

Distribución altitudinal de la diversidad y endemismo filogenético en el Bloque Norte de los
Andes

Angie Lizeth Sánchez Alvarez

Trabajo de Grado para optar al título de Biólogo

Director

Daniel Rafael Miranda Esquivel

Doctorado en Ciencias Naturales

Universidad Industrial de Santander

Facultad de Ciencias

Escuela de Biología

Bucaramanga

2020

Dedicatoria

A mi familia

Agradecimientos

Agradezco a mi familia, a los miembros del laboratorio de Sistemática y Biogeografía y demás personas que estuvieron involucradas de una u otra manera en el desarrollo del proyecto.

Tabla de Contenido

Introducción	15
1 Objetivos	17
2 Altitudinal distribution of the phylogenetic diversity and endemism in the North	
Andean Block	18
3 Methods	21
3.1 Altitude ranges categories	21
3.2 Phylogeny and distribution data	21
3.3 Analysis of phylogenetic measures by altitudinal range	21
3.4 Overall pattern	22
4 Results	23
4.1 Taxa and overall pattern	23
4.2 Spatial analysis	24
4.3 Data quality	25
4.4 Taxonomic Richness	25

4.5	Absolute indexes	26
4.6	Relative indexes	29
4.7	CANAPE	32
5	Discussion	33
5.1	Absolute indexes and richness	34
5.2	Relative indexes and CANAPE	34
6	Recommendations	35
7	Conclusions	35
8	Congruencia distribucional de los paleo y neo-endemismos con las áreas ancestrales en el Bloque	36
9	Métodos	38
9.1	Filogenias y datos distribucionales	38
9.2	Cálculo de CANAPE por rango altitudinal	39
9.3	Reconstrucción área ancestral	40
9.4	Comparación de las áreas ancestrales con los endemismos	40
10	Resultados	41
10.1	Calidad de los datos	41
10.2	Descriptivos generales	42

10.2.1	Distribución altitudinal de las áreas ancestrales	42
10.2.2	Distribución altitudinal de CANAPE	43
10.3	Congruencia altitudinal entre los tipos de endemismo y las áreas ancestrales	45
11	Discusión	46
12	Recomendaciones	48
13	Conclusiones	48
	Referencias Bibliográficas	48

Lista de Figuras

Figura 1	Overall spatial pattern.	24
Figura 2	Spatial and altitudinal distribution of the Taxonomic Richness (TR).	26
Figura 3	Spatial and altitudinal distribution of the phylogenetic diversity.	27
Figura 4	Spatial and altitudinal distribution of the phylogenetic endemism.	28
Figura 5	Spatial and altitudinal distribution of the weighting endemism.	29
Figura 6	Spatial and altitudinal distribution of the relative phylogenetic diversity.	30
Figura 7	Spatial and altitudinal distribution of the relative phylogenetic endemism.	31
Figura 8	Spatial distribution of the endemisms.	32
Figura 9	Frecuencia con que cada modelo de reconstrucción de las áreas ancestrales recupera cada rango altitudinal.	43
Figura 10	Distribución altitudinal de los diferentes endemismos filogenéticos.	44
Figura 11	Congruencia entre las áreas ancestrales y los endemismos filogenéticos.	45

Lista de Tablas

Tabla 1	Valores del Likelihood y Criterio de información de Akaike (AIC) para cada modelo evaluado en BioGeoBEARS.	43
---------	--	----

Lista de apéndices

Los apéndices están adjuntos en el CD y puede visualizarlos en base de datos de la biblioteca UIS

Apéndice A. Congruence between the cell sizes.

Apéndice B. Spatial distribution of sampling effort of species.

Apéndice C. Moran Index values.

Apéndice D. Value of the Redundancy Index per taxonomic group.

Apéndice E. Values of the different correlations of each index with TR.

Apéndice F. Metodología extendida.

Resumen

Título: Patrón altitudinal de la diversidad y endemismo filogenético en el Bloque Norte de los Andes *

Autor: Angie Lizeth Sánchez Alvarez **

Palabras Clave: Bloque Norte de los Andes, Altitud, Diversidad Filogenética, Endemismo Filogenético.

Descripción: Las medidas clásicas de diversidad consideran que todas las especies son iguales, es por esto, que se han propuesto los índices filogenéticos, los cuales permiten encontrar áreas con historias evolutivas en común y clasificarlas en Neo o Paleo-Endemismos. Identificamos el patrón altitudinal de Diversidad y Endemismo Filogenético en el Bloque Norte de los Andes y determinamos la congruencia espacial entre las áreas de Endemismo Filogenético y las áreas ancestrales. Para esto, utilizamos filogenias con distribuciones en el Bloque Norte de los Andes y en todo el rango altitudinal. Calculamos los índices de Diversidad y Endemismo Filogenéticos Absolutos y Relativos y categorizamos las áreas en Paleo o Neo-Endemismos. Reconstruimos las áreas ancestrales siguiendo los modelos DEC, DIVA-LIKE y BayArea-LIKE, y calculamos la frecuencia de cuadrículas por tipo de endemismo que fueron congruentes con las áreas ancestrales recuperadas. Encontramos que en los volcanes Cotopaxi-Cayambe, los Andes Central y Occidental Colombianos, el Páramo de Chingaza, el Páramo de Santurbán y los Andes Venezolanos dentro de las tierras medias estaba la mayor Diversidad y Endemismo Filogenético, así mismo, el Bloque Norte de los Andes se comportó principalmente como centros de Endemismos Mixtos. Las áreas ancestrales fueron congruentes con los Endemismo Mixtos sin discriminar por Neo o Paleo-Endemismos. Recomendamos incluir taxa con distribuciones similares y tener en cuenta la posible congruencia entre los índices absolutos y relativos.

* Trabajo de grado

** Facultad de Ciencias. Escuela de Biología. Director: Daniel Rafael Miranda Esquivel, Doctor en Ciencias Naturales.

Abstract

Title: Altitudinal distribution of the phylogenetic diversity and endemism in the North Andean Block *

Author: Angie Lizeth Sánchez Alvarez **

Keywords: North Andean Block, Altitude, Phylogenetic Diversity, Phylogenetic Endemism

Description: Classic measures of diversity consider all species as equal, therefore phylogenetic indices have been proposed, allowing to find areas with common evolutionary history and classify these areas in Neo and Paleo-Endemisms. We identified the altitudinal pattern of Phylogenetic Diversity and Endemism in the North Andean Block and determined the spatial congruence between the areas of Phylogenetic Endemism and ancestral areas. For this, we used phylogenies with distributions in the North Andean Block and throughout the altitudinal range. We calculated the Absolute and Relative Phylogenetic indices of Diversity and Endemism and categorized the areas in Paleo or Neo-endemisms. We reconstructed the ancestral areas following the DEC, DIVA-LIKE and BayArea-LIKE models and calculated the frequency of grids by type of endemism that were congruent with the ancestral areas. We found that in the Cotopaxi-Cayambe volcanoes, the Colombian Central and Western Andes, the Chingaza paramo, the Santurban paramo, and the Venezuelan Andes in the middlelands were the greatest Phylogenetic Diversity and Endemism values, also the North Andean Block behaved mostly as centers of Mixed Endemism. The ancestral areas were congruent to areas of Mixed Endemism without discriminating by Neo or Paleo-Endemisms. We recommend including taxa with similar distributions and take into account the congruence between the relative and absolute indices.

* Bachelor Thesis

** Facultad de Ciencias. Escuela de Biología. Director: Daniel Rafael Miranda Esquivel, Doctor en Ciencias Naturales.

Introducción

El presente trabajo titulado “Distribución altitudinal de la diversidad y el endemismo filogenético en el Bloque Norte de los Andes” es el resultado de una tesis de investigación realizada por Angie Lizeth Sánchez Alvarez y dirigida por el profesor Daniel Rafael Miranda y tuvo como objetivos generales Identificar el patrón altitudinal de la diversidad y el endemismo filogenético en el Bloque Norte de los Andes y Determinar la congruencia altitudinal de la diversidad y endemismo filogenético en el Bloque Norte de los Andes. Dada la extensión y suficiente independencia de los dos objetivos decidimos dividir la actual tesis en dos capítulos los cuales serán enviados a diferentes revistas de impacto nacional e internacional.

Para el desarrollo del primer capítulo planteamos como hipótesis que la diversidad y el endemismo filogenético son directamente proporcionales a la altitud, y a partir de filogenias disponibles en literatura junto con sus correspondientes distribuciones, calculamos los índices absolutos y relativos de diversidad y endemismo filogenético, así como un análisis categórico del endemismo filogenético, CANAPE. Posteriormente identificamos las áreas con la mayor diversidad y endemismo filogenético. Nuestros resultados para este capítulo indican que cerca a los volcanes Cotopaxi-Cayambe, en las cordilleras central y occidental Colombianas, en el Páramo Chingaza, páramo Santurbán y en los Andes Venezolanos dentro del rango altitudinal correspondiente a tierras medias-altas se concentra la mayor diversidad y endemismo filogenético.

Para el segundo capítulo propusimos como hipótesis que las áreas ancestrales son congruentes con la distribución altitudinal de la diversidad y el endemismo filogenético en términos de neo-endemismos, para lo cual tuvimos en cuenta únicamente las filogenias que se encontraban datadas de las que usamos en el primer capítulo, a partir de las cuales calculamos el análisis categórico de Paleo y Neo-Endemismos y realizamos la reconstrucción de las áreas ancestrales. Finalmente obtuvimos la frecuencia con que dichas áreas ancestrales y los endemismos filogenéticos coincidían altitudinalmente. Nuestros principales resultados para este segundo capítulo indican mayor congruencia entre las áreas ancestrales y los endemismos filogenéticos en las tierras medias, y el área con mayor soporte la encontramos al Norte de los Andes Ecuatorianos en las tierras medias, la cual coincide con propuestas anteriores, y se resalta como un área compleja en términos evolutivos. Adicionalmente, la mayor similaridad la encontramos entre las áreas ancestrales y los endemismos mixtos, sin discriminar entre Paleo o Neo-Endemismos.

1. Objetivos

Objetivo general

Identificar el patrón de la distribución altitudinal de la diversidad (PD) y el endemismo (PE) filogenético en el BNA.

Determinar la congruencia espacial de las áreas de endemismo filogenético con las áreas ancestrales encontradas en el BNA.

2. Altitudinal distribution of the phylogenetic diversity and endemism in the North Andean

Block

Classical measures of diversity consider that all species equal (Vane-Wright et al., 1991), regardless of the differences between their evolutionary histories (Vane-Wright et al., 1991, Faith, 1992). This is why phylogenetic indices have been proposed, and among them, the Phylogenetic Diversity (PD) defined as the sum of the length of all the branches of a phylogenetic tree present in each cell (Faith, 1992). Rosauer et al. (2009) and Faith et al. (2004) then proposed the Phylogenetic Endemism (PE) as PD weighted by how common those branches of the tree are elsewhere in the region and the Weighted Endemism (WE) as a sum of the endemism values of each taxon in a cell (Mishler et al., 2014).

