

# FITOGEOGRAFÍA DE LOS MUSGOS (DIVISIÓN BRYOPHYTA) EN LA CORDILLERA DE LOS ANDES SUDAMERICANOS

**Daniel Trigueros Rueda<sup>1</sup>, Ana Isabel Vásquez Vélez<sup>1</sup>, Carolina Feuillet Hurtado<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> Departamento de Ciencias Naturales y Matemáticas, Pontificia Universidad Javeriana Cali, Santiago de Cali, Colombia. <sup>2</sup> Departamento de Ciencias Biológicas, Universidad de Caldas, Manizales, Caldas, Colombia.

## **Resumen**

Los briófitos son un grupo monofilético de plantas no vasculares terrestres pertenecientes a la división Bryophyta, presentan una morfología con gran plasticidad y flexibilidad permitiéndoles soportar diversas condiciones ambientales y por tanto su presencia en distintos biomas como los xéricos, húmedos, fríos como en páramos o en regiones estacionales. Dentro de los distintos ecosistemas en los que se encuentran, estos organismos juegan un papel importante, viéndose implicados en los ciclos biogeoquímicos, estabilidad estructural del suelo y mantenimiento de la humedad relativa. Debido a su gran importancia y diversidad, conocer los patrones de distribución que siguen los géneros de musgos, permitirá adelantar y generar estrategias que permitan su conservación. En este trabajo se realizó la revisión sistemática de literatura y uso bases de datos en línea para identificar los registros y géneros en la Cordillera de los Andes. Se utilizaron herramientas SIG y estadísticos para la generación de mapas que permitan ilustrar los patrones de distribución y riqueza que presentan los briófitos dentro de este sistema de montañas. Como resultados a nivel taxonómico, se identificaron 3 clases, 16 ordenes 66 familias y 306 géneros de musgos para la cordillera (altura mayor a 1500 m). Los musgos presentaron amplia distribución en toda la extensión latitudinal de la cordillera, sin embargo, reconocen tres zonas de alta densidad de registros y riqueza taxonómica localizadas en las regiones tropicales y subtropicales de este sistema de montaña. Se identificaron también a los sistemas húmedos y fríos como aquellos con mayor riqueza. Por último, se presume una relación entre la distribución de los registros y la urbanización.

**Palabras Clave:** Cordillera de los Andes, distribución, riqueza, musgos

## **Abstract**

.Bryophytes are a monophyletic group of terrestrial non-vascular plants belonging to the division Bryophyta, they have a morphology with great plasticity and flexibility allowing them to withstand different environmental conditions and therefore their presence in different biomes such as xeric, humid, cold as in moors or seasonal regions. Within the different ecosystems in which they are found, these organisms play an important role, being involved in biogeochemical cycles, soil structural stability and maintenance of relative humidity. Due to their great importance and

diversity, knowing the distribution patterns of moss genera will allow us to advance and generate strategies for their conservation. In this work, a systematic literature review and the use of online databases were carried out to identify the records and genera in the Andes Mountains. GIS and statistical tools were used to generate maps to illustrate the distribution patterns and richness of bryophytes within this mountain system. As taxonomic results, 3 classes, 16 orders, 66 families and 306 genera of mosses were identified for the mountain range (altitude over 1500 m). Mosses were widely distributed throughout the latitudinal extension of the mountain range, however, three zones of high density of records and taxonomic richness were recognized, located in the tropical and subtropical regions of this mountain system. The humid and cold systems were also identified as those with the greatest richness. Finally, a relationship between the distribution of records and urbanization is presumed.

**Key words:** Andes Cordillera, distribution, richness, mosses.

## **Introducción**

Los musgos (Bryophyta) junto a los antoceros (Anthocerotophyta) y hepáticas (Marchantiophyta) forman el grupo monofilético de plantas no vasculares (Cox et al., 2014; Harris et al., 2020; Wickett et al., 2014). Basándose en la morfología de los musgos se pueden distinguir tres niveles de organización, las cuales varían desde la arquitectura del individuo hasta la organización de la comunidad o colonia de la especie (Glime, 2017). El primer nivel corresponde a la organización del individuo, caracterizada principalmente por la posición del periquecio respecto al gametofito: Acrocárpico, Pleurocárpico y Cladocárpico; en el segundo nivel se encuentra la forma de crecimiento, basado en la dirección del crecimiento, frecuencia y longitud de las ramas (Farge-England, 1996); por último se encuentra la organización de la colonia o forma de vida (Bates, 1998), la cual se genera a partir de la arquitectura individual del organismo junto a las características ambientales del sitio específico, y este nivel de organización es visto como un medio para apoyar la supervivencia de la colonia (Glime, 2017).

Bates J. W. (1998), describe siete formas de vida basándose en la morfología de la colonia: cespitosas, cojines, dendroides, esteras, tramas/alfombra, abanicos y colgantes (por su traducción al español). Estas organizaciones de la colonia son una un apoyo estratégico para la supervivencia de la especie, ayudan a la captación de agua proveniente de lluvias verticales u horizontales (neblina), por ejemplo: Las colonias colgantes o en el suelo como las tramas o alfombras (Glime, 2017). Otra variable ambiental que moldea la forma de la colonia es la luz recibida. Según la luminosidad, la cercanía entre los individuos varía para permitir más o menos penetración de luz (Bates, 1998; Glime, 2017); así, junto a la tolerancia específica de la especie, el musgo puede presentar individuos más o menos cercanos y tendiendo a ambientes más sombreados para maximizar la luz recibida (Bates, 1998).

En el ecosistema en el que se encuentren los musgos, especialmente los sistemas boscosos; cumplen varias funciones ecológicas, se involucran en la regulación de la temperatura del suelo,

disponibilidad de nutrientes y en ciclos biogeoquímicos del carbono y nitrógeno pues al descomponerse liberan lentamente nutrientes esenciales previamente captados (Spitale, 2017; Turetsky & Merritt, 2003; Turetsky & Merritt et al., 2010). También juegan un papel importante en los ciclos hidrológicos, pues su morfología les permite retener grandes cantidades de agua, además funcionan como estabilizadores del suelo (Merchán-gaitán & Álvarez-herrera, 2011).

Los musgos presentan una distribución global y en diversas condiciones ambientales, por lo tanto, pueden encontrarse en gran variedad de ecosistemas (Geffert et al., 2013). Sin embargo, algunas características de su presencia en un sistema particular varían según las condiciones del medio; Por ejemplo: La cobertura aumenta a medida que la temperatura máxima ambiental disminuye, además dicha cobertura, puede verse incrementada según las características del entorno, siendo las condiciones más húmedas y boreales un potenciador para el aumento de la cobertura (Berdugo et al., 2018). A pesar de encontrarse en todo el gradiente altitudinal, una cualidad de este grupo es el aumento de la riqueza de especies conforme incrementa la altitud (Ramírez et al., 2018), siendo el marco de los 2500 m.s.n.m. – 3000 m.s.n.m uno de los puntos con mayor riqueza, aunque este puede variar según el país y su posición geográfica dentro de la cordillera (Aldana et al., 2009; Castillo, 2015; Churchill, 1998). Los briófitos son altamente susceptibles a las variaciones ambientales; las condiciones presentes en un ecosistema generan un ensamblaje de especies distintas, de este modo se puede encontrar una alta variedad entre distintos puntos en una misma zona (Lagos-López et al., 2008). Es así, como los microhábitats presentes en los ecosistemas son cruciales para el mantenimiento de la alta diversidad de musgos. (García Martínez et al., 2016). Por tanto, una alteración dentro en el ecosistema en el que se encuentran los musgos, como por ejemplo las causadas por la agricultura y ganadería podría afectar la diversidad de estos organismos (Lagos-López et al., 2008).

No todos los países presentan igual esfuerzo de estudio o muestreo para esta división; en Colombia, las investigaciones se enfocan principalmente en las regiones Andinas, dejando de lado las zonas sub andinas y tierras bajas (García Martínez et al., 2016); en Bolivia, Ecuador y Venezuela, el grupo en general es poco estudiado (Aldana et al., 2009; Castillo, 2015; Moreno, 1992); y en Chile, el estudio de este grupo difiere en gran medida entre los extremos norte y sur del país, siendo el sur y regiones australes las más estudiadas y por tanto cuentan con una gran base de conocimiento (Larraín & Bahamonde, 2017). Debido a esta heterogeneidad en el conocimiento de los musgos, es difícil estimar el número de especies presentes en áreas que abarcan un porcentaje del territorio de varios países como lo es la Cordillera de Los Andes.

La mayoría de los estudios realizados se basan en muestreos de localidades o ecosistemas específicos (Álvaro Alba et al., 2019; Cooper et al., 2010; Delgado & León-Vargas, 2017; Gil et al., 2017; Gil & Morales-Puentes, 2014; Larraín & Bahamonde, 2017; Morales et al., 2014), estratificaciones verticales en árboles para el caso de los musgos epífitos y gradiente altitudinal (Castillo Castro, 2015; Gil & Morales-Puentes, 2014). Muy pocos estudios han abordado un análisis de la diversidad y riqueza de las especies en áreas mayores, como países o continentes, en

estos últimos, se destacan las revisiones de algunos géneros y familias, listas de especies nacionales y la de los andes tropicales (Aguirre-c, 2008a; Aguirre-c, 2008b Aguirre-c & Rangel-Ch, 2008; Cano & Jiménez, 2020; Churchill et al., 2020; León V. et al., 2015; Matteri, 2003; Munín & Fuertes, 2001; Toapanta, 2009) y algunos otros trabajos a nivel macro como los patrones globales de diversidad (Geffert et al., 2013; Shaw et al., 2016).

Basado en los trabajos macro ecológicos realizados hasta ahora, se identifica en literatura a las familias Pottiaceae, Bryaceae y Dicranaceae, y los géneros *Sphagnum*, *Campylopus* y *Fissidens* (en ese orden), como los taxones con mayor número de especies en este sistema de montañas (Churchill, 2009). Los musgos son un componente importante en los ecosistemas y su porcentaje de presencia respecto a demás plantas no vasculares varía en gran medida, pudiendo llegar a abarcar desde el 60% al 10% del total de especies en la brioflora en un ecosistema en particular (Frahm et al., 2003). Además, Churchill (2009) estima que el 31% de las especies registradas es endémica dentro de la Cordillera de los Andes para su región tropical. Por tanto, se hace necesario una descripción más detallada de la distribución de la riqueza de especies de musgos en los Andes suramericanos. Con ello, el conocimiento de esta información permite adelantar actividades de conservación (Young et al., 2002), para estos organismos que tienen una función ecológica importante (Turetsky et al., 2012). Es así como se propone onocer la riqueza y distribución de los musgos en los Andes suramericanos.

## **Metodología**

### **Área de Estudio**

La Cordillera de los Andes suramericana (Figura 1), es un sistema montañoso que cuenta con alrededor de 7.000 km de extensión y se ubica en la costa oeste del continente suramericano (Cobbold et al., 2007), atravesando siete países: Argentina, Bolivia, Chile, Colombia Ecuador, Perú y Venezuela (Devenish & Gianella, 2012). Cuenta con algunas características importantes como la presencia de picos superiores a los 6.000 m de altitud, una meseta central y una división en tres cordilleras en su región norte (Cobbold et al., 2007; González-Prieto et al., 2017). En toda su extensión latitudinal y altitudinal se pueden encontrar varias ecorregiones como, páramo, puna, bosques húmedos entre otros (Romano, 2017). La Cordillera de los Andes Presenta una gran diversidad hábitats y ecosistemas gracias a su ubicación geográfica y complejidad topográfica que permiten gran variación de factores abióticos, entre estos se pueden encontrar: La altitud, temperatura, pendiente, humedad, los cuales varían dependiendo de la vertiente en la que se encuentren (Palminteri et al., 2001). Además, estos distintos factores permiten gran variedad de ensamblajes taxonóicos y diferentes microhábitats (Pinzón & Linares, 2006).



