

PATRONES DE DIVERSIDAD ALFA Y BETA PARA QUINCE COMPLEJOS DE PÁRAMO DE COLOMBIA

Equipo de Gestión de Ecosistemas Estratégicos

SEBASTIÁN BAUTISTA PLAZAS

contrato: 20-20-0041-134PS

supervisión y seguimiento:

ANA BELÉN HURTADO-M

NATALIA NORDEN



Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt

Diciembre de 2020

Bogotá D.C., Colombia

Tabla de contenido

INTRODUCCIÓN	5
ÁREA DE ESTUDIO	6
MÉTODOS	7
<i>Análisis estadísticos</i>	7
<i>Curvas de rarefacción</i>	7
<i>Diversidad alfa</i>	7
<i>Diversidad beta</i>	8
<i>Análisis de componentes principales (PCA)</i>	8
<i>Análisis de redundancia basado en distancias (db-Rda)</i>	8
<i>Modelo lineal mixto</i>	8
<i>Modelo aditivo generalizado (GAM)</i>	9
RESULTADOS	9
<i>Escala nacional</i>	9
<i>Escala de cordilleras</i>	10
<i>Diversidad alfa</i>	10
<i>Diversidad beta</i>	12
<i>Escala de complejo de páramo</i>	14
<i>Diversidad alfa</i>	14
<i>Diversidad beta</i>	16
<i>Escala de transecto dentro de cada complejo</i>	17
<i>Diversidad beta</i>	17
<i>Diversidad gamma</i>	18
<i>Análisis componentes principales (PCA)</i>	19
<i>Análisis de redundancia basado en distancia (db-RDA)</i>	20
<i>Modelo mixto de la diversidad alfa especies por parcela, cordilleras en función de variables climáticas</i>	21
<i>Modelo GAM de la distancia “Morisita-Horn” en función de la distancia geográfica y ambiental</i>	23
DISCUSIÓN	25
CONCLUSIONES	27
REFERENCIAS	27

Lista de figuras

FIGURA 1. UBICACIÓN DE LOS 15 COMPLEJOS DE PÁRAMO DE COLOMBIA UTILIZADOS PARA EL ESTUDIO.	7
FIGURA 2. CURVA DE RANGO ABUNDANCIA ILUSTRANDO LAS CINCUENTA ESPECIES MÁS ABUNDANTES EN LOS PÁRAMOS DE MUESTREO A NIVEL NACIONAL.	10
FIGURA 3. CURVA DE RAREFACCIÓN UTILIZANDO LOS NÚMEROS DE HILL (Q 0= RIQUEZA, Q 1= ÍNDICE EXPONENCIAL DE SHANNON Y Q 2= ÍNDICE INVERSO DE SIMPSON) PARA LOS PÁRAMOS MUESTREADOS A NIVEL DE CORDILLERAS. NO SE ENCUENTRAN ELEMENTOS DE TABLA DE ILUSTRACIONES.	11
FIGURA 4. ÍNDICE DE DIVERSIDAD EXPONENCIAL DE SHANNON EN CADA CORDILLERA CON INTERVALOS DEL 95% GENERADOS A PARTIR DE MIL ALEATORIZACIONES MEDIANTE BOOTSTRAPING.	12
FIGURA 5. ANÁLISIS DE ORDENACIÓN NMDS MEDIANTE LA DISTANCIA DE “MORISITA-HORN” ILUSTRANDO LA SIMILITUD EN COMPOSICIÓN DE ESPECIES ENTRE LOS PÁRAMOS DE MUESTREO A NIVEL DE CORDILLERAS.	13
FIGURA 6. NÚMERO DE ESPECIES ÚNICAS ENCONTRADAS PARA LAS CORDILLERAS DE MUESTREO.	13

FIGURA 7. CURVA DE RAREFACCIÓN UTILIZANDO LOS NÚMEROS DE HILL (Q 0= RIQUEZA, Q 1= ÍNDICE EXPONENCIAL DE SHANNON Y Q 2= ÍNDICE INVERSO DE SIMPSON) PARA LOS PÁRAMOS MUESTREADOS A NIVEL DE COMPLEJOS.	14
FIGURA 8. ÍNDICE DE DIVERSIDAD EXPONENCIAL DE SHANNON CON INTERVALOS DEL 95% GENERADOS A PARTIR DE MIL ALEATORIZACIONES MEDIANTE BOOTSTRAPING PARA LOS PÁRAMOS DE MUESTREO A NIVEL DE COMPLEJOS, LOS COLORES MUESTRAN LA CORDILLERA A LA QUE PERTENECEN LOS COMPLEJOS.	15
FIGURA 9. ANÁLISIS DE ORDENACIÓN NMDS MEDIANTE LA DISTANCIA DE “MORISITA-HORN” ILUSTRANDO LA SIMILITUD EN COMPOSICIÓN DE ESPECIES ENTRE LOS COMPLEJOS DE PÁRAMO MUESTREADOS. LOS POLÍGONOS AGRUPAN LOS COMPLEJOS DENTRO DE LAS CORDILLERAS A LAS CUALES PERTENECEN.	16
FIGURA 10. NÚMERO DE ESPECIES ÚNICAS ENCONTRADAS PARA LOS COMPLEJOS DE MUESTREO.	17
FIGURA 11. ANÁLISIS DE ORDENACIÓN NMDS MEDIANTE LA DISTANCIA DE “MORISITA-HORN” ILUSTRANDO LA SIMILITUD EN COMPOSICIÓN DE ESPECIES ENTRE LOS PÁRAMOS DE MUESTREO A NIVEL DE TRANSECTOS. LOS POLÍGONOS AGRUPAN LOS TRANSECTOS DENTRO DE LAS CORDILLERAS A LAS CUALES PERTENECEN.	18
FIGURA 12. ANÁLISIS DE ORDENACIÓN NMDS MEDIANTE LA DISTANCIA DE “MORISITA-HORN” ILUSTRANDO LA SIMILITUD EN COMPOSICIÓN DE ESPECIES ENTRE LOS PÁRAMOS DE MUESTREO A NIVEL DE TRANSECTOS. LOS POLÍGONOS AGRUPAN LOS TRANSECTOS DENTRO DE LOS COMPLEJOS A LOS CUALES PERTENECEN.	18
FIGURA 13. ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES PARA LAS PARCELAS DE MUESTREO. SE PRESENTA LA MAGNITUD Y DIRECCIÓN DE LAS VARIABLES AMBIENTALES BIO2, BIO3, BIO4, BIO7, BIO12, BIO15, VELOCIDAD DEL VIENTO, RADIACIÓN SOLAR Y MODELO DIGITAL DE ELEVACIÓN DEM. LAS ELIPSES REPRESENTAN LA AGRUPACIÓN DE LAS PARCELAS POR CORDILLERAS	19
FIGURA 14. ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES PARA LAS PARCELAS DE MUESTREO. SE PRESENTA LA MAGNITUD Y DIRECCIÓN DE LAS VARIABLES AMBIENTALES: BIO2, BIO3, BIO4, BIO7, BIO12, BIO15, VELOCIDAD DEL VIENTO, RADIACIÓN SOLAR Y MODELO DIGITAL DE ELEVACIÓN DEM. LAS ELIPSES REPRESENTAN LA AGRUPACIÓN DE LAS PARCELAS POR COMPLEJOS DE PÁRAMO	20
FIGURA 15. ANÁLISIS DB-RDA USANDO LOS DOS PRIMEROS COMPONENTES DEL PCA ELABORADO PARA LAS VARIABLES AMBIENTALES Y LA MATRIZ DE COMPOSICIÓN DE ESPECIES.	20
FIGURA 16. DIFERENCIAS EN EL ÍNDICE DE DIVERSIDAD EXPONENCIAL DE SHANNON DE LAS PARCELAS ENTRE LAS CORDILLERAS DE MUESTREO.	21
FIGURA 17. RELACIÓN ENTRE LAS VARIABLES AMBIENTALES AGRUPADAS EN EL PC2 Y LA DIVERSIDAD EXPRESADA MEDIANTE EL ÍNDICE EXPONENCIAL DE SHANNON PARA LAS PARCELAS DE MUESTREO.	22
FIGURA 18. RELACIÓN ENTRE LAS VARIABLES AMBIENTALES AGRUPADAS EN EL PC2 Y LA DIVERSIDAD EXPRESADA MEDIANTE EL ÍNDICE EXPONENCIAL DE SHANNON PARA LAS PARCELAS DE MUESTREO. LOS COLORES REPRESENTAN LA CORDILLERA A LA CUAL PERTENECEN LAS PARCELAS DE VEGETACIÓN.	22
FIGURA 19. DIFERENCIA EN LA COMPOSICIÓN DE ESPECIES ENTRE LOS PARES DE CORDILLERAS Y DENTRO DE UNA MISMA CORDILLERA EXPRESADA COMO LOS RESIDUALES DE LA DISTANCIA DE “MORISITA-HORN” (CC= CENTRAL-CENTRAL, EC= ORIENTAL-CENTRAL, EE=ORIENTAL-ORIENTAL, EM=ORIENTAL-MACIZO, EW=ORIENTAL-OCCIDENTAL, MC=MACIZO-CENTRAL, MM= MACIZO- MACIZO, MW= MACIZO-OCCIDENTAL, WC= OCCIDENTAL-CENTRAL, WW= OCCIDENTAL-OCCIDENTAL).	23
FIGURA 20. RELACIÓN ENTRE LA DISTANCIA AMBIENTAL DEL PC1 ENTRE COMPLEJOS DE PÁRAMO Y LA DIFERENCIA EN LA COMPOSICIÓN DE ESPECIES EXPRESADA COMO LOS RESIDUALES DE LA DISTANCIA DE “MORISITA-HORN”. LOS COLORES REPRESENTAN LA MAGNITUD DE LA VARIANZA.	24
FIGURA 21. RELACIÓN ENTRE LA DISTANCIA AMBIENTAL DEL PC2 ENTRE COMPLEJOS DE PÁRAMO Y LA DIFERENCIA EN LA COMPOSICIÓN DE ESPECIES EXPRESADA COMO LOS RESIDUALES DE LA DISTANCIA DE “MORISITA-HORN”. LOS COLORES REPRESENTAN LA MAGNITUD DE LA VARIANZA.	24
FIGURA 22. RELACIÓN ENTRE LA DISTANCIA GEOGRÁFICA EXPRESADA COMO LA DISTANCIA DE HARVESINE ENTRE COMPLEJOS DE PÁRAMO Y LA DIFERENCIA EN LA COMPOSICIÓN DE ESPECIES EXPRESADA COMO LOS RESIDUALES DE LA DISTANCIA DE “MORISITA -HORN”. LOS COLORES REPRESENTAN LA MAGNITUD DE LA VARIANZA.	25

Lista de tablas

TABLA 1. RIQUEZA, DIVERSIDAD Y ABUNDANCIA DE ESPECIES ENCONTRADA A NIVEL NACIONAL PARA LOS PÁRAMOS MUESTREADOS.	9
TABLA 2. RIQUEZA, DIVERSIDAD Y ABUNDANCIA DE ESPECIES ENCONTRADA A NIVEL DE CORDILLERA PARA LOS PÁRAMOS MUESTREADOS.	11
TABLA 3. SIMILITUD EN COMPOSICIÓN DE ESPECIES EN TÉRMINOS DE LA DISTANCIA DE “MORISITA-HORN” PARA LOS PÁRAMOS DE MUESTREO A NIVEL DE CORDILLERAS.	12
TABLA 4. RIQUEZA, DIVERSIDAD Y ABUNDANCIA DE ESPECIES ENCONTRADA A NIVEL DE COMPLEJOS PARA LOS PÁRAMOS MUESTREADOS.	14
TABLA 5. SIMILITUD EN LA COMPOSICIÓN DE ESPECIES EN TÉRMINOS DE LA DISTANCIA DE “MORISITA-HORN” PARA LOS PÁRAMOS DE MUESTREO A NIVEL DE COMPLEJOS.	16

Lista de complejos de páramo

Cordillera occidental

Frontino – Urrao (FRU)

Citará (CTR)

Cordillera central

Los Nevados (NVS)

Las Herosas (HMS)

Sonson (SSN)

Macizo

Chiles – Cumbal (CHC),

Doña Juana – Chimayoy (DJP)

La Cocha – Patascoy (LCP)

Cordillera oriental

Almorzadero (ALM)

Guantiva – La Rusia (GLR)

Iguaque – Merchan (IGM)

Perija (PRJ)

Cruz verde – Sumapaz (SCV)

Tama (TMA)

Tota – Bijagual – Mamapacha (TBM)

Introducción

Los páramos son considerados como “hot-spots” de biodiversidad debido a la alta riqueza de especies que albergan, presentan también una gran cantidad de endemismos para múltiples organismos, así como altas tasas evolutivas (Madriñan et al., 2013). Incluso, en cuanto a especies vegetales, son considerados el ecosistema montañoso más diverso de Sur América (Smith & Cleef, 1988). En particular, para los páramos de Colombia, se reporta cerca de un 86% de endemismo en las especies de angiospermas entre los complejos de páramo, lo que demuestra la alta diversidad de estos ecosistemas en el país (Londono et al., 2014). Al mismo tiempo, en Colombia el ecosistema de páramo es uno de los que presenta mayor vulnerabilidad al cambio climático, por lo que se considera en un alto grado de amenaza (Pérez-Escobar et al., 2018).

