas *

Autor: Carlos Javier Diaz Acevedo **

Palabras Clave: Área de endemismo, NDM/VNDM, Analisis de Endemicidad, subprovincia biogeografica, Páramo.

Descripción: El Páramo se ha definido teniendo en cuenta factores de fácil reconocimiento o medición y a nivel biogeográfico se ha evaluado con métodos ampliamente criticados para la identificación de áreas de endemismo. El análisis de endemicidad, pese a su importancia y amplio reconocimiento, no se ha utilizado para evaluar el Páramo; por tanto, nuestro objetivo fue determinar si los páramos neotropicales es una o varias unidades biogeográficas. Para ello, incluimos 7 025 especies con 193 250 ocurrencias viables obtenidas desde GBIF para los grupos Aves, Amphibia, Mammalia, Reptilia, Marchantiophyta y Spermatophyta. Usamos cada grupo taxonómico como una partición independiente, y generamos particiones adicionales como plantas totales, animales totales y evidencia total. Utilizamos el criterio de optimalidad para identificar áreas de endemismo. Usando dos tamaños de cuadrícula 0.5° y 0.25°. Con las áreas obtenidas, calculamos la intersección con los polígonos de definiciones previas de páramos. Con los dos tamaños de cuadrícula identificamos áreas de endemismo en diferentes sectores; sin embargo, el tamaño de 0.25° nos permitió mayor resolución al identificar ocho zonas que denominamos subprovincias: Santa Marta-Perijá, Mérida, Santanderes-Boyacá, Cundinamarca, Cordillera Central-Occidental, Norte de Ecuador, Centro-Sur de Ecuador y Talamanca, congruentes entre un 4% y un 66% con las definiciones previas. Finalmente, Páramo se ha planteado como una sola unidad biogeográfica; sin embargo, dado nuestros análisis lo identificamos como ocho subprovincias biogeográficas.

* Trabajo de grado

** Facultad de Ciencias. Escuela de Biología. Codirectora: Leidy Viviana Romero Alarcon, Bióloga. Director: Daniel Rafael Miranda Esquivel, Doctorado en Ciencias Naturales.

Abstract

Title: Neotropical Paramos as biogeographic units *

Author: Carlos Javier Diaz Acevedo **

Keywords: Area of endemism, NDM / VNDM, analysis of endemism, Paramo.

Description: The Paramo region is a concept which depend on ecological factors, easily measured. There are few studies where it had been evaluated as a biogeographic area. Even, neither of them has used optimality analysis to evaluate Paramo as area of endemism. Therefore, our aim was to determine whether the neotropical Páramo is one or several biogeographic units. We downloaded, from GBIF, distributional records for six different taxonomical groups (Aves, Amphibia, Mammalia, Reptilia, Marchantiophyta and Spermatophyta). Every taxonomical group was analysed as an individual partition, moreover, we built three partitions up more as major groups, using the firsts (Total-Animals, Total-Plants, Total evidence). We calculated areas of endemism using the optimality criterion through NDM/VNDM algorithm; under two grid sizes 0.5° and 0.25° . We estimated the similarity percentage between our areas and the previous Paramo's definitions. As outcomes, we got eight areas without matter about the grid size, however, 0.25° was better to describe our results. We defined these areas as subprovinces: Santa Marta-Perijá, Mérida, Santanderes-Boyacá, Cundinamarca, Central-Western Cordillera, Northern Ecuador, Central-South Ecuador, and Talamanca. Not whole prior definitions were congruent with our study, the most common used definitions of Paramo were the less similar to our areas of endemism. Consequently, Paramo, as we know it, should be thought as eight different regions.

* Bachelor Thesis

** Facultad de Ciencias. Escuela de Biología. Codirectora: Leidy Viviana Romero Alarcon, Bióloga. Director: Daniel Rafael Miranda Esquivel, Doctorado en Ciencias Naturales.

Introducción

La región de alta montaña de la zona Andina Neotropical representa uno de los ecosistemas más especiales del planeta, el **Páramo** (Madriñán et al., 2013). Siendo un área tan pequeña comparada con otros ecosistemas como el bosque tropical, alberga gran cantidad de especies, de las cuales una amplia proporción de estas corresponde a especies únicas (Gonzalez-Duran, 2016). Páramo es considerado como centro de diversificación para diferentes grupos (Madriñán et al., 2013; Rangel, 2000; Vuilleumier and Monasterio, 1986), además de ser reconocida por su alta complejidad geológica, la cual está ligada directamente a la orogénesis andina del Bloque Norte de los Andes (Buytaert et al., 2007). Sin embargo, no solo sus particularidades históricas y biológicas lo han hecho atractivo para las investigaciones en diferentes ramas, sino también su fragilidad a los cambios abruptos del ambiente, su papel en el desarrollo cultural de las poblaciones (Morales-Rivas et al., 2007) y su capacidad de actuar como reservorio de agua (Cortés-Duque et al., 2017).

La palabra páramo proviene del latín *paramus*, que significa "*terreno yermo, raso y desabrigado, lugar frío y desamparado*" (RAE, 2014); este es un concepto europeo, aplicado por los exploradores españoles a un bioma tropical, debido a su semejanza con las llanuras áridas de la península Ibérica (Luteyn, 1999). Actualmente, Páramo es definido como un ecosistema húmedo tropical ubicado a partir del límite superior del bosque con vegetación propia de tipo herbácea y arbustiva (Hofstede et al., 2003); distribuidos en las regiones de alta montaña de Ecuador, Colombia, Venezuela sobre la región de Mérida, Panamá y Costa Rica (Luteyn, 1999; Hofstede et al., 2014). Su origen en el Bloque Norte de los Andes data del Plioceno, época en la cual las cordilleras

alcanzaron su altitud actual (Van der Hammen, 1997) y su vegetación ya era propia del Páramo contemporáneo (Wijninga, 1996), pero con su límite altitudinal por debajo (1700 m.s.n.m.) del límite actual (2800-3000 m.s.n.m.) (Van der Hammen and González, 1963). No obstante, dicho límite ha sido dinámico (Flantua et al., 2019), ya que durante el Cuaternario (2.4 Ma) y hasta el presente, han ocurrido entre 22 a 24 ciclos glacial-interglacial (Diazgranados and Barber, 2017). Esta secuencia glacial-interglacial permitió que islas de páramos se conectaran y se separaran durante estos periodos de tiempo, impulsando el proceso de especiación y generación de especies endémicas (Van der Hammen and Cleef, 1986; Jørgensen and Ulloa, 1994).

Son diversos los acercamientos que se han tenido en cuenta para definir Páramo, lo cual ha resultado en una plétora de delimitaciones que son o no son parcialmente congruentes entre sí. Dichas definiciones están sujetas al objeto de estudio del investigador y solo tienen en cuenta factores de fácil reconocimiento y/o medición. Por ejemplo Cuatrecasas (1958) afirma que los páramos son regiones de gran extensión, ubicadas arriba del bosque andino entre 3800 m.s.n.m hasta 4700 m.s.n.m, se divide en Subpáramo, Páramo y Superpáramo, de acuerdo a características florísticas, considerando únicamente factores bióticos y abióticos, tales como la altitud y comunidades de plantas, los cuales son comúnmente usados en delimitaciones de esta región (*ver:* Monasterio, 1980; Vargas and Pedraza, 2004; Rangel, 2000; Sarmiento et al., 2013; Guhl, 1982).

En contraste, Morrone (2017) plantea Páramo como: *"of the Andean cordillera of Venezuela, Colombia, and Ecuador, from the upper forest line at 3000 - 3500 meters upwards and below the permanent snowline at ca. 5000 meters. This high-elevation biome has been influenced by glaciations, being the landscape irregular, from very rough to flat and stretches from 3000 meters*

to the perennial snowline at altitudes of 4800 - 5000 meters" (p. 218). Siendo este el primer planteamiento que pretendía mostrar formalmente el Páramo como una unidad histórica. Sin embargo, dicha propuesta se basa en el compendio del conocimiento previo de múltiples autores y no en una hipótesis testeable y replicable bajo métodos numéricos. Otros trabajos han evaluado Páramo a nivel biogeográfico (*ver:* Jiménez-Rivillas et al., 2018), basándose en métodos usualmente criticados, ya que requieren definir áreas a priori y violan la premisa de no jerarquía de la definición de área de endemismo en biogeografía histórica (Szumik et al., 2002; Escalante, 2011; Garzón-Orduña et al., 2008). Jiménez-Rivillas et al. (2018) proponen distritos biogeográficos para definir Páramo, pero no es claro como se determinan, además, excluyen Talamanca y el norte de Perú, dado que dichas áreas no están incluidas en la definición de Páramo de Van der Hammen (1974). Otras regionalizaciones como Hazzi et al. (2018), no presentan una delimitación clara de Páramo, ni se basan en la definición de áreas de endemismo.