**Figura 1.** Delimitación de la cordillera de los andes en el continente Sudamérica Se delimitaron los países ue cuentan con jurisdicción dentro del sistema de montañas. Fuente: Esta investigación.

La gran extensión de la cordillera en el continente dificulta la delimitación del área de estudio, pues se encuentra en más de una zona climática y con una gran diversidad de ecosistemas. Por ejemplo, en Colombia la extensión de bosque seco termina a alrededor de los 1000 m (Instituto Alexander Von Humboldt, 1998), y en Perú, este puede llegar hasta los 2350m o 2400 m (Marcelo-Peña et al., 2007). Por tanto, el área de estudio puede o no incluir un mismo ecosistema según el sitio de la cordillera que se observe. La delimitación del área de estudio no se basa en las ecorregiones y ecosistemas, sino en los patrones de distribución en los gradientes altitudinales, es decir, se toma según la altura en la cual la diversidad de musgos empieza a incrementar. Así, el límite inferior escogido es 1500 m de altitud por estar 500 metros por debajo a la altitud más baja

en la cual empieza a aumentar la diversidad de musgos (Aldana et al., 2009; Castillo, 2015; Churchill, 1991).

### Búsqueda de Información

La información necesaria para la descripción de la distribución de los musgos en la Cordillera de los Andes, se extrajo de bases de datos de diferentes entidades: Universidad Central de Venezuela; de registros disponibles en línea como en Global Biodiversity Information Facility GBIF (GBIF.org, 2021) y los registros presentes en Trópicos.org (Tropicos.org, 2020) por último se realizó la búsqueda de documentos y artículos enfocados hacia inventarios de diversidad, catálogos comentados y revisiones de Familias o géneros, estos documentos contaron con dos características indispensables para su aceptación y dos opcionales: I) Área de estudio en la cordillera de los Andes o ambientes similares; II) Presentar las coordenadas geográficas de las especies que se trabajaron; como características opcionales: I) Presentar la forma de vida II) presentar descripciones de especies o géneros. Para la búsqueda de artículos se usaron varios repositorios y motores de búsqueda de información académica: Google Académico, Science Direct, Scopus, Web of science, Jstor y Bio one.

La obtención de los documentos se realizó mediante la opción búsqueda avanzada de los motores de búsqueda, se utilizaron conectores y palabras clave, localizados dentro del cuerpo y título del documento para la búsqueda específica de registro de briofitos dentro de la Cordillera de los Andes. De esta forma, un ejemplo de la línea de búsqueda es la siguiente: [(“nuevo registro” OR “Nueva especie” OR “Riqueza de especies”) AND (“Musgo” OR “Bryophyta” OR “Diversidad”) AND (“Andes” OR “Cordillera de los Andes” OR “Colombia”)] (Figura 2). La búsqueda con estas palabras clave se realizó en español, inglés y portugués y se modificó la localidad (vista como “Colombia” en el ejemplo) para asegurar encontrar información dentro de los siete países con jurisdicción en la cordillera y provincias, estados o departamentos que se encuentren dentro de esta cordillera. En el caso de no encontrar suficiente información con la línea de búsqueda, se realizaron combinaciones más simples utilizando únicamente tres palabras claves “Riqueza de especies”, “Musgos” y “Cordillera de los Andes”.

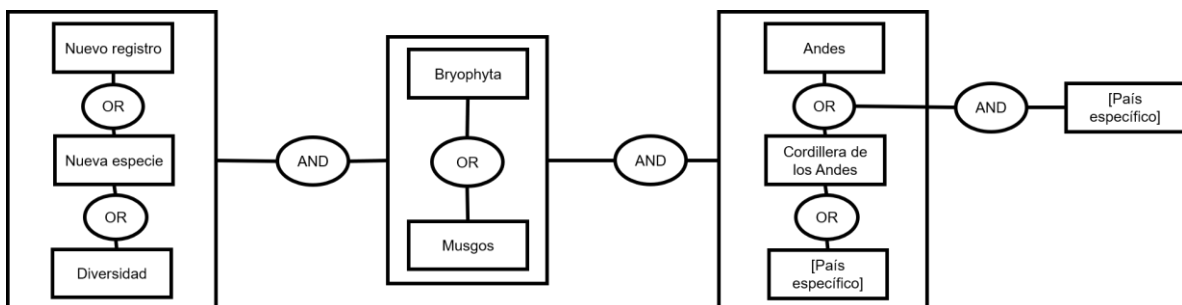
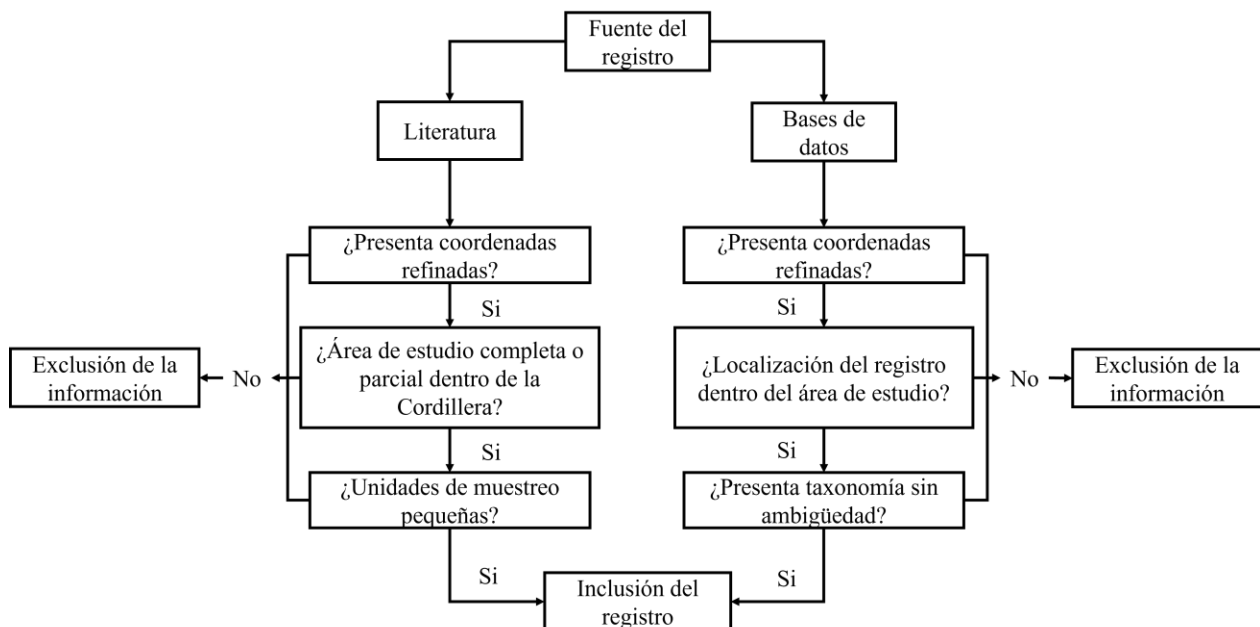


Figura 2. Esquema del formato de búsqueda utilizado dentro de los motores de búsqueda Significado de los conectores usados en la búsqueda OR: indica las posibles opciones de las palabras clave. AND: Indica que las palabras clave deben aparecer.

## Bases de Datos

Con los documentos y artículos científicos encontrados con los patrones de búsqueda, se realizó un filtro basado en los datos requeridos para la visualización en el mapa de la Cordillera de los Andes. De esta forma, se descartaron aquellos artículos que no contaron con listas de especies encontradas y sus respectivas coordenadas de los registros o de los transectos realizados en la investigación; también se descartaron los artículos con áreas de estudio localizadas a una altitud inferior a los 1500 m; por último, para los catálogos comentados, revisiones y registros de nuevas especies por localidades, se aseguró únicamente la presencia de coordenadas (Figura 3).

De los registros adquiridos de los herbarios y fuentes en línea se inició eliminando los registros que pudieran llegar a generar ambigüedad. Especies afines a otras e identificaciones de material hasta taxones como género, familia o superiores. Posteriormente se eliminaron los registros que carecían de coordenadas, pues estas son sumamente necesarias para posicionar en registro dentro del sistema de montañas y sus respectivos ecosistemas. Debido a que algunos registros no cuentan con información altitudinal, este requerimiento se dejó como opcional, permitiendo la ausencia de éste, pues se extrajo del modelo de elevación generado por Jarvis, A. y colaboradores (2008) (Figura 3).



**Figura 3.** Diagrama de flujo para la inclusión o exclusión de los registros procedentes de las distintas fuentes de procedencia.

Ya que la información proviene de distintas fuentes, es posible encontrar nombres con distintos estatus taxonómicos para una misma especie (Geffert et al., 2013). Por tanto, se usó la página Taxonomic Name Resolution Service (Boyle et al., 2013), para la identificación del estado taxonómico de registros (aceptado, sinónimo, variedad, no opinión) y estandarizar los datos obtenidos, usando el nombre científico aceptado. Este proceso se realizó mediante la reasignación

de un nombre sinónimo, a su correspondiente nombre aceptado o la exclusión de especies ilegítimas, inválidas y sin opinión (Geffert et al., 2013), Posterior a esto, se procedió a reducir el nivel taxonómico de los registros a género para reducir sobreestimaciones de riqueza, pues no se cuenta con la capacidad de revisar cada registro en particular.

Al unir las bases de datos e información proveniente de artículos, se presentó información duplicada. Por ello, posterior a la normalización taxonómica, se procedió a limpiar los registros dobles. Para ello, se procedió a redondear a las coordenadas decimales hasta obtener siete decimales; seguido de esto se unieron la información geográfica y el taxón aceptado mediante el símbolo “&”, para obtener una cadena de caracteres alfanuméricos y símbolos únicos para cada registro en una coordenada específica; por último, se procedió a eliminar los duplicados.

### **Generación de Mapas**

El procesamiento de la información geoespacial y la generación de mapas se realizó en el programa QGIS versión 3.12.1 (QGIS Development Team, 2021). Por tanto, se implementaron archivos formato ShapeFile (.shp) para la creación de mapas. Los archivos implementados para la ubicación política de los registros fueron obtenidos de (GADM, 2015). La asignación de las ecorregiones se realizó a partir del mapa de las ecorregiones terrestres del mundo generado por Olson y colaboradores (2001). Por último, la representación de la cordillera se basó en los datos espaciales de Karagulle y colaboradores (2017). Todos los mapas globales fueron modificados mediante recortes y rellenados para conseguir una capa lisa que abarque el sistema de montañas.