La flora predominante en los páramos presenta hábitos herbáceos, arbustivos y en algunas ocasiones se encuentran árboles de tamaño pequeño (Rangel-Churrio & Pinto-Zarate, 2012). La vegetación de los páramos de Colombia está representada por una gran cantidad de especies principalmente pertenecientes a las familias Asteraceae, Poaceae y Ericaceae, siendo dominantes en cuanto a densidad los frailejones del género *Espeletia*, además de una gran cantidad de especies de helechos y plantas no vasculares (Cleef, 1981). Adicionalmente sobresalen los géneros *Calamagrostis* y *Festuca* los cuales tienen en conjunto más de 50 especies distribuidas en los diferentes páramos del país, siendo indicadores de la alta diversidad presente en estos ecosistemas (Sylvester et al., 2019).

En general los páramos se presentan en altas elevaciones, entre los 3000 y 4000 metros sobre el nivel del mar, y ambientalmente se caracterizan por tener niveles altos de humedad, vientos fuertes, cambios de temperatura abruptos a lo largo del día y temperaturas bajas en la noche, una alta pluviosidad y suelos con una capa de materia orgánica delgada (Rincón, 2015). Tradicionalmente se ha considerado que variables ambientales como la alta variabilidad en la temperatura, una alta demanda de evapotranspiración y las diferencias estacionales en la disponibilidad de agua en el suelo, han generado que las plantas del páramo tengan una gran radiación adaptativa para enfrentar las duras condiciones ambientales, lo que posiblemente ayuda a explicar su alta diversidad taxonómica y funcional (Rada et al., 2019). Pero no solo los factores climáticos deben ser tenidos en cuenta para definir los requerimientos vegetales, también se ha considerado que variables de tipo geofísico como la elevación, la pendiente y la escorrentía superficial del suelo pueden tener un efecto sobre la composición y diversidad de plantas presentes en el páramo (Leon Moya et al., 2017; Neri et al., 2017). Variables como las mencionadas anteriormente pueden influenciar los patrones de diversidad alfa y beta en los ecosistemas paramunos, como se ha visto para algunos bosques andinos (Dumont et al., 1990).

Además de variables climáticas y ambientales existen factores geoespaciales que pueden ser determinantes en los patrones de diversidad y composición de especies, principalmente aquellos relacionados al aislamiento geográfico (Knowles & Massatti, 2017). En el caso específico de los páramos, dado que estos se encuentran únicamente en las partes más elevadas de las montañas

andinas se caracterizan por un alto aislamiento geográfico, siendo incluso conocidos como “Islas del cielo” (Valencia et al., 2020). Esta limitación histórica en la dispersión ha conllevado a procesos evolutivos intensos, como una alta radiación adaptativa y por ende una rápida diversificación (Cortes et al., 2018), que a su vez, se acompaña por un alto recambio de especies. Teniendo en cuenta lo mencionado anteriormente este estudio tiene como objetivo evaluar la diversidad alfa y beta de los complejos de páramo de Colombia en distintas escalas espaciales, y su relación con variables ambientales, climáticas y geográficas.

Área de estudio

Los páramos de Colombia se ubican a lo largo de las cordilleras oriental, central y occidental. Adicionalmente se presenta este ecosistema en la zona sur del complejo de cordilleras denominado como el macizo y al norte del país en la Sierra nevada de Santa Marta y la serranía de Perijá (Cleef et al., 2008).

Se utilizaron datos pertenecientes a 15 complejos de páramo ubicados en las diferentes cordilleras de Colombia. Los complejos usados fueron: Frontino – Urrao (FRU) y Citará (CTR) ubicados en la cordillera occidental. Los Nevados (NVS), las Hermosas (HMS) y Sonson (SSN) pertenecientes a la cordillera central; Chiles – Cumbal (CHC), Doña Juana – Chimayoy (DJP) y La Cocha – Patascoy (LCP) ubicados en el macizo; Almorzadero (ALM), Guantiva – La Rusia (GLR), Iguaque – Merchan (IGM), Perija (PRJ), Cruz verde – Sumapaz (SCV), Tama (TMA) y Tota – Bijagual – Mamapacha (TBM) pertenecientes a la cordillera oriental (Figura 1).

Los datos de campo fueron obtenidos mediante transectos lineales (entre 5 y 11 dependiendo del complejo de páramo), constituidos cada uno por estaciones (entre 2 y 9 dependiendo del complejo de páramo) separadas cada 100 m a lo largo de un gradiente altitudinal, finalmente dentro de cada estación se realizaron 3 parcelas de vegetación. Se utilizaron parcelas de 100 m² para estaciones ubicadas en zonas de bosque y parcelas de 50 m² para estaciones ubicadas en zonas de arbustales o herbazales. Para este estudio se utilizaron datos correspondientes a 1225 parcelas correspondientes a un área muestreada de 85150 m².

Para lograr un mejor análisis de los datos se decidió evaluar la diversidad alfa y beta en cuatro diferentes escalas espaciales. La escala (1) **nacional** hace referencia a la diversidad florística total del país, (2) la escala de las **cordilleras** corresponde a la diversidad analizada para las cordilleras occidental, oriental y central, y el macizo. La escala de los (3) **complejos** se refiere a la diversidad evaluada para los 15 complejos de páramo mencionados anteriormente y por último la escala de los (4) **transectos** corresponde a la diversidad de los transectos de parcelas evaluados dentro de cada uno de los complejos de páramo.

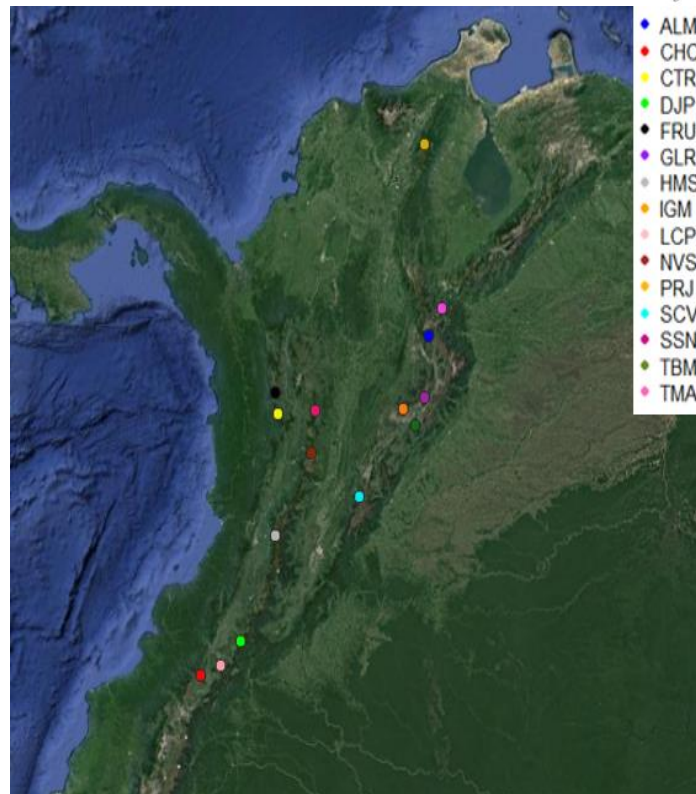


Figura 1. Ubicación de los 15 complejos de páramo de Colombia utilizados para el estudio.

Métodos

Análisis estadísticos

Para todos los análisis estadísticos realizados se utilizó el software R programming (R Core team, 2020).

Curvas de rarefacción

Se generaron curvas de rarefacción mediante el paquete “iNext” las cuales permiten evidenciar diferencias en la diversidad de especies, representada por los números de diversidad de Hill, para las escalas espaciales evaluadas, a lo largo de la acumulación de individuos observados (Hsieh & Chao, 2016). Los números de diversidad de Hill, (q_0 =riqueza, q_1 = índice exponencial de Shannon y q_2 = índice inverso de Simpson), tienen como unidades números de especies y miden lo que se denomina el número efectivo de especies presentes en una muestra, son una medida del grado de distribución de las abundancias relativas entre las especies (Magurran, 2004), y permiten las comparaciones entre índices de diversidad debido a las transformaciones matemáticas que usan sobre los índices originales de Simpson y Shannon (Hill, 1973).

Diversidad alfa

Para cada una de las escalas espaciales, la diversidad alfa de las especies vegetales se evaluó mediante dos índices ampliamente usados. Primero, para representar la diversidad teniendo en cuenta la relación entre el número de especies y sus abundancias, se utilizó el índice exponencial

de Shannon que ha sido sugerido como un buen estimador de diversidad (Jost, 2007). Para evidenciar diferencias significativas entre la diversidad medida con el índice exponencial de Shannon entre las cordilleras, complejos de páramo y transectos muestreados, se realizaron mil aleatorizaciones con remplazo mediante un “bootstrapping” para las abundancias de las especies de plantas registradas y de esta manera se generaron intervalos de confianza del 95% para el índice exponencial de Shannon (Pla, 2004).

Después, para representar la equidad de especies se usó el índice de dominancia de Simpson ilustrado como $(1 - D)$, el cual al tener en cuenta las abundancias de organismos representa la dominancia de especies por localidad. Valores cercanos a 1 representan baja dominancia y valores cercanos a 0 alta dominancia (He & Hu, 2005). El índice de Simpson es útil para medir la dominancia y equidad de especies ya que expresa la probabilidad de que dos individuos seleccionados al azar de una muestra finita pertenezcan a dos tipos diferentes. Puede interpretarse como la media ponderada de las abundancias proporcionales (Magurran, 1988).

Para el cálculo de los índices se utilizó el paquete “vegan” y el “bootstrapping” se generó a partir de una función creada en el software R.

Diversidad beta

Para evaluar la diversidad beta en las diferentes escalas estudiadas se utilizó otro indicador de los números de Hill conocido como la distancia de “Morisita-Horn” que permite estimar la similitud entre las distintas localidades en cuanto a su composición de especies. Esta distancia es apropiada cuando se tienen diferencias en el esfuerzo de muestreo realizado entre localidades (Jost, 2007). Para observar esta distancia de similitud gráficamente, se usaron ordenaciones de escalamiento no métrico multidimensional (NMDS) realizados mediante el paquete “vegan”, en las cuales se puede observar la similitud entre localidades (Tuomisto, 2010) a las diferentes escalas espaciales evaluadas de cordilleras, complejos de páramo y transectos.

Análisis de componentes principales (PCA)

Para observar las diferencias en las variables ambientales entre cordilleras y complejos de páramo se realizó un análisis de componentes principales (PCA) utilizando los paquetes “factoextra” y “FactoMineR”. Para el PCA se usaron las variables climáticas de “Worldclim” velocidad de viento, radiación solar, bio2 (rango de temperatura promedio diaria), bio3 (isotermalidad), bio4 (estacionalidad de la temperatura), bio7 (rango de temperatura anual), bio12 (precipitación anual) y bio15 (estacionalidad de la precipitación), además del modelo digital de elevación (DEM).

Análisis de redundancia basado en distancias (db-Rda)

Para evaluar la relación entre la diversidad beta y las variables ambientales se contrastó la matriz de composición de especies por parcela con los componentes uno (PC1) y dos (PC2) encontrados en el PCA previamente realizado, mediante un análisis de redundancia basado en distancias y de esta manera observar si la composición de especies se veía explicada por las variables ambientales, para ello se utilizó el paquete “Vegan”.

Modelo lineal mixto

Se realizó un modelo lineal mixto ($N = 1160$) para evaluar la relación entre la diversidad alfa de las parcelas (en términos del índice exponencial de Shannon) y las variables ambientales, teniendo

como factores fijos las variables ambientales contenidas en el PC1 y PC2 obtenidas a partir del PCA descrito, y la cordillera a la cual pertenecen las parcelas. Como efectos aleatorios anidados se usaron el complejo y transecto a los cuales pertenecía cada parcela, estos efectos aleatorios permiten controlar la baja independencia de datos de las unidades de muestreo.

Se utilizó el criterio de Akaike (AIC) para seleccionar el modelo lineal mixto que mejor representaba la relación entre la diversidad alfa y las variables ambientales, esta selección se realizó bajo el algoritmo “backwards” donde se parte del modelo con el mayor número de variables y se van eliminando una por una hasta encontrar el modelo que mejor se ajusta. Para esto se usaron los paquetes “lme4”, “MASS”, “lmerTest” y “MuMIn”.

Modelo aditivo generalizado (GAM)

Usamos un modelo aditivo generalizado GAM (N = 105) para evaluar la relación entre la diversidad beta de los pares de complejos (expresada como la distancia de “Morisita-Horn”) y tres variables: 1) la distancia geográfica, evaluada como la distancia de harvesine, 2) la distancia ambiental con respecto al PC1 y PC2 que se calculó como la distancia entre los centroides de los complejos, y 3) la variable factor de cordillera a la que pertenecen el par de complejos.