Así, un área de endemismo se define como "*the congruent distributional limits of two or more species*" (Platnick, 1991, p. 11), donde sus límites están dados por eventos vicariantes, sin embargo, estos límites podrían ser difusos por efecto de expansión de rango de distribución de las especies, por tanto, sus límites llegan a ser dinámicos en el tiempo (Zunino and Zullini, 2003). Para el reconocimiento de unidades biogeográficas se ha implementado diferentes algoritmos como: el Análisis de Parsimonia de Endemismos (PAE) (Rosen and Smith, 1988), el Análisis de Parsimonia de Endemismos para cuadrículas (PAE) (Morrone, 1994), el criterio para el reconocimiento de áreas de endemismo (Harold and Mooi, 1994), el criterio de optimización para evaluar métodos de endemismo (Linder, 2001), el Análisis de Endemicidad (AE) (Szumik et al., 2002; Szumik and

Goloboff, 2004), el Análisis de Co-presencia significativa de taxones (Sigcot) (Mast and Nyffeler, 2003), Sigcot con PAE (Giokas and Sfenthourakis, 2008), el Análisis de Endemismos de Áreas Anidadas (NAEA) (Deo and DeSalle, 2006), el Método de Análisis de Redes (NAM) (Dos Santos et al., 2008) e Interpolación Geográfica de Endemismo (GIE) (Oliveira et al., 2015).

De los anteriores, el análisis de endemividad propuesto por Szumik et al. (2002) y Szumik and Goloboff (2004), ha sido el más aceptado para el análisis de endemismo en los últimos años, dadas sus ventajas sobre los otros métodos (Sánchez et al., 2019; Zhuang et al., 2018; Alvez-Valles et al., 2018; Martínez-Hernández et al., 2015), principalmente porque tiene en cuenta de manera explícita el componente espacial, además de identificar áreas superpuestas, núcleos y límites difusos (Szumik et al., 2002; Aagesen et al., 2013; Casagrande et al., 2012; Martínez-Hernández et al., 2015). Pese a su importancia y amplio reconocimiento en la comunidad, hasta el momento no sea utilizado como herramienta para evaluar Páramo.

1. Objetivos

Objetivo general

Determinar si los páramos neotropicales son una o varias unidades biogeográficas.

Objetivos específicos

Identificar áreas de endemismo en zonas definidas como páramo;

Evaluar si estas áreas reconocen las unidades que se han definido como páramo.

2. Métodos

2.1. Datos

A partir de los inventarios biológicos de Luteyn (1999) y Rangel (2000), compilamos un listado de especies presentes en zonas definidas como Páramo (*sensu* Luteyn, 1999). Incluimos los grupos taxonómicos más representativos en términos de cantidad de especies presentes en el área de estudio (Aves, Amphibia, Mammalia, Reptilia, Marchantiophyta y Spermatophyta). El nombre de cada especie fue revisado en bases de datos como Integrated Taxonomic Information System-ITIS (Shaw, 2004) y Tropicos (Tropicos, 2018), con el objetivo de realizar una actualización taxonómica. La distribución completa de cada especie fue obtenida desde la plataforma de información de biodiversidad global GBIF (Telenius, 2011), teniendo en cuenta solo ocurrencias georeferenciadas, y descartando registros basados en observaciones humanas. Siguiendo las recomendaciones de Chapman (2005), realizamos una limpieza exhaustiva de datos; eliminando puntos en el mar, puntos fuera del rango distribucional conocido, especies con menos de 3 ocurrencias, y especies ampliamente distribuidas, incluyendo exóticas e invasoras (IBIS (Kells and Worswick, 1997) y ISSG (Lowe et al., 2000)). Para esta limpieza seguimos el protocolo propuesto por Romero-Alarcon and Miranda-Esquivel (2016), implementado en el paquete *biogeoclean* (Romero-Alarcon and Miranda-Esquivel, 2015) en *R versión 3.4.0*.

2.2. Búsqueda de áreas de endemismo/VNDM

Usamos cada grupo taxonómico previamente mencionado como una partición. Adicionalmente, estos se agruparon para generar particiones complementarias como: plantas totales (Plantas-T:

Marchantiophyta + Spermatophyta), animales totales (Animales-T: Aves + Amphibia + Mammalia + Reptilia) y evidencia total (Plantas-T + Animales-T), para un total de 9 particiones las cuales se analizaron de manera independiente para evidenciar el aporte diferencial de cada una.

Para identificar áreas de endemismo (*sensu* Platnick, 1991), utilizamos el criterio de optimalidad propuesto por Szumik et al. (2002) y Szumik and Goloboff (2004) e implementado en el algoritmo eNDeMism/ Visual of eNDeMism (NDM/VNDM) (Goloboff, 2005). Para ello, realizamos búsquedas heurísticas de 10 repeticiones (en análisis preliminares con mayor número de réplicas en las particiones por clase muestran que los resultados son estables a partir de 10 réplicas), manteniendo áreas con 2 o más especies endémicas y con índice de endemidad mayor a 2.0, además de conjuntos de subóptimos con 0.90 de ajuste mínimo. La semilla de aleatorización fue 1 (independiente del número de semilla el número de áreas identificadas se mantuvo estable, por lo cual se fijó en 1) y todas las áreas se mantuvieron independientemente del porcentaje de solapamiento entre especies únicas. Estos parámetros fueron seleccionados siguiendo el análisis de Escalante et al. (2010) para la delimitación de áreas de endemismo en la región Neártica. Cada partición la evaluamos independientemente bajo tres tamaños de cuadrícula diferentes 0.25°, 0.5° y 1°; sin embargo, este último fue muy grande en comparación al área que queríamos evaluar. Por ello, y siguiendo las recomendaciones de Aagesen et al. (2009) y Szumik et al. (2012), para el análisis de tamaño de cuadrícula solo tuvimos en cuenta las dos más pequeñas. Finalmente, resumimos la información obtenida usando el consenso estricto de similitud de especies (con este tipo de consenso no se pueden dar límites exactos de áreas, sólo los núcleos consistentes), bajo tres cortes distintos (30%, 50% y 75%) (Aagesen et al., 2013).

2.3. Comparación de áreas entre autores

Construimos un vector espacial tipo polígono con cada una de las definiciones previas de Páramos (Monasterio, 1980; Morrone, 2017; Cuatrecasas, 1958; Rangel, 2000; Vargas and Pedraza, 2004; Van der Hammen, 1997; Jiménez-Rivillas et al., 2018), extrayendo las curvas de nivel a partir de un modelo de elevación digital (DEM, por sus siglas en inglés) y posteriormente proyectándolas como mapas con ayuda de Qgis (QGIS Development Team, 2019). Para comparar numéricamente las definiciones previas con los consensos obtenidos, calculamos el área de sobreposición entre ellas usando la función *gArea* del paquete de análisis espacial *Rgeos* (Bivand et al., 2016). El valor de la sobreposición para cada una de las comparaciones se escaló al área total de cada área de endemismo.

3. Resultados

Después de realizar la actualización taxonómica y depurar las ocurrencias obtenidas desde GBIF, encontramos 7 025 especies (570 Amphibia, 119 Reptilia, 272 Aves, 70 Mammalia, 189 Marchantiophyta y 5 725 Spermatophyta) con 193 250 ocurrencias viables para nuestros análisis. De estas, 954 especies (116 Amphibia, 30 Aves, 8 Mammalia, 29 Reptilia, 5 Marchantiophyta y 766 Spermatophyta) soportaron al menos un área del total de las áreas de endemismo recuperadas bajo el análisis de evidencia total.

Los diferentes tamaños de cuadrícula nos permitieron encontrar grupos de áreas similares, sin embargo, con el tamaño de 0.25° los identificamos con mayor resolución. Lo mismo sucedió con los cortes de consenso; aunque los tres (30%, 50% y 75%) fueron aplicados para resumir

cada análisis, el corte de 75% proporcionó la mejor interpretación de los resultados; además, con este valor (75%) diferenciamos áreas de evidencia total soportadas por especies pertenecientes a una misma clase o división. Cuando comparamos los resultados obtenidos con ambos tamaños de cuadrícula, el 99.4% de las áreas encontradas con tamaño de 0.25° estuvieron contenidas en las encontradas con tamaño de 0.5°. Así mismo, cuando resumimos los resultados en cada análisis, todos los tipos de corte del consenso estricto recuperaron los mismos conjuntos o núcleos de áreas, pero cada uno con número diferente de áreas consenso.

No obstante, obtuvimos distintos números de arreglos iniciales por cada tamaño; por ejemplo, el análisis de la partición de evidencia total bajo un tamaño de 0.25° generó 445 arreglos, en contraste a los 1 040 arreglos encontrados bajo un tamaño de 0.5°. De la misma forma, encontramos 281 áreas consenso al resumir los resultados del primer caso, comparadas a las 541 encontradas para el segundo caso, ambos bajo un corte de 75%. Esto mismo ocurrió con las otras particiones como Animales-T con 100 arreglos iniciales y 58 áreas consenso, y Plantas-T con 328 arreglos iniciales y 208 áreas consenso, ambos bajo un corte de 75% (Tabla 1). Es decir, encontramos que el tamaño de cuadrícula influyó directamente en la cantidad de arreglos iniciales y en las áreas consenso, y esto fue una constante en todos los análisis realizados; sin embargo, el patrón final se mantuvo sin ser afectado por este comportamiento.

3.1. Unidades biogeográficas dentro de Páramo

Nuestros análisis permitieron identificar dentro de lo que actualmente es denominado como Páramo, ocho unidades biogeográficas; Santa Marta-Perijá, Mérida, Santanderes-Boyacá, Cundinamarca, Cordillera Central-Occidental, Norte de Ecuador, Centro-Sur de Ecuador y Talamanca (Fig. 1).