Based on PE values, we can calculate the Categorical Analysis of Neo- and Paleo-Endemism (CANAPE) and recognize four kinds of endemisms: Paleo-Endemism as areas associated with a high presence of long branches and according to Mishler et al. (2014) this implicates “geographical isolation” or areas as refugia (Mishler et al., 2014), Neo-Endemism as a high concentration of short branches and conforming to Mishler et al. (2014) with implications of “centers of recent evolutionary divergence” (Mishler et al., 2014), and Super and Mixed-Endemism as Paleo and Neo-Endemisms at the same time (Mishler et al., 2014). An area with a superposition of different endemisms is an area with a geological and climate complex history, which patterns are possibly given by historical evolutionary events (Mishler et al., 2014).

Mishler et al. (2014) proposed the metrics of Relative Phylogenetic Diversity (RPD) and Relative Phylogenetic Endemism (RPE), that compare the values of the PD and PE measures of the original tree and an alternative tree which keeps the taxonomic richness (TR) equal, and the branch lengths have equal values (Mishler et al., 2014; López-Aguirre et al., 2018). RPD and RPE allow comparison of the distribution of the branch lengths in an area (Thornhill et al., 2016).

The North Andean Block (NAB) (Pennington, 1981) given its topography, microclimate (Montgomery et al., 2001), and its altitudinal gradients (Steinbauer et al., 2016) allow testing overall pattern with several taxonomic groups (González-Orozco et al., 2015; Steinbauer et al., 2016). However, few papers have tested the altitude by itself as a structuring factor of the richness, diversity, and endemism of taxa (Chaparro-Herrera et al., 2013; Werenkraut, 2010).

According to the diversity and endemism traditional measures, in the NAB the Middle or Lowlands have the highest diversity of species (Bernal and Lynch, 2008; Fjeldså and Irestedt, 2009), however, the Lowlands have more species of interest, and the Middlelands have more endemics species (Chaparro-Herrera et al., 2013). Likewise, with phylogenetic measures, the Andes have high values of PD, PE, and RPD (Rosauer and Jetz, 2015; López-Aguirre et al., 2018; Ortiz-Yusty et al., 2013), behaves like an area of Mixed endemism (López-Aguirre et al., 2019; Azevedo et al., 2019), and the Highlands have less richness and species more related phylogenetically. This pattern for the NAB match with others proposed with different taxonomic groups as non-flying mammals

(Rosauer and Jetz, 2015), bats (López-Aguirre et al., 2018, 2019), Aves (Chaparro-Herrera et al., 2013), snakes (Azevedo et al., 2019), and Anura (Ortiz-Yusty et al., 2013), which suggests a common evolutionary history (Mishler et al., 2014; González-Orozco et al., 2015).

On this pattern, the altitude was used as a continuous value, however, many authors have used the altitude as a categorical value, dividing it into ranges of every 200, 500 or 1000 meters (Jacobsen, 2004; Kattan and Franco, 2004; Rahbek, 1995). Other have divided it into larger ranges as the Lowlands with their upper limit around 800 m, the Middlelands distributed between 800 and 2000 m, and above this altitude, the Highlands (Chaparro-Herrera et al., 2013; Stiles, 1998) or according to forest types proposed specifically for the Andes (Blandin and Purser, 2013; Hughes and Eastwood, 2006; Rodríguez et al., 2006) as “Lowland forests” with their maximum altitude 800 m, “Low mountain forests” between 800 and 1500 m, “Low cloud forests” from 1500 to 2000 m, “High cloud forests” from 2000 to 3800 m and “High altitude grassland” with their lower limit around 3800 m (Blandin and Purser, 2013; Hughes and Eastwood, 2006; Rodríguez et al., 2006).

Given that in many of these papers, they had not tested the altitudinal pattern in the Andes with different taxonomic groups and with phylogenetic measures searching common evolutionary patterns; we used several taxonomic groups and altitudinal ranges to identify the altitudinal pattern of the distribution of diversity (PD) and phylogenetic endemism (PE) in the NAB, for this we proposed that: the distribution of the phylogenetic measures are directly proportional to the altitude.

3. Methods

3.1. Altitude ranges categories

We used altitudinal categories according to fixed ranges of each 200, 500 and 1000 meters (Jacobsen, 2004; Kattan and Franco, 2004; Rahbek, 1995). Likewise, we run each analysis with other categories like the type of forest (Blandin and Purser, 2013; Hughes and Eastwood, 2006; Rodríguez et al., 2006) and lands (Chaparro-Herrera et al., 2013; Stiles, 1998) defined previously.

3.2. Phylogeny and distribution data

We used phylogenies available in the literature that: presented records in the NAB and at least three records or occurrences in each defined altitudinal range, also, that were preferably dated. We downloaded the distributional data for each phylogeny from the Global Biodiversity Information Facility (GBIF) (GBIF.org, 2019) and from the literature. We extracted the altitudinal data from the GBIF database and verified against the Digital Elevation Model (DEM): SRTM3 90 m of resolution (USGS, 2019). If the margin of error of the data got from GBIF was higher than 90 m, we kept the altitudinal data extracted from the DEM. Likewise, we cleaned the data removing duplicate, erroneous occurrences, and points at sea (R-Alarcon and Miranda-Esquivel, 2015). To determine if the taxa distributions given our altitude ranges were spatially auto-correlated with each other, we calculated the Moran I index per phylogeny using the taxa distributions for each altitudinal range.

3.3. Analysis of phylogenetic measures by altitudinal range

We considered three methodological approaches: PD *sensu* Faith (1992) and Faith et al. (2004), PE *sensu* Rosauer et al. (2009) and PE *sensu* Mishler et al. (2014). We performed the analyses using

software Biodiverse version 2.00 (Laffan et al., 2010), following the methods proposed by Mishler et al. (2014) to estimate the PD and PE for each altitudinal range. For all analyses, we used cells of size 0.1° , 0.25° , and 0.5° . From the distribution of species and the phylogeny, we calculated the spatial measures as the abundance, richness, and redundancy index by cell (Laffan and Di Virgilio, 2018; Garcillán et al., 2003). We calculated the measures of diversity as the PD, PE, and WE. We standardized the PD and PE as a proportion of the topology total length (from 0 to 1) (González-Orozco et al., 2015). From the values of PD and PE of the original tree and the PD and PE of an alternative tree (the alternative tree has the same topology of the original tree, but equalize the branch length), we calculated the relative measures (RPD and RPE). Subsequently, from the PE of the original and alternative tree and the relative phylogenetic endemism, we estimated the CANAPE for each grid of the study area and checked the relative contribution of all short and long branches (Thornhill et al., 2017).

For the relative indexes and CANAPE, we tested three different numbers of iterations: 100, 1 000 and 10 000, likewise for each phylogeny we made three replicas with different seeds. We took into account the functions developed in the Biodiverse pipeline (Mishler et al., 2014) for the classification of the phylogenetic endemism and graphics of each index (Mishler et al., 2014).

3.4. Overall pattern

We calculated the product-moment correlation coefficient between all indexes and the altitude to get the numerical pattern. We identified the altitudinal pattern taking into account the highest values of each index and its corresponding altitude. For us, the highest values were the values within the upper quintile given the minimum and maximum value found with each phylogenetic index. For

the spatial pattern, we took into account that at least two phylogenies with a good sampling of species (redundancy values close to 1) supported the area (González-Orozco et al., 2015), and also were congruent with the highest values for the most of the indexes.

4. Results

4.1. Taxa and overall pattern

The data set was composed of 17 phylogenies corresponding to six different classes: Amphibia (*Pristimantis*, *Rhinella*, *Craugastor*, *Nymphargus*, *Centrolene* and *Strabomantis*) (Hutter et al., 2017), Insecta (*Oleria*, Troidini and *Dercylus*) (De-Silva et al., 2016; Condamine et al., 2012; Muñoz-Tobar and Caterino, 2019), Aves (*Spinus*, *Metallura*, *Saltator* and *Aulacorhynchus*) (Beckman and Witt, 2015; Bonaccorso and Guayasamin, 2013; Chaves et al., 2013; Benham et al., 2015), Magnoliopsida (Espeletiinae) (Diazgranados and Barber, 2017), Pteridopsida (*Polystichum*) (McHenry and Barrington, 2014) and Liliopsida (*Ceroxylon*, *Wettinia*) (Sanín et al., 2016; Bacon et al., 2018).

We found a geographic pattern of five areas: 1). near Cotopaxi-Cayambe volcanoes, 2). the central-western Colombian Andes, 3). Chingaza paramo, 4). Santurban paramo, and 5). Venezuelan Andes (Figure 1) supported by over 60% of phylogenies with good species sampling and also presented the highest values for each phylogenetic index (only the areas of Santurban Paramo and Venezuelan Andes reported low values of PE and WE).

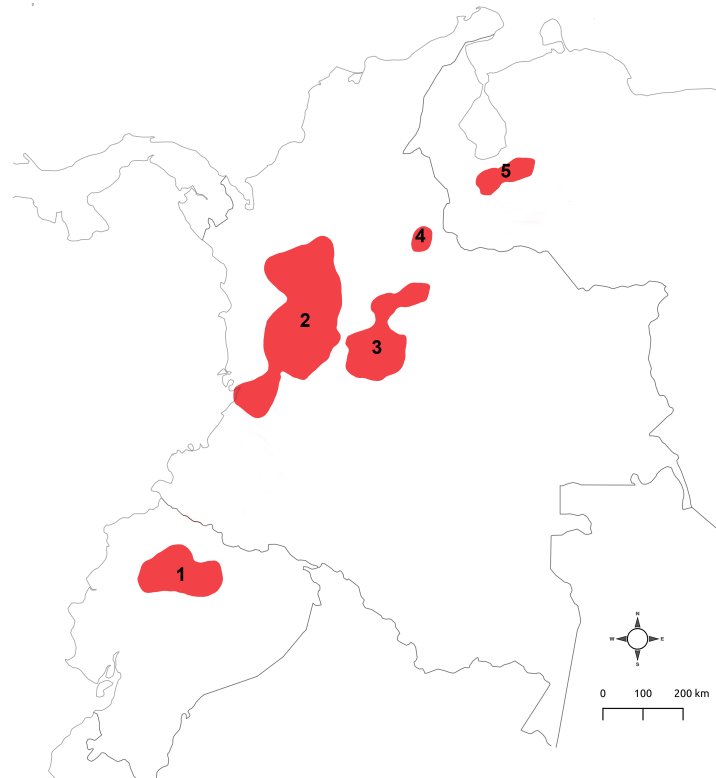


Figure 1. Overall spatial pattern.

The areas of the overall pattern: 1. Cotopaxi-Cayambe volcanoes, 2. the central-western Colombian Andes, 3. Chingaza paramo, 4. Santurban paramo and 5. Venezuelan Andes. These areas were supported by over the 60% of phylogenies with a good sampling of species and also presented the highest values of each index phylogenetic.

4.2. Spatial analysis

All altitudinal ranges were spatially autocorrelated (mean observed values of Moran I index: 0.26, significant). The autocorrelation decreased with ranges like types of lands or forests (mean: 0.07, significant) (Apéndice C). With all grid sizes, we found the same spatial pattern, however, with the size of the cell of 0.25° we identified higher and non-redundant resolutions, suitable to define the

overall pattern for each index (Apéndice A). A number of 1000 iterations were enough to get a stable spatial pattern (correlations between all indexes did not change).