Se utilizó el criterio de Akaike (AIC) para escoger el modelo que mejor representaba la relación entre la diversidad beta y las variables ambientales. Esta selección se realizó bajo el algoritmo “backwards” donde se parte del modelo con el mayor número de variables y se van eliminando una por una hasta encontrar el modelo que mejor se ajusta. Las distancias geográficas fueron calculadas mediante el paquete “geodist”, el modelo GAM fue generado a partir de los paquetes “MASS”, “mgcv” y “mgcViz”.

Resultados

Escala nacional

Se registró un total de 1830 especies de plantas distribuidas en 91315 individuos para los 15 complejos de páramo muestreados (Tabla 1).

Tabla 1. Riqueza, diversidad y abundancia de especies encontrada a nivel nacional para los páramos muestreados.

Escala	Riqueza	Índice expShannon	Índice Simpson (1-D)	Abundancia total (#individuos)
Nacional	1830	375.41	0.99	91315

Dentro de las especies más abundantes a nivel nacional en los páramos muestreados se encuentran especies vegetales *Disterigma empetrifolium* y *Gautheria anastomosans* pertenecientes a la familia Ericaceae, *Arcytophyllum nitiudum* perteneciente a la familia Rubiaceae, *Espeletia fronthoensis* de la familia Asteraceae, *Calamagrostis effusa* un pasto y algunas especies de helechos como *Lomariocycas aurata* (Figura 2).

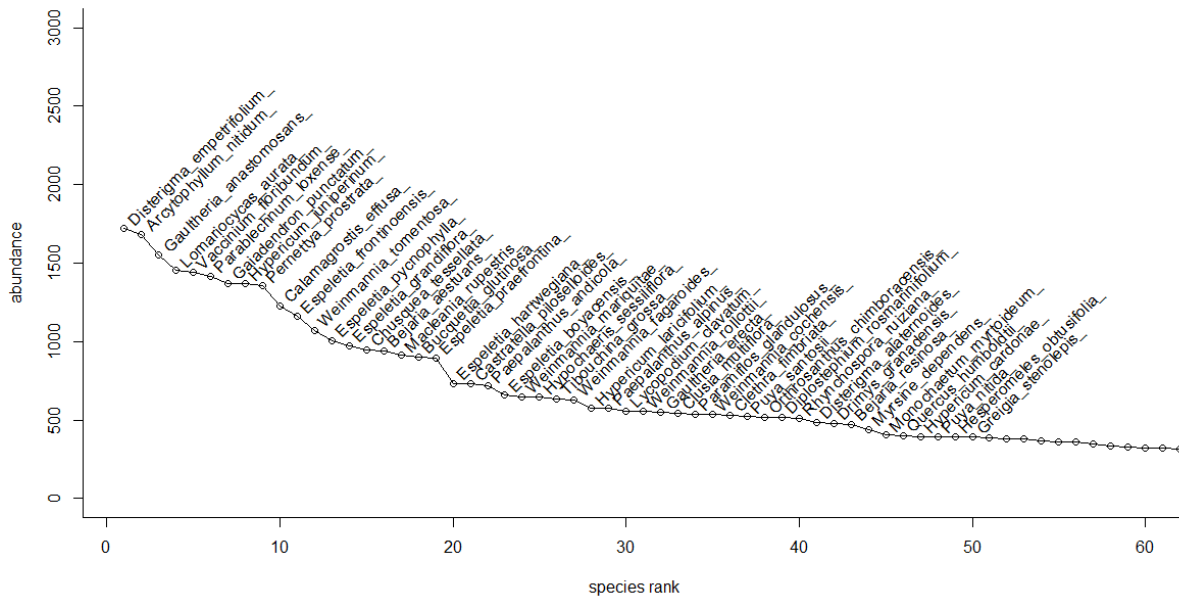


Figura 2. Curva de rango abundancia ilustrando las cincuenta especies más abundantes en los páramos de muestreo a nivel nacional.

Escala de cordilleras

Diversidad alfa

Al realizar las curvas de rarefacción para las cordilleras de estudio encontramos que la riqueza de especies (q_0) no se estabiliza a medida que se agregan individuos a la muestra (Figura 3), y por tanto es posible que aún falten especies vegetales por registrar en los páramos muestreados. Adicionalmente, la curva nos permite observar que existen diferencias en la diversidad de plantas entre cordilleras (Figura 3). Sin embargo, cuando se tiene en cuenta la abundancia relativa de las especies, estas curvas sí alcanzan una asíntota: el índice exponencial de Shannon (q_1) y el índice inverso de Simpson (q_2) no aumentan por más individuos nuevos que se agreguen a la muestra (Figura 3) indicando que el número de especies abundantes y dominantes muestreados sí fue adecuado.

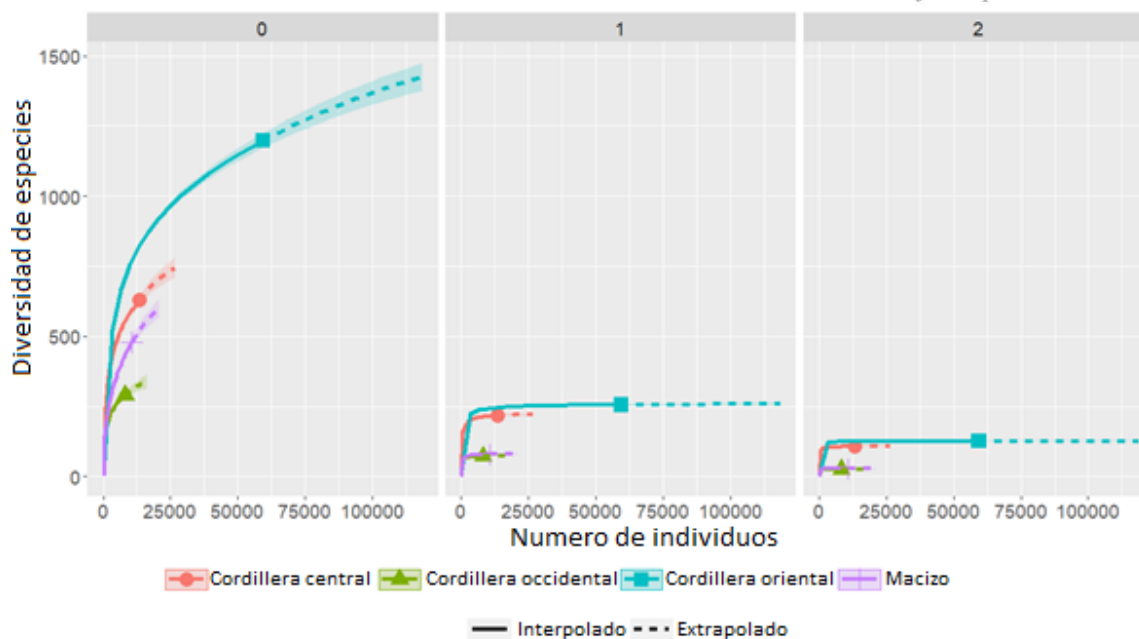


Figura 3. Curva de rarefacción utilizando los números de Hill ($q=0$ = riqueza, $q=1$ = índice exponencial de Shannon y $q=2$ = índice inverso de Simpson) para los páramos muestreados a nivel de cordilleras.

Se encontró una alta equidad en la abundancia de las especies para las tres cordilleras y el macizo, con unos índices de dominancia de Simpson ($1-D$) cercanos a uno (Tabla 2). También se debe resaltar que la cantidad de individuos muestreados fue cercana a 10.000 para todas las localidades excepto para la cordillera oriental donde se obtuvieron datos de casi 60.000 individuos (Tabla 2).

Tabla 2. Riqueza, diversidad y abundancia de especies encontrada a nivel de cordillera para los páramos muestreados.

Cordillera	Riqueza	Índice expShannon	Índice Simpson (1-D)	Abundancia total (#individuos)
Central	628	216,7	0.99	13.286
Occidental	290	71,4	0.96	8.142
Oriental	1.198	255,4	0.99	59.346
Macizo	478	78,8	0.96	10.541

Observamos una diversidad de especies significativamente mayor para la cordillera oriental y la cordillera central con respecto a la cordillera occidental y el macizo (Tabla 2; Figura 4). Sin embargo, no hubo diferencias significativas en la diversidad entre la cordillera oriental y la cordillera central, de igual manera no existen diferencias para la cordillera occidental y el macizo ya que los intervalos de confianza generados mediante bootstrapping se superpusieron (Figura 4).

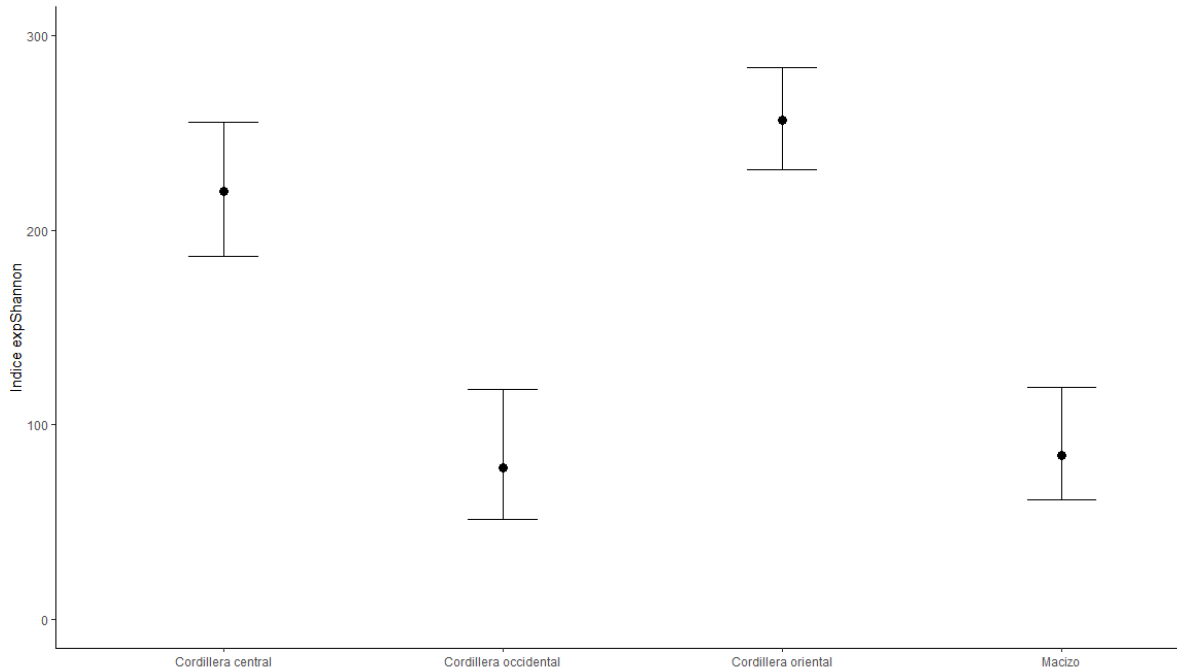


Figura 4. Índice de diversidad exponencial de Shannon en cada cordillera con intervalos del 95% generados a partir de mil aleatorizaciones mediante bootstrapping.

Diversidad beta

Al evaluar la diversidad beta a nivel de cordilleras, es decir, el nivel de recambio florístico entre cordilleras, encontramos que la cordillera oriental es la que más se diferencia de las demás en cuanto a composición de especies, mientras que la cordillera central presenta cierto grado de similitud con el macizo y con la cordillera occidental (Tabla 3; Figura 5).

Tabla 3. Similitud en composición de especies en términos de la distancia de “Morisita-Horn” para los páramos de muestreo a nivel de cordilleras.

Distancia Morisita - Horn			
	Cordillera central	Cordillera Occidental	Cordillera Oriental
Cordillera Occidental	0.91		
Cordillera Oriental	0.77	0.91	
Macizo	0.85	0.91	0.88

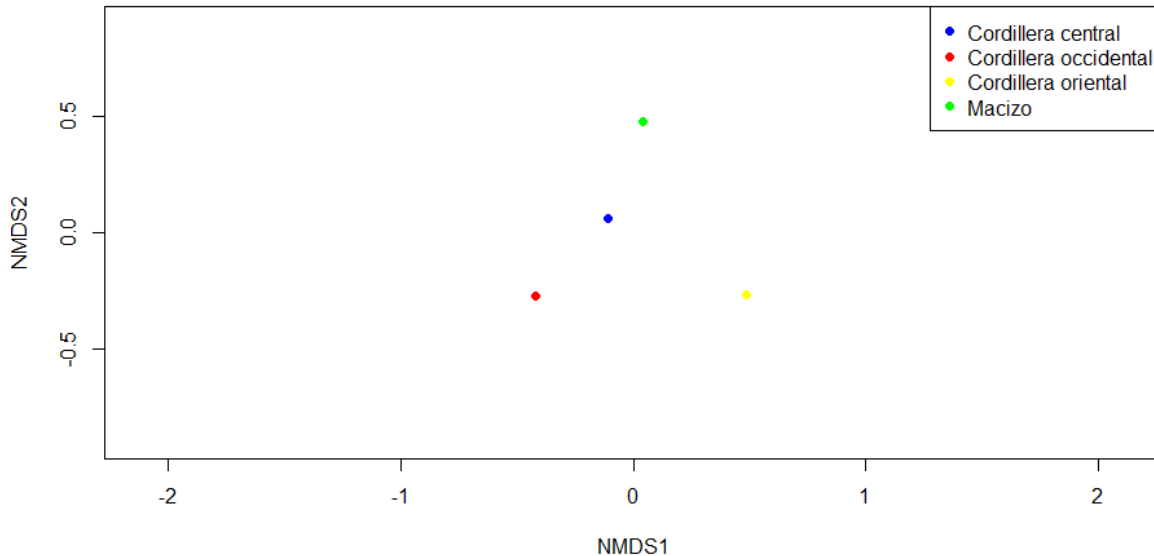


Figura 5. Análisis de ordenación NMDS mediante la distancia de “Morisita-Horn” ilustrando la similitud en composición de especies entre los páramos de muestreo a nivel de cordilleras.