Partición	N°. Arreglos iniciales	
	0.25°	0.5°
Mammalia	1	7
Marchantiophyta	1	8
Reptilia	6	16
Aves	19	28
Amphibia	60	18
Animales-T	100	209
Spermatophyta	352	889
Plantas-T	328	929
Evidencia total	445	1041

Tabla 1

Número de arreglos iniciales de cada partición por tamaño de cuadrícula

Dichas unidades se asignaron al nivel de subprovincia, según la taxonomía propuesta para áreas biogeográficas (Ebach et al., 2008; Escalante, 2009), y son comparables a la zonificación propuesta por Jiménez-Rivillas et al. (2018), de los cuales seguimos la nomenclatura para asignar los nombres de las subprovincias.

Encontramos que las particiones de Plantas-T (Fig. 2A) y Animales-T (Fig. 2B) identificaron regiones semejantes a las subprovincias de la partición de evidencia total; sin embargo, las regiones recuperadas de manera individual no fueron equivalentes entre ellas. Por ejemplo, Plantas-T recuperó, aunque no en su extensión completa, todas las subprovincias planteadas en este estudio (Fig. 1), dado principalmente por las especies de Spermatophyta (Fig. 2D) las cuales presentaron el 97% de la partición de Plantas-T, el 3% restante correspondió a especies de Marchantiophyta; partición que solo participó en la identificación de una única área (Fig. 2C). Algunas subprovincias

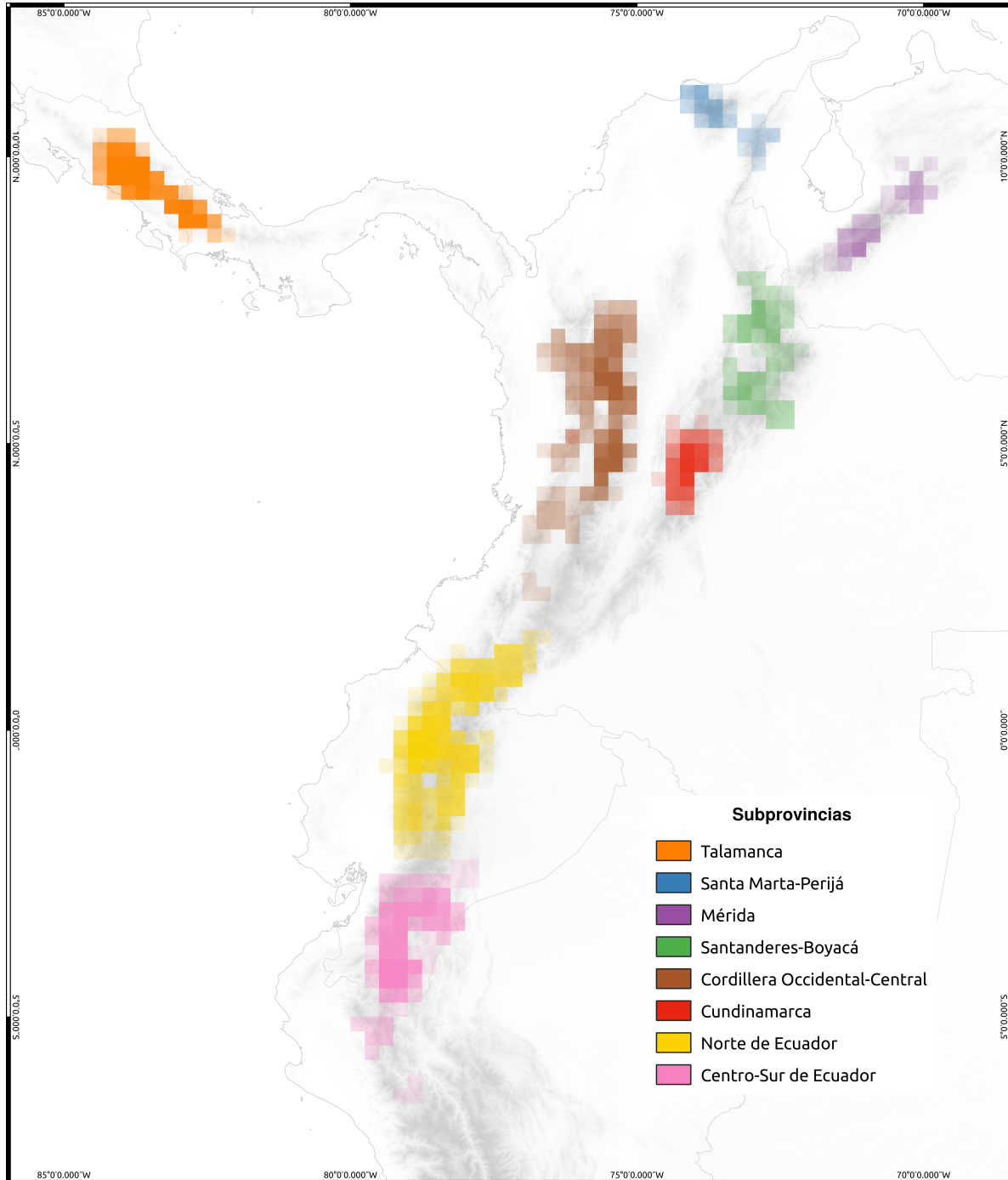


Figura 1. Distribución geográfica de las áreas de endemismo (AE) en la provincia biogeográfica de Páramo para el tamaño de cuadrícula 0.25° . Consenso estricto 75%, Análisis de Evidencia total. Subprovincias. La intensidad de color indica el nivel de sobreposición de las áreas.

como Talamanca, Santa Marta-Perijá, Mérida, Cordillera Central-Occidental, Norte de Ecuador y Centro-sur de Ecuador, fueron recuperadas por la partición Animales-T (Fig. 2B), pero a diferencia de Plantas-T (Fig. 2A), cada una de las particiones por clase (Aves, Amphibia, Mammalia y Reptilia) reconoció sectores diferentes de manera individual (Fig. 2E, F, G y H). Por ejemplo, la partición de Animales-T recuperó la subprovincia de Mérida (Fig. 2B) de manera individual, aunque cada partición a nivel de clase nunca recuperó dicha área.

Los grupos taxonómicos utilizados presentaron contribuciones diferenciales a cada una de las subprovincias. Especies de Spermatophyta soportan el 98% de las áreas consenso encontradas en el análisis de evidencia total, mientras que especies de Amphibia soportan el 61% de las áreas. El resto de grupos también aportaron al índice de endemidad de las áreas encontradas, sin embargo, este aporte fue menor (Aves: 23%, Mammalia: 14%, Reptilia: 13%), siendo Marchantiophyta el grupo con menor contribución (6%) al soporte de las áreas consenso.

3.2. Comparación de polígonos

Nuestra propuesta comparte un gran porcentaje de similaridad (66%) con las áreas planteadas por Jiménez-Rivillas et al. (2018). No obstante, dos de las propuestas más aceptadas (Morrone, 2017; Cuatrecasas, 1958) y utilizadas frecuentemente en trabajos de ecología, biogeografía y conservación, presentaron los menores valores de similaridad con nuestros resultados (16% y 4% respectivamente). De igual forma, otras definiciones como las de Monasterio (1980), Van der Hammen (1997) y Rangel (2000) presentaron similaridades bajas respecto a nuestro trabajo (20%, 26%, y