4.3. Data quality

We found that 77% of cells, concentrated mostly in the five areas of the overall pattern, presented a good sampling of species (Laffan and Di Virgilio, 2018; Garcillán et al., 2003) (Apéndice B-D). Surrounding areas as Central American and the coastal Cordillera of Venezuela (Apéndice B) also had a good sampling of species, however, given they had not high values for each phylogenetic index, we did not take them into account for the overall pattern. The areas with a poor sampling of species (Laffan and Di Virgilio, 2018; Garcillán et al., 2003) (the Lowlands, such as the inter-Andean valleys and the Amazonia) neither were considered for the overall pattern.

4.4. Taxonomic Richness

We found that over 30% of cells, concentrated in all five areas of the overall pattern, reported high values of TR (TR >5 species) (Figure 2a). In the lowlands of the inter-Andean valley, Amazonia and Central American we found the lower TR (Figure 2a), and poor sampling of species. TR was correlated with altitude, and the Middle and Highlands [\approx 1600 and 4000 m.a.s.l.] had the highest TR (TR >35 species) (Figure 2b). *Pristimantis*, *Craugastor* and *Espeletiinae*, found the highest values of TR (>5 species) (Figure 2b). With the other 14 phylogenies we found the lowest values of TR (<5 species) in the Middlelands (Figure 2b).

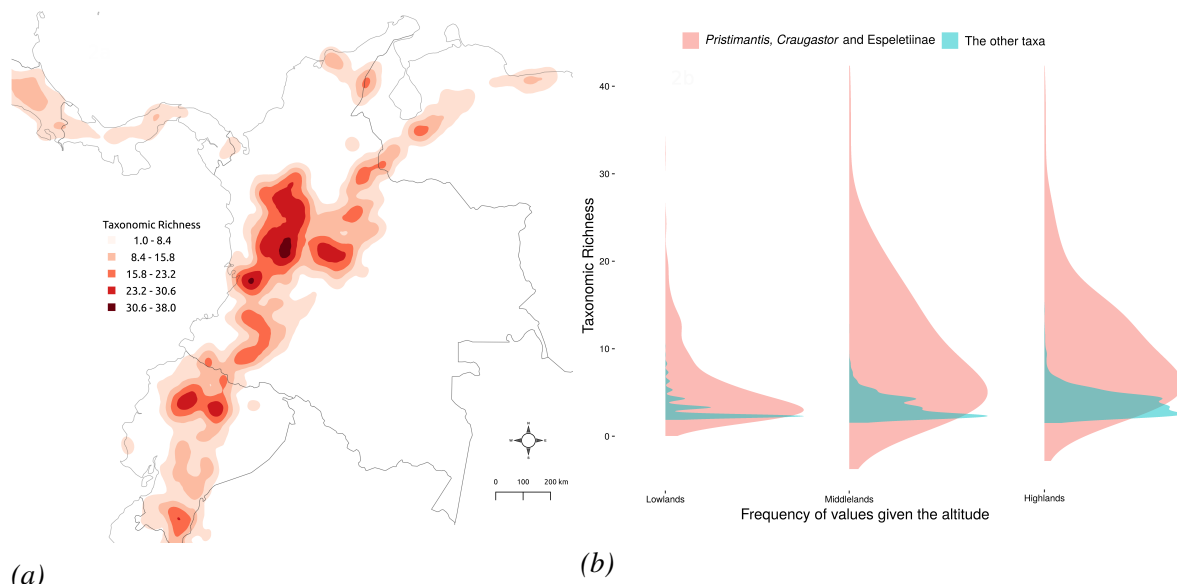


Figure 2. Spatial and altitudinal distribution of the Taxonomic Richness (TR).

(a). The overall spatial pattern of the TR values. The color shows the lowest (minimum 1 species) and the highest values of TR (Maximum 38 species). (b). The overall altitudinal pattern of TR in BNA given Low, Middle and Highlands. The flat violins show the frequency of the distribution of the TR values in the altitudinal pattern. The highest values of TR were found in the five areas of the overall pattern in the Middle-Highlands.

4.5. Absolute indexes

All absolute indexes were numerically correlated with TR, however, not all absolute indexes recovered the same areas of the overall pattern (Not all absolute indexes recovered the areas of Santurban paramo and the Venezuelan Andes) (Figure 3-5). The altitude was highly correlated ($R^2 > 0.7$) with all absolute indexes. There was a bi-modal altitudinal pattern with the highest values for all indexes in the Middle-Highlands (Figure 3-5), however, each index had different altitudinal beha-

vivors.

We found that the 34% of cells concentrated mostly in the north of the Cauca river valley, near to Cotopaxi-Cayambe volcanoes and Chingaza paramo had the highest values of PD (PD >0.2). The other two areas (The Santurban paramo, Venezuelan Andes) of the overall pattern had low PD (Figure 3a). The PD's peak was around 3200 m.a.s.l. [Middlelands] (Figure 3b). Despite TR and PD were correlated, we observed that the taxa with low TR as *Spinus*, *Ceroxylon*, *Aulacorhynchus* and *Dercylus* reported the highest PD (>0.3) across the entire altitudinal range, and the taxa with the highest TR as *Pristimantis*, *Rhinella*, Espeletiinae, and *Craugastor* had the lowest PD (<0.1) and were restricted to the Middle-Highlands (Figure 3b).

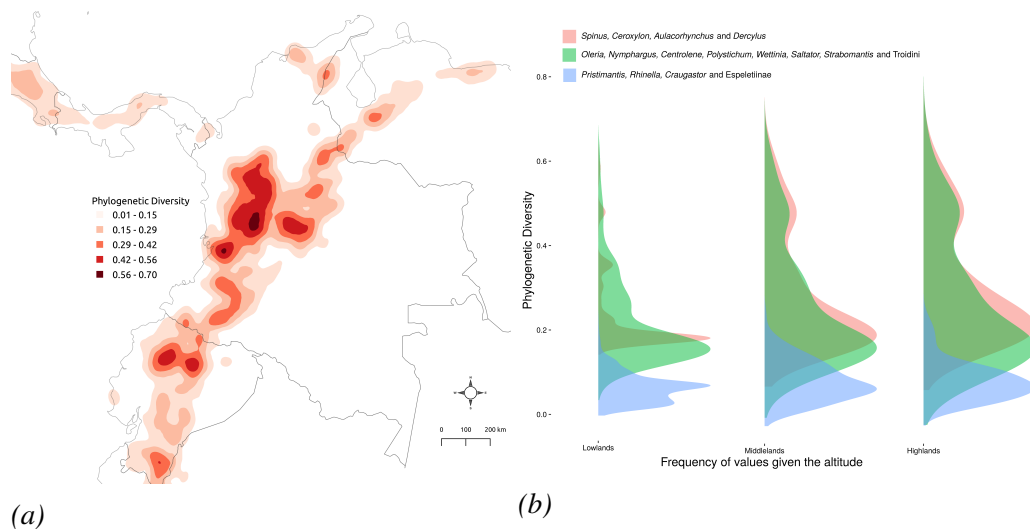


Figure 3. Spatial and altitudinal distribution of the phylogenetic diversity.

(a) represent the overall spatial pattern of the PD value. The colors show the lowest and highest values of PD (min: 0, max: 0.7). (b) represent the overall altitudinal pattern of PD in NBA given low, middle and highlands. The flat violins show the frequency of the distribution of PD values in the altitudinal pattern. The highest values of PD were found in the Middle-lands in the five areas of the overall pattern.

In the areas of Cotopaxi-Cayambe volcano and Santurban Paramo we found most cells (1% of the cells) with high values of PE (Figure 4a). Two areas of the overall pattern (Central Colombian Andes and Chingaza paramo) had the lowest values of PE (Figure 4a). *Dercylus*, the most geographically restricted clade (Ecuadorian Clade), supported the highest PE values in the Highlands [3000 to 4000 m.a.s.l.] (Figure 4b). We found in the Low-Middlelands the lowest values of PE (PE <0.05) (Figure 4b).

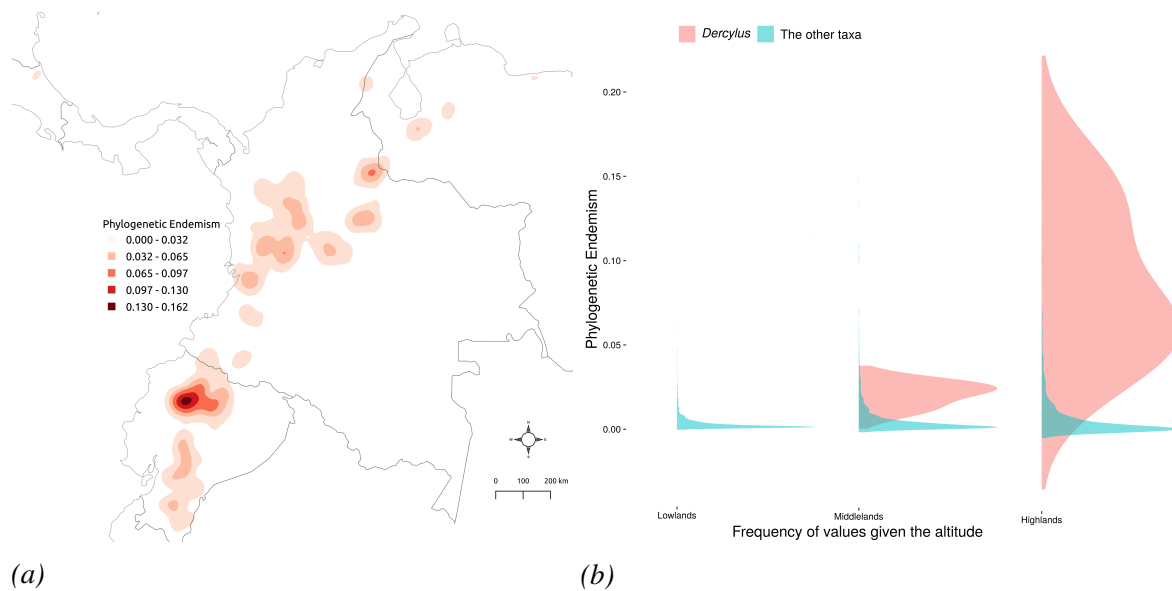


Figure 4. Spatial and altitudinal distribution of the phylogenetic endemism.

(a) represent the overall spatial pattern of the PD, PE, and WE value. The colors show the lowest and highest values of PE (min: 0, max: 0.16). (b) represent the overall altitudinal pattern of PE in NBA given low, middle and highlands. The flat violins show the frequency of the distribution of PE values in the altitudinal pattern.

The highest values of PE were found in two areas of the overall pattern.

We found that the 2% of the grids concentrated in the areas near to Cotopaxi-Cayambe volcanoes, Santurban paramo, Chingaza paramo and Venezuelan Andes had high values of WE (WE >1.5)

(Figure 5a). The highest values of WE (WE >2) were between 3000 and 3400 m.a.s.l. (Figure 5b) by *Craugastor* and Espeletiinae, taxa which had high TR values but also had the high abundance. In the Middlelands were the values of WE lower than 1.5 (Figure 5b).