Al realizar el análisis de ordenación NMDS, encontramos los mismos resultados anteriormente descritos, donde la cordillera oriental pareciera ser aquella que más se diferencia en cuanto a composición de especies (Figura 5). Esto puede corroborarse al observar el número de especies únicas en cada localidad, donde la cordillera oriental presenta un número muy alto de especies únicas al ser comparada con las demás cordilleras y el macizo (Figura 6).

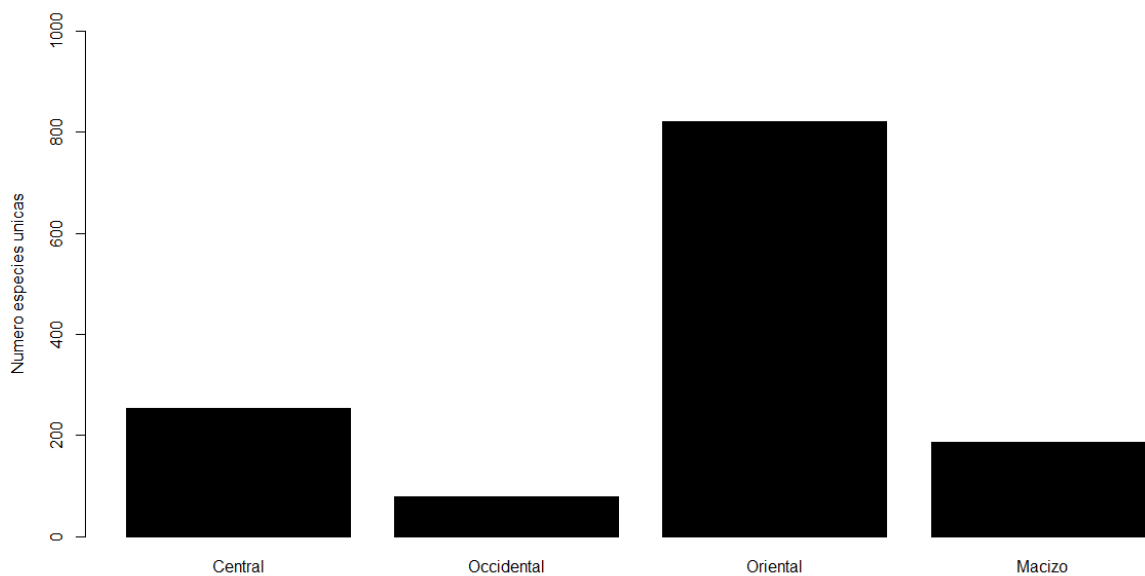


Figura 6. Número de especies únicas encontradas para las cordilleras de muestreo.

Escala de complejo de páramo

Diversidad alfa

Al evaluar los datos a nivel de complejo de páramo, podemos observar en las curvas de rarefacción que para la mayoría de complejos la riqueza de especies (q_0) no se estabiliza, a excepción de los complejos con más individuos muestreados (GLR y TBM) en donde se empieza a alcanzar la asíntota (Figura 7). Al igual que para la escala a nivel de cordillera, los índices exponencial de Shannon (q_1) e inverso de Simpson (q_2) sí llegaron a una asíntota (Figura 6), indicando que el número de especies abundantes y dominantes muestreados sí fue adecuado.

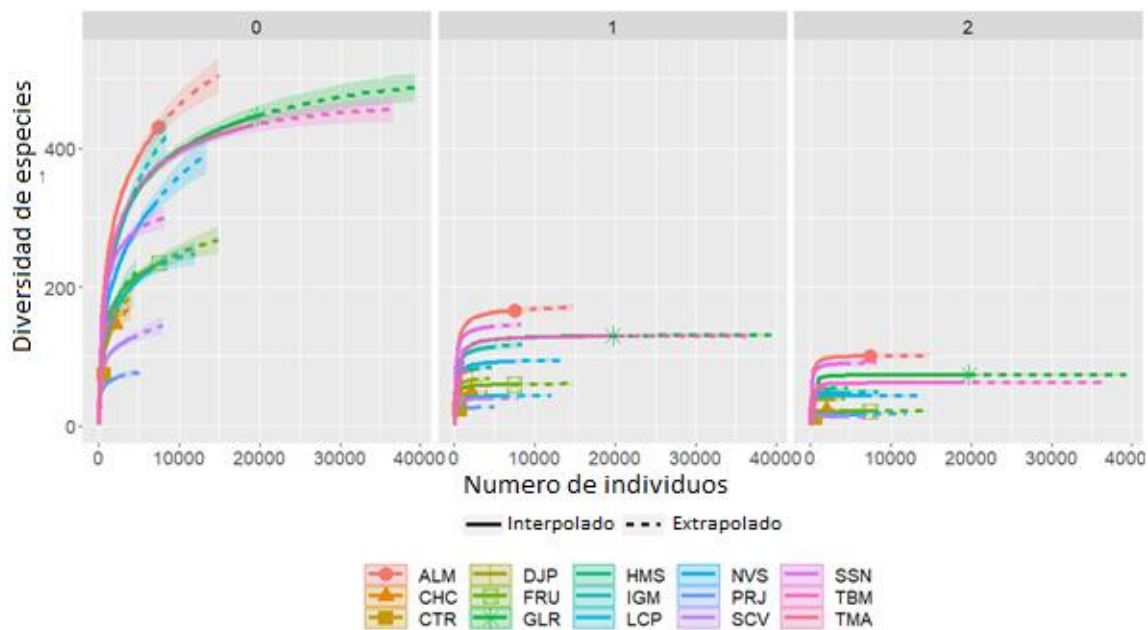


Figura 7. Curva de rarefacción utilizando los números de Hill (q_0 = riqueza, q_1 = índice exponencial de Shannon y q_2 = índice inverso de Simpson) para los páramos muestreados a nivel de complejos.

Para los 15 complejos evaluados, se encontró una dominancia de especies baja con índices de Simpson ($1-D$) cercanos a uno (Tabla 4). Como se observa en la curva de rarefacción (Figura 7), se registró una gran abundancia de individuos para los complejos de GLR y TBM, cercana a los 20.000, mientras que otros complejos como CTR y TMA mostraron abundancias bajas, cercanas a los 1.000 individuos (Tabla 4).

Tabla 4. Riqueza, diversidad y abundancia de especies encontrada a nivel de complejos para los páramos muestreados.

Complejo	Riqueza	Índice expShannon	Índice Simpson (1-D)	Abundancia total (#individuos)
ALM	431	166.62	0.99	7469

Complejo	Riqueza	Índice expShannon	Índice Simpson (1-D)	Abundancia total (#individuos)
CHC	147	47.94	0.95	2035
CTR	74	24.19	0.91	684
DJP	160	65.83	0.97	2196
FRU	235	59.74	0.95	7458
GLR	447	129.66	0.99	19706
HMS	184	81.4	0.98	2365
IGM	333	112.79	0.98	4240
LCP	221	43.27	0.94	6031
NVS	317	92.63	0.98	6702
PRJ	71	26.23	0.94	2538
SCV	126	39.1	0.93	4006
SSN	276	142.09	0.99	4164
TBM	431	128.92	0.98	18315
TMA	143	76.96	0.98	1054

La diversidad de especies varió entre los complejos, siendo los más diversos ALM, SSN, TBM y GLR, mientras que los menos diversos fueron CTR y PRJ (Tabla 4; Figura 8).

Al categorizar los complejos de páramo dentro de las cordilleras a las que pertenecen geográficamente podemos observar que existe una gran variabilidad en la diversidad de plantas para la cordillera oriental pues contiene tanto complejos muy diversos (ALM y TBM) como complejos poco diversos (PRJ y SCV) (Figura 8). Por otro lado, los complejos localizados en las demás cordilleras y el macizo parecen tener una variabilidad menor en cuanto a su diversidad de especies.

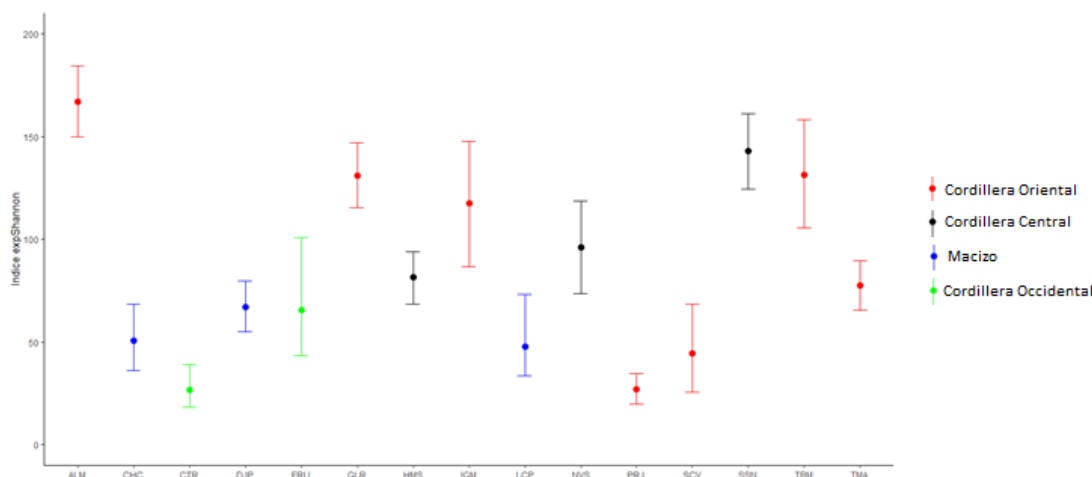


Figura 8. Índice de diversidad exponencial de Shannon con intervalos del 95% generados a partir de mil aleatorizaciones mediante bootstrapping para los páramos de muestreo a nivel de complejos, los colores muestran la cordillera a la que pertenecen los complejos.

Diversidad beta

La diversidad beta, es decir, el nivel de recambio florístico que existe entre complejos de páramo, presentó agrupaciones de similitud en cuanto a composición de especies para los complejos que se encontraban dentro de la misma cordillera (Tabla 5, Figura 9). Sin embargo, se observó una particularidad en cuanto a la cordillera occidental, donde el complejo FRU parece ser más similar a los complejos de la cordillera central que al otro complejo perteneciente a la cordillera occidental (CTR), este último siendo bastante distante a todos los complejos en general (Tabla 5, Figura 9).

Tabla 5. Similitud en la composición de especies en términos de la distancia de “Morisita-Horn” para los páramos de muestreo a nivel de complejos.