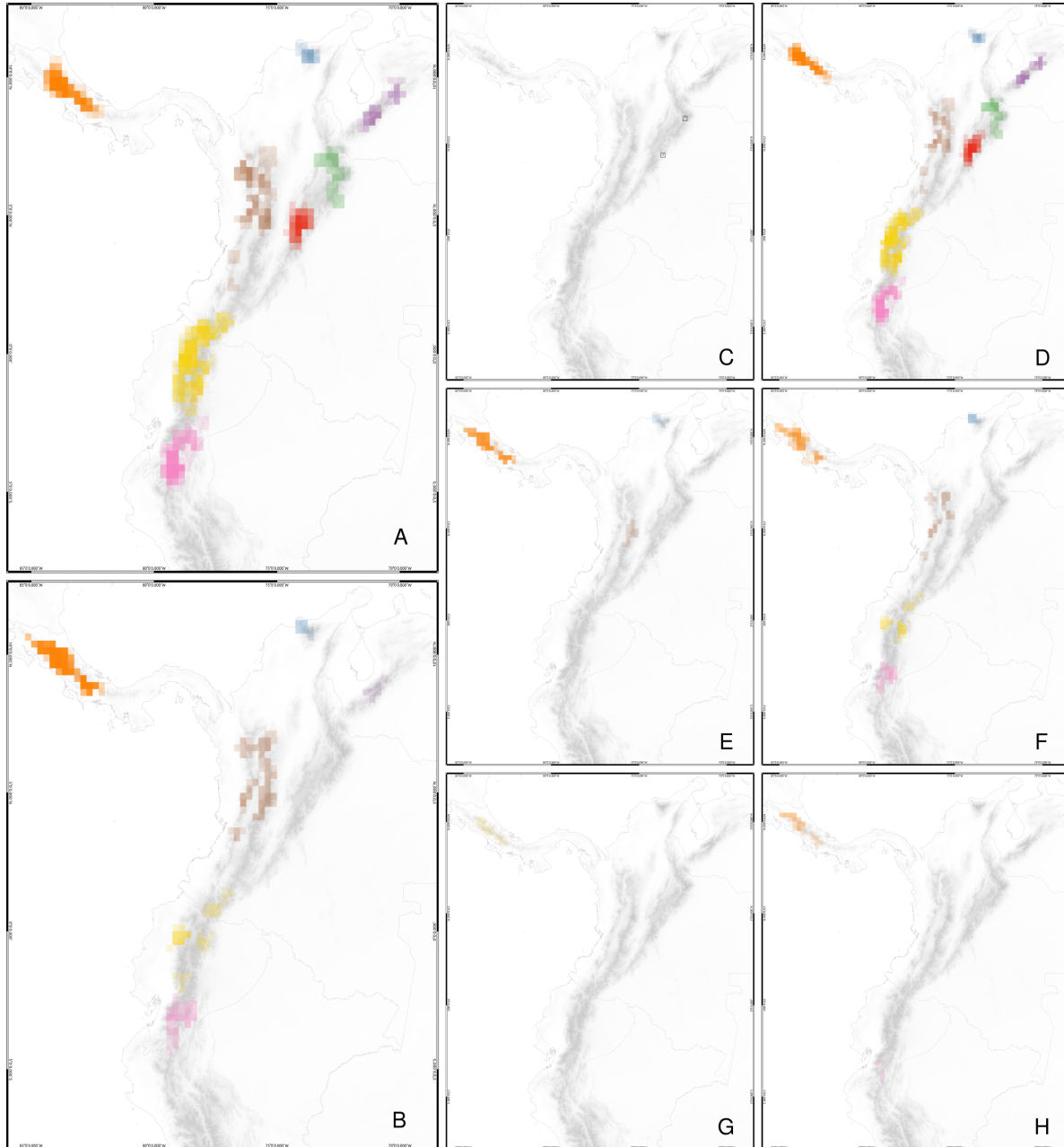


Figura 2. Distribución geográfica de áreas de endemismo por partición. Tamaño de cuadrícula 0.25°. Consenso estricto 75 %. **A** Plantas-Total. **B** Animales. **C** Marchantiophyta. **D** Spermatophyta. **E** Aves. **F** Amphibia. **G** Mammalia. **H** Reptilia. Los colores indican cada una de las subprovincias según la Fig. 1.

15% respectivamente) (Apéndice A).

4. Discusión

4.1. Ocurrencias a partir de bases de datos

Nuestro estudio es el primero en el cual emplean alrededor de 7 000 especies de distintos taxa para la identificación de áreas de endemismo en zonas de alta montaña, en contraste a otros estudios como Jiménez-Rivillas et al. (2018) con 4 644 especies o Londoño et al. (2014) con 2 158 especies.

Trabajos con amplio muestreo de ocurrencias, obtenidos a partir de bases de datos como GBIF, implican un reto en su manipulación, limpieza y análisis. Generalmente dichas ocurrencias son propensas a diferentes tipos de errores, los cuales es nuestro deber detectar y corregir para minimizar el sesgo o la incertidumbre en ellos (Chapman, 2005; Antonelli et al., 2014). Por ello, un componente esencial de nuestro trabajo fue depurar las descargas crudas de GBIF hasta obtener registros viables para nuestro análisis. Esta actividad es central, ya que una buena práctica de limpieza de datos debería ser el primer paso del diseño experimental, para cualquier estudio con datos distribucionales (Zizka et al., 2019). De esta forma, la información obtenida desde plataformas como GBIF podría ser mejor aprovechada para la obtención de patrones a partir de datos geográficos (Maldonado et al., 2015; García-Roselló et al., 2015).

4.2. Tamaños de cuadrícula y particiones

Aunque no existe un tamaño de cuadrícula óptimo, otros estudios sobre áreas de endemismo, como Casagrande et al. (2009, 2012), recomiendan el uso de cuadrículas de diferentes tamaños para visualizar distintos patrones de áreas. Con el tamaño de 0.25° obtuvimos una mejor resolución de los límites de cada subprovincia, esto fue congruente con lo planteado por Szumik et al. (2012),

quienes proponen que el tamaño de cuadrícula podría depender de la topografía del terreno, siendo las cuadrículas pequeñas las más adecuadas para el análisis en terrenos con pendiente alta, como por ejemplo en los Andes argentinos, idea que puede ser extendida fácilmente a nuestro trabajo.

De la misma forma que en Casagrande et al. (2009) y Szumik et al. (2012), el número de arreglos iniciales fue proporcional al tamaño de cuadrícula, sin embargo, independientemente de este comportamiento, cada análisis nos permitió observar áreas equivalentes entre sí, indicándonos la consistencia del patrón general.

Trabajos como Escalante et al. (2010) proponen que el análisis de endemidad se debe realizar con distintos taxa para que el estimador del índice de endemidad sea robusto, con el cual se pueden hacer afirmaciones del patrón general de áreas; sin embargo, los resultados por clase son importantes para hacer inferencias y entender patrones individuales. Así, estos patrones individuales nos permiten ver el aporte proporcional de cada partición al patrón general. Por ejemplo, particiones como Amphibia y Spermatophyta contribuyen en mayor proporción al patrón general, dado que contienen mayor cantidad de especies soporte, lo cual puede estar relacionado a la riqueza del taxón (Noguera-Urbano, 2017).

4.3. Unidades biogeográficas

Como unidad biogeográfica, encontramos que Páramo no es una sola unidad como se ha planteado en estudios anteriores (Morrone, 2017); dichas unidades se identificaron parcialmente con las particiones a nivel de clase y división, y el conjunto total de ellas nos permitió identificar ocho subprovincias en el patrón general. Es importante aclarar que nuestras áreas de endemismo son unidades operacionales, que no son informativas sobre los límites reales de áreas, ya que nuestro

objetivo implica la recuperación de corazones o patrones y no de delimitaciones.

Nuestro patrón presenta mayor congruencia con la regionalización planteada por Jiménez-Rivillas et al. (2018), que con otras definiciones de Páramo; las regiones encontradas por las particiones a nivel de clase o división también son congruentes con los distritos propuestos por Jiménez-Rivillas et al. (2018), reconociendo la mayoría de estos a excepción del distrito Los Picachos.

En general, la congruencia entre nuestro trabajo y Jiménez-Rivillas et al. (2018) nos muestra que subprovincias como Santa Marta-Perijá, Norte de Ecuador y Mérida fueron equivalentes en su extensión completa con los distritos denominados como A (Venezuelan Páramo), D (Northern Ecuadorian Páramo) y F (Sierra Nevada) (Jiménez-Rivillas et al., 2018); otras subprovincias correspondieron a conjuntos de distritos propuestos por Jiménez-Rivillas et al. (2018), por ejemplo, la subprovincia Cordillera Central-Occidental fue equivalente a la suma de distritos G (Santa Inés-Sonsón), H (Paramillo del Sinú), I (Páramo de Los Farallones de Cali) y K (Páramos Quindío); de la misma forma que la subprovincia Centro-Sur de Ecuador que correspondió a la unión de los distritos B (Southern Ecuadorian Páramo) y C (Central Ecuadorian Páramo). El distrito J (Páramos de la Cordillera Oriental), en nuestro análisis lo encontramos como dos unidades independientes (Santanderes-Boyacá y Cundinamarca) y el norte de Perú, que para nosotros fue una unidad individual perteneciente a la subprovincia Centro-Sur de Ecuador, hizo parte del distrito B. Finalmente, el distrito E (Los Picachos) nunca fue identificado bajo ningún tipo de análisis.

Tal similaridad muestra que pese a las diferencias metodológicas (PAE en Jiménez-Rivillas et al., 2018, AE: el presente estudio), ambas aproximaciones, independientemente, generan resul-

tados equivalentes. Sin embargo, nuestro estudio tiene una ventaja sobre Jiménez-Rivillas et al. (2018) ya que la optimización de EA puede ser más eficiente en la recuperación de unidades biogeográficas (Casagrande et al., 2009; Escalante, 2015). Esto, posiblemente, podría ser una de las explicaciones del por qué la similaridad entre ambos trabajos solo fue de un 66%, a pesar de usar datos equivalentes a nivel de clase.

Es contraintuitivo que Morrone (1994), quien plantea el método de PAE en biogeografía y genera la regionalización del Neotrópico (Morrone, 2001, 2014, 2017), no logre reconocer las áreas identificadas en Jiménez-Rivillas et al. (2018) o en el presente estudio. Esto implica que es necesario hacer una revisión de la regionalización del Neotrópico, si el objetivo de estudio involucra áreas con tamaños menores a $1^\circ \times 1^\circ$. Un ejemplo de ello se puede encontrar en el estudio realizado por Romero-Alarcon and Miranda-Esquivel (2016), donde evalúan la provincia del Chocó biogeográfico propuesta por Morrone (2014) usando AE y encuentran que el Chocó biogeográfico corresponde a tres regiones distintas, similares a las propuestas por Hernández-Camacho et al. (1992).

De esta forma, cuando hablamos de Páramo en términos biogeográficos debemos referirnos a ocho subprovincias que no solo incluyen las zonas altas de Colombia, Venezuela y Ecuador, sino también Talamanca en Costa Rica. Esta última área ha sido incluida como Páramo en otras definiciones (Cleef and Chaverri, 1992; Luteyn and Balslev, 1992; Luteyn, 1999), basados en su afinidad taxonómica con otros páramos. Un ejemplo de ello es la presencia de algunos géneros de plantas (*Iltisia*, *Laestadia*, *Myrrhidendron*, *Pterichis*, *Westoniella*, *Bomarea*, *Centropogon*, *Chaetolepis*, *Chusquea* entre otros), distribuidos en las regiones de alta montaña de Talamanca y los páramos

en la Sierra Nevada de Santa Marta (Cleef and Chaverri, 1992). Esto mismo sucede con el norte de Perú, sin embargo, algunos autores prefieren definirla como otra region denominada como Jalca dada su estructura florística (Van der Hammen, 1974; Cabrera and Willink, 1980; Brack and Mendiola, 2000; de Mera et al., 2017). En nuestro caso, lo que ha sido definido como Jalca lo encontramos como parte de la subprovincia Centro-Sur de Ecuador.