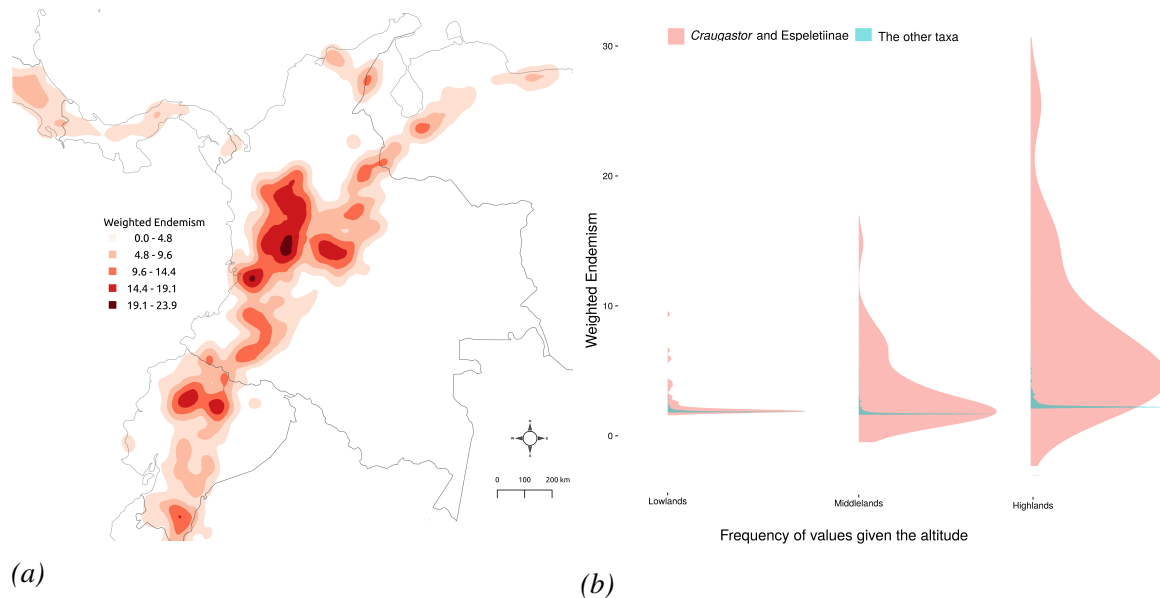


Figure 5. Spatial and altitudinal distribution of the weighting endemism.

(a) represent the overall spatial pattern of the PD, PE, and WE value. The colors show the lowest and highest values of WE (min: 0, max: 23). (b) represent the overall altitudinal pattern of WE in NBA given low, middle and highlands. The flat violins show the frequency of the distribution of WE values in the altitudinal pattern. The highest values of WE were found in the five areas of the overall pattern.

4.6. Relative indexes

There was a numerical correlation between all relative indexes and recovered the overall pattern with high values in all NAB (Figure 6-7). There was not a numerical correlation between the relative and absolute indexes (Apéndice E), but relative and absolute indexes shared some areas

of the overall pattern (Figure 3-7). All relative indexes were correlated with the altitude, and the highest values of the relative indexes were in Highlands. The relative indexes and WE was the only indexes that recovered the Venezuelan Andes.

For all NAB, the 45% of all cells, restricted in the five areas of the overall pattern above 4500 m.a.s.l. and in Central America, reported high values of RPD (RPD >0.5) (Figure 6a-b) (Figure 6a). Also, We found low RPD values in the Sierra Nevada of Santa Marta and Amazonia (Figure 6a).

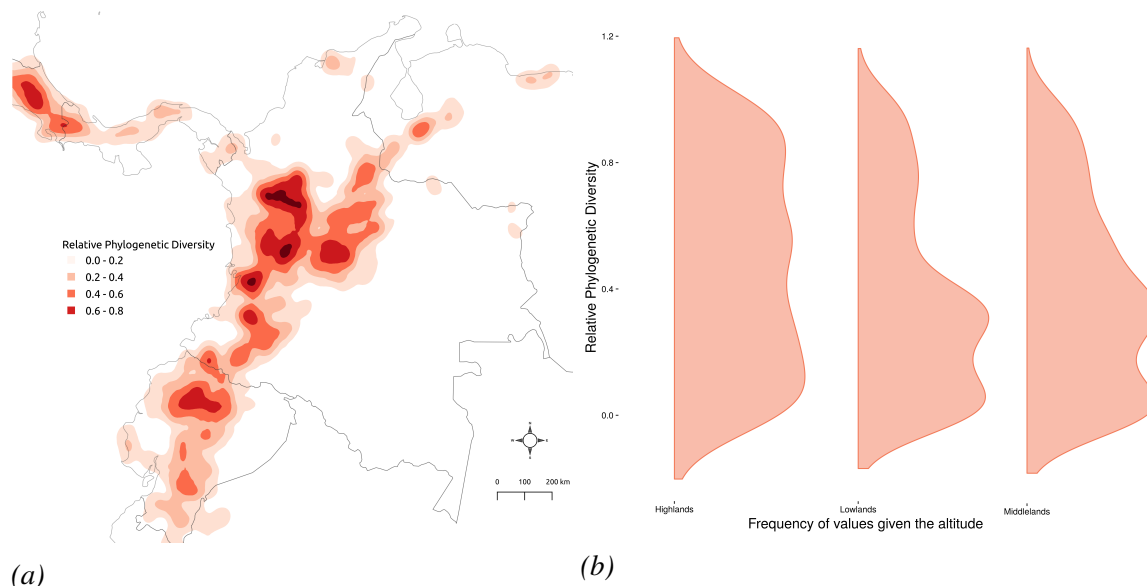


Figure 6. Spatial and altitudinal distribution of the relative phylogenetic diversity.

(a) The overall spatial pattern of the RPD values. The color shows the lowest and highest values of each index (min: 0, max: 1). **(b)** In the overall altitudinal pattern of the relative indexes in BNA given the low, middle, and highlands, the flat violins show the frequency of the distribution of RPD values in the altitudinal pattern. The highest values of RPD were found in the five areas of the overall pattern in the Highlands with all taxa evenly contributed to the pattern.

We found that the lowest and highest RPE values were evenly distributed throughout all NAB (51 % of cells with high values) (Figure 7a). Like RPD, RPE recovered all areas of the overall pattern, but with the lowest values in the areas of Venezuelan Andes, Santurban paramo and Chingaza paramo (Figure 7a). Some areas outside the overall pattern, as the Sierra Nevada of Santa Marta and Central America (Figure 7a) had low values of RPE. The highest values of RPE ($RPE > 0.5$) above 5000 m.a.s.l (Figure 7b).

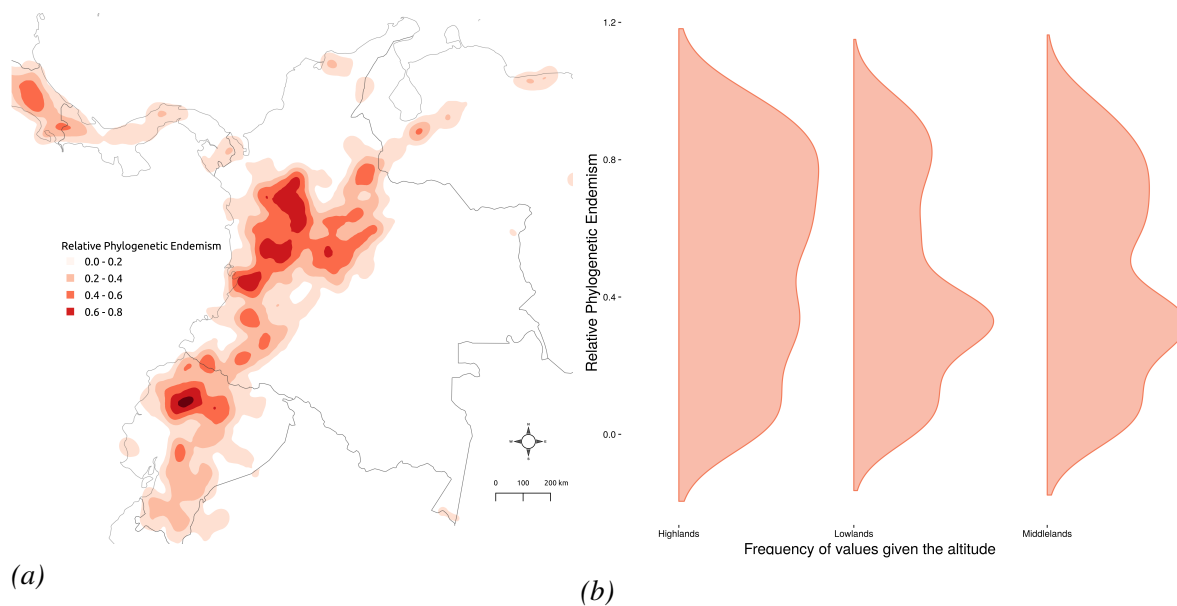


Figure 7. Spatial and altitudinal distribution of the relative phylogenetic endemism.

(a) The overall spatial pattern of the RPE values. The color shows the lowest and highest values of each index (min: 0, max: 1). **(b)** In the overall altitudinal pattern of the relative indexes in BNA given the low, middle, and highlands, the flat violins show the frequency of the distribution of RPE values in the altitudinal pattern. The pattern was similar to RPD, with the highest values of RPE were found in the five areas of the overall pattern in the Highlands with all taxa evenly contributed to the pattern.

4.7. CANAPE

We found that the 40% of cells in all BNA and adjacent areas had significant values for CANAPE. There was a high correlation between the CANAPE and the relative indexes results (Figure 6-8). 80% of the cells with significant values behaved as mixed Endemisms and were in the five areas of the overall pattern (Figure 8). In addition, 9% of the significant cells behaved as Neo-Endemisms and were concentrated only in two areas of the overall pattern: the Ecuadorian Andes, Merida Cordillera; and in four areas outside the overall pattern: in the Ecuadorian coast, south of Central Colombian Andes and the Serrania Los Motilones (Figure 8). The Paleo-Endemisms (11% of cells with significant values) covered four areas of the overall pattern: the Ecuadorian Andes, Western Colombian Andes, Santurban paramo, Merida Cordillera. But we also found the Paleo-Endemisms in the coastal Cordillera of Venezuela (Figure 8).

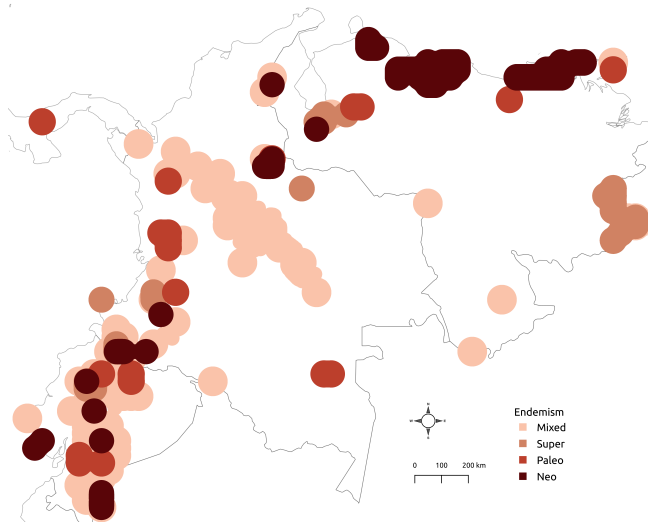


Figure 8. Spatial distribution of the endemisms.

The plot shows the distribution of the paleo, neo, super and mixed endemisms. The not significant cells are not shown.