		Distancia Morisita - Horn													
	ALM	CHC	CTR	DJP	FRU	GLR	HMS	IGM	LCP	NVS	PRJ	SCV	SSN	TBM	
CHC	0.92														
CTR	0.92	0.99													
DJP	0.89	0.65	0.86												
FRU	0.93	0.94	0.98	0.93											
GLR	0.48	0.92	0.95	0.93	0.94										
HMS	0.88	0.79	0.98	0.75	0.94	0.89									
IGM	0.59	0.94	0.88	0.89	0.94	0.55	0.87								
LCP	0.93	0.19	0.96	0.6	0.91	0.93	0.82	0.94							
NVS	0.9	0.89	0.96	0.83	0.95	0.9	0.7	0.85	0.93						
PRJ	0.83	0.92	0.96	0.9	0.95	0.78	0.87	0.8	0.96	0.88					
SCV	0.91	0.98	0.96	0.92	0.97	0.89	0.95	0.92	0.96	0.95	0.93				
SSN	0.87	0.94	0.91	0.91	0.89	0.9	0.8	0.88	0.94	0.91	0.91	0.96			
TBM	0.64	0.88	0.98	0.89	0.91	0.58	0.77	0.76	0.88	0.9	0.89	0.89	0.92		
TMA	0.68	0.95	0.88	0.84	0.95	0.76	0.85	0.74	0.93	0.91	0.85	0.92	0.88	0.8	

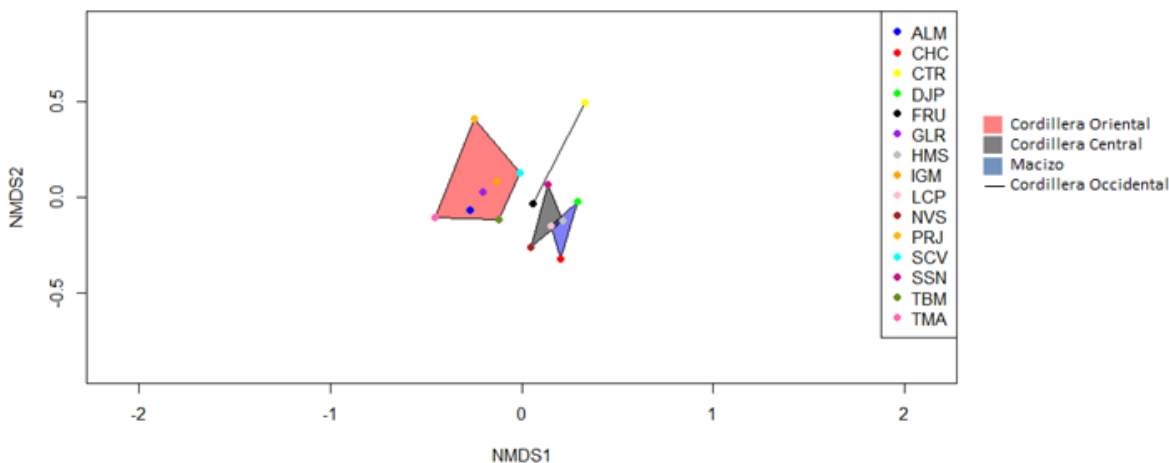


Figura 9. Análisis de ordenación NMDS mediante la distancia de “Morisita-Horn” ilustrando la similitud en composición de especies entre los complejos de páramo muestreados. Los polígonos agrupan los complejos dentro de las cordilleras a las cuales pertenecen.

Por otro lado, se encontró que dentro de los complejos de la cordillera oriental, el complejo PRJ no es tan similar a los otros, es decir que se caracteriza por una composición de especies particular (Tabla 5, Figura 9). Adicionalmente, observamos que la riqueza de especies únicas a nivel de complejos concuerda con los complejos más diversos, de esta manera complejos como

ALM, GLR, TBM y NVS son muy ricos en diversidad de especies y a su vez cuentan con un gran número de especies únicas (Figura 7, Figura 10).

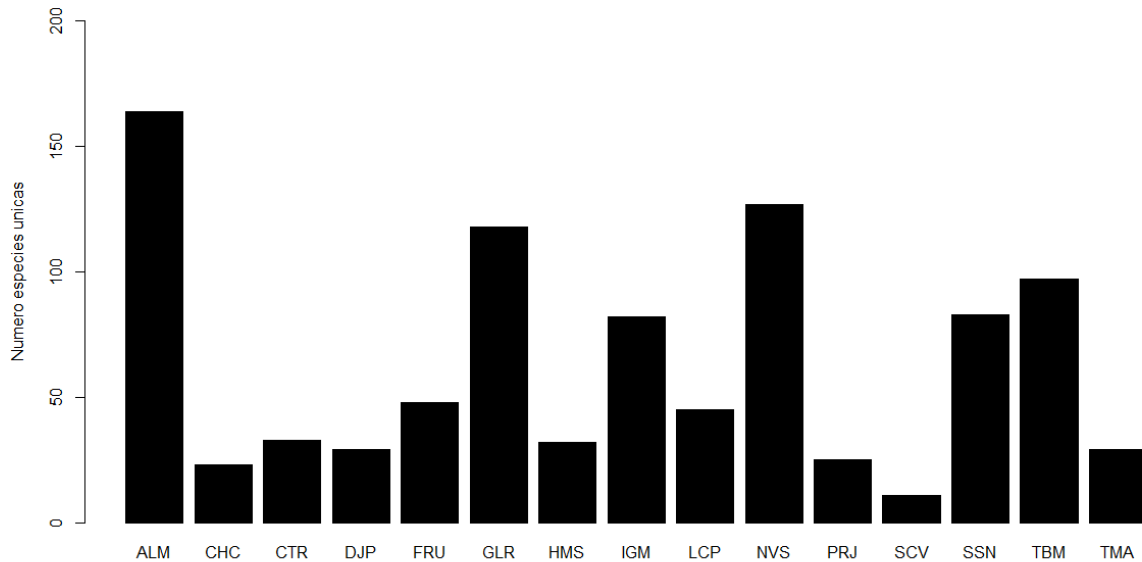


Figura 10. Número de especies únicas encontradas para los complejos de muestreo.

Escala de transecto dentro de cada complejo

Diversidad beta

Al analizar la diversidad beta a nivel de transecto dentro de cada complejo, a diferencia de los niveles de cordilleras y complejos, ya no se observa un agrupamiento notable en cuanto a composición de especies entre transectos que pertenecen a una misma cordillera o complejo. La única excepción es la de los transectos del complejo CTR y PRJ, que, como se mencionó anteriormente, parecen ser bastante diferentes de los demás complejos y presentan una diversidad vegetal particular (Figura 11, Figura 12).

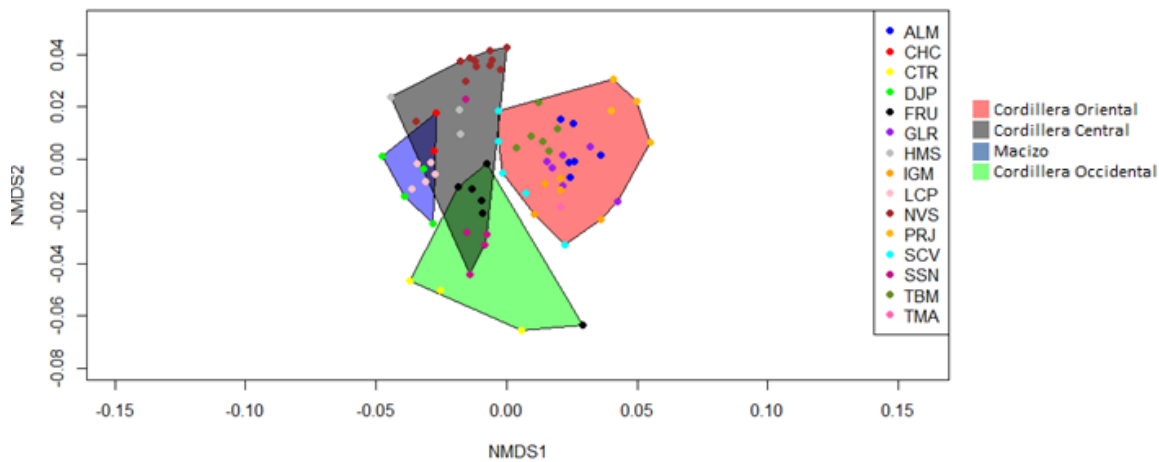


Figura 11. Análisis de ordenación NMDS mediante la distancia de “Morisita-Horn” ilustrando la similitud en composición de especies entre los páramos de muestreo a nivel de transectos. Los polígonos agrupan los transectos dentro de las cordilleras a las cuales pertenecen.

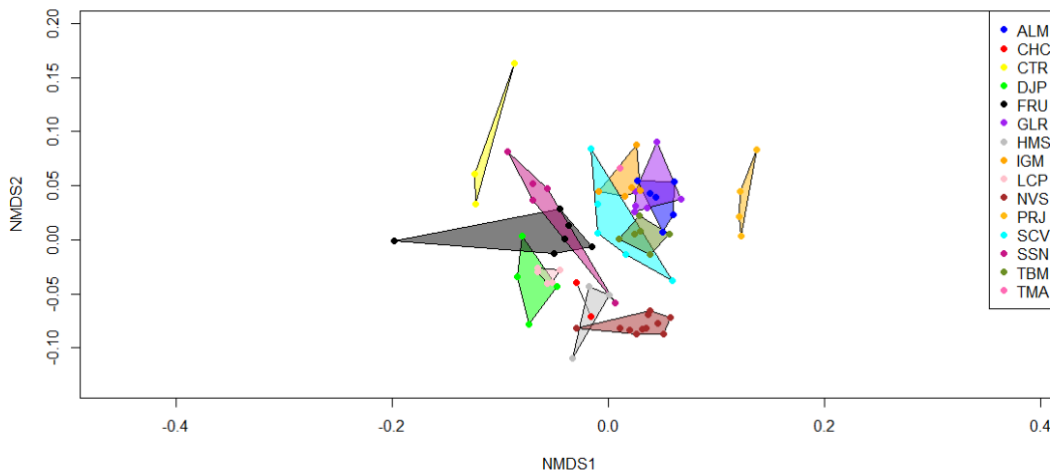


Figura 12. Análisis de ordenación NMDS mediante la distancia de “Morisita-Horn” ilustrando la similitud en composición de especies entre los páramos de muestreo a nivel de transectos. Los polígonos agrupan los transectos dentro de los complejos a los cuales pertenecen.

Diversidad gamma

Al realizar la caracterización ambiental de cada cordillera mediante el PCA con las variables ambientales bio2 (rango diurno promedio), bio3 (isotermalidad), bio4 (estacionalidad de la temperatura), bio7 (rango de temperatura anual), bio12 (precipitación anual), bio15 (estacionalidad de la precipitación), velocidad del viento, radiación solar y el modelo digital de elevación (DEM) para cada parcela de muestreo, se encontró que el primer componente PC1 explica el 45,3% de la varianza y el componente principal dos PC2 el 21% de la misma. El PC1 presentó una contribución fuerte de las variables bio7, bio15, bio3 y bio4, mientras que el PC2 fue mejor representado por las variables velocidad del viento y radiación solar.

Análisis componentes principales (PCA)

A partir de los PC1 y PC2, podemos observar que al agrupar las parcelas ambientalmente, existe una clara diferencia entre las parcelas del macizo y el resto de las cordilleras, donde las primeras presentan una mayor velocidad de viento y una menor radiación solar (Figura 14). Las parcelas de la cordillera central y occidental parecen tener condiciones ambientales muy similares entre ellas, mientras que las parcelas de la cordillera oriental poseen una amplia variación en sus condiciones ambientales (Figura 13).

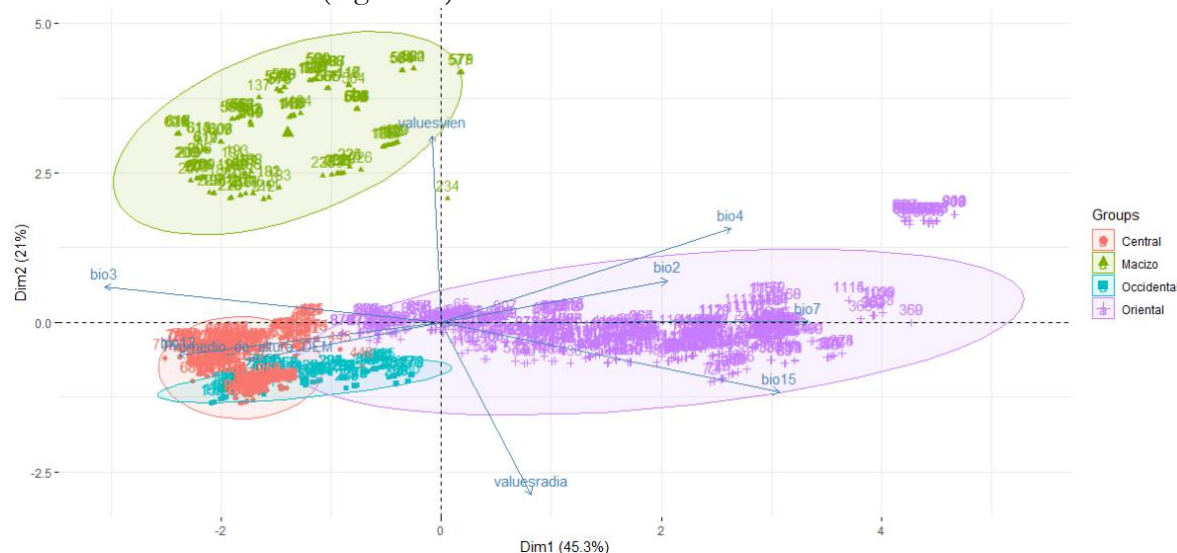


Figura 13. Análisis de componentes principales para las parcelas de muestreo. Se presenta la magnitud y dirección de las variables ambientales bio2, bio3, bio4, bio7, bio12, bio15, velocidad del viento, radiación solar y modelo digital de elevación DEM. Las elipses representan la agrupación de las parcelas por cordilleras

Al observar las condiciones ambientales de las parcelas, diferenciando esta vez los complejos de páramo y no las cordilleras, se puede observar que las parcelas del complejo PRJ, se aíslan de los demás complejos de la cordillera oriental, y presentan valores particularmente altos de las variables bio2, bio4, bio5 y bio7, además de valores intermedios de velocidad de viento y de radiación solar (Figura 14).