Finalmente, nuestros resultados no identifican la sectorización tipo Subpáramo, Páramo y Superpáramo propuesta por Cuatrecasas (1958), ya que AE no permite identificar límites altitudinales, ni utilizar datos como comunidades de plantas o factores abióticos como el clima, los cuales son usualmente usados para generar este tipo de regionalización ecológica. Así mismo, nuestros resultados, tampoco son comparables con delimitaciones como la propuesta por Morales-Rivas et al. (2007), la cual se basa en criterios biofísicos, socioculturales e integridad ecológica. De esta forma, podemos afirmar que nuestro trabajo permite observar el patrón general de unidades históricas de las zonas consideradas como Páramo, las cuales podrían ser la base para la resolución de preguntas en diferentes áreas como biogeografía histórica de patrón y eventos, en diversificación, macroecología y conservación.

5. Recomendaciones

Recomendamos revisar las regionalizaciones del Neotrópico a escalas más pequeñas de región o provincia; además, explorar tamaños de cuadrícula más pequeños dentro de cada subprovincia e incluir información de comunidades de plantas (si esta disponible); y aplicar otras metodologías en las cuales se tenga en cuenta directamente la altitud para poder plantear límites altitudinales de estas regiones de altamontaña. Finalmente, consideramos que las subprovincias planteadas deben

ser incluidas como criterio de delimitación de Páramo, también ser la base para futuros planes de conservación.

6. Conclusiones

Se ha considerado como Páramo diferentes áreas, dadas algunas características como la altitud o el tipo de vegetación; en biogeografía estas áreas se han planteado como una sola unidad, nuestro trabajo claramente define Páramo como ocho subprovincias biogeográficas, congruentes con algunos estudios previamente publicados. Adicional, el uso de cuadrículas pequeñas o proporcionales al área de estudio, nos permitió encontrar resultados de alta resolución dados los datos; sin embargo, independientemente del tamaño de cuadrícula, AE permite identificar patrones generales consistentes.

Referencias Bibliográficas

- Aagesen, L., Szumik, C., and Goloboff, P. (2013). Consensus in the search for areas of endemism. *Journal of Biogeography*, 40(11):2011–2016.
- Aagesen, L., Szumik, C. A., Zuloaga, F. O., and Morrone, O. (2009). Quantitative biogeography in the South America highlands-recognizing the Altoandina, Puna and Prepuna through the study of Poaceae. *Cladistics*, 25(3):295–310.
- Alvez-Valles, C. M., Balslev, H., Carvalho, F. A., Garcia-Villacorta, R., Grandez, C., and Neto, L. M. (2018). Endemism and conservation of Amazon palms. *Biodiversity and Conservation*, 27(3):765–784.
- Antonelli, A., Condamine, F. L., Hettling, H., Nilsson, K., Nilsson, R. H., Oxelman, B., Sanderson, M. J., Sauquet, H., Scharn, R., and Silvestro, D. (2014). SUPERSMART: ecology and evolution in the era of big data. *PeerJ PrePrints*, 2:e501v1.
- Bivand, R., Rundel, C., Pebesma, E., Stuetz, R., and Hufthammer, K. (2016). Rgeos: interface to geometry engine-open source (GEOS). <https://CRAN.R-project.org/package=rgeos>.
- Brack, A. and Mendiola, C. (2000). *Ecología del Perú*. Editorial Bruño.
- Buytaert, W., Iniguez, V., and De Bievre, B. (2007). The effects of afforestation and cultivation on water yield in the andean páramo. *Forest Ecology and Management*, 251(1-2):22–30.

- Cabrera, A. and Willink, A. (1980). *Biogeografía de América Latina*. Organización de los Estados Americanos.
- Casagrande, D., Roig-Juñent, S., and Szumik, C. (2009). Endemismo a diferentes escalas espaciales: un ejemplo con Carabidae (Coleoptera: Insecta) de América del Sur austral. *Revista Chilena de Historia Natural*, 82(1):17–42.
- Casagrande, M. D., Taher, L., and Szumik, C. A. (2012). Endemicity analysis, parsimony and biotic elements: a formal comparison using hypothetical distributions. *Cladistics*, 28(6):645–654.
- Chapman, A. (2005). Uses of primary species-occurrence data, version 1.0. *Report for the global biodiversity information facility*.
- Cleef, A. and Chaverri, A. (1992). Phytogeography of the páramo flora of Cordillera de Talamanca, Costa Rica. In Balslev, H. and Luteyn, J., editors, *Páramo: an Andean ecosystem under human influence*, pages 45–60. Academic Press.
- Cortés-Duque, J., Sarmiento Pinzón, C. E., et al. (2017). *Visión socioecosistémica de los páramos y la alta montaña colombiana. Memorias del proceso de definición de criterios para la delimitación de páramos*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Cuatrecasas, J. (1958). Aspectos de la vegetación natural de Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 10(40):221–268.

- de Mera, A. G., Vega, I. S., Quino, J. M., Perea, E. L., De La Cruz, J. C., and Orellana, J. A. V. (2017). La vegetación del norte del Perú: De los bosques a la jalca en Cajamarca. *Acta Botánica Malacitana*, 40:157–190.
- Deo, A. J. and DeSalle, R. (2006). Nested areas of endemism analysis. *Journal of Biogeography*, 33(9):1511–1526.
- Diazgranados, M. and Barber, J. C. (2017). Geography shapes the phylogeny of frailejones (*Espeletiinae* Cuatrec., Asteraceae): a remarkable example of recent rapid radiation in sky islands. *PeerJ*, 5:e2968.
- Dos Santos, D. A., Fernández, H. R., Cuezco, M. G., and Dominguez, E. (2008). Sympatry inference and network analysis in biogeography. *Systematic Biology*, 57(3):432–448.
- Ebach, M. C., Morrone, J. J., Parenti, L. R., and Vilorio, A. L. (2008). International code of area nomenclature. *Journal of Biogeography*, 35(7):1153–1157.
- Escalante, T. (2009). Un ensayo sobre regionalización biogeográfica. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 80(2):551–560.
- Escalante, T. (2011). De cómo el análisis de parsimonia de endemismos (PAE) tampoco explica la selección natural. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82(3):1057–1059.
- Escalante, T. (2015). Parsimony analysis of endemism and analysis of endemism: A fair comparison. *Systematics and Biodiversity*, 13(5):413–418.

- Escalante, T., Rodríguez-Tapia, G., Szumik, C., Morrone, J. J., and Rivas, M. (2010). Delimitation of the Nearctic region according to mammalian distributional patterns. *Journal of Mammalogy*, 91(6):1381–1388.
- Flantua, S. G., O’dea, A., Onstein, R. E., Giraldo, C., and Hooghiemstra, H. (2019). The flickering connectivity system of the north Andean páramos. *Journal of Biogeography*, 46(8):1808–1825.
- García-Roselló, E., Guisande, C., Manjarrés-Hernández, A., González-Dacosta, J., Heine, J., Pelayo-Villamil, P., González-Vilas, L., Vari, R. P., Vaamonde, A., and Granado-Lorencio, C. (2015). Can we derive macroecological patterns from primary Global Biodiversity Information Facility data? *Global Ecology and Biogeography*, 24(3):335–347.
- Garzón-Orduña, I. J., Miranda-Esquivel, D. R., and Donato, M. (2008). Parsimony analysis of endemism describes but does not explain: an illustrated critique. *Journal of Biogeography*, 35(5):903–913.
- Giokas, S. and Sfenthourakis, S. (2008). An improved method for the identification of areas of endemism using species co-occurrences. *Journal of Biogeography*, 35(5):893–902.
- Goloboff, P. (2005). Programs for identification of areas of endemism. Programs and documentation available at <https://www.lillo.org.ar/phylogeny/endemism>.
- Gonzalez-Duran, G. A. (2016). A new small frog species of the genus *Pristimantis* (Anura: Craugastoridae) from the northern paramos of Colombia. *Zootaxa*, 4066(4):421–437.

- Guhl, E. (1982). *Los páramos circundantes de la sabana de Bogotá*. Jardín Botánico José Celestino Mutis.
- Harold, A. S. and Mooi, R. D. (1994). Areas of endemism: definition and recognition criteria. *Systematic Biology*, 43(2):261–266.
- Hazzi, N. A., Moreno, J. S., Ortiz-Movliav, C., and Palacio, R. D. (2018). Biogeographic regions and events of isolation and diversification of the endemic biota of the tropical Andes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(31):7985–7990.
- Hernández-Camacho, J., Hurtado, A., Ortiz, R., and Walschburger, T. (1992). Unidades biogeográficas de Colombia. In Halffter, G., editor, *La diversidad biológica de Iberoamérica*, pages 105–151. Acta Zoológica Mexicana, Instituto de Ecología Xalapa, México, Mérida, Venezuela.
- Hofstede, R., Calles, J., López, V., Polanco, R., Torres, F., Ulloa, J., Vásquez, J., and Cerra, M. (2014). *Los Páramos Andinos ¿Qué sabemos? Estado de conocimiento sobre el impacto del cambio climático en el ecosistema páramo*. UICN.
- Hofstede, R., Segarra, P., and Vásquez, P. M. (2003). *Los páramos del mundo: Proyecto Atlas Mundial de los Páramos*. UICN; Global Peatland Initiative; Ecociencia.
- Jiménez-Rivillas, C., García, J. J., Quijano-Abril, M. A., Daza, J. M., and Morrone, J. J. (2018). A new biogeographical regionalisation of the Páramo biogeographic province. *Australian Systematic Botany*, 31(4):296–310.