5. Discussion

Given that a taxon does not represent the pattern and history of an area (González-Orozco et al., 2015), we highlight the importance of using different taxa with a good sampling of species across the entire geographic and altitudinal range to define the overall pattern in an area (González-Orozco et al., 2015; Daru et al., 2019). Using different taxa allowed us to identify areas with high biodiversity (González-Orozco et al., 2015; Mishler et al., 2014), and also supported the areas previously proposed by traditional metrics (Mishler et al., 2014), as in our case, in which the five areas of the overall pattern matched with areas proposed with other metrics such as taxonomic richness (Hutter et al., 2017) and endemism (Hazzi et al., 2018; Ouvernay et al., 2018). We added new localities previously unidentified by traditional metrics (Mishler et al., 2014) as the coastal Cordillera of Venezuela, which behaved like a big area of Neo-Endemism.

Besides, given that the absolute indexes did not always found all areas of the overall pattern (i.e. Venezuelan Andes not found with PD and PE), we cannot use only one index as a surrogate for others, or to define an overall pattern for an area (Daru et al., 2019). Besides, given that the absolute indexes did not consider the contribution of the branch length, we can complement them with the relative indexes which take into account the differential contribution between long and short branches to identify the areas with the highest and complex evolutionary histories (Daru et al., 2019; Laity et al., 2015; Faith, 1992).

It has proposed that the same factors that are generating the spatial pattern also are producing the autocorrelation in the data González-Megías et al. (2005), besides, in areas like the NBA the topo-

graphy and climate producing isolated areas that contribute to spatial autocorrelation (González-Megías et al., 2005; Kühn, 2007; Westerholt et al., 2015). In altitudinal gradients, the autocorrelation is higher given the slope of the lands (González-Megías et al., 2005), however, the higher altitudinal ranges (Lands, Forest, and every 1000 meters) decrease the effect of this parameter.

5.1. Absolute indexes and richness

The altitude was an important factor to define the overall pattern (Steinbauer et al., 2016), however, factors like temperature and precipitation also structure the pattern (Azevedo et al., 2019; Ortiz-Yusty et al., 2013), given that the abiotic factors have a large effect on the richness and distribution of the species (Rezende et al., 2019). Another factor to consider is the sampling effort around human population (Mienna et al., 2019; Feng et al., 2019), given that we always found our areas close to big cities or protected areas. Despite that, there was a correlation between the absolute indexes and TR, TR cannot predict the areas for the absolute indexes (Daru et al., 2019), which could be related to high speciation and with species whose distribution are strongly linked to the topography of the land (Laity et al., 2015; Tucker and Cadotte, 2013; Faith, 1992), also, factors as abundance and branches lengths were influencing the spatial pattern (Faith, 1992; Laity et al., 2015), given that the areas recovered by the relative indexes always matched with the overall pattern, and these relative indexes considered the differential contribution of the short and long branches and their distribution in the area (Thornhill et al., 2016).

5.2. Relative indexes and CANAPE

The CANAPE results suggested a scenario of mixed areas with a few grids with Paleo and Neo-Endemisms, which according to Mishler et al. (2014) support that the NBA is behaving like a center

of recent evolutionary divergence and refugia at the same time (Mishler et al., 2014; Azevedo et al., 2019). This scenario was supported by our relative indexes results that, given the distribution of the short and long branches on every cell in NBA (Thornhill et al., 2016), could suggest centers with both behaviors (areas with low values as centers of recent evolutionary divergence, and areas with high values as refugia) (Azevedo et al., 2019; Ortiz-Yusty et al., 2013).

6. Recommendations

Given the incongruence between the absolute and relative indexes, we suggest not to use only one index to define a behavior of an area (Daru et al., 2019), on the contrary, consider the congruence between them. We recommend including taxa that cover the entire elevation range to remove the distribution bias to low or high altitudes. Likewise, correlate the values of all indexes with factors like temperature and precipitation (Daru et al., 2019; Ortiz-Yusty et al., 2013; Thornhill et al., 2016).

7. Conclusions

Despite the altitude structuring the diversity and endemism phylogenetic patterns, we reject our hypothesis that the altitude was directly proportional to the altitude, and we proposed that the high TR, PD, and PE were in the middle-highlands (Rosauer and Jetz, 2015; López-Aguirre et al., 2018; Azevedo et al., 2019; Ortiz-Yusty et al., 2013), and we propose the NBA mostly as a mixed area with some centers of Paleo and Neo-endemism. Besides the areas previously proposed with high richness and diversity (López-Aguirre et al., 2018, 2019; Azevedo et al., 2019; Ortiz-Yusty et al., 2013; Rosauer and Jetz, 2015), we add the area of the coastal Cordillera of Venezuela as an important area that behaves as Neo-Endemisms.

8. Congruencia distribucional de los paleo y neo-endemismos con las áreas ancestrales en el

Bloque

Identificar áreas con historias evolutivas en común, así como entender los procesos que determinan la diversidad (Ortiz-Yusty et al., 2013) es uno de los grandes desafíos al momento de determinar patrones ecológicos e históricos en un área (Mishler et al., 2014; González-Orozco et al., 2015; Thornhill et al., 2017). Es por esto que se han propuesto las medidas de diversidad y endemismo filogenético, las cuales a partir de la filogenia y la distribución de las especies permiten determinar la estructura filogenética espacial de un área (López-Aguirre et al., 2018) y clasificarla dados los tiempos y las longitudes de rama de las topologías (Mishler et al., 2014; López-Aguirre et al., 2018).

El “Análisis Categórico de Neo y Paleo-Endemismos” (CANAPE) calcula la distribución de las ramas cortas y largas dado los valores del endemismo filogenético absoluto y relativo para cada cuadrícula del área de estudio (Mishler et al., 2014). Dada la distribución de las ramas cortas y largas en las cuadrículas clasifica el endemismo en: Super o Endemismos Mixtos los cuales indican una alta concentración de ramas cortas y largas en una misma área (Mishler et al., 2014); Paleo-endemismos los cuales son áreas con mayor presencia de ramas largas que cortas, que de acuerdo con Mishler et al. (2014) hacen referencia a especies antiguas que en un pasado estuvieron dispersas, pero que actualmente se restringen a un área en particular; y centros de Neo-endemismo como áreas con gran concentración de ramas cortas, los cuales según Mishler et al. (2014) indican zonas con especies de divergencia reciente, endémicas y con poca migración fuera de su rango

ancestral, es decir que, desde su tiempo de divergencia reciente aún conservan la distribución de su ancestro común más reciente, lo cual concuerda con la definición de área ancestral propuesta por Bremer (1992), quien sugiere que el área ancestral de un grupo monofilético corresponde al rango de distribución del ancestro del grupo evaluado (Bremer, 1992).

Rosauer and Jetz (2015) sugieren que los bajos niveles de PE y PD en los Andes se deben a que algunos de los clados cuentan con divergencias recientes [10-5 ma] (Rosauer and Jetz, 2015) debido al aislamiento geográfico producido por el levantamiento de las cordilleras en los últimos millones de años [12-4.5 ma] (Gregory-Wodzicki, 2000). No obstante, López-Aguirre et al. (2018) y Ortiz-Yusty et al. (2013) encontraron altos valores de PD, PE y RPD en los Andes, los cuales podrían estar asociados a especies de divergencia antigua [23 ma] (Gregory-Wodzicki, 2000) que han evolucionado a la par del levantamiento de las cordilleras.

El Bloque Norte de los Andes (Pennington, 1981) al ser un área compleja en términos de topografía y clima (Montgomery et al., 2001), con diferentes rangos temporales de levantamiento para cada cordillera (Ayus Ortiz and Miranda-Esquivel, 2017) y con periodos recientes [12-4.5 ma] de intensa actividad durante el cual las cordilleras alcanzaron la actual altura (Gregory-Wodzicki, 2000), permite la formación de “islas” con alta diversidad en su mayoría en las zonas más altas, las cuales están asociadas a taxa filogenéticamente jóvenes (Steinbauer et al., 2016) y que dado que la altitud en este caso actúa como barrera (Steinbauer et al., 2016), dichos taxa aún mantienen el rango de distribución de su ancestro.

Estos patrones filogenéticos en los Andes se han propuesto generalmente a partir de análisis con un único taxón, no obstante, un área Paleo o Neo-endémica soportada por un único taxón no

es informativa con respecto a la historia evolutiva presente allí (González-Orozco et al., 2015), además, es posible que no sea soportada en un análisis con múltiples taxa. Es por esto que usar enfoques de múltiples grupos taxonómicos permite que a partir de las relaciones filogenéticas entre los diferentes taxa (González-Orozco et al., 2015) se logre inferir la historia evolutiva común entre ellos (Faith, 1992) y por lo tanto determinar los procesos ecológicos que la pueden estar estructurando (Mishler et al., 2014; Rosauer et al., 2009; Ortiz-Yusty et al., 2013).

Dado lo anterior y mediante un análisis con múltiples taxa, determinamos la congruencia espacial de las áreas de endemismo filogenético con las áreas ancestrales encontradas en el BNA, para lo cual propusimos como hipótesis que dados los diferentes taxa: las áreas ancestrales son congruentes con la distribución altitudinal de PD y PE en términos de neo-endemismos.

9. Métodos

9.1. Filogenias y datos distribucionales

Tuvimos en cuenta filogenias disponibles en literatura que cumplieran los siguientes requisitos: que presentaran registros distribucionales en el BNA y contaran con al menos tres registros u ocurrencias en cada rango altitudinal definido, así mismo ue estuvieran datadas.

Usamos rangos altitudinales predefinidos, tales como tierras bajas cuya altura máxima es de 800 m, tierras medias que cubren un rango de 800 a 2000 m y tierras altas cuya altura mínima es de 2000 m (Chaparro-Herrera et al., 2013; Stiles, 1998); según tipos de bosques como: Bosques de tierras bajas cuya altura mínima es de 800 m, Bosque montano bajo que se restringe de 800 a 1500 m, Bosques nubosos bajos de 1500 a 2000 m, Bosques nubosos altos con un rango de 2000 a 3800 m, Praderas de gran altitud con una altura mínima de 3800 (Blandin and Purser, 2013; Hughes

and Eastwood, 2006; Rodríguez et al., 2006); por último, rangos fijos de cada 500 y 1000 metros (Jacobsen, 2004; Kattan and Franco, 2004; Rahbek, 1995).

Los registros distribucionales para cada filogenia los obtuvimos de la Infraestructura Mundial de Información en Biodiversidad (GBIF) (GBIF.org, 2019) y de la literatura. Los datos altitudinales los obtuvimos a la par de los datos distribucionales de la plataforma GBIF, no obstante, para las ocurrencias que no contaban con el dato altitudinal o que el margen de error era mayor a 90 m, extrajimos la altitud a partir de un Modelo Digital de Elevación (DEM por sus siglas en inglés): SRTM3 con 90 metros de resolución (USGS, 2019). La limpieza de los datos distribucionales la realizamos eliminando ocurrencias duplicadas y puntos en el mar (R-Alarcon and Miranda-Esquivel, 2015).