La visualización de densidad de registros se realizó mediante la implementación de mapas de calor en QGIS (2021), con especificaciones Radio igual a 1°, 1032 filas y 300 columnas, con tamaño de píxel 0.061275 X, 0.061275 Y, y kernel cuadrático. Se realizó también una identificación de zonas de alta riqueza, gracias a la generación de grillas hexagonales de tamaño igual a 1° y acopladas a la extensión del área de estudio para ser cruzada con la información taxonómica de los registros. La riqueza por ecorregiones se representó mediante gradientes de color basados en el número de géneros contadas en cada ecorregión y el segundo realizado a partir de la estimación de la riqueza en un área estándar de 1.000 km<sup>2</sup>, para cada ecorregión disponibles. Esta información se obtuvo mediante el modelo de la relación especies-área de (Arrhenius, 1921):

$$S_1 = S_2 \left( \frac{A_1}{A_2} \right)^Z$$

En ella S1, corresponde a los valores de riqueza estimada; S2, la riqueza encontrada para cada ecorregión según los datos compilados en el trabajo; A1 se refiere al área estimada, A2 al área de la ecorregión y Z, corresponde al índice de heterogeneidad florística, es decir, el coeficiente de regresión lineal de log(especies)-log(área), el cual se domificó para géneros (Arrhenius, 1921; Geffert et al., 2013; Kier et al., 2005; Mutke & Geffert, 2010). La obtención del área para cada ecorregión se calculó mediante la función “\$area” de la herramienta campo de valores. Para encontrar el valor de Z se utilizó el lenguaje de programación R y RStudio (R Core Team, 2016;

Rstudio, 2020) (Anexo A). Este valor Z se estimó para ecorregiones similares, las cuales se agruparon en biomas según el mapa de las ecorregiones terrestres (Olson et al., 2001)

Por último, para la comparación de la diversidad dentro de la Cordillera, se procedió a dividir la extensión en tres zonas, Norte, comprendida hasta la línea ecuatorial en 0°, Centro hasta -23,17° y por último la región Sur, siendo toda la extensión menor a -23,17 °, después se procedió a medir el índice de similitud de Jaccard, utilizando el programa PAST (Paleontological statistics) en su versión 4 (Hammer et al., 2001). Este mismo programa e índice se utilizaron para comparar las ecorregiones presentes dentro del área de estudio y que además contarán con registros. Para un mejor manejo y visualización de los resultados obtenidos de la similitud de Jaccard, se procedió a generar códigos para las ecorregiones trabajadas (Tabla 1), mientras que en los gráficos de diversidad taxonómica se realizaron mediante la herramienta ggplot2 (Wickham, H., 2016).

**Tabla 1.** Códigos de las ecorregiones trabajadas en el conteo de géneros. Los acrónimos se realizaron tomando la primera letra de cada palabra del nombre original.

| Ecorregión  | Código | Ecorregión                         | Código |
|---|--------|------------------------------------|--------|
| Alto Monte  | AM     | Desierto de Atacama                | DA     |
| Bosque húmedo del Catatumbo                       | BHC    | Desierto de Sechura                | DS     |
| Bosque montano de la cordillera La Costa          | BMCLC  | Estepa andina meridional           | EAM    |
| Bosque montano de la Cordillera Oriental          | BMCO   | Estepa patagónica                  | EP     |
| Bosque montano del valle del cauca                | BMVC   | Matorral chileno                   | MC     |
| Bosque montano seco boliviano                     | BMSB   | Matorrales xéricos de La Costa     | MXC    |
| Bosques húmedos del suroeste de la Amazonia       | BHSB   | Páramo andino del norte            | PAN    |
| Bosques montanos de los Andes venezolanos         | BMAV   | Páramo de la Cordillera Central    | PCC    |
| Bosques montanos del noroeste de los Andes        | BMNA   | Paramo de la cordillera de Mérida  | PCM    |
| Bosques montanos del Valle del Magdalena          | BMVM   | Puna de los Andes centrales        | PAC    |
| Bosques montanos reales de la Cordillera Oriental | BMRCO  | Puna Húmeda de los Andes centrales | PHAC   |
| Bosques secos de anacardo                         | BSA    | Puna seca de los Andes centrales   | PSAC   |
| Bosques secos de Tumbes-Piura                     | BSTP   | Yungas andinas del sur             | YAS    |
| Bosques subpolares de Magallanes                  | BSM    | Yungas bolivianas                  | YB     |
| Bosques templados valdivianos                     | BTV    | Yungas peruanas                    | YP     |
| Chaco Seco  | CS     |                                    |        |

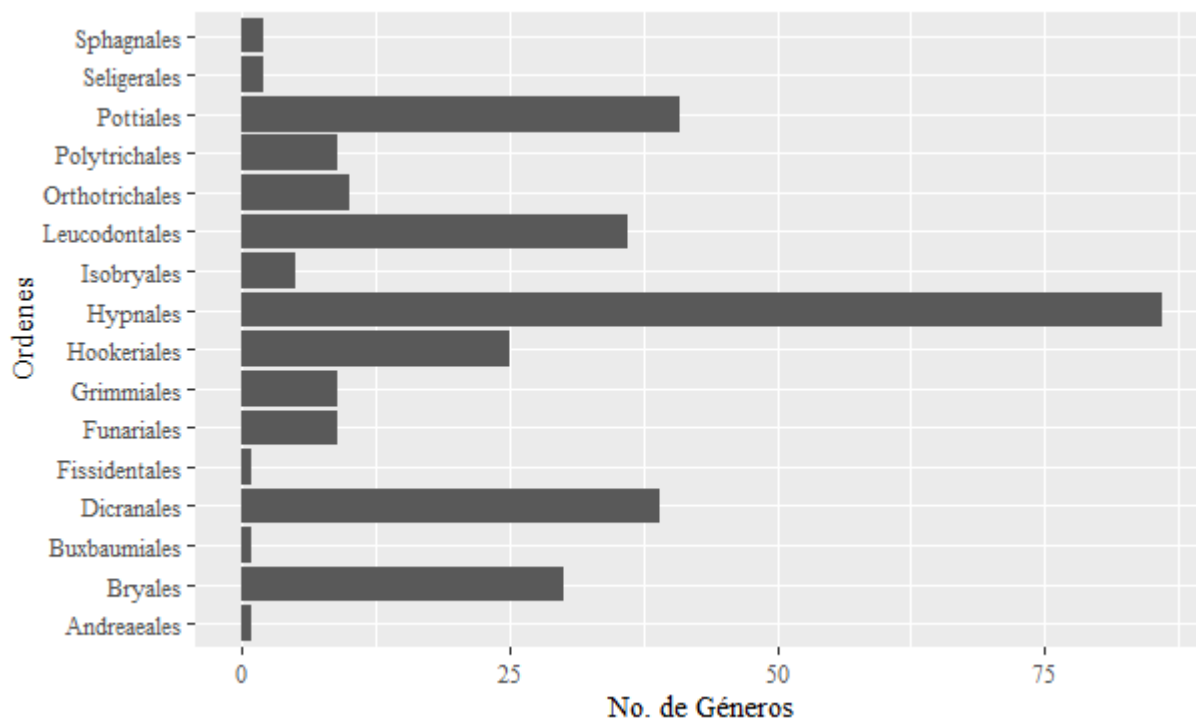
## Resultados

### Distribución general de los registros

Se revisaron 671 artículos, que sumados a las bases de datos obtenidas generaron un conteo total de 50.489 registros dentro de la Cordillera de los Andes, a una altitud mayor o igual a 1.500 m. (Ver Anexo B). Se registraron un total de 3 clases, 16 Órdenes, 66 Familias y 306 Géneros, el país o unidad política con mayor número de géneros de briofitos es Bolivia con 243 géneros, seguida de Colombia (239), Ecuador (220), Perú (187), Venezuela (169), Argentina (90) y Chile (57). En Adición, el país con mayor aporte de registros es Colombia (21.602), mientras que Argentina y Chile presentaron el menor número de registros, únicamente 363 y 319 respectivamente. Se reportó también una actualización a nivel taxonómico de 105 géneros, pasando de sinónimos a aceptados y 2 cambios a nivel de familias.

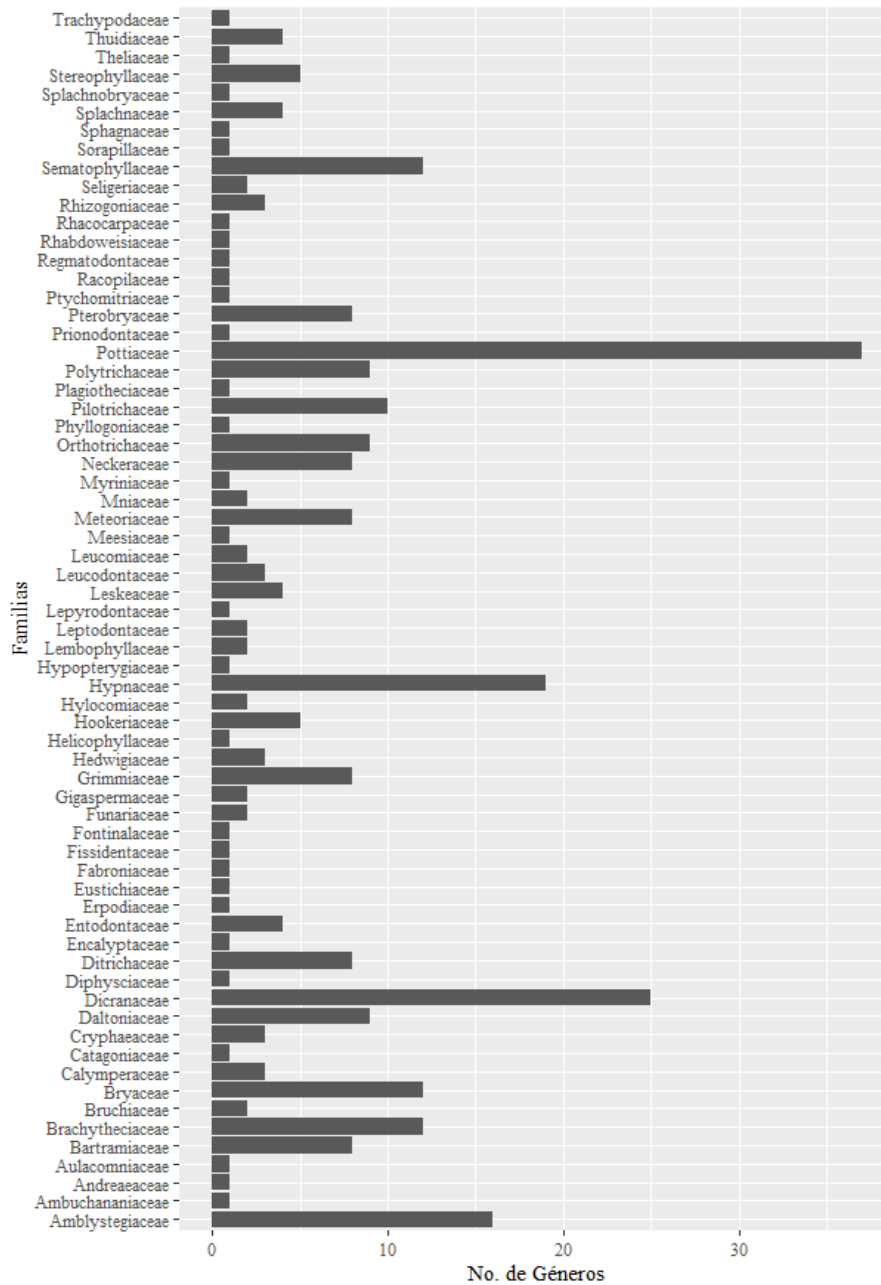
La distribución de los registros dentro de la base de datos refleja que, la clase Bryopsida presentó 48.874 registros, el orden Hypnales (8.693), familia Dicranaceae (6.832) y el género *Campylopus* (3.693), siendo estos los taxones con el mayor número de registros dentro del área de estudio. En contraparte, el orden Buxbaumiales, y las familias Sorapillaceae, Plachnobryaceae, Erpodiaceae fueron los taxones superiores con menor cantidad de registros, mientras que, para géneros, se identificaron 13 taxones con un registro único. Sin embargo, no se catalogaron como endemismos pues se tratan de puntos únicos y no de una serie de registros en un área delimitada. Asimismo, debido a la incertidumbre de presentarse un registro por debajo de la altura mínima del área de estudio, se reservó la catalogación como endémicas. Respecto a la riqueza dentro de los taxones, se encontró que la clase Bryopsida presentó el mayor número de géneros, 303 en total, mientras que Andreaeopsida y Sphagnopsida contaron con 1 y 2 respectivamente, además estas dos últimas clases con un solo orden y familia.