- Jørgensen, P. and Ulloa, C. (1994). *Seed plants of the high Andes of Ecuador: A checklist*. Aarhus University Press.
- Kells, S. S. and Worswick, C. (1997). *An introduction to the IBIS database*. Melbourne Institute of Applied Economic and Social Research.
- Linder, H. (2001). On areas of endemism, with an example from the African Restionaceae. *Systematic Biology*, 50(6):892–912.
- Londoño, C., Cleef, A., and Madriñán, S. (2014). Angiosperm flora and biogeography of the páramo region of Colombia, Northern Andes. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 209(2):81 – 87.
- Lowe, S., Browne, M., Boudjelas, S., and De Poorter, M. (2000). *100 of the world's worst invasive alien species: a selection from the global invasive species database*, volume 12. Invasive Species Specialist Group Auckland.
- Luteyn, J. (1999). *Páramos: A Checklist of Plant Diversity, Geographical Distribution, and Botanical Literature*. Memoirs of the New York Botanical Garden. New York Botanical Garden Press.
- Luteyn, J. L. and Balslev, H. (1992). *Páramo: an Andean ecosystem under human influence*. Academic Press, London, UK.
- Madriñán, S., Cortés, A. J., and Richardson, J. E. (2013). Páramo is the world's fastest evolving and coolest biodiversity hotspot. *Frontiers in genetics*, 4:192.

- Maldonado, C., Molina, C. I., Zizka, A., Persson, C., Taylor, C. M., Albán, J., Chilquillo, E., Rønsted, N., and Antonelli, A. (2015). Estimating species diversity and distribution in the era of Big Data: to what extent can we trust public databases? *Global Ecology and Biogeography*, 24(8):973–984.
- Martínez-Hernández, F., Mendoza-Fernández, A., Pérez-García, F., Martínez-Nieto, M., Garrido-Becerra, J., Salmerón-Sánchez, E., Merlo, M., Gil, C., and Mota, J. (2015). Areas of endemism as a conservation criterion for Iberian gypsophilous flora: a multi-scale test using the NDM/VNDM program. *Plant Biosystems-An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*, 149(3):483–493.
- Mast, A. R. and Nyffeler, R. (2003). Using a null model to recognize significant co-occurrence prior to identifying candidate areas of endemism. *Systematic Biology*, 52(2):271–280.
- Monasterio, M. (1980). Los páramos andinos como región natural. Características biogeográficas generales y afinidades con otras regiones andinas. In Monasterio, M., editor, *Estudios ecológicos en los páramos andinos*, pages 15–27. Ediciones Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- Morales-Rivas, M., Otero Garcia, J., Van der Hammen, T., Torres Perdigón, A., Cadena Vargas, C. E., Pedraza Peñaloza, C. A., Rodríguez Eraso, N., Franco Aguilera, C. A., Betancourth Suárez, J. C., and Olaya Ospina, É. (2007). *Atlas de páramos de Colombia*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, DC.

- Morrone, J. J. (1994). On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology*, 43(3):438–441.
- Morrone, J. J. (2001). *Biogeografía de América Latina y el Caribe*. Sociedad Entomológica Aragonesa.
- Morrone, J. J. (2014). Biogeographical regionalisation of the neotropical region. *Zootaxa*, 3782(1):1–110.
- Morrone, J. J. (2017). *Neotropical Biogeography: Regionalization and Evolution*. CRC Press.
- Noguera-Urbano, E. (2017). El endemismo: diferenciación del término, métodos y aplicaciones. *Acta zoológica mexicana*, 33(1):89–107.
- Oliveira, U., Brescovit, A. D., and Santos, A. (2015). Delimiting Areas of Endemism through Kernel Interpolation. *PloS one*, 10(1):e0116673.
- Platnick, N. (1991). On areas of endemism. *Australian Systematic Botany*, 4(1):11–12.
- QGIS Development Team (2019). *QGIS Geographic Information System*. Open Source Geospatial Foundation Project.
- RAE (2014). *Diccionario de la lengua española, 23.^a ed.* Madrid: España, Real Academia Española.
- Rangel, J. (2000). *Colombia. Diversidad Biótica III*. Instituto de Ciencias Naturales. Instituto Alexander von Humboldt., Bogotá, Colombia.

- Romero-Alarcon, L. V. and Miranda-Esquivel, D. R. (2015). biogeoclean: An R package to cleaning geographical data from electronic biodatabases. Disponible en: <https://github.com/alarconvv/biogeoclean>.
- Romero-Alarcon, L. V. and Miranda-Esquivel, D. R. (2016). Patrón panbiogeográfico de la Provincia Chocó.
- Rosen, B. R. and Smith, A. B. (1988). Tectonics from fossils? analysis of reef-coral and sea-urchin distributions from late Cretaceous to Recent, using a new method. *Geological Society, London, Special Publications*, 37(1):275–306.
- Sánchez, I. E., Garcia-Cruz, J., Espejo-Serna, A., and Lopez-Ortega, G. (2019). Identification of areas of endemism in the Mexican cloud forests based on the distribution of endemic epiphytic bromeliads and orchids. *Phytotaxa*, 397(2):129–145.
- Sarmiento, C., Cadena, C., Sarmiento, M., Zapata, J., and León, O. (2013). *Aportes a la conservación estratégica de los páramos de Colombia: actualización de la cartografía de los complejos de páramo a escala 1:100.000*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, DC Colombia.
- Shaw, C. A. (2004). ITIS (The Integrated Taxonomic Information System). Disponible en: <https://www.itis.gov>.
- Szumik, C., Aagesen, L., Casagrande, D., Arzamendia, V., Baldo, D., Claps, L. E., Cuezco, F., Diaz Gomez, J. M., Di Giacomo, A., Giraud, A., et al. (2012). Detecting areas of endemism

with a taxonomically diverse data set: plants, mammals, reptiles, amphibians, birds, and insects from Argentina. *Cladistics*, 28(3):317–329.

Szumik, C. A., Cuezco, F., Goloboff, P. A., and Chalup, A. E. (2002). An optimality criterion to determine areas of endemism. *Systematic Biology*, 51(5):806–816.

Szumik, C. A. and Goloboff, P. A. (2004). Areas of endemism: an improved optimality criterion. *Systematic Biology*, 53(6):968–977.

Telenius, A. (2011). Biodiversity information goes public: GBIF at your service. *Nordic Journal of Botany*, 29(3):378–381.

Tropicos (2018). Missouri botanical garden. Disponible en: <https://www.tropicos.org>.

Van der Hammen, T. (1974). The pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. *Journal of Biogeography*, pages 3–26.

Van der Hammen, T. (1997). Ecosistemas terrestres-páramos. In Chavez, M. and Arango, N., editors, *Informe Nacional sobre el Estado de la Biodiversidad*, pages 10–37. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.

Van der Hammen, T. and Cleef, A. M. (1986). Development of the high andean páramo flora and vegetation. In Vuilleumier, F. and Monasterio, M., editors, *High altitude tropical biogeography*, pages 153–201. Oxford University Press.

- Van der Hammen, T. and González, E. (1963). Historia de clima y vegetación del Pleistoceno Superior y del Holoceno de la Sabana de Bogotá. *Boletín Geológico*, 11(1-3):189–266.
- Vargas, O. and Pedraza, P. (2004). *Parque Nacional Natural Chingaza*. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia.
- Vuilleumier, F. and Monasterio, M. (1986). *High altitude tropical biogeography*. Oxford University Press.
- Wijninga, V. (1996). *Palynology and paleobotany of Neogene sediments from the high plain of Bogotá (Colombia): evolution of the Andean flora from an ecological perspective*. PhD thesis, University of Amsterdam.
- Zhuang, H., Yago, M., Settele, J., Li, X., Ueshima, R., Grishin, N. V., and Wang, M. (2018). Species richness of Eurasian *Zephyrus hairstreaks* (Lepidoptera: Lycaenidae: Theclini) with implications on historical biogeography: An NDM/VNDM approach. *PloS one*, 13(1):e0191049.
- Zizka, A., Silvestro, D., Andermann, T., Azevedo, J., Duarte Ritter, C., Edler, D., Farooq, H., Herdean, A., Ariza, M., Scharn, R., Svantesson, S., Wengström, N., Zizka, V., and Antonelli, A. (2019). CoordinateCleaner: Standardized cleaning of occurrence records from biological collection databases. *Methods in Ecology and Evolution*, 10(5):744–751.
- Zunino, M. and Zullini, A. (2003). *Biogeografía: la dimensión espacial de la evolución*. Fondo de Cultura Económica México.