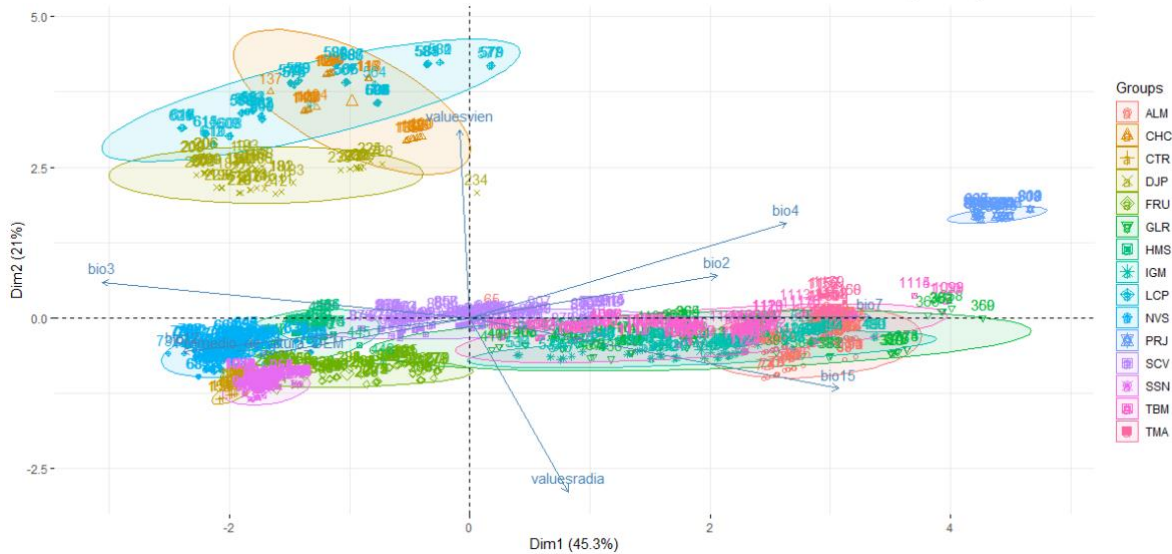


Figura 14. Análisis de componentes principales para las parcelas de muestreo. Se presenta la magnitud y dirección de las variables ambientales: bio2, bio3, bio4, bio7, bio12, bio15, velocidad del viento, radiación solar y modelo digital de elevación DEM. Las elipses representan la agrupación de las parcelas por complejos de páramo

Análisis de redundancia basado en distancia (db-RDA)

Con el fin de evaluar la relación entre la composición de especies en cada parcela y las variables ambientales se realizó un análisis db-RDA que muestra una relación significativa para los dos primeros componentes principales PC1 ($p < 0.001$) y PC2 ($p < 0.001$). Sin embargo, la varianza explicada por este modelo es muy baja ($R^2 = 0.035$; Figura 15).

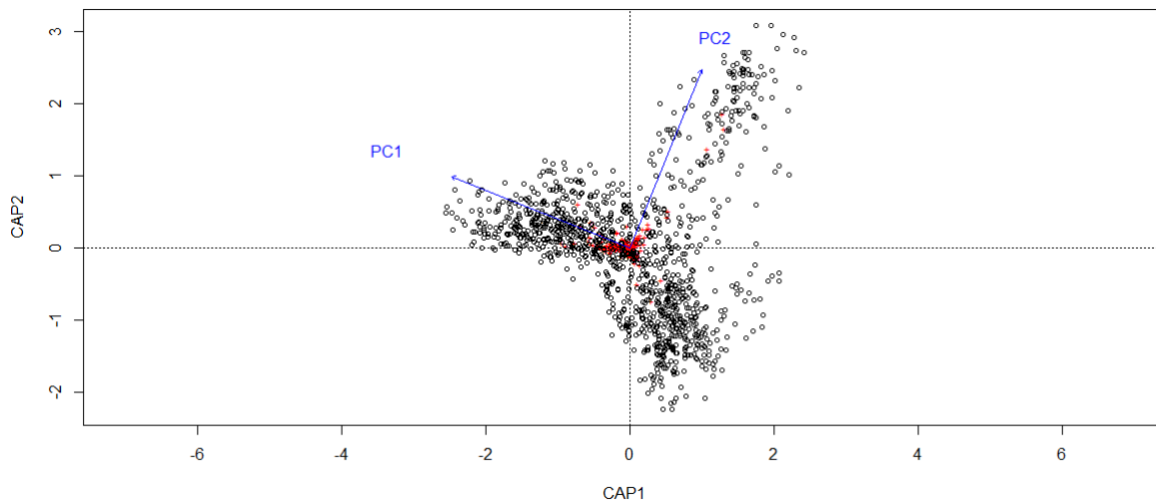


Figura 15. Análisis db-RDA usando los dos primeros componentes del PCA elaborado para las variables ambientales y la matriz de composición de especies.

Modelo mixto de la diversidad alfa especies por parcela, cordilleras en función de variables climáticas

Con el fin de evaluar la relación entre la diversidad alfa de cada parcela (expresada en el índice exponencial de Shannon) y las variables ambientales se realizó un modelo mixto, donde los factores fijos fueron las variables ambientales comprendidas en los PC1 y PC2, y la cordillera a la que pertenecen las parcelas, y los efectos aleatorios anidados fueron el complejo y el transecto de cada parcela. De esta manera, el modelo fue:

Diversidad \sim Cordillera + PC1 + PC2 + (1+Complejo | Transecto),

Encontramos una relación significativa para la variable cordillera ($p < 0.01$, Figura 16) y para el PC2, que refleja las variables ambientales velocidad de viento y radiación solar ($p < 0.001$, Figura 17). La varianza explicada por el modelo teniendo en cuenta los efectos aleatorios fue $R^2 = 0.35$.

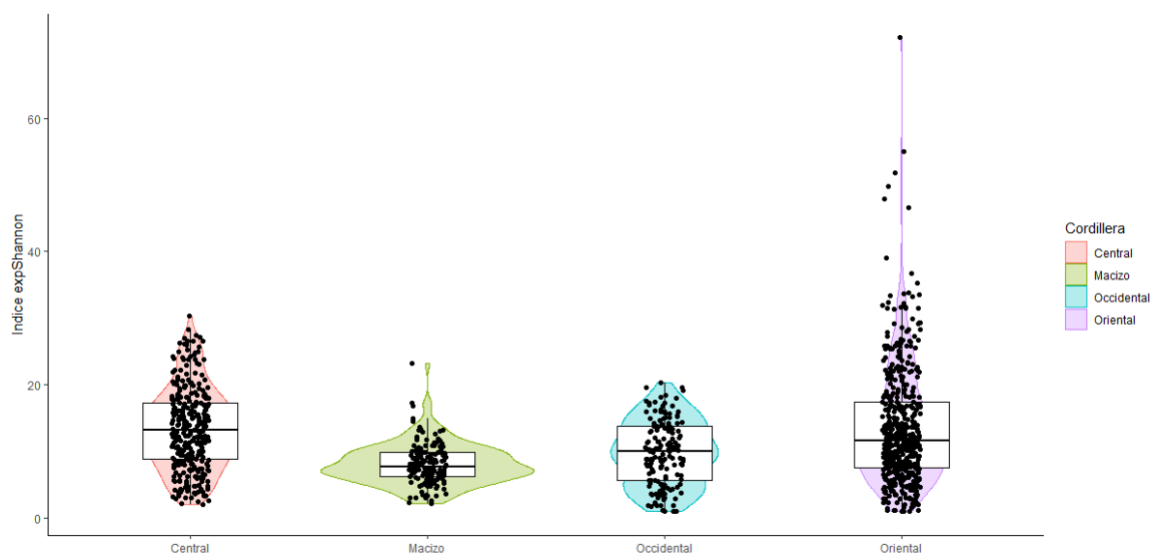


Figura 16. Diferencias en el índice de diversidad exponencial de Shannon de las parcelas entre las cordilleras de muestreo.

Encontramos que la diversidad alfa fue menor en las parcelas ubicadas en el macizo y la cordillera occidental, y mayor para las parcelas ubicadas en la cordillera central y oriental. La variación en los valores de diversidad fue homogénea para todas las cordilleras a excepción de la oriental, la cual se caracterizó por tener valores de diversidad alfa muy altos en sus parcelas, en comparación con respecto a las demás parcelas de las demás cordilleras (Figura 16).

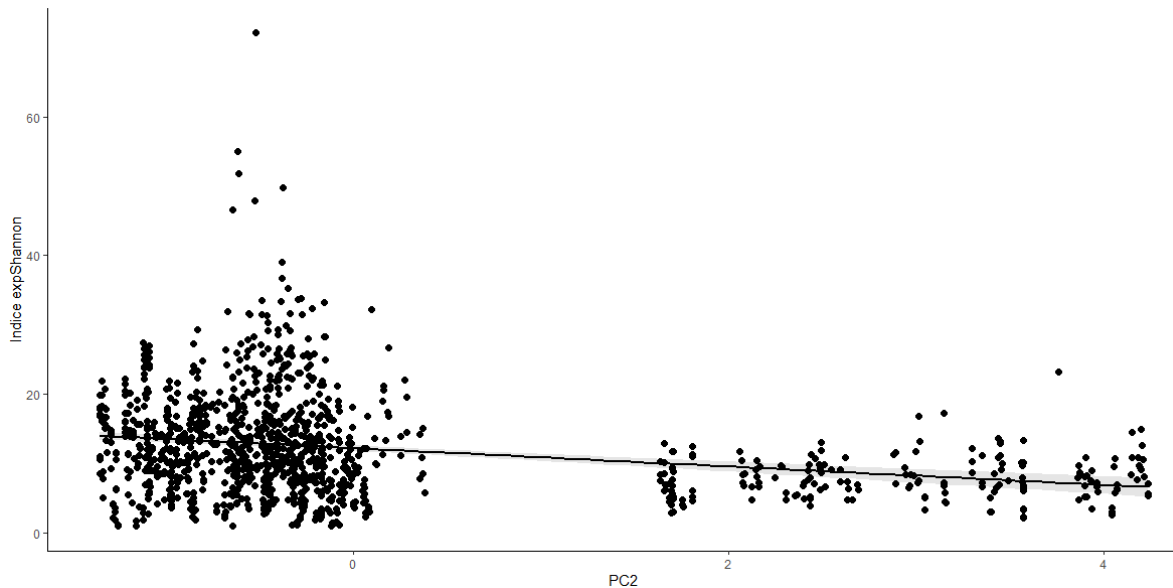


Figura 17. Relación entre las variables ambientales agrupadas en el PC2 y la diversidad expresada mediante el índice exponencial de Shannon para las parcelas de muestreo.

Pudimos observar que la diversidad alfa de las parcelas se relacionó negativamente con el eje PC2, indicando que las parcelas con una mayor velocidad de viento y una menor radiación solar mostraron una diversidad de especies vegetales más baja (Figura 17; Figura 18).

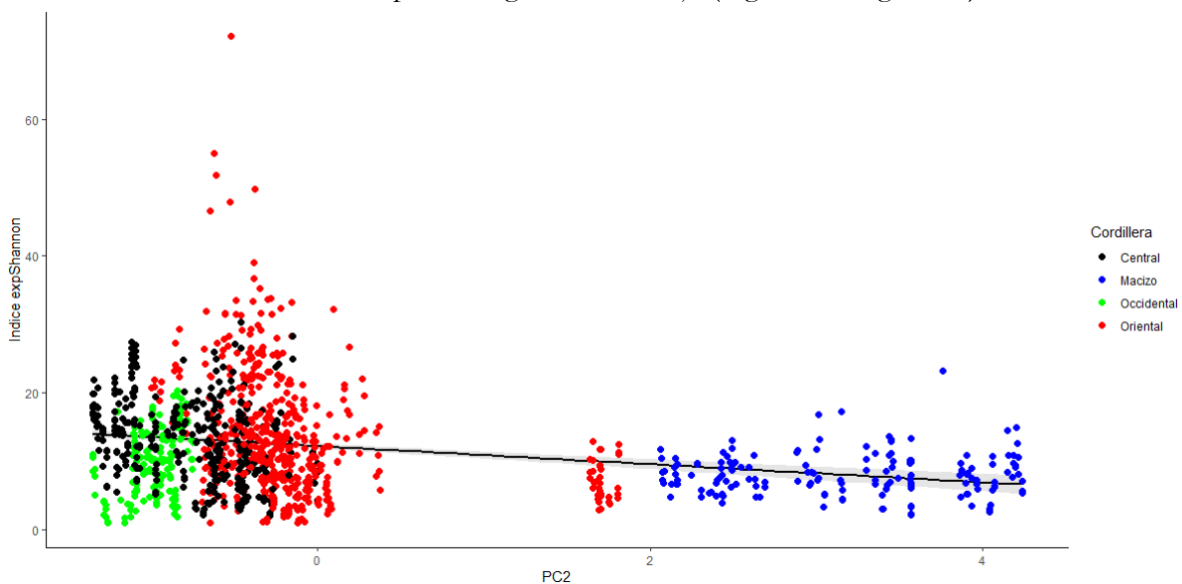


Figura 18. Relación entre las variables ambientales agrupadas en el PC2 y la diversidad expresada mediante el índice exponencial de Shannon para las parcelas de muestreo. Los colores representan la cordillera a la cual pertenecen las parcelas de vegetación.