9.2. Cálculo de CANAPE por rango altitudinal

Calculamos los índices espaciales como el índice de redundancia (IR) y riqueza taxonómica (RT) y abundancia por cuadrícula, así como los índices de diversidad (PD), endemismo filogenético (PE) usando la metodología propuesta por Mishler et al. (2014). Posterior a esto, y usando los valores del endemismo filogenético absoluto del árbol original y de un árbol alternativo (árbol que mantiene la topología del árbol inicial, pero iguala las longitudes de ramas) realizamos el cálculo de los índices de Diversidad (RPD) y Endemismos filogenético Relativo (RPE). Teniendo en cuenta los valores del endemismo absoluto y relativo, así como la distribución de las ramas largas y cortas en las cuadrículas, clasificamos el endemismo filogenético en Paleo, Neo, Super y Endemismos Mixtos. Todos los cálculos los realizamos de manera independiente para cada filogenia y rango altitudinal, en el software Biodiverse versión 2.00 (Laffan et al., 2010). Usamos un tamaño de cuadrícula de

0.25° y un número de iteraciones de 1000 con diferente valor de semilla.

9.3. Reconstrucción área ancestral

La reconstrucción de área ancestral la realizamos para cada grupo filogenético dadas las diferentes franjas altitudinales, teniendo en cuenta los modelos "Dispersión- Extinción- Cladogénesis"(DEC) (Ree and Smith, 2008), Análisis de "Dispersión - Vicarianza"(DIVA- LIKE) (Matzke, 2013) y BayArea-LIKE (Landis et al., 2013), todos implementados en BioGeoBEARS (Matzke, 2013, 2018). Tuvimos en cuenta un modelo base de tasa dispersión constante para todas las reconstrucciones. Usando la información sobre los rangos de distribución actuales de los taxa usados, así como los rangos altitudinales previamente definidos realizamos los cálculos de rangos ancestrales. Teniendo en cuenta el número máximo de rangos altitudinales en los que se distribuyó un taxón, nosotros definimos el número máximo de áreas en el rango de distribución de cada taxón como 5 rangos altitudinales. Utilizamos el Criterio de Información de Akaike (AIC) para seleccionar el modelo que más ajustaba a nuestros datos por filogenia.

9.4. Comparación de las áreas ancestrales con los endemismos

Posterior a determinar el modelo que más ajustaba dados nuestros datos por filogenia, calculamos la frecuencia con que el modelo recuperó cada rango altitudinal como área ancestral. Así mismo, calculamos el porcentaje de celdas por tipo de endemismo que fueron congruentes con las áreas

ancestrales recuperadas por grupo taxonómico.

10. Resultados

10.1. Calidad de los datos

Las filogenias usadas correspondieron a seis géneros de la clase Amphibia (*Pristimantis*, *Rhinella*, *Craugastor*, *Nymphargus*, *Centrolene* y *Strabomantis* (Hutter et al., 2017)) y un género de Aves (*Metallura* (Benham et al., 2015)). Dados los valores del índice de redundancia encontramos que cinco filogenias (*Pristimantis*, *Craugastor*, *Nymphargus*, *Centrolene*, *Strabomantis*) presentaron un muestreo de especies mayor a 0.6 (RI media: 0.69, sd: 0.32), mientras que *Rhinella* (RI media: 0.45, sd: 0.36) y *Metallura* (RI media: 0.47, sd: 0.33) presentaron valores más cercanos a cero, lo cual indica un bajo muestreo de especies (Laffan and Di Virgilio, 2018) (Apéndice D).

Para todos los taxa el índice de redundancia estuvo correlacionado ($0.45 > R^2 > 0.18$) con la riqueza (Apéndice E), excepto por *Nymphargus* cuya correlación no fue significativa ($p = 0.16$) (Apéndice E). A pesar de que *Rhinella* tuvo el muestreo de especies más bajo (RI media: 0.45) (Apéndice D), presentó uno de los valores más altos de riqueza (>50 especies) (*Pristimantis* tuvo los valores de riqueza más altos, >150 especies).

En conjunto, todas las filogenias cubren un rango temporal desde 62 ma hasta ~ 1 ma, no obstante, la mayoría de linajes estuvieron restringidos a un rango temporal de 12 - 2 ma. Espacialmente, únicamente *Centrolene* y *Pristimantis* comparten gran parte de su rango distribucional, los demás grupos son totalmente incongruentes entre sí. Así mismo, altitudinalmente todos los taxa se restringen en su mayoría a tierras medias. Únicamente *Pristimantis* cubre todo el rango altitudinal, sin embargo, alcanza su mayor altitud en tierras medias (1400-1800 m).

Dada la poca congruencia distribucional entre los taxa, el soporte de las diferentes áreas ancestrales y endemismos filogenéticos es bajo (Únicamente un área es soportada por dos de los siete taxa). Las demás áreas soportadas por un sólo taxón podría no ser encontradas dado un análisis con múltiples grupos, por lo tanto no fueron tenidas en cuenta.

10.2. Descriptivos generales

10.2.1. Distribución altitudinal de las áreas ancestrales. Según los valores de AIC, DEC fue el modelo que más ajustó a los datos para todos los taxa (Tabla 1). DEC recuperó las “tierras medias” como área ancestral con mayor frecuencia (>60%) que los otros rangos altitudinales, lo cual era esperable dada la distribución de las especies (Figure 9). Con rangos amplios como las categorías de “tierras bajas”, “medias”, “altas” y “bosques” el área ancestral se mantuvo dentro de lo que corresponde a “tierras medias” [800-2000 m] y “Bosque montano bajo” [800-1500 m] o “Bosques nubosos bajos” [1500-2000 m]. Con rangos más pequeños como cada 500 m el rango altitudinal menor obtenido como área ancestral fue el rango de 500-1000 y el rango altitudinal mayor fue de 2000-2500, todo dentro de lo que equivale a “tierras medias”.

Tabla. 1

Valores del Likelihood y Criterio de información de Akaike (AIC) para cada modelo evaluado en BioGeoBEARS.

Modelo	LnL	AIC
DEC	-21.4	47.5
DIVA-LIKE	-23.6	49.4
BayArea-LIKE	-24.1	51.7

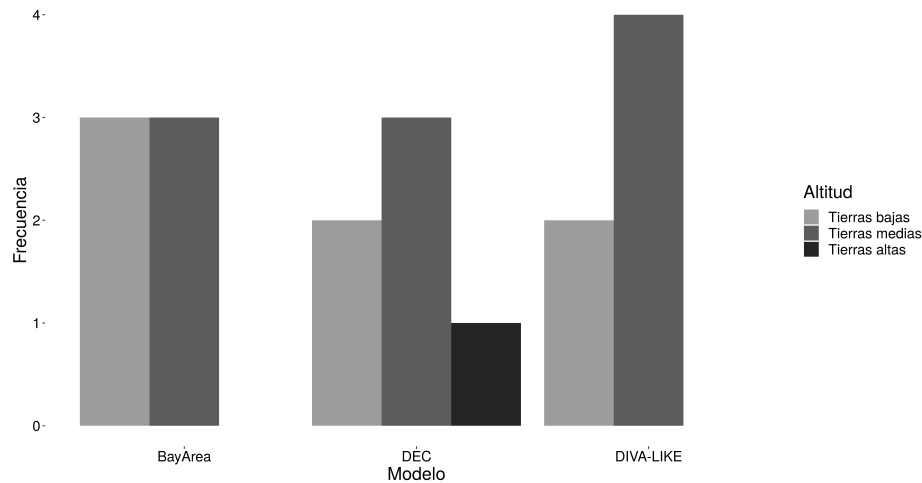


Figure 9. Frecuencia con que cada modelo de reconstrucción de las áreas ancestrales recupera cada rango altitudinal.

Dados rangos de cada 1000 m, mostramos la frecuencia con que cada modelo recuperó cada rango altitudinal.

10.2.2. Distribución altitudinal de CANAPE. Dadas las categorías de CANAPE, el 60% de las celdas dentro de BNA no fueron significativas para ningún tipo de endemismo (Figure 10). Dadas las celdas significativas un 72% de ellas correspondieron a Endemismos Mixtos

y Super-Endemismos. Estos Super y Endemismos Mixtos se concentraron en las tierras medias, un 19% fueron reportadas como Neo-Endemismos (en total siete celdas Neo-Endémicas dentro del BNA), dentro de las cuales cerca de la mitad de las celdas (43%) estuvieron restringidas a tierras medias. Por último, un 9% de las celdas significativas dentro del BNA fueron Paleo-Endemismos (únicamente tres celdas fueron reportadas como Paleo-Endémicas para el BNA), y de las cuales más de la mitad (55%) se distribuyeron en tierras medias (Figure 10).

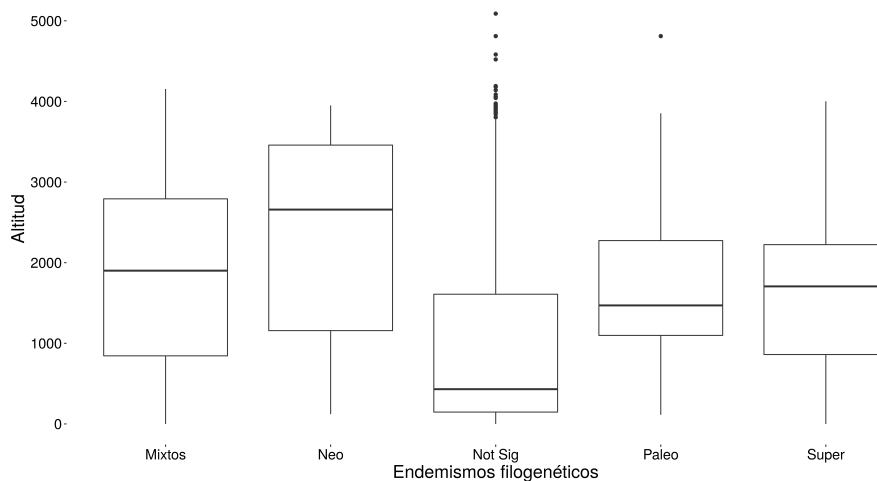


Figure 10. Distribución altitudinal de los diferentes endemismos filogenéticos.

Dados rangos de cada 1000 m, mostramos la distribución de los diferentes endemismos filogenéticos.

Únicamente *Centrolene* (dos celdas) y *Pristimantis* (cinco celdas) encontraron celdas Neo-Endémicas dentro del BNA, y sólo *Pristimantis* (tres celdas) reportó Paleo-Endemismos dentro del BNA. Los demás grupos presentaron menos de dos celdas significativas dentro del BNA (*Nymphargus* un Endemismo Mixto). Para todos ellos (*Nymphargus*, *Craugastor*, *Metallura*, *Rhinella* y *Strabomantis*) las celdas significativas se encontraron fuera del BNA en las “Tierras bajas- medias”.

En general, encontramos que únicamente un área de Endemismo Mixto estuvo soportada por al

menos el 40% de los taxa. Dicha área la encontramos en el Norte de los Andes Ecuatorianos en las “tierras medias”.

10.3. Congruencia altitudinal entre los tipos de endemismo y las áreas ancestrales

En general, el porcentaje de solapamiento entre el área ancestral y los endemismos mixtos fue de 41%, los super endemismos fue de un 33%, Neo-Endemismos de 16% y por último, el porcentaje de solapamiento de las áreas ancestrales con los Paleo-Endemismos fue de 10% (Figure 11). Las regiones congruentes entre las áreas ancestrales y los endemismos filogenéticos coincidieron un 90% dentro de las “tierras medias”.