Apéndices

Apéndice A. Sobreposición con definiciones previas

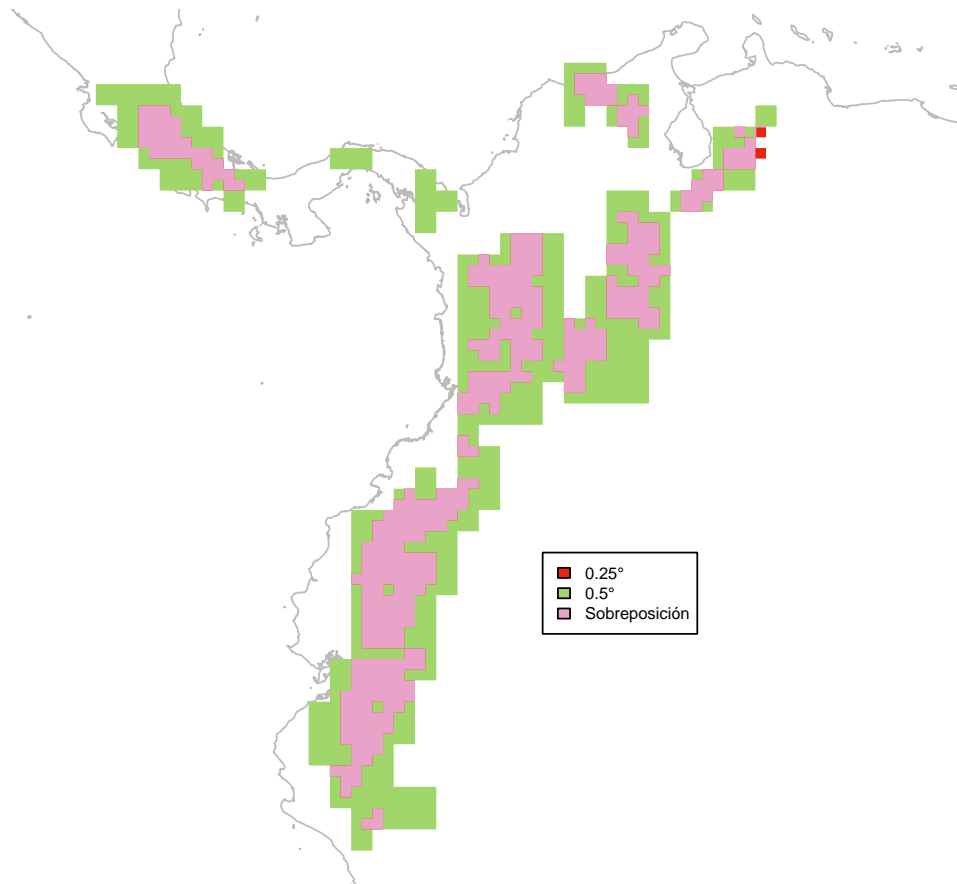


Figura 3. Sobreposición 0.25° en 0.5°

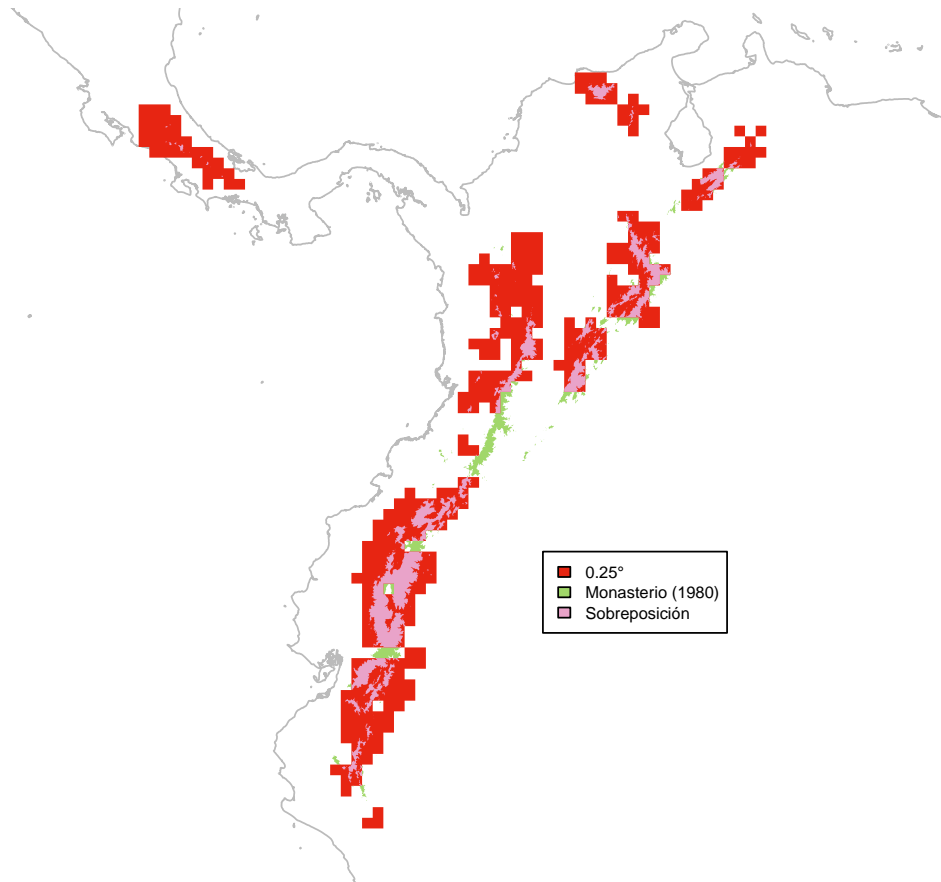


Figura 4. Sobreposición 0.25° en Monasterio (1980)

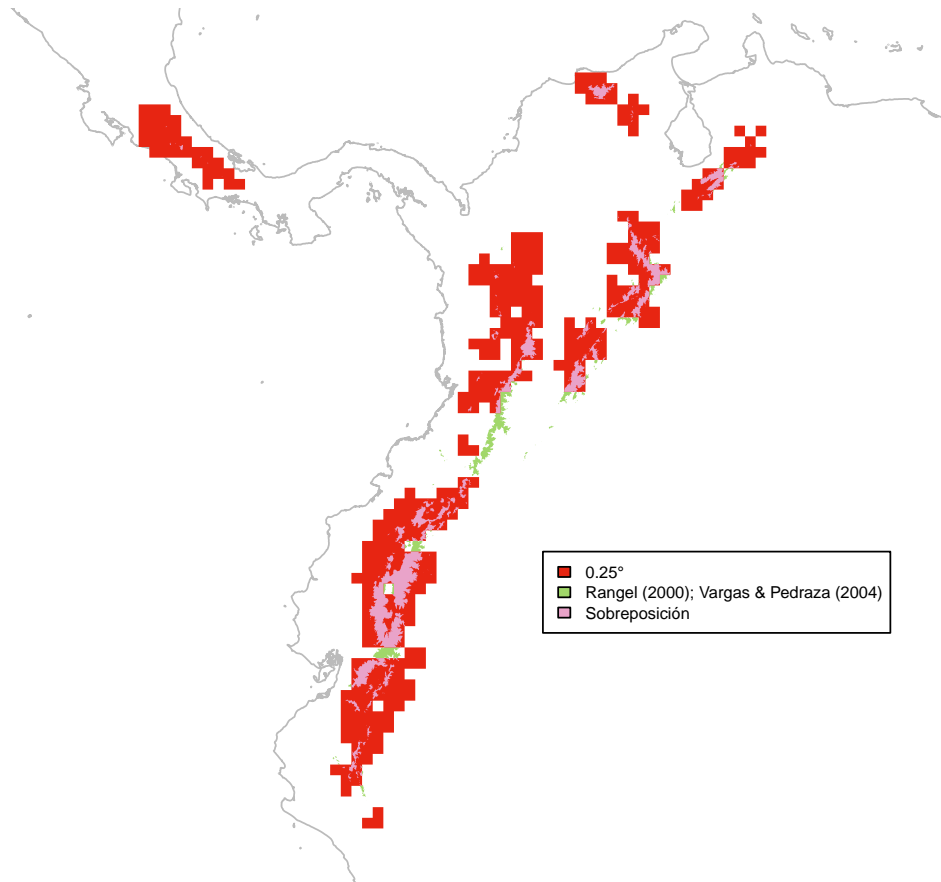


Figura 5. Sobreposición 0.25° en Rangel (2000) y Vargas Pedraza (2004)

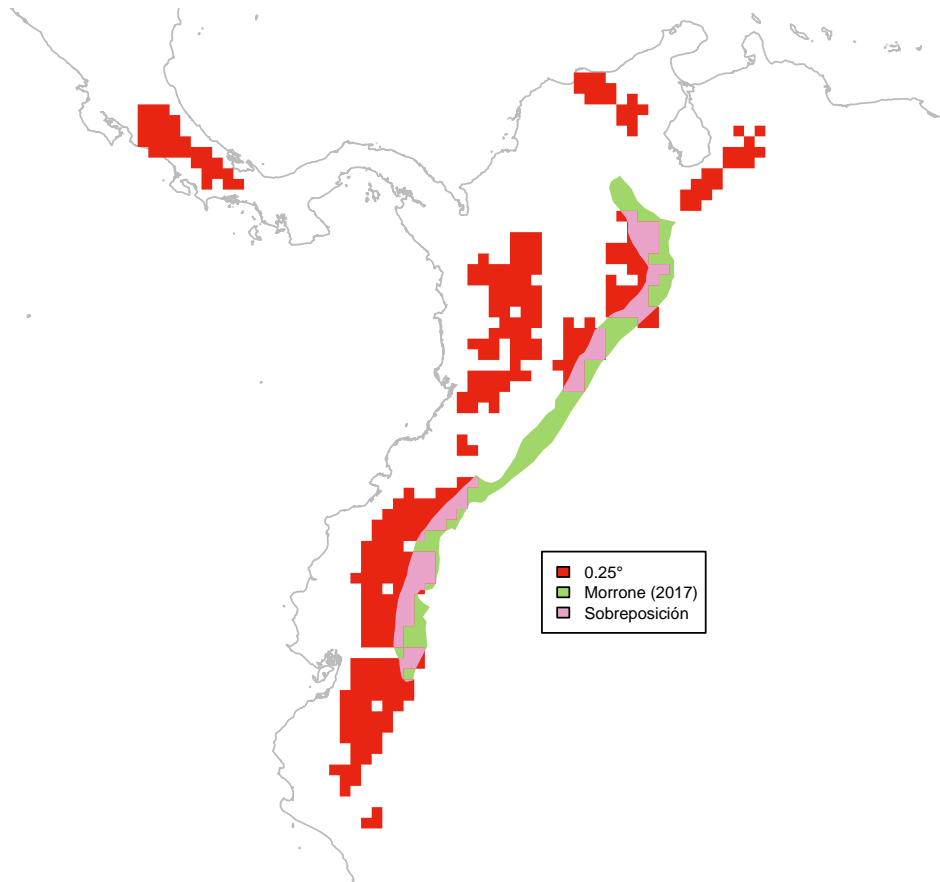


Figura 6. Sobreposición 0.25° en Morrone (2017)