La distribución de la riqueza dentro de los órdenes mostró que el orden Hypnales (de la clase Bryopsida) presentó un conteo de 86 géneros, seguido de los órdenes Dicranales y Pottiales con 41 y 39 respectivamente, en contraparte los órdenes con menor número de géneros fueron los Andreaeales, Buxbaumiales y Fissidentales con un género cada uno (Figura 4). Por otra parte, los órdenes con mayor número de familias son Hypnales (16) con la familia Hypnaceae con el mayor número de géneros; Bryales (8) con Bryaceae como la familia con el mayor número de géneros; y Leucodontales con 8 familias siendo las familias Meteoriaceae, Neckeraceae y Pterobryaceae las más ricas dentro del orden, mientras que Seligerales, Fissidentales, Andreaeales, Buxbaumiales, Polytrichales cuentan con una familia cada uno, dentro de esta organización orden-familia (Ver Anexo C).



**Figura 4.** Número de géneros dentro de los órdenes trabajados.

La riqueza de géneros a nivel de familia dentro de la Cordillera de los Andes mostró que la familia Pottiaceae presenta el mayor número de géneros, 37 en total, seguida de la familia Dicranaceae con 25 géneros respectivamente (Figura 5). Por último, se reconocieron 29 familias con un único género, entre las que se encuentran Splachnobryaceae, Theliaceae, Eustichiaceae, Orthostichellaceae, Regmatodontaceae, Trachypodaceae, Fontinalaceae, Helicophyllaceae, Sorapillaceae (Figura 5, ver Anexo B).



**Figura 5.** Número de géneros presentes dentro de las distintas familias. No se presenta una organización, sin embargo, se proporciona información complementaria de las familias en los órdenes en el Anexo C. Fuente: Esta investigación.

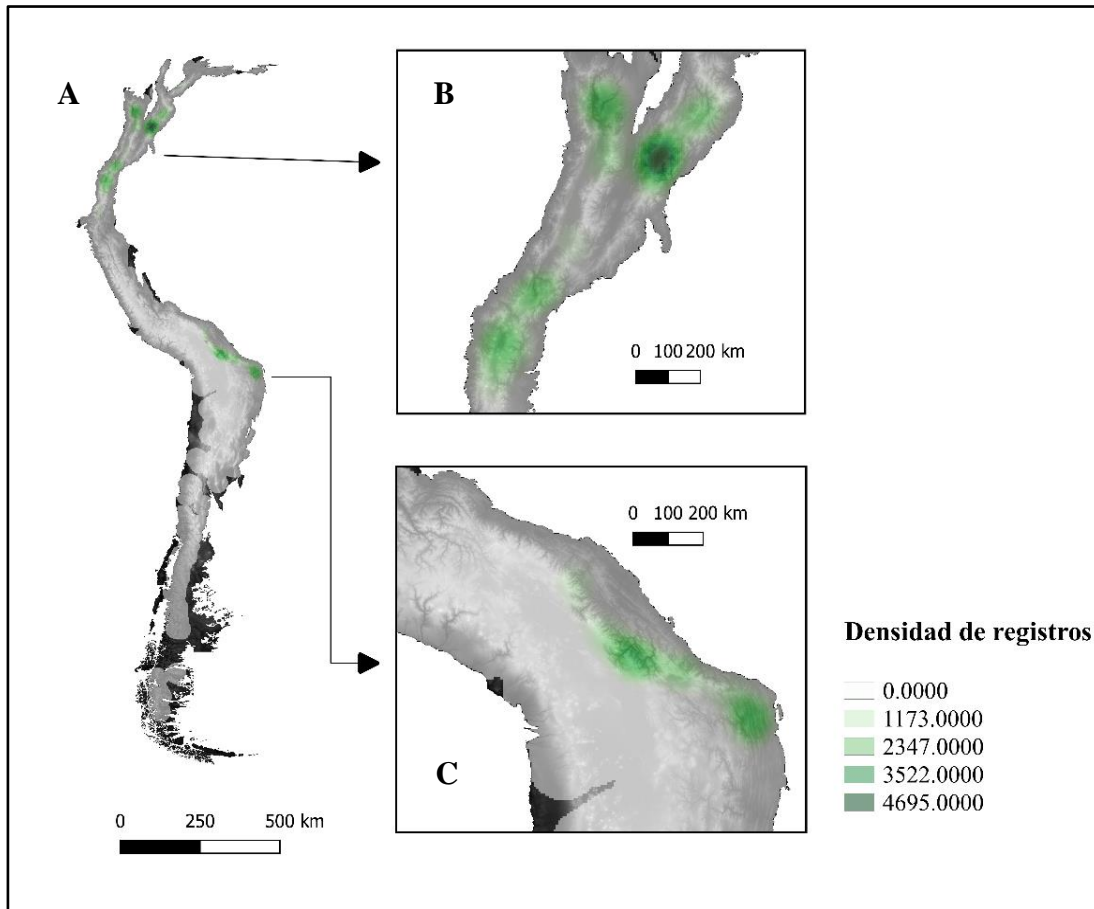
El posicionamiento de los registros no presenta una distribución uniforme en la extensión total de la Cordillera de los Andes. Siguiendo un conteo se encontró que la región centro cuenta con el muestreo más intenso con 26.127 registros, seguida del norte con 23.811 y por último la

región sur con 551. Asimismo, el número de taxones presente en estas tres regiones de la cordillera muestran una mayor riqueza para el centro de la cordillera general (Tabla 2).

**Tabla 2.** Conteo taxones y registros por niveles taxonómicos. Los datos corresponden a una altura mayor o igual a los 1500 metros de altura. Se presenta el número de Clases, órdenes, familias y géneros en cada una de las tres secciones de la Cordillera de los Andes. Se presenta el número total de registros por sección.

| <b>Nivel taxonómico</b> | <b>Norte</b> | <b>Centro</b> | <b>Sur</b> |
|-------------------------|--------------|---------------|------------|
| Clase                   | 3            | 3             | 2          |
| Orden                   | 16           | 16            | 14         |
| Familias                | 62           | 62            | 37         |
| Géneros                 | 252          | 272           | 101        |
| No. Registros           | 23.811       | 26.127        | 551        |

En la visualización de los registros mediante los mapas de calor o mapas de densidad de puntos, se pueden identificar tres zonas con una alta densidad en la región norte y centro de la cordillera: La primera zona se ubica en el norte de Colombia, y corresponde a la región central de la Cordillera Oriental de Colombia. Además, esta zona cuenta con la mayor densidad de registros y se solapa con el departamento de Cundinamarca, de ahí se desprenden tres áreas secundarias con densidad media de registros, la primera hacía sección norte de las cordilleras Central y Occidental en Colombia, especialmente en Antioquia y la segunda se desplaza hacia el norte en la misma Cordillera Oriental (Figura 6B); la segunda zona de alta densidad comprende dos países y se ubica justo antes de la división en las tres cordilleras colombianas, es decir en el sur de Colombia y en el norte de Ecuador, esta zona se superpone principalmente con el departamento de Nariño (COL) y la provincia de Cotopaxi (ECU) (Figura 6B); La tercera zona de alta densidad se encuentra en el centro y norte de la cordillera oriental de Bolivia en los departamentos de La Paz y Cochabamba (Figura 6C). En menor medida, se identifican dos zonas con densidad de registros sobresalientes, en el sur de Ecuador y occidente de Venezuela (Figura 6B). Se resalta también que los países de Argentina, Chile y Perú no presentan zonas importantes de densidad de registro (Figura 6A).



**Figura 6.** Densidad general de registros. Las celdillas en la imagen corresponden a: A) Ampliación de las áreas de mayor densidad en la región norte de la cordillera. B) Ampliación de sección central de la cordillera con puntos de alta densidad. En blanco se muestran las zonas con baja densidad y en verde oscuro la mayor densidad. La densidad de registros hace referencia al número de registros presentes por píxel.

A nivel de ecorregiones en la delimitación del área de estudio, se identificaron ocho biomas, de los cuales el Bosque húmedo tropical y subtropical de hoja ancha son los mejor representados con 30.023 registros, siendo además sobre el cual las zonas de gran densidad se superponen; dentro de la cordillera se identificaron también 112 ecorregiones, de las cuales únicamente 33 contaron con registros tras la intersección con la base de datos. Estos últimos se agruparon en 17 ecorregiones basadas en descripciones del hábitat y agrupaciones dadas en los ShapeFile de Olson y colaboradores (2001); así, los bosques montanos fueron los mejor representados con 21.296 registros (Tabla 3). Por último, se identificaron dos tipos de regiones sin un bioma específico, hielo y rocas (1 registro) y un lago (9 registros) el cual corresponde al lago Titicaca.

La distribución de los taxones dentro de las ecorregiones mostró que la clase Bryopsida se encuentra en todos los biomas presentes en el área de estudio, mientras que Andreaeopsida y Sphagnopsida se encuentran en cuatro y tres biomas (respectivamente): Bosques húmedos de hoja ancha tropicales y subtropicales, Bosque secos de hoja ancha tropicales y subtropicales y Pastizales y matorrales de montaña, siendo los Bosques templados de hoja ancha y mixtos los únicos en los que no se identificaron registros pertenecientes a la clase Sphagnopsida. A nivel de órdenes, y familias, los Pastizales y matorrales de montaña y Bosques húmedos tropicales y subtropicales de hoja ancha (en este orden) presentan el mayor número de taxones, pero a nivel de géneros los Bosques húmedos de hoja ancha tropicales y subtropicales, presentan el mayor conteo (Tabla 3), mientras que los Pastizales, sabanas y matorrales templados presentaron el menor número de taxones, siendo únicamente 2, los géneros *Fissidens* y *Racomitrium*.

**Tabla 3.** Conteo de registros y riqueza taxonómica en los biomas y ecosistemas de la cordillera.

| <b>Bioma</b>  | <b>Clase</b> | <b>Orden</b> | <b>Familia</b> | <b>Género</b> | <b>No. Registros</b> |
|---|--------------|--------------|----------------|---------------|----------------------|
| <b>Bioma No Específico</b>                                      | <b>1</b>     | <b>5</b>     | <b>5</b>       | <b>6</b>      | <b>10</b>            |
| Lago  | 1            | 5            | 5              | 6             | 9                    |
| Roca y Hielo  | 1            | 1            | 1              | 1             | 1                    |
| <b>Bosques Húmedos Tropicales y Subtropicales de Hoja Ancha</b> | <b>3</b>     | <b>16</b>    | <b>64</b>      | <b>282</b>    | <b>30.023</b>        |
| Bosque Húmedo tropical y Subtropical                            | 1            | 7            | 10             | 10            | 16                   |
| Bosque montano (Húmedo)   | 3            | 16           | 62             | 255           | 21.296               |
| Yungas  | 3            | 15           | 56             | 228           | 8.711                |
| <b>Bosques Mediterráneos, Bosques y Matorrales</b>              | <b>1</b>     | <b>4</b>     | <b>5</b>       | <b>5</b>      | <b>15</b>            |
| Matorral  | 1            | 4            | 5              | 5             | 15                   |
| <b>Bosques Secos de Hoja Ancha Tropicales y Subtropicales</b>   | <b>3</b>     | <b>15</b>    | <b>53</b>      | <b>190</b>    | <b>5.126</b>         |
| Bosque seco   | 3            | 15           | 53             | 190           | 5.126                |
| <b>Bosques Templados de Hoja Ancha y Mixtos</b>                 | <b>2</b>     | <b>14</b>    | <b>25</b>      | <b>50</b>     | <b>273</b>           |
| Bosque subpolar   | 1            | 6            | 8              | 8             | 9                    |
| Bosque templado valdiviano                                      | 2            | 14           | 25             | 49            | 264                  |
| <b>Desiertos y Matorrales xéricos</b>                           | <b>1</b>     | <b>12</b>    | <b>33</b>      | <b>92</b>     | <b>665</b>           |
| Desierto  | 1            | 12           | 29             | 82            | 631                  |
| Matorral desértico  | 1            | 10           | 14             | 20            | 34                   |
| <b>Pastizales y Matorrales de Montaña</b>                       | <b>3</b>     | <b>15</b>    | <b>62</b>      | <b>253</b>    | <b>14.289</b>        |
| Estepa  | 1            | 5            | 6              | 10            | 19                   |
| Matorral de alta montaña  | 1            | 7            | 9              | 16            | 30                   |
| Paramo  | 3            | 15           | 60             | 217           | 9.396                |
| Puna central  | 3            | 14           | 49             | 166           | 1.789                |
| Puna Húmeda Chilena   | 3            | 15           | 43             | 144           | 2.389                |
| Puna seca   | 3            | 14           | 33             | 94            | 666                  |

| <b>Bioma</b>   | <b>Clase</b> | <b>Orden</b> | <b>Familia</b> | <b>Género</b> | <b>No. Registros</b> |
|--|--------------|--------------|----------------|---------------|----------------------|
| <b>Pastizales, Sabanas y Matorrales Templados</b>                  | <b>1</b>     | <b>2</b>     | <b>2</b>       | <b>2</b>      | <b>3</b>             |
| Estepa templada  | 1            | 2            | 2              | 2             | 3                    |
| <b>Pastizales, Sabanas y Matorrales Tropicales y Subtropicales</b> | <b>1</b>     | <b>11</b>    | <b>24</b>      | <b>40</b>     | <b>85</b>            |
| Chaco Seco   | 1            | 11           | 24             | 40            | 85                   |