Modelo GAM de la distancia “Morisita-Horn” en función de la distancia geográfica y ambiental

Al evaluar la relación entre la diversidad beta en términos de la distancia de “Morisita-Horn” entre complejos y tres variables: 1) la distancia geográfica, evaluada como la distancia de harvesine, 2) la distancia ambiental con respecto al PC1 y PC2 que se calculó como la distancia entre los centroides de los complejos, y 3) la variable factor de cordillera a la que pertenecen el par de complejos encontramos una relación significativa para el factor cordillera ($p < 0.001$, Figura 19), al igual que para la distancia ambiental del PC1 ($p < 0.001$, Figura 20) y PC2 ($p < 0.001$, Figura 21). Sorprendentemente, la distancia geográfica no fue significativa ($p = 0.16$, Figura 22). La varianza explicada por el modelo fue $R^2 = 0.77$.

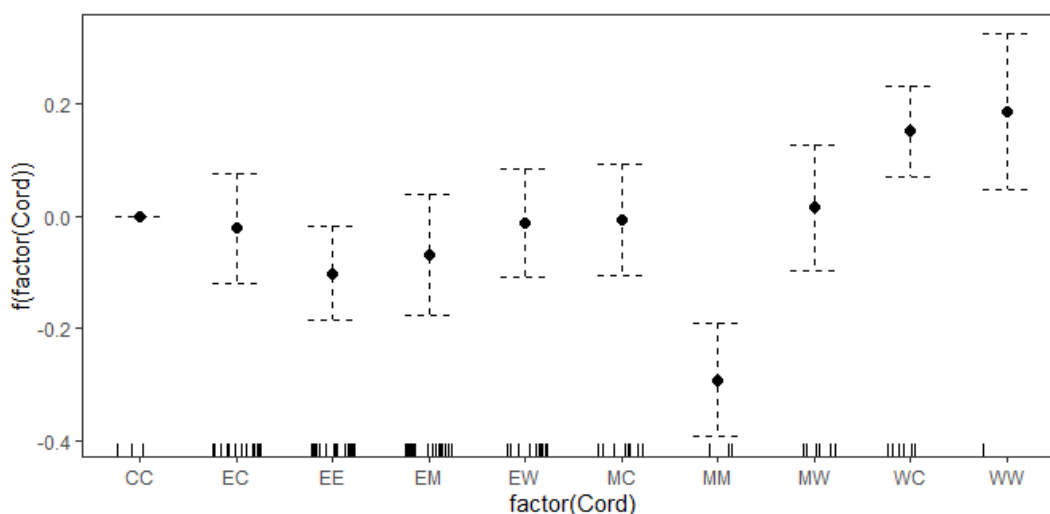


Figura 19. Diferencia en la composición de especies entre los pares de cordilleras y dentro de una misma cordillera expresada como los residuales de la distancia de “Morisita-Horn” (CC= central-central, EC= Oriental-central, EE=Oriental-oriental, EM=Oriental-macizo, EW=Oriental-occidental, MC=Macizo-central, MM= Macizo- macizo, MW= Macizo-occidental, WC= Occidental-central, WW= Occidental-occidental).

Al comparar la composición de especies entre pares de cordilleras y dentro de una misma cordillera, evidenciamos que parcelas localizadas en una misma cordillera no son significativamente más similares que dos parcelas localizadas en dos cordilleras distintas. Solamente las parcelas del macizo presentaron una similitud mayor (Figura 19).

Observamos que existe una relación no lineal entre la distancia de “Morisita-Horn” y la distancia ambiental del PC1, donde a medida que aumenta la distancia ambiental a lo largo del eje PC1 aumenta la disimilitud en composición de especies hasta un punto de inflexión, después del cual la disimilitud en composición de especies disminuye ligeramente para luego estabilizarse (Figura 20).

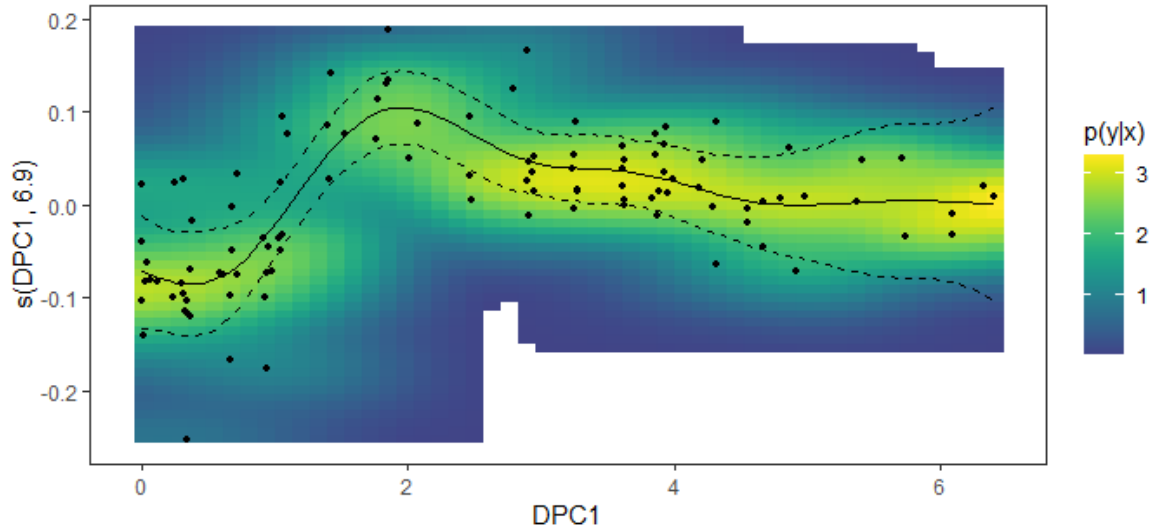


Figura 20. Relación entre la distancia ambiental del PC1 entre complejos de páramo y la diferencia en la composición de especies expresada como los residuales de la distancia de “Morisita-Horn”. Los colores representan la magnitud de la varianza.

Con respecto al PC2, se encontró una relación no lineal con la disimilitud en composición de especies, caracterizada por un patrón de oscilaciones en la relación entre la distancia ambiental comprendida en el PC2 y la distancia de “Morisita-Horn” como indicador de la similitud en composición de especies (Figura 21).

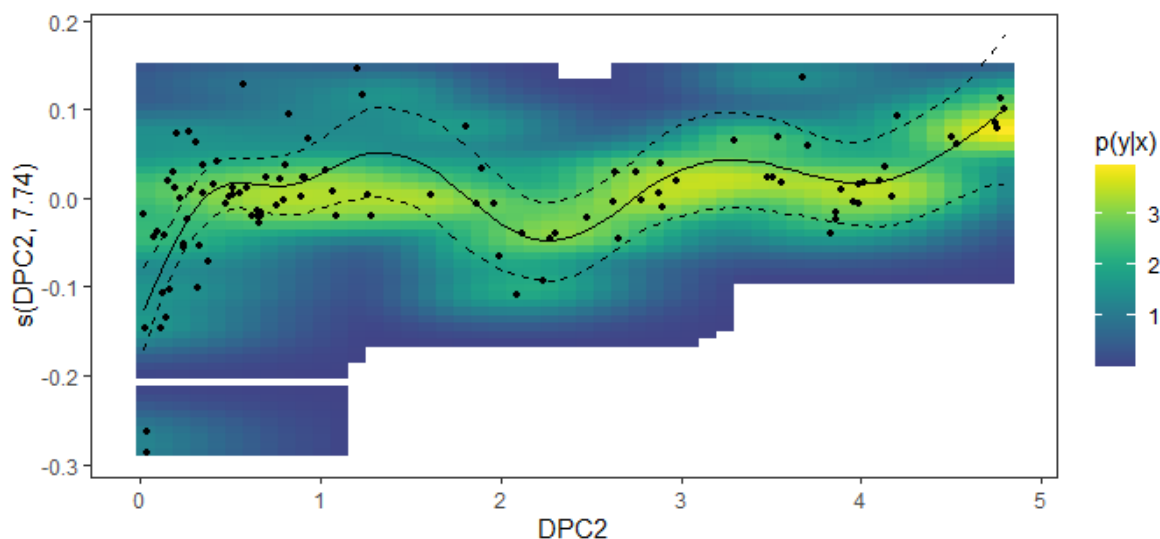


Figura 21. Relación entre la distancia ambiental del PC2 entre complejos de páramo y la diferencia en la composición de especies expresada como los residuales de la distancia de “Morisita-Horn”. Los colores representan la magnitud de la varianza.

Encontramos que la relación entre la distancia de “Morisita-Horn” y la distancia geográfica (harvesine) no es significativa estadísticamente, sin embargo se observa una tendencia lineal positiva (Figura 22).

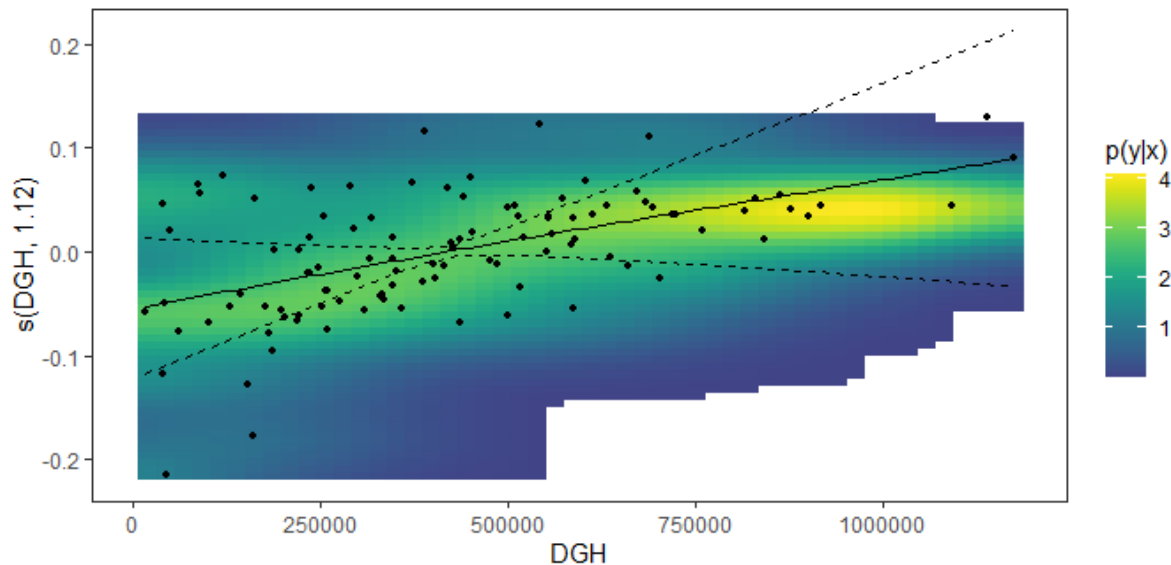


Figura 22. Relación entre la distancia geográfica expresada como la distancia de harvesine entre complejos de páramo y la diferencia en la composición de especies expresada como los residuales de la distancia de “Morisita -Horn”. Los colores representan la magnitud de la varianza.

Discusión

Esta es la primera vez que se analiza la información de la composición florística y la diversidad de los páramos de Colombia, a distintas escalas. Los resultados muestran que se realizó un muestreo de 1.830 morfo especies para todo el país, lo cual es cercano a lo reportado anteriormente por Luteyn (1999) quien reportó 1.673 especies para los páramos de Colombia.

Las cordilleras oriental y central presentaron mayor diversidad de especies vegetales que la cordillera occidental y el macizo. Este patrón se mantiene pese a las diferencias en el esfuerzo de muestreo entre cordilleras (Figura 3). Al evaluar la diversidad de especies por complejos de páramo se encontró una gran variabilidad, independiente del esfuerzo de muestreo realizado. Por ejemplo, complejos con un bajo muestreo como es el caso de TMA y DJP reflejaron una diversidad mayor a la de complejos mejor muestreados como SCV, FRU y LCP (Figura 8). Sin embargo, es importante aclarar que la diversidad alfa medida en índices es susceptible en gran medida a diferencias en el esfuerzo de muestreo (Ikyanian et al., 2014). También es importante tener en cuenta que para algunos complejos de páramo las curvas de rarefacción no llegaron a una asíntota sugiriendo que el esfuerzo de muestreo fue incompleto (Figura 4).