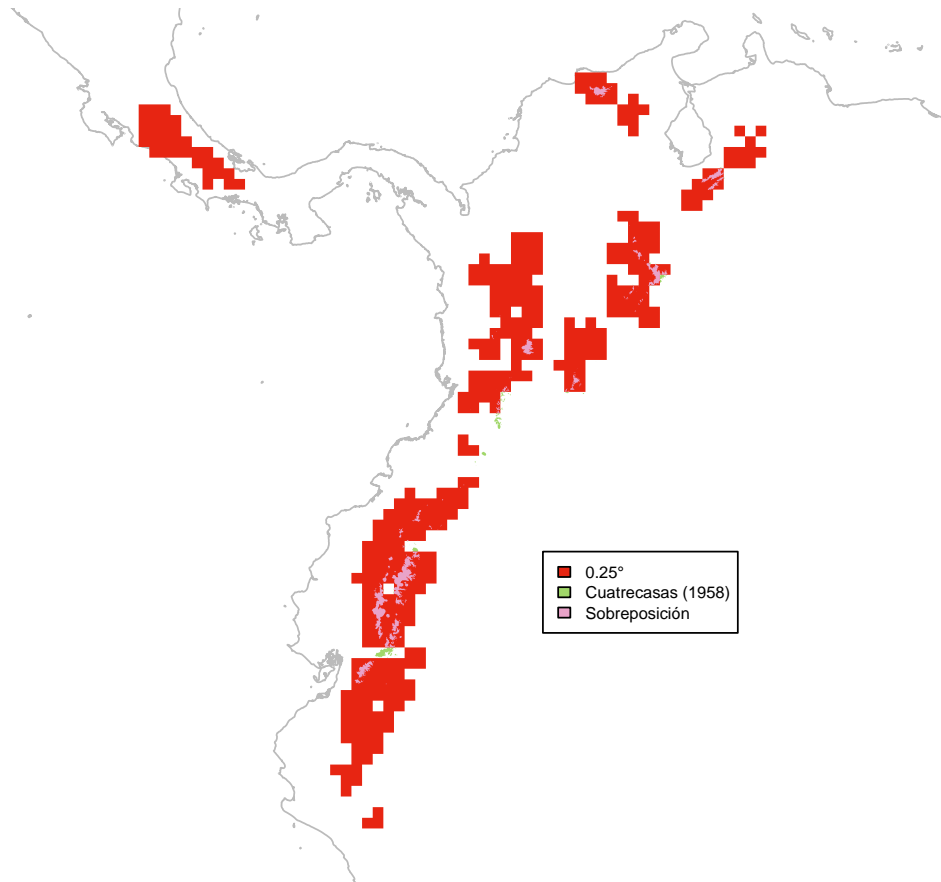


Figura 7. Sobreposición 0.25° en Cuatrecasas (1958)

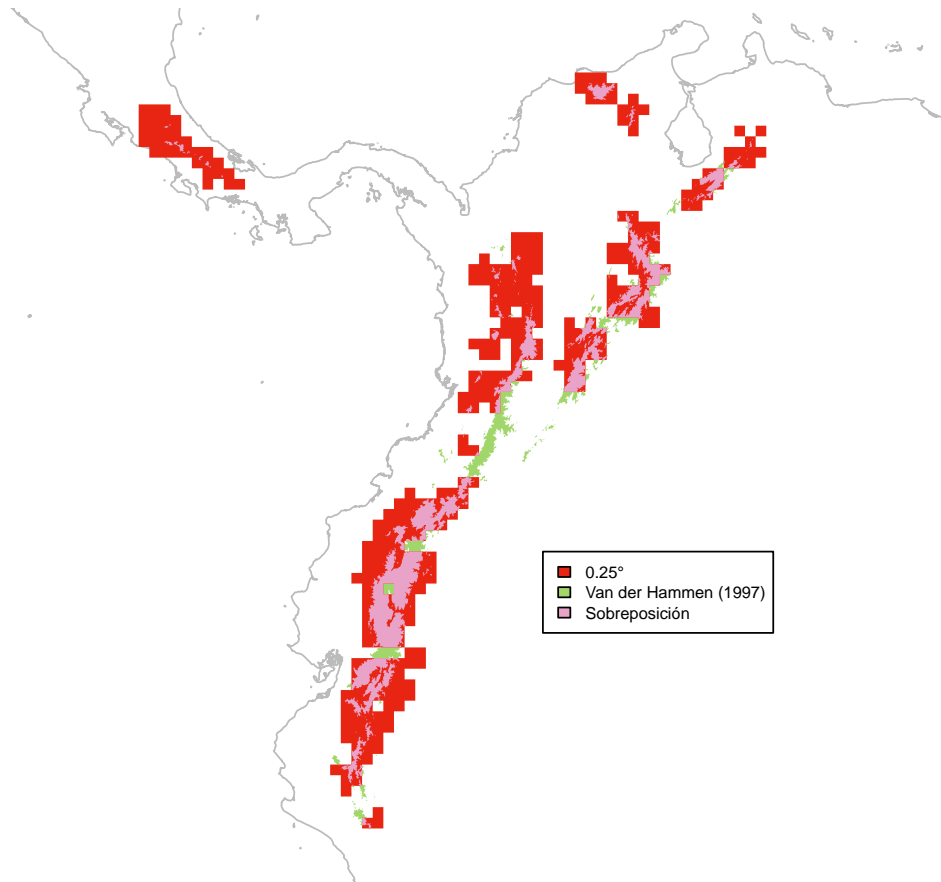


Figura 8. Sobreposición 0.25° en Van der Hammen (1997)

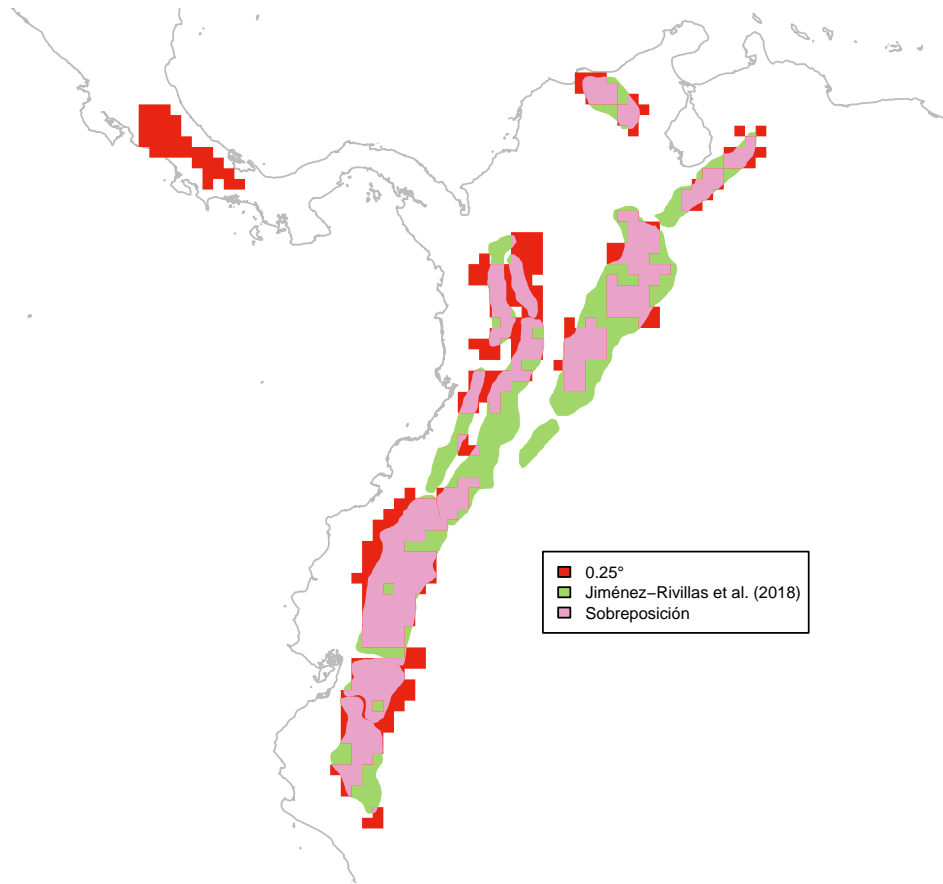


Figura 9. Sobreposición 0.25° en Jiménez-Rivillas et al. (2018)