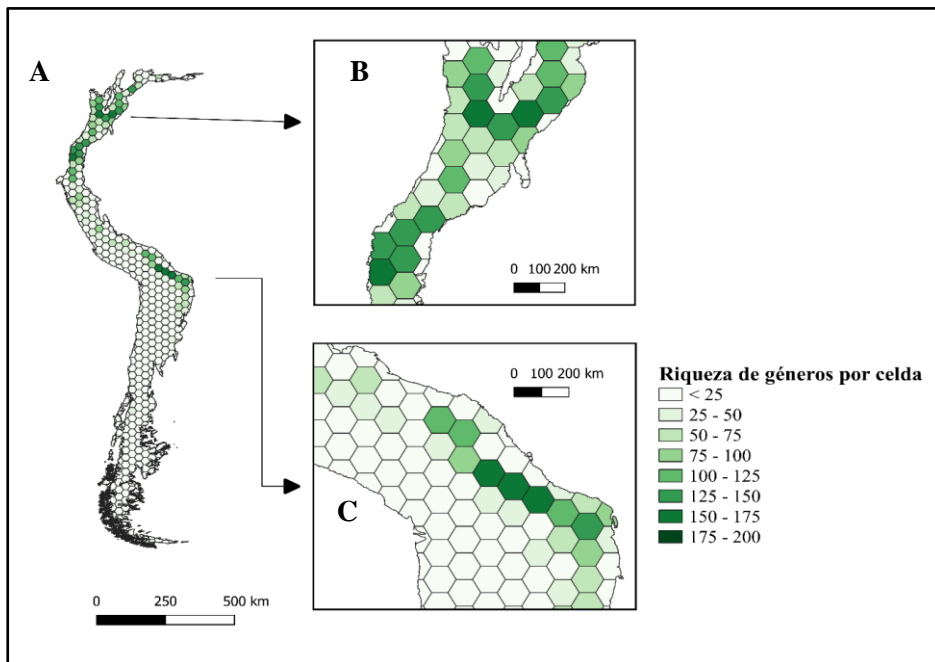
Es importante resaltar que los taxones superiores con mayor riqueza de géneros dentro de cada bioma varían. Así, a nivel general, el orden Hypnales es el más rico en los biomas presentes, a excepción de los “Bosques mediterráneos, bosques y matorrales” y “Pastizales y matorrales de montaña” en los cuales el orden Bryales y Fissidentales presenta el mayor número de géneros; en los “Desiertos y matorrales xéricos”, el orden Pottiales, especialmente la familia Pottiaceae es el más rico; Los “Pastizales, sabanas y matorrales tropicales y subtropicales” presentan al orden Leucodontales como el más rico. A nivel de familias, Pottiaceae es la más numerosa en los 8 biomas estudiados, mientras que las familias Fissidentaceae y Grimmiaceae son unas de las más ricas en los biomas “Bosques mediterráneos, bosques y matorrales” y “Pastizales, sabanas y matorrales templados”; para el caso del bioma “Bosques templados de hoja ancha y mixtos” las familias con mayor número de géneros son Orthotrichaceae y Polytrichaceae. Por último, a nivel de géneros se presenta una mayor variación, únicamente se presentan dos géneros con alta riqueza en más de un bioma. *Fissidens* se encuentra en todos los biomas a excepción de los no específicos, seguido de *Philonotis* y *Grimmia*; mientras que se identificaron 48 géneros que se encuentran en solo un bioma, especialmente los Bosque húmedos tropicales y subtropicales de hoja ancha. A nivel de ecorregiones, se observa un patrón similar, se identificaron 47 géneros presentes en una sola ecorregión, dentro de este grupo, la ecorregión con más géneros fueron los Bosques montanos (22 géneros únicos) seguidos de las Yungas con 11 géneros únicos. Mientras que las Punas centrales contaron con 1 género único.

### **Riqueza de géneros en la cordillera**

La organización de la riqueza de géneros mediante una grilla hexagonal mostró resultados similares a la visualización de densidad de registros, pero permitió observar características de la composición de la riqueza dentro de las zonas de alta densidad de registros. La mayor riqueza de géneros se encontró en la región norte y centro, ambas cuentan con una riqueza mucho mayor al sur. Sin embargo, se observa que, en las tres zonas identificadas, la riqueza es similar, entre 150 y 175 géneros (Figura 7).

En Colombia, las tres cordilleras presentan una alta riqueza taxonómica, principalmente en sus respectivas regiones norte. En comparación a las cordilleras Central y Occidental, la Cordillera Oriental es la más rica a nivel de géneros, especialmente en Boyacá y Cundinamarca. Comparando la riqueza en estas tres vertientes, se puede observar que, seguida de la Cordillera Oriental, la

Cordillera Central cuenta con el mayor número de géneros (Figura 7B). En Ecuador se observa una alta riqueza para la extensión general de la cordillera, pero se resalta la provincia de Cotopaxi, Tungurahua y parte de Bolívar como la zona más importante según el número de géneros presente en la región Andina del país (Figura 7A y 6B); por último, en Bolivia, se identificó las zonas correspondientes a Cochabamba y La Paz como las zonas con más géneros (Figura 7 C). Al igual que en la visualización de densidad, la región sur de la cordillera mostró un número de géneros menor a 50 a nivel general, pero se resaltan dos zonas con un número de géneros un poco mayor al general observado de la región sur, la primera por Cajamarca, Tucumán y Salta para Argentina y la segunda por Noble y Linares de Chile y Neuquén de Argentina (Figura 7A).



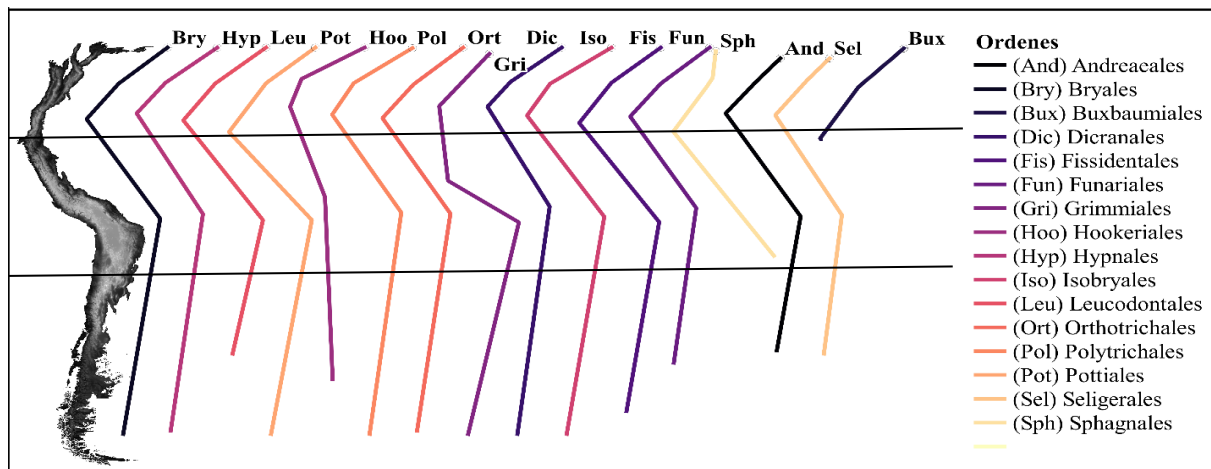
**Figura 7.** Riqueza de géneros de los Andes representada en una grilla hexagonal. Se identificó el número de géneros presentes dentro de cada hexágono. A corresponde a la vista general de la extensión. B y C, son aumentos de las zonas de mayor riqueza.

Siguiendo la división de la cordillera en tres regiones, se identificó el índice de similaridad de Jaccard realizado entre las regiones norte, centro y sur, encontrando que la composición taxonómica en los niveles trabajados es más similar entre las regiones norte y centro que en las combinaciones centro-sur o norte-sur. Se observa también que la región sur es más similar en su composición taxonómica a la región centro que al norte, a excepción de familias y órdenes, pues en estos dos casos, la región sur es más similar a la región norte (Tabla 4).

**Tabla 4.** Similaridad de Jaccard entre las regiones norte, centro y sur de la Cordillera de los Andes. Las comparaciones se realizaron en cinco niveles taxonómicos. "\*" identifica el índice de similitud más alto para cada nivel taxonómico.

|              | Clases     | Orden | Familia     | Género      |
|--------------|------------|-------|-------------|-------------|
| Norte-Centro | 1*         | 1*    | 0.75747508* | 0.74086379* |
| Norte-Sur    | 0.66666667 | 0.875 | 0.35164835  | 0.30258303  |
| Centro-Sur   | 0.66666667 | 0.875 | 0.38129496  | 0.33691756  |

Dentro de las diferencias entre las tres divisiones de la Cordillera de los Andes, la región centro cuenta con el mayor número de taxones en casi todos los niveles estudiados (Tabla 2); los órdenes restantes se distribuyen en casi toda la extensión, a excepción de los Sphagnales pertenecientes al orden Sphagnopsida, estos se extienden casi hasta el límite de la división centro-sur; en los Buxbaumiales, la extensión abarca toda la región norte y solo una parte del centro, indicando que tiende a presentarse más hacia latitudes positivas (Figura 8). A un nivel taxonómico inferior, la región Centro presenta la mayoría de las familias, careciendo únicamente de: Fontinalaceae, Helicophyllaceae, Meesiaceae, Theliaceae las cuales se encuentran en la región norte (Ver Anexo D), Asimismo, la región norte también carece de algunas familias, por ejemplo, el taxón Gigaspermaceae se encuentra solo en el centro y sur de la cordillera (Ver Anexo D). Por último, a nivel de género, en la región central se identificaron 20 géneros únicas, norte con 24 y sur con 4.



**Figura 8.** Extensión de los órdenes en la cordillera. Las líneas horizontales representan la separación entre Norte, Centro y Sur.

De los Órdenes trabajados, Bryales cuenta con la extensión latitudinal más larga, con el género *Pyrrhobryum* y *Philonotis* como lo más extensos, seguidas de *Rigodium* y *Breutelia*, cada una con poco más de 59° de extensión, estos géneros se encuentran en las tres regiones norte, centro y sur y su extensión es mucho mayor al promedio, 17.28365454°. A pesar de que se encuentran géneros con extensiones muy amplias o bajas, estas extensiones tienden a no superar los 30° independientemente de la zona en la que se encuentren.