Con respecto a la composición de especies vegetales, se observó una alta diversidad beta con un alto grado de endemismos. Esto se ilustra en la cordillera oriental, donde se encontraron 1.198

especies de las cuales 821 son únicas de esa cordillera, representando un 68% de endemismo. Este patrón ha sido ampliamente señalado por estudios previos, donde se le atribuye un alto grado de endemismo a los ecosistemas paramunos debido a su reciente origen del elevamiento de los Andes, a su aislamiento geográfico y su complejo proceso evolutivo, con altas tasas de diversificación (Myers et al., 2000; Chacon et al., 2006).

De manera similar los patrones de similitud en composición de especies encontrados entre los complejos concuerdan con lo reportado por otros autores para el país, donde se conserva cierto grado de similitud entre los complejos de páramo ubicados en la misma cordillera. Es importante tener en cuenta que algunos autores proponen agrupaciones geográficas ligeramente diferentes, en número, ubicación y delimitación, a las usadas en este estudio (Van der Hammen, 1997; Morales et al., 2007). Por ejemplo, Londoño y colaboradores (2014) encontraron cinco clados a partir de un análisis de endemidad por parsimonia teniendo en cuenta la composición de especies vegetales. Los clados reportados son: 1) Páramos cordillera oriental, 2) Páramos cordillera central y macizo, 3) Páramos cordillera occidental, 4) Páramos de Antioquia y 5) Páramos del norte. Estos clados concuerdan parcialmente con los resultados encontrados en este estudio. En primer lugar, en este estudio se confirma que los complejos de la cordillera oriental están claramente diferenciados de los demás. Además, la diferencia del complejo PRJ con respecto a los demás de la cordillera oriental (Figura 9) es coherente con lo encontrado por Londoño et al. (2014), pues este complejo hace parte del grupo páramos del norte y no de la cordillera oriental. Sin embargo, nuestros análisis sugieren una diferencia frente a la cordillera central y al macizo, (Figura 9) debido a que Londoño et al. (2014) sugieren que estos dos deberían agruparse como uno solo (Londoño et al., 2014). Finalmente, encontramos que el complejo FRU, localizado en de la cordillera occidental, parece ser más cercano florísticamente a los complejos de la cordillera central que al otro complejo perteneciente a la cordillera occidental CTR (Figura 9). Según Londoño y colaboradores (2014), FRU hace parte del clado páramos de Antioquia y no de la cordillera occidental, explicando también la gran disimilitud del complejo CTR con respecto a los demás.

La gran mayoría estudios en los páramos evalúan características taxonómicas descriptivas y algunos temas evolutivos (Madríñan et al., 2013; Cuesta et al., 2017) mientras que pocos estudios han evaluado la relación entre variables ambientales y la riqueza y composición de especies en este ecosistema. Sin embargo, Peyre y colaboradores (2019) evaluaron esta pregunta a una escala espacial más amplia, en páramos de Sur América, y usaron variables climáticas de satélites remotos que representaban la energía disponible (bio1, bio12, evapotranspiración y el estrés de agua del suelo), la estacionalidad climática (bio4, bio 15, bio20 y bio21) y la dureza del ambiente (bio6, bio14 y bio18) en relación con la riqueza y composición de especies. Los autores encontraron, al igual que este estudio, relaciones significativas pero débiles para las interacciones entre diversidad y variables ambientales, resaltando una mayor varianza explicada por el área de las parcelas que por las variables climáticas (Peyre et al., 2019), algo que concuerda con lo encontrado en este estudio por la variable factor cordillera.

Como se mencionó anteriormente es bien sabido que existen altas diferencias en composición de especies entre páramos y un alto grado de endemismo (Van der Hammen, 1977; Morales et al., 2007; Londono et al., 2014). Desafortunadamente parece no existir mucha información que

relacione este patrón con variables climáticas. En este estudio se encontraron relaciones significativas entre las variables climáticas y la disimilitud florística (diversidad beta), pero es importante tener en cuenta que las relaciones no son lineales y presentan patrones poco intuitivos y difíciles de explicar biológicamente (Figura 20; Figura 21). Por otro lado, se ha indicado que las diferencias tan marcadas en composición de especies en los páramos se dan por variables biogeográficas como la historia de formación de las cadenas montañosas, el aislamiento geográfico y la historia evolutiva de las especies (Solomon et al., 1990; Hooghiemstra et al., 2006). Por último, la distancia geográfica no afectó significativamente la disimilitud en composición de especies, aunque el patrón lineal fue positivo (Figura 22). Una relación positiva entre estas dos variables es el resultado de la limitación en la dispersión de las diferentes especies vegetales, dado que los páramos están separados por importantes barreras geográficas y climáticas (Antonelli et al., 2009). Al igual que para la diversidad alfa, el factor cordillera fue determinante e importante, tal vez más que las variables ambientales (Figura 19). Este resultado le da mayor peso a las hipótesis antes mencionadas relacionadas con aislamiento geográfico, surgimiento de las cadenas montañosas e historia evolutiva de las plantas de los ecosistemas paramunos.

Conclusiones

En conclusión, este estudio nos permitió observar, en diferentes escalas espaciales, que los patrones de diversidad alfa y beta de las plantas del ecosistema de páramo parecieran estar mejor definidas por variables biogeográficas que por variables climáticas, acorde a lo encontrado por otros autores y con cierto grado de similitud en las agrupaciones encontradas; sin embargo se necesita de una mayor cantidad de datos y estudios para corroborar esta explicación por parte de las variables biogeográficas. Debido a la escasa información existente en estos temas, los resultados obtenidos son valiosos, pues complementan lo encontrado en estudios previos y pueden ser de gran ayuda para entender el comportamiento ecológico del ecosistema de páramo en el país. De esta información se pueden desprender adecuadas estrategias de gestión y conservación que permitan mantener en buenas condiciones los complejos de páramo altamente amenazados en Colombia.

Referencias

- Antonelli, A., Nylander, J.A., Person, C., Sanmartín, I., 2009. Tracing the impact of the Andean uplift on Neotropical plant evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 106, 9749–9754.
- Bray, J. R., & Curtis, J. T. (1957). An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecological monographs*, 27(4), 325-349.
- Cleef, A. M. (1981). The vegetation of the páramos of the Colombian Cordillera Oriental. *Mededelingen van het Botanisch Museum en Herbarium van de Rijksuniversiteit te Utrecht*, 481(1), 1-320.
- Cleef, A.M., Rangel-Churio, J.O., ArellanoPeña, H. (2008): The páramo vegetation of the Sumapaz massif (Eastern Cordillera, Colombia). – In: van der Hammen, T. [Ed.]: *La cordillera Oriental colombiana, transecto Sumapaz. – Studies on Tropical Andean Ecosystems 7: 799–913.* Berlin: J. Cramer.
- Cortés, A. J., Garzón, L. N., Valencia, J. B., & Madriñán, S. (2018). On the causes of rapid diversification in the páramos: isolation by ecology and genomic divergence in espeletia. *Frontiers in plant science*, 9, 1700.

- Cuesta, F., Muriel, P., Llambí, L. D., Halloy, S., Aguirre, N., Beck, S., et al. (2017). Latitudinal and altitudinal patterns of plant community diversity on mountain summits across the tropical Andes. *Ecography* 40, 1381–1394. doi: 10.1111/ecog.02567
- Dumont, J. F., Lamotte, S., & Kahn, F. (1990). Wetland and upland forest ecosystems in Peruvian Amazonia: plant species diversity in the light of some geological and botanical evidence. *Forest Ecology and Management*, 33, 125-139.
- He, F., & Hu, X. S. (2005). Hubbell's fundamental biodiversity parameter and the Simpson diversity index. *Ecology Letters*, 8(4), 386-390.
- Hill, M.O. 1973. Diversity and Evenness: a Unifying Notation and Its Consequences. *Ecology*, 54: 427-432.
- Hooghiemstra, H., Wijninga, V.M., Cleef, A.M., 2006. The paleobotanical records of Colombia: implications for biogeography and biodiversity. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 93, 297–325.
- Hsieh, T. C., Ma, K. H., & Chao, A. (2016). iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution*, 7(12), 1451-1456.
- Iknayan, K. J., Tingley, M. W., Furnas, B. J., & Beissinger, S. R. (2014). Detecting diversity: emerging methods to estimate species diversity. *Trends in ecology & evolution*, 29(2), 97-106.
- Jost L. (2007). Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology*, 88, 2427-2439.
- Knowles, L. L., & Massatti, R. (2017). Distributional shifts—not geographic isolation—as a probable driver of montane species divergence. *Ecography*, 40(12), 1475-1485.
- Lee, C. S., You, Y. H., & Robinson, G. R. (2002). Secondary succession and natural habitat restoration in abandoned rice fields of central Korea. *Restoration Ecology*, 10(2), 306-314.
- León Moya, O. A., Jiménez, D. I., Marín, C., Medina, G. F., Sarmiento, M. V., Díaz, J. E., ... & Cadena-Vargas, C. E. (2017). Transición bosque-páramo. Bases conceptuales y métodos para su identificación en los Andes colombianos.
- Londono, C., Cleef, A., & 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.
- Luteyn, J.L., (1999). *Páramos: A Checklist of Plant Diversity, Geographical Distribution, and Botanical Literature*. New York Botanical Garden Press, Brooklyn, NY.
- Madriñán, S., Cortés, A. J., and Richardson, J. E. (2013). Páramo is the world's fastest evolving and coolest biodiversity hotspot. *Front. Genet.*
- Magurran, A. E. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Publishing, London, UK.
- Morales, M., et al., 2007. *Atlas de páramos de Colombia*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá (12 authors).
- Muellner-Riehl, A. N. (2019). Mountains as evolutionary arenas: patterns, emerging approaches, paradigm shifts, and their implications for plant phylogeographic research in the tibeto-himalayan region. *Front. Plant Sci.* 10:195. doi: 10.3389/fpls.2018.00195
- Murray, B. R., Rice, B. L., Keith, D. A., Myerscough, P. J., Howell, J., Floyd, A. G., ... & Westoby, M. (1999). Species in the tail of rank–abundance curves. *Ecology*, 80(6), 1806-1816.

- Neri, A. V., Borges, G. R. A., Meira-Neto, J. A. A., Magnago, L. F. S., Trotter, I. M., Schaefer, C. E. G., & Porembski, S. (2017). Soil and altitude drive diversity and functioning of Brazilian Páramos (campo de altitude). *Journal of Plant Ecology*, 10(5), 771-779.
- Pérez-Escobar, O. A., Cámara-Leret, R., Antonelli, A., Bateman, R., Bellot, S., Chomicki, G., et al. (2018). Mining threatens colombian ecosystems. *Science* 359:1475.
- Peyre, G., Balslev, H., Font, X., & Tello, J. S. (2019). Fine-scale plant richness mapping of the Andean páramo according to macroclimate. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7, 377.
- Pla, L. (2004). Bootstrap confidence intervals for the Shannon biodiversity index: a simulation study. *Journal of agricultural, biological, and environmental statistics*, 9(1), 42.
- R Core Team (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Rada, F., Azócar, A., & García-Núñez, C. (2019). Plant functional diversity in tropical Andean páramos. *Plant Ecology & Diversity*, 12(6), 539-553.
- Rahbek, C., Borregaard, M. K., Antonelli, A., Colwell, R. K., Holt, B. G., Nogues-Bravo, D., et al. (2019). Building mountain biodiversity: geological and evolutionary processes. *Science* 365, 1114–1119. doi: 10.1126/science.aax0151
- Rangel-Churio, J. O., & Pinto-Zárate, J. H. (2012). Colombian Páramo Vegetation Database (CPVD)—the database on high Andean páramo vegetation in Colombia. *Vegetation databases for the 21st century*. *Biodiversity & Ecology*, 4, 275-286.
- Rincón, L. N. G. (2015). Los páramos en Colombia, un ecosistema en riesgo. *Ingeniare*, (19), 127-136.
- Smith, J.M.B. & Cleef, A.M. (1988) Composition and origins of the world's tropicalpine floras. *Journal of Biogeography* 15, 631–645.
- Solomon, B.K., Bakker, J.G.M., Van der Wiel, A.M., 1990. Late Cenozoic uplift and paleogeography of the Colombian Andes: constraints and the development of high-andean biota. *Geol. Mijnbouw* 69, 279–290
- Sylvester, S. P., Soreng, R. J., Bravo-Pedraza, W. J., Cuta-Alarcon, L. E., Giraldo-Cañas, D., Aguilar-Cano, J., & Peterson, P. M. (2019). Páramo Calamagrostis s.l. (Poaceae): An updated list and key to the species known or likely to occur in páramos of NW South America and southern Central America including two new species, one new variety and five new records for Colombia. *PhytoKeys*, 122, 29.
- Tuomisto, H. (2010). A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 2. Quantifying beta diversity and related phenomena. *Ecography*, 33(1), 23-45.
- Valencia, J. B., Mesa, J., León, J. G., Madriñán, S., & Cortés, A. J. (2020). Climate vulnerability assessment of the Espeletia complex on Páramo sky islands in the northern Andes. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8, 309.
- Van der Hammen, T., 1997. Páramos. In: Chaves, M.E., Arango, N. (Eds.), Informe nacional sobre el estado de la biodiversidad. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, pp. 10–37.