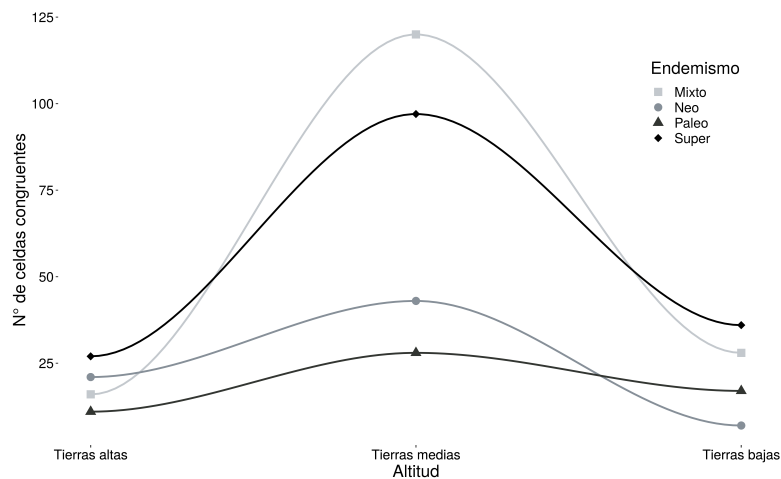


Figure 11. Congruencia entre las áreas ancestrales y los endemismos filogenéticos.

Frecuencia de celdas congruentes entre los endemismos filogenéticos y las áreas ancestrales dados rangos altitudinales de tierras bajas, medias y altas.

Los Paleo y Neo-Endemismos reportados por *Metallura* y *Rhinella* se solapan en 57% con las áreas ancestrales. No obstante, dado que los Paleo y Neo-Endemismos encontrados con *Metallura* y *Rhinella* son soportados únicamente por un grupo taxonómico, no podríamos hablar de un patrón

de congruencia entre los endemismos y las áreas ancestrales. La única área que fue encontrada por al menos dos de los grupos, se comportó como un endemismo mixto, y coincidió con el área ancestral correspondiente a “Tierras medias” ubicada al norte de los Andes Ecuatorianos. Si tuvieramos en cuenta las áreas reportadas por tipo de endemismo dado las 17 filogenias usadas anteriormente sin importar que no todas ellas están datadas, continuamos soportando el patrón de mayor congruencia entre las áreas ancestrales y los endemismos mixto, sin embargo, encontraríamos algunas áreas ancestrales congruentes con neo-endemismos al sur de la Cordillera Central Colombiana y en el páramo de Santurban.

11. Discusión

A pesar de contar con diferentes taxa, dada su distribución disyunta no encontramos patrones en común entre los taxa. Es por esto, que resaltamos la importancia de usar no solo múltiples taxa, sino taxa que en lo posible cubran gran parte del área de estudio (Sitzia et al., 2017; MacGregor-Fors et al., 2015; González-Megías et al., 2005). De igual manera, dado el bajo soporte en las áreas Paleo y Neo-Endémicas (soportadas únicamente por *Centrolene* o *Pristimantis*) no podemos asegurar que dichos endemismos se estén comportando como áreas ancestrales, más allá de la semejanza en sus interpretaciones teóricas (Mishler et al., 2014).

Es importante tener en cuenta que los taxa usados están en su mayoría restringidos a “tierras medias”, por lo tanto, este patrón de mayor congruencia entre áreas ancestrales y endemismos en “tierras medias” está dado por la distribución y muestreo de los taxa, ya que en las áreas que los endemismos coinciden con las áreas ancestrales, encontramos que por taxón presentan la mayor riqueza y buen muestreo de especies.

Dado que únicamente un área de Endemismos Mixto fue recuperada por al menos dos de los taxa, y debido a que los grupos taxonómicos que la soportan se restringen en su mayoría a un rango temporal desde hace 12 ma hasta 2 ma, podemos sugerir que determinados procesos ecológicos (Mishler et al., 2014) o factores presentes durante este periodo de tiempo tales como el clima (Zhang et al., 2016; McCain, 2007; Menéndez-Guerrero et al., 2019) o la topografía del terreno (Steinbauer et al., 2016; Sandel et al., 2019; Azevedo et al., 2019) estarían estructurando este patrón mixto en dicha área (Mishler et al., 2014; Mienna et al., 2019). Ésta única área encontrada como Endemismo Mixto coincide con el gran centro de Endemismos Mixtos que propone Azevedo et al. (2019) para el Norte de los Andes, no obstante es importante tener en cuenta que en su análisis no se contemplan posibles patrones dados gradientes altitudinales. Los endemismos mixtos implican una alta concentración tanto de Paleo como Neo-endemismos, por lo tanto basados únicamente en ésta área podríamos suponer que las áreas ancestrales coinciden con áreas Neo y Paleo-endémicas al mismo tiempo, sin embargo no discriminan entre la una o la otra. Así mismo, dado que sólo contamos con una única área no podríamos asegurar si esto se debe a una similaridad entre ellas o a factores como las aleatorizaciones (Laffan et al., 2016), la distribución de las especies (Tucker

and Cadotte, 2013) o procesos ecológicos y geológicos (Steinbauer et al., 2016).

12. Recomendaciones

Recomendamos considerar grupos taxonómicos que compartan un mayor rango de distribución entre sí, con el fin de obtener mayor congruencia y soporte en la áreas.

13. Conclusiones

A pesar que no se logró dilucidar un patrón en común para todos los taxa, las áreas ancestrales presentaron un mayor porcentaje de congruencia con los Endemismos Mixtos, que con cualquier otro tipo de endemismo filogenético. Así mismo, encontramos una única área de endemismo mixto congruente con las áreas ancestrales la cual estuvo soportada por al menos dos de los taxa evaluados, a partir de la cual proponemos una similaridad entre las áreas ancestrales y las áreas de endemismo filogenético sin discriminar por Neo o Paleo-Endemismos. No obstante, no descartamos que dicha área sea un artilugio de procesos ecológicos o de factores como la abundancia y la longitud de las ramas.

Referencias Bibliográficas

- Ayus Ortiz, V. L. and Miranda-Esquivel, D. R. (2017). Diversification patterns in the North Andean Block: A perspective from biogeographical hypotheses. *PeerJ Preprints*, 5:5:1–26.
- Azevedo, J. A., Guedes, T. B., Nogueira, C. d. C., Passos, P., Sawaya, R. J., Prudente, A. L., Barbo, F. E., Strüssmann, C., Franco, F. L., Arzamendia, V., Giraud, A. R., Argôlo, A. J., Jansen, M., Zaher, H., Tonini, J. F., Faurby, S., and Antonelli, A. (2019). Museums and cradles of diversity are geographically coincident for narrowly distributed neotropical snakes. *Ecography*, 42:1–12.
- Bacon, C. D., Velásquez-Puentes, F. J., Hoorn, C., and Antonelli, A. (2018). Iriarteae palms tracked the uplift of Andean Cordilleras. *Journal of Biogeography*, 45(7):1653–1663.
- Beckman, E. J. and Witt, C. C. (2015). Phylogeny and biogeography of the New World siskins and goldfinches: Rapid, recent diversification in the Central Andes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 87:28–45.
- Benham, P. M., Cuervo, A. M., McGuire, J. A., and Witt, C. C. (2015). Biogeography of the andean metaltail hummingbirds: contrasting evolutionary histories of tree line and habitat-generalist clades. *Journal of Biogeography*, 42(4):763–777.
- Bernal, M. H. and Lynch, J. D. (2008). Review and analysis of altitudinal distribution of the Andean Anurans in Colombia. *Zootaxa*, 1826(1):1–25.
- Blandin, P. and Purser, B. (2013). Evolution and diversification of Neotropical butterflies: Insights

- from the biogeography and phylogeny of the genus *Morpho* Fabricius, 1807 (Nymphalidae: Morphinae), with a review of the geodynamics of South America. *Tropical Lepidoptera Research*, 23(2):62–85.
- Bonaccorso, E. and Guayasamin, J. M. (2013). On the origin of pantepui montane biotas: A perspective based on the phylogeny of *Aulacorhynchus* toucanets. *PLOS one*, 8(6):e67321.
- Bremer, K. (1992). Ancestral areas: A cladistic reinterpretation of the center of origin concept. *Systematic Biology*, 41(4):436–445.
- Chaparro-Herrera, S., Echeverry-Galvis, M. Á., Córdoba-Córdoba, S., and Sua-Becerra, A. (2013). Listado actualizado de las aves endémicas y casi-endémicas de Colombia. *Biota Colombiana*, 14(2):235–272.
- Chaves, J. A., Hidalgo, J. R., and Klicka, J. (2013). Biogeography and evolutionary history of the Neotropical genus *Saltator* (Aves: Thraupini). *Journal of Biogeography*, 40(11):2180–2190.
- Condamine, F. L., Silva-Brandão, K. L., Kergoat, G. J., and Sperling, F. A. (2012). Biogeographic and diversification patterns of Neotropical Troidini butterflies (Papilionidae) support a museum model of diversity dynamics for Amazonia. *BMC Evolutionary Biology*, 12(1):82.
- Daru, B. H., le Roux, P. C., Gopalraj, J., Park, D. S., Holt, B. G., and Greve, M. (2019). Spatial overlaps between the global protected areas network and terrestrial hotspots of evolutionary diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 28(6):757–766.

- De-Silva, D. L., Elias, M., Willmott, K., Mallet, J., and Day, J. J. (2016). Diversification of clearwing butterflies with the rise of the Andes. *Journal of Biogeography*, 43(1):44–58.
- 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.
- Faith, D. P. (1992). Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, 61(1):1–10.
- Faith, D. P., Reid, C., and Hunter, J. (2004). Integrating phylogenetic diversity, complementarity, and endemism for conservation assessment. *Conservation Biology*, 18(1):255–261.
- Feng, G., Ma, Z., Sandel, B., Mao, L., Normand, S., Ordonez, A., and Svenning, J.-C. (2019). Species and phylogenetic endemism in Angiosperm trees across the Northern Hemisphere are jointly shaped by modern climate and glacial–interglacial climate change. *Global Ecology and Biogeography*, 28(10):1393–1402.
- Fjeldså, J. and Irestedt, M. (2009). Diversification of the South American avifauna: Patterns and implications for conservation in the Andes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 96(3):398–409.
- Garcillán, P. P., Ezcurra, E., and Riemann, H. (2003). Distribution and species richness of woody dryland legumes in Baja California, Mexico. *Journal of Vegetation Science*, 14(4):475–486.

GBIF.org (2019). GBIF Home Page. Available from: <https://www.gbif.org> [30 September 2019].

González-Megías, A., Gómez, J. M., and Sánchez-Piñero, F. (2005). Consequences of spatial autocorrelation for the analysis of metapopulation dynamics. *Ecology*, 86(12):3264–3271.

González-Orozco, C. E., Mishler, B. D., Miller, J. T., Laffan, S. W., Knerr, N., Unmack, P., Georges, A., Thornhill, A. H., Rosauer, D. F., and Gruber, B. (2015). Assessing biodiversity and endemism using phylogenetic methods across multiple taxonomic groups. *Ecology and Evolution*, 5(22):5177–5192.