### Riqueza en las Ecorregiones

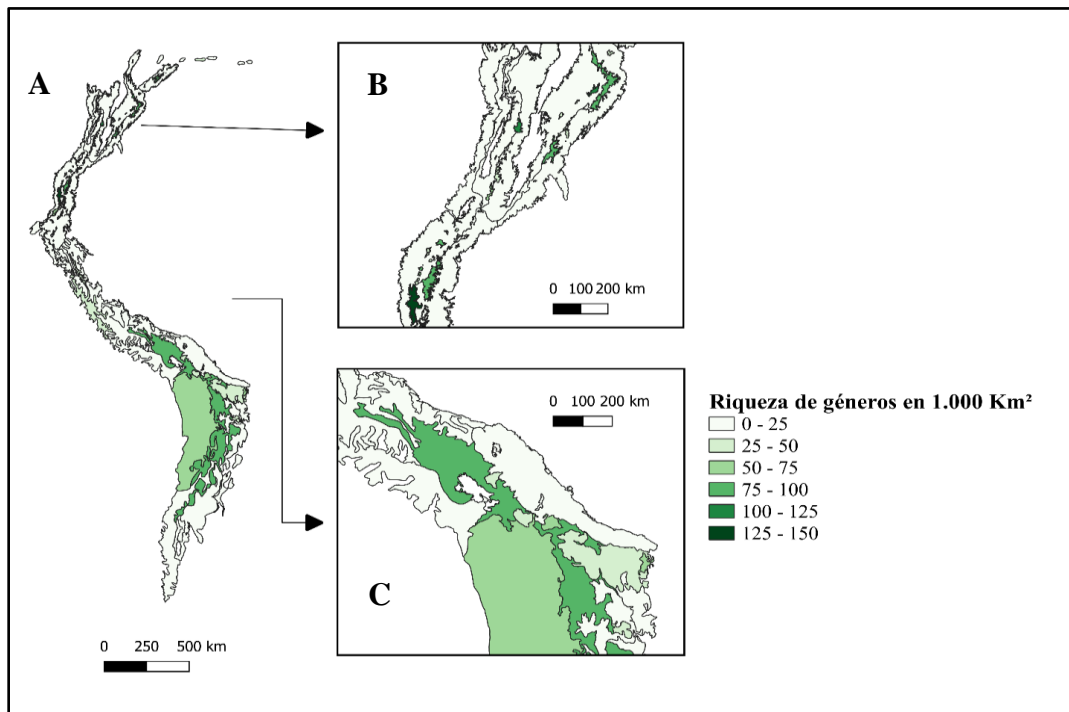
Dada la delimitación del área de estudio y problemas de submuestreo presentes en la región sur de la cordillera, no se contó con información suficiente para identificar la riqueza estimada en 1.000 km<sup>2</sup> en todas las ecorregiones presentes. Por tanto, se realizó la estimación para cuatro biomas: i), Bosques húmedos de hoja ancha tropicales y subtropicales, ii) Bosques secos de hoja ancha tropicales y subtropicales, iii) Pastizales y matorrales de montaña, iv) Desiertos y matorrales xéricos, los cuales abarcan las regiones norte y centro en su totalidad y parte de la región sur. Las regresiones lineales Géneros(log)-Área(log) para los biomas mostraron un R<sup>2</sup> positivo para tres de los cuatro biomas, Bosques húmedos de hoja ancha tropicales y subtropicales, presentó el R<sup>2</sup> más alto es decir la relación de riqueza y el área se encuentra mejor explicada; sin embargo, los Desiertos y matorrales xéricos presentaron un R<sup>2</sup> negativo (Tabla 5) y no explicaría con mucha precisión la relación (Martínez Rodríguez, 2005). Debido a esto y a la poca información presente, se procedió a retirar a este Bioma del mapa de la riqueza taxonómica por área estándar. Por otra parte, los valores Z extraídos de las regresiones lineales realizadas para los biomas, muestran que la mayor variación de géneros según el área se encuentra en el bioma Bosques húmedos de hoja ancha tropicales y subtropicales, mientras que los Pastizales y matorrales de montaña, no presentan tanta variación respecto al área.

**Tabla 5.** Valor Z obtenido de la regresión lineal Géneros(log)-Área(log). Se presenta el valor R<sup>2</sup> ajustado de la regresión lineal para los cuatro biomas.

| Bioma  | Valor Z | R <sup>2</sup> |
|--|---------|----------------|
| Bosques húmedos de hoja ancha tropicales y subtropicales | 0.7389  | 0.4912         |
| Bosques secos de hoja ancha tropicales y subtropicales   | 0.5052  | 0.2122         |
| Pastizales y matorrales de montaña                       | 0.1098  | 0.0973         |
| Desiertos y matorrales xéricos                           | 0.694   | -0.858         |

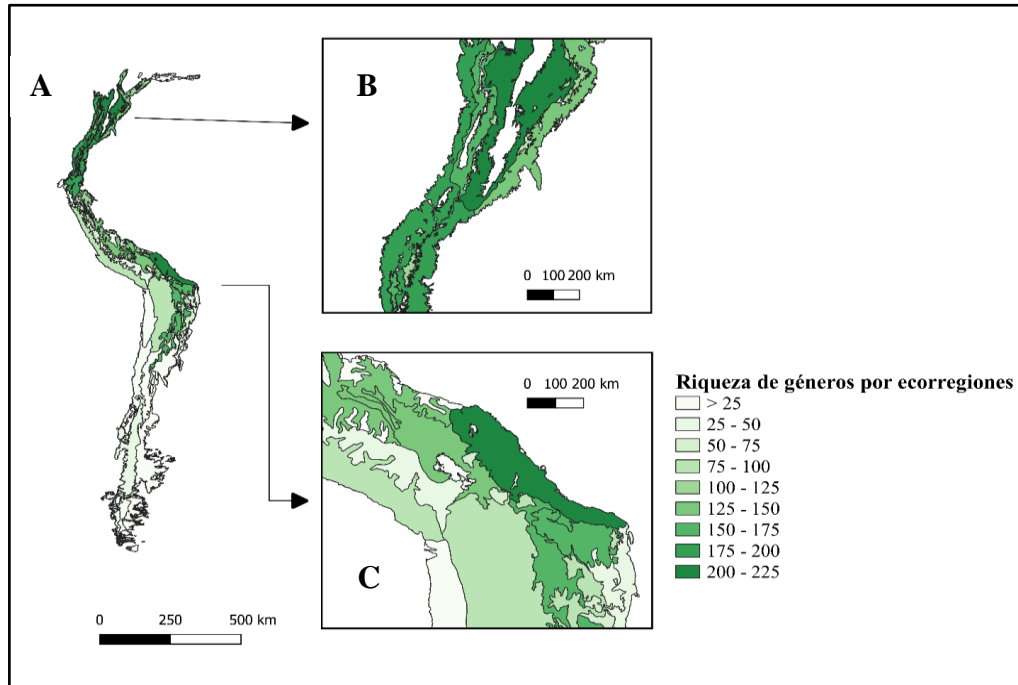
A nivel particular, se encontró que las ecorregiones con mayor riqueza de géneros cada 1.000 km<sup>2</sup> corresponden a los Páramos de los andes del norte y centro, seguidas de las Punas húmedas, andinas y secas (Figura 9 B). En contraparte, la región de Bosques amazónicos que se solapa sobre el flanco oriental de la cordillera, Bosques secos y los Bosques húmedos del Catatumbo, presentaron una baja riqueza (Figura 9), de igual forma se observa que los Bosques

montanos presentes en la cara oriental de la cordillera muestran una menor riqueza de géneros por área estándar junto a sus similares en las caras occidentales y Bosques montanos de los valles vistos en las tres vertientes de la cordillera en Colombia. En general, se observó que, en los biomas trabajados, las ecorregiones pertenecientes a las zonas tropicales y subtropicales de la cordillera presentan una mayor riqueza. No obstante, es importante resaltar que estas regiones mencionadas presentaron una menor densidad de registros.



**Figura 9.** Patrones de la riqueza en las ecorregiones de la cordillera. Se estandarizó el área a 1.000 km<sup>2</sup> por ecorregión usando una modificación del modelo especies-área de Arrhenius (2921). B y C) Corresponden a aumentos de las ecorregiones más pequeñas y poco perceptibles en el mapa general.

El mapa de riqueza de géneros por área estándar (Figura 9) es diferente al generado a partir de la riqueza sin estandarizar el área a 1.000 km<sup>2</sup> (Figura 10). En las regiones como las Yungas peruanas, la Puna andina y la Puna húmeda se presenta un número de géneros similar entre ellas independientemente de las diferencias que se puedan presentar entre estas ecorregiones, se observa también que para estas ecorregiones se observa mayor riqueza cuando no se estandariza el área. Otro cambio notable se observa en la Puna seca, esta mostró una densidad de géneros mayor al observarse en el área estándar trabajada. Sin embargo, para las ecorregiones dentro del bioma de Pastizales y matorrales de montaña la riqueza no varía tanto en la medida en que se modifica el área de la ecorregión gracias a su valor Z (Tabla 3). En la región sur, en las ecorregiones de Montes altos y estepas (Estepas andinas septentrionales) se observa un patrón similar al de la Yunga seca, una menor variación de la riqueza en función del área, pues estas áreas más grandes presentan en general una menor riqueza taxonómica.



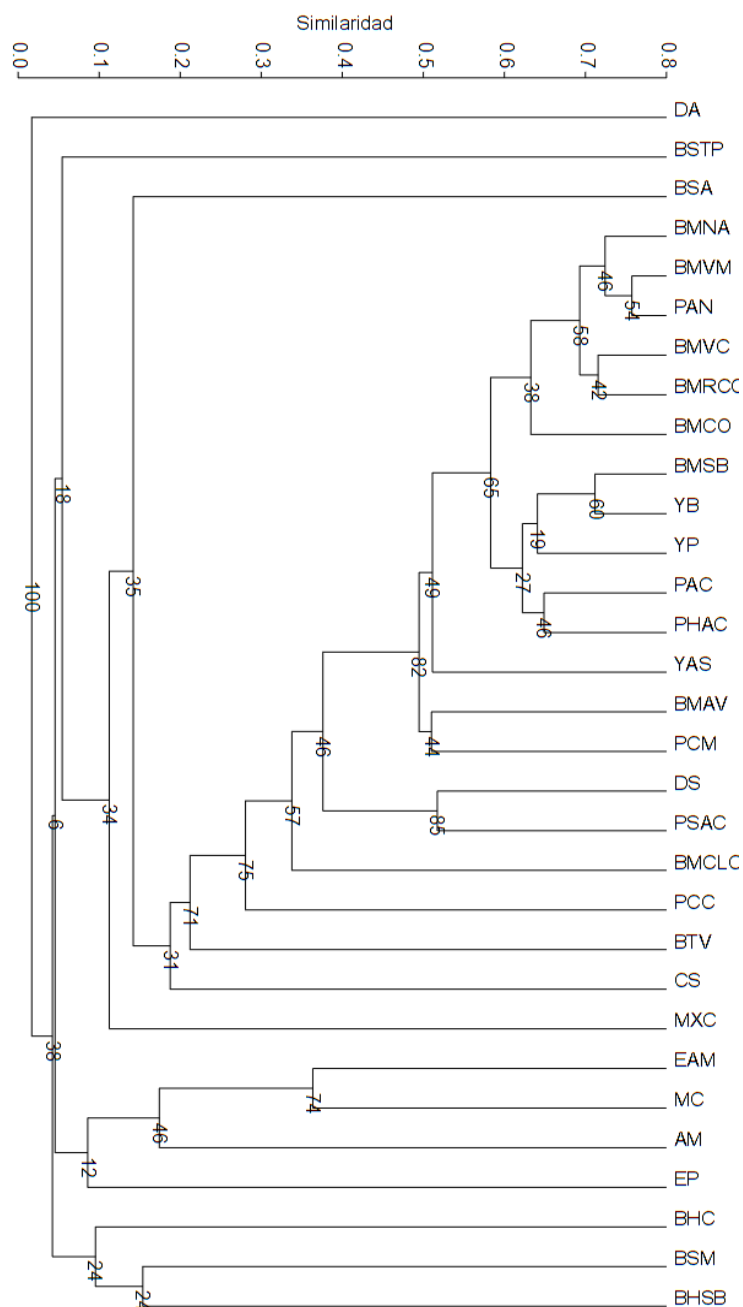
**Figura 10.** Patrones de distribución de los géneros en las ecorregiones No se presenta un área estándar. A) Corresponde a la vista general de las ecorregiones. B y C) corresponden a ampliaciones de la cordillera.

Observando a nivel general el mapa de riqueza taxonómica sin estandarización del área (Figura 10), el número de géneros aumenta siguiendo una línea en sentido norte a sur que cambia de la zona centro a oriente. En el norte, específicamente en Colombia, los géneros aumentan su diversidad en los Bosques montanos del Valle del Magdalena presente entre la Cordillera Oriental y Central de Colombia, y en menor medida en la cara occidental de la Cordillera Occidental colombiana; en el norte de la región centro de la Cordillera de los Andes general, la riqueza se concentra en la cara occidental de la Cordillera Oriental de Colombia (Bosques montanos andinos del Valle de Magdalena) sin mucha diferencia de los Bosques montanos andinos del occidente, a partir de este punto, la riqueza de géneros se empieza a concentrar en el flanco Oriental de la Cordillera de los Andes general.

Respecto a la composición de géneros en estos movimientos centro-oriente a oriente, parece no ocurrir de una forma tan evidente en la composición pues la similaridad no es muy alta en las ecorregiones en las que se ve este movimiento latitudinal (Figura 10 y Figura 11); es decir la riqueza de géneros sí tiende a ser un poco más similar entre las ecorregiones que se encuentran cercanas entre sí longitudinalmente (organizadas de oriente a occidente) y con características similares que aquellas con las que colindan latitudinalmente.

En las organizaciones norte-sur, no se guarda una similaridad muy alta entre las ecorregiones vecinas latitudinales (vistas como ecorregiones organizadas de norte a sur) en

comparación a sus vecinas longitudinales (al menos en la región norte). Se observa que los Bosques montanos del Valle del Magdalena, Valle del Cauca y Bosques montanos de la cordillera orientales son en general más similares entre sí que sus vecinos latitudinales: Los Bosques montanos andinos de Venezuela y Bosque montanos reales de la cordillera oriental, Sin embargo, sí se observa una similitud un poco más alta entre los Bosque montanos del Valle de Magdalena y los Bosques montanos Reales de las Cordillera Oriental (Ver Anexo E, Figura 11). En el centro, si se observan algunos casos de similitud entre vecino latitudinales un poco más visibles, por ejemplo, la Puna andina central y la Puna húmeda son más similares entre sí que con las Yungas peruanas y Puna seca; esto se observa también en la organización Yungas peruanas, bolivianas y el Bosque montano seco boliviano, las cuales son bastante similares entre sí (Figura 11). Sin embargo, esta similitud entre ecorregiones vista como vecinas latitudinales difiere en los Desiertos de Sechura y Ataca, los cuales pese a estar colindando entre sí latitudinalmente y presentar cualidades similares al ser xéricos, presentan un índice de similitud de Jaccard bajo (Figura 11, Ver Anexo E).

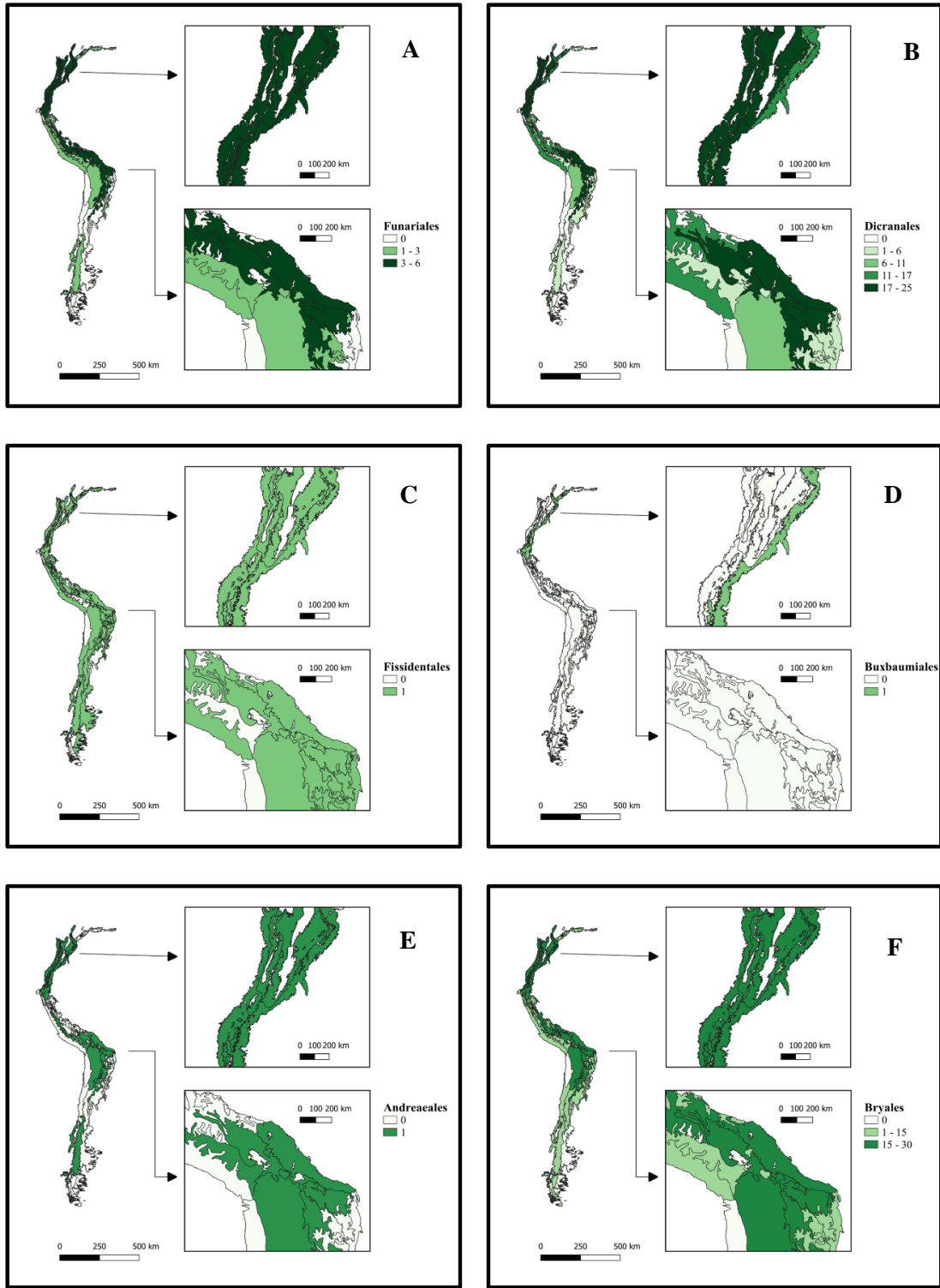


**Figura 11.** Dendrograma de los índices de similaridad de Jaccard en las ecorregiones. Se realizó un bootstrap igual a 1.000, para proporcionar peso a las uniones tipo UPGAM. El significado de los acrónimos se encuentra al final de la Metodología.

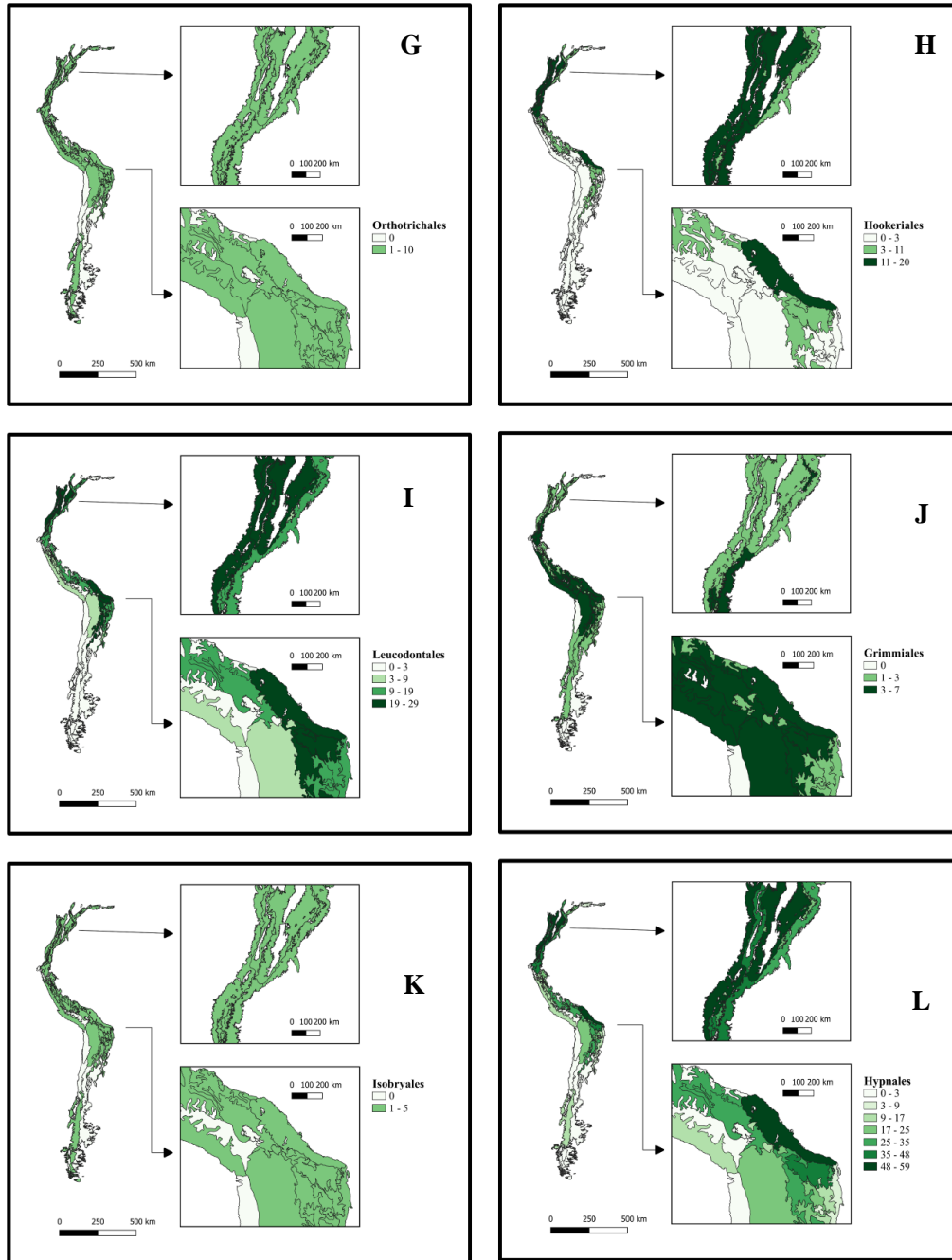
La distribución de los géneros en la Cordillera de los Andes a nivel taxonómico superior permitió observar mejor los patrones de distribución. Dentro de los 16 órdenes presentes; únicamente los Bryales se encuentran en casi todas las ecorregiones (Figura 12F), una distribución similar se observa en Buxbaumiales, este se encuentra en ecorregiones denominadas por Bosques

montanos y tiende a presentarse en las caras orientales de la cordillera general (Figura 12D). De forma general, los órdenes presentan una uniformidad general dentro de la extensión del área, pero guardan siempre una o dos regiones en las cuales la riqueza es mayor. Estas regiones en las que la riqueza tiende a ser más alta se ubican en el norte y centro-norte de la Cordillera de los Andes general, especialmente en las zonas altas del sistema como los Páramos, insinuando una relación con las con la latitud y altitud.

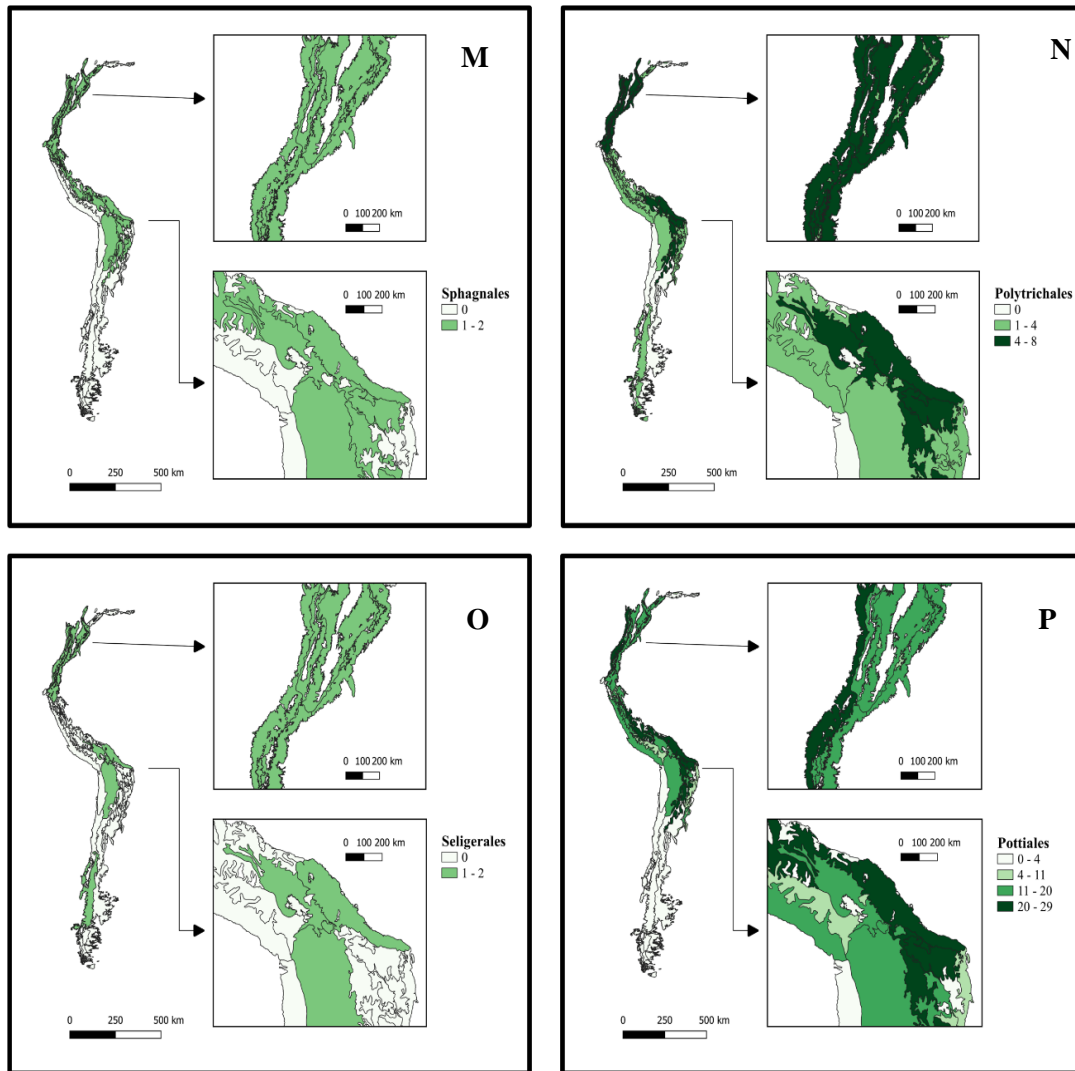
Se observó que las regiones con mayor riqueza fueron las regiones húmedas y tropicales, como las Yungas y los Bosques montanos con excepción del Bosque húmedo del Catatumbo. Las ecorregiones con menor riqueza a nivel de orden fueron las regiones con menor humedad como Bosques secos y las Punas secas. Un caso particular de la distribución fueron los Seligerales (Figura 12O), estos presentan una distribución claramente fragmentada, formaron 3 grandes parches conformados por las ecorregiones de Colombia y Ecuador, la Puna húmeda y la Puna seca, Yungas bolivianas, Bosque seco boliviano.



**Figura 12.** Distribución de géneros en las ecorregiones por grupos taxonómicos mayores (Ordenes).



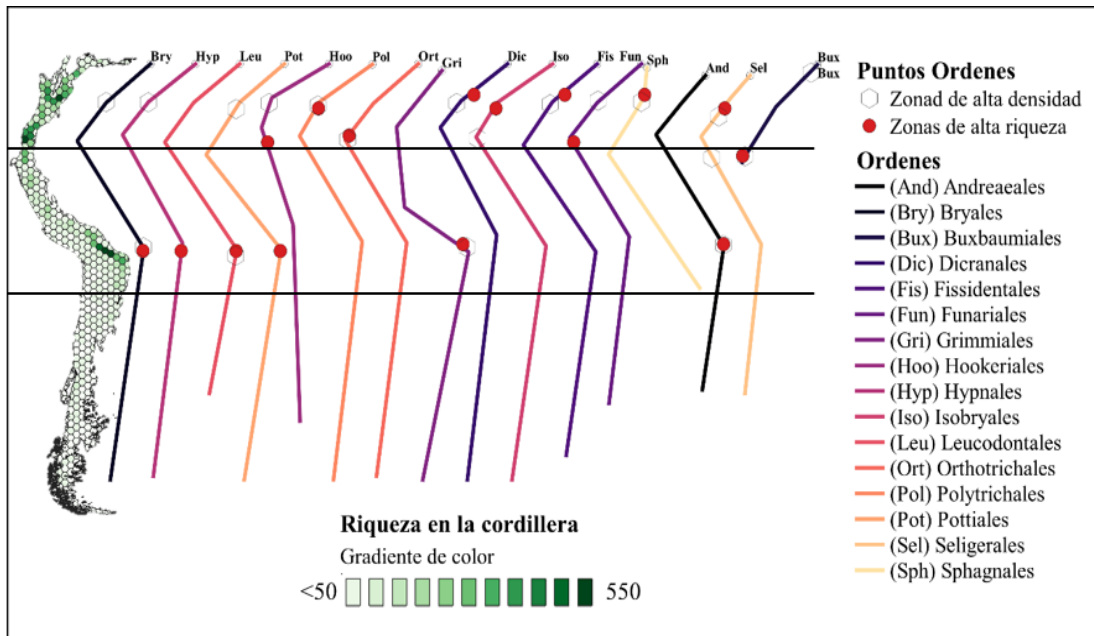
**Figura 12 Continuación.** Distribución de géneros en las ecorregiones por grupos taxonómicos mayores (Ordenes).



**Figura 12 Continuación.** Distribución de géneros en las ecorregiones por grupos taxonómicos mayores (Ordenes).

## Mapa General de la distribución

El mapa de distribución general se realizó para la extensión de los órdenes, se encontró que únicamente los Bryales, Fissidentales, Seligerales y Buxbaumiales, presentan dos puntos de alta densidad de registros; a excepción de los Buxbaumiales ambos puntos de alta densidad se solapan con las zonas de alta riqueza taxonómica presentes en la extensión general de la cordillera. Esta misma concordancia se observa en los órdenes con un solo punto de alta densidad; aquellos en los que no se presenta una concordancia entre la densidad y la riqueza, se observa que estas tienden a estar en alguno de las zonas de alta densidad general y cercanas entre sí o en la misma división ya sea norte o centro; a excepción de los Hypnales y Pottiales. Se rescata también que los Orthotrichales, Isobryales, Seligerales y Buxbaumiales cuentan con su área de mayor densidad en la segunda zona de alta riqueza, correspondiente a Ecuador y Colombia (Figura 12).



**Figura 13.** Mapa general de la extensión de los órdenes de musgos. Se conservan los códigos de los órdenes presentes en la *Figura 8*. Las zonas de alta densidad se calcularon superponiendo la línea de extensión de cada orden sobre su respectivo mapa de densidad de registros.

Las zonas de alta riqueza se encuentran en la región norte o centro y esta tiende a superponerse o estar cerca de las zonas de alta densidad para cada orden. Sin embargo, se presentan algunas excepciones; los Hypnales y Pottiales, presentan estas dos zonas muy separadas, por su parte, las altas densidades de registros para estos órdenes se encuentran en el norte. Por su parte, la alta riqueza de géneros se encuentra en el centro. Si bien estos puntos de alta densidad o riqueza cambian según el orden, siempre se encuentran cercanos a una de las zonas de alta riqueza general. Esta misma superposición ocurre a nivel de familias; Pottiaceae, Hookeriaceae y Selligeraceae las cuales presentan puntos de alta riqueza y densidad separados (Figura 6), siendo estas cercanas (Colombia y Ecuador). Por último, también se observó que la mayoría de estas zonas se encuentran

en la región Centro y solamente un área de alta riqueza en el sur, correspondiente a la familia Lepyrodontaceae.

## **Discusión**

### **Registros en los Andes**

Observando los registros, Colombia, Ecuador y Bolivia se posicionan como los países con mayor número de géneros y registros de musgos, insinuando también intensidad de estudio relativamente alta de la diversidad y riqueza de musgos. Estos países especialmente Colombia y Ecuador, presentan grandes extensiones de biomas húmedos que favorecen una mayor riqueza de esta división (Glime, 2019c). A pesar de que en la regiones más secas como los desiertos de Sechura, Bosque y Punas secas presentan características que pueden ser consideradas como adversas (observando la tendencia de la riqueza hacia regiones húmedas), estos ambientes extremos pueden ser un incentivo a la especiación, de igual forma, ambientes extremos opuestos a estos especialmente los páramos y punas, son considerados un factor de especiación (Aldana et al., 2011), lo cual explicaría esta alta riqueza dentro de la Cordillera de los Andes, especialmente en ecorregiones como bosques montanos, húmeros y ambientes de alta montaña

Basado en los datos trabajados por Churchill y colaboradores (2020) Los géneros de musgos presentes dentro del área de estudio corresponden al 93,10 % de Bolivia, 92,27 % de Colombia, 91,67 % de Ecuador, 79,56 % de los géneros Andinos de Perú y el 76,12% de los musgos de Venezuela. Sin embargo, esta diferencia puede ser explicada debido a que en este trabajo se generó una base de datos con información de distintas fuentes, únicamente con valores georreferenciados que pueden modificar la localización exacta del muestreo, gracias a reportes de coordenadas sin suficiente exactitud o calibración de la herramienta para georreferenciar los registros, además la delimitación altitudinal presente en este trabajo se encuentra 1.000 metros arriba de la trabajada por Churchill y colaboradores (2020). Aun así, para conocer con mayor exactitud la riqueza para áreas en particular como lo serían unidades políticas, se hace necesaria revisiones más especializadas de los muestreos. No obstante, sí se pudo observar