Gregory-Wodzicki, K. M. (2000). Uplift history of the Central and Northern Andes: A review. *Geological Society of America Bulletin*, 112(7):1091–1105.

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.

Hughes, C. and Eastwood, R. (2006). Island radiation on a continental scale: Exceptional rates of plant diversification after uplift of the Andes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(27):10334–10339.

Hutter, C. R., Lambert, S. M., and Wiens, J. J. (2017). Rapid diversification and time explain amphibian richness at different scales in the Tropical Andes, Earth's most biodiverse hotspot. *The American Naturalist*, 190(6):828–843.

- Jacobsen, D. (2004). Contrasting patterns in local and zonal family richness of stream invertebrates along an Andean altitudinal gradient. *Freshwater Biology*, 49(10):1293–1305.
- Kattan, G. H. and Franco, P. (2004). Bird diversity along elevational gradients in the Andes of Colombia: Area and mass effects. *Global Ecology and Biogeography*, 13(5):451–458.
- Kühn, I. (2007). Incorporating spatial autocorrelation may invert observed patterns. *Diversity and Distributions*, 13(1):66–69.
- Laffan, S., Thornhill, A., Miller, J., Knerr, N., Gonzales-Orozco, C., and Mishler, B. (2016). Understanding spatial patterns of biodiversity: How sensitive is phylogenetic endemism to the randomisation model? 1:1–5.
- Laffan, S. W. and Di Virgilio, G. (2018). Biodiverse: A tool for the spatial analysis of biological and related diversity. Quick start guide. Version 2.1:1–31.
- Laffan, S. W., Lubarsky, E., and Rosauer, D. F. (2010). Biodiverse, a tool for the spatial analysis of biological and related diversity. *Ecography*, 33(4):643–647.
- Laity, T., Laffan, S. W., González-Orozco, C. E., Faith, D. P., Rosauer, D. F., Byrne, M., Miller, J. T., Crayn, D., Costion, C., Moritz, C. C., and Newport, K. (2015). Phylodiversity to inform conservation policy: An Australian example. *Science of the Total Environment*, 534:131–143.
- Landis, M. J., Matzke, N. J., Moore, B. R., and Huelsenbeck, J. P. (2013). Bayesian analysis of biogeography when the number of areas is large. *Systematic Biology*, 62(6):789–804.

- López-Aguirre, C., Hand, S. J., Laffan, S. W., and Archer, M. (2018). Phylogenetic diversity, types of endemism and the evolutionary history of New World bats. *Ecography*, 41(12):1955–1966.
- López-Aguirre, C., Hand, S. J., Laffan, S. W., and Archer, M. (2019). Zoogeographical regions and geospatial patterns of phylogenetic diversity and endemism of New World bats. *Ecography*, 42(6):1188–1199.
- MacGregor-Fors, I., Avendaño-Reyes, S., Bandala, V. M., Chacón-Zapata, S., Díaz-Toribio, M. H., González-García, F., Lorea-Hernández, F., Martínez-Gómez, J., de Oca, E. M., Montoya, L., Pineda, E., Ramírez-Restrepo, L., Rivera-García, E., Utrera-Barrillas, E., and Escobar, F. (2015). Multi-taxonomic diversity patterns in a neotropical green city: a rapid biological assessment. *Urban Ecosystems*, 18(2):633–647.
- Matzke, N. J. (2013). Probabilistic historical biogeography: New models for founder-event speciation, imperfect detection, and fossils allow improved accuracy and model-testing. *Frontiers of Biogeography*, 5(4):1–8.
- Matzke, N. J. (2018). Biogeobears: Biogeography with bayesian (and likelihood) evolutionary analysis with r scripts. version 1.1.1. *Published on GitHub. DOI: <http://dx.doi.org/10.5281/zenodo.1478250>*.
- McCain, C. M. (2007). Could temperature and water availability drive elevational species richness patterns? A global case study for bats. *Global Ecology and Biogeography*, 00:1–15.

- McHenry, M. A. and Barrington, D. S. (2014). Phylogeny and biogeography of exindusiate Andean *Polystichum* (Dryopteridaceae). *American Journal of Botany*, 101(2):365–375.
- Menéndez-Guerrero, P. A., Green, D. M., and Davies, T. J. (2019). Climate change and the future restructuring of Neotropical Anuran biodiversity. *Ecography*, 16(1):1–13.
- Mienna, I. M., Speed, J. D., Bendiksby, M., Thornhill, A. H., Mishler, B. D., and Martin, M. D. (2019). Differential patterns of floristic phylogenetic diversity across a post-glacial landscape. *Journal of Biogeography*, 00:1–12.
- Mishler, B. D., Knerr, N., González-Orozco, C. E., Thornhill, A. H., Laffan, S. W., and Miller, J. T. (2014). Phylogenetic measures of biodiversity and neo-and paleo-endemism in Australian *Acacia*. *Nature Communications*, 5:1–10.
- Montgomery, D. R., Balco, G., and Willett, S. D. (2001). Climate, tectonics, and the morphology of the Andes. *Geology*, 29(7):579–582.
- Muñoz-Tobar, S. I. and Caterino, M. S. (2019). The role of dispersal for shaping phylogeographical structure of flightless beetles from the Andes. *PeerJ*, 7:e7226.
- Ortiz-Yusty, C. E., Zamora-Abrego, J. G., and Daza, J. M. (2013). *Estructura filogenética de las comunidades de Anuros de los Andes del Norte y su relación con el gradiente altitudinal*. PhD thesis, Universidad Nacional de Colombia, Medellín., 1–42.
- Ouvernay, D., Ferreira, I., and Morrone, J. J. (2018). Areas of endemism of hummingbirds

- (Aves: Apodiformes: Trochilidae) in the Andean and Neotropical regions. *Zoologia (Curitiba)*, 35:e13673.
- Pennington, W. D. (1981). Subduction of the eastern Panama Basin and seismotectonics of northwestern South America. *Journal of Geophysical Research: Solid Earth*, 86(B11):10753–10770.
- R-Alarcon, L. V. and Miranda-Esquivel, D. R. (2015). Biogeoclean: An R package to cleaning geographical data from electronic biodatabases. available from: <https://github.com/alarconvv/biogeoclean>.
- Rahbek, C. (1995). The elevational gradient of species richness: A uniform pattern? *Ecography*, 18(2):200–205.
- Ree, R. H. and Smith, S. A. (2008). Maximum likelihood inference of geographic range evolution by dispersal, local extinction, and cladogenesis. *Systematic Biology*, 57(1):4–14.
- Rezende, V. L., Pontara, V., Bueno, M. L., van den Berg, E., and de Oliveira-Filho, A. T. (2019). Climate and evolutionary history define the phylogenetic diversity of vegetation types in the central region of South America. *Oecologia*, pages 1–10.
- Rodríguez, N., Armenteras, D., Morales, M., and Romero, M. (2006). Ecosistemas de los Andes Colombianos. page 154.
- Rosauer, D., Laffan, S. W., Crisp, M. D., Donnellan, S. C., and Cook, L. G. (2009). Phylogenetic endemism: A new approach for identifying geographical concentrations of evolutionary history. *Molecular Ecology*, 18(19):4061–4072.

- Rosauer, D. F. and Jetz, W. (2015). Phylogenetic endemism in terrestrial Mammals. *Global Ecology and Biogeography*, 24(2):168–179.
- Sandel, B., Weigelt, P., Kreft, H., Keppel, G., van der Sande, M. T., Levin, S., Smith, S., Craven, D., and Knight, T. M. (2019). Current climate, isolation and history drive global patterns of tree phylogenetic endemism. *Global Ecology and Biogeography*, 00:1–12.
- Sanín, M. J., Kissling, W. D., Bacon, C. D., Borchsenius, F., Galeano, G., Svenning, J.-C., Olivera, J., Ramírez, R., Trénel, P., and Pintaud, J.-C. (2016). The Neogene rise of the tropical Andes facilitated diversification of wax palms (*Ceroxylon*: Arecaceae) through geographical colonization and climatic niche separation. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 182(2):303–317.
- Sitzia, T., Campagnaro, T., Dainese, M., Cassol, M., Cortivo, M. D., Gatti, E., Padovan, F., Sommacal, M., and Nascimbene, J. (2017). Contrasting multi-taxa diversity patterns between abandoned and non-intensively managed forests in the Southern Dolomites. *iForest-Biogeosciences and Forestry*, 10(5):845.
- Steinbauer, M. J., Field, R., Grytnes, J.-A., Trigas, P., Ah-Peng, C., Attorre, F., Birks, H. J. B., Borges, P. A., Cardoso, P., Chou, C.-H., De Sanctis, M., De Sequeira, M. M., Duarte, M. C., Elias, R. B., Fernández-Palacios, J. M., Gabriel, R., Gereau, R. E., Gillespie, R. G., Greimler, J., Harter, D. E., Huang, T.-J., Irl, S. D., Jeanmonod, D., Jentsch, A., Jump, A. S., Kueffer, C., Nogué, S., Otto, R., Price, J., Romeiras, M. M., Strasberg, D., Stuessy, T., Svenning, J.-C., Vetaas, O. R., and Beierkuhnlein, C. (2016). Topography-driven isolation, speciation and a

global increase of endemism with elevation. *Global Ecology and Biogeography*, 25(9):1097–1107.

Stiles, F. (1998). Especies de aves endémicas y casi-endémicas de Colombia. *Informe Nacional sobre el estado de la biodiversidad*, pages 378–385.

Thornhill, A. H., Baldwin, B. G., Freyman, W. A., Nosratinia, S., Kling, M. M., Morueta-Holme, N., Madsen, T. P., Ackerly, D. D., and Mishler, B. D. (2017). Spatial phylogenetics of the native California flora. *BMC Biology*, 15(1):96.

Thornhill, A. H., Mishler, B. D., Knerr, N. J., González-Orozco, C. E., Costion, C. M., Crayn, D. M., Laffan, S. W., and Miller, J. T. (2016). Continental-scale spatial phylogenetics of Australian angiosperms provides insights into ecology, evolution and conservation. *Journal of Biogeography*, 43(11):2085–2098.

Tucker, C. M. and Cadotte, M. W. (2013). Unifying measures of biodiversity: Understanding when richness and phylogenetic diversity should be congruent. *Diversity and Distributions*, 19(7):845–854.

USGS, U. S. G. S. (2019). SRTM3 South America. available from: https://dds.cr.usgs.gov/srtm/version2_1/SRTM3/South_America.

Vane-Wright, R. I., Humphries, C. J., and Williams, P. H. (1991). What to protect?-Systematics and the agony of choice. *Biological conservation*, 55(3):235–254.

- Werenkraut, V. (2010). *Patrones altitudinales en la diversidad de Coleópteros y Hormigas epígeas del noroeste de la Patagonia Argentina*. PhD thesis, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. pp 1-248.
- Westerholt, R., Resch, B., and Zipf, A. (2015). A local scale-sensitive indicator of spatial autocorrelation for assessing high-and low-value clusters in multiscale datasets. *International Journal of Geographical Information Science*, 29(5):868–887.
- Zhang, W., Huang, D., Wang, R., Liu, J., and Du, N. (2016). Altitudinal patterns of species diversity and phylogenetic diversity across temperate mountain forests of Northern China. *PloS one*, 11(7):e0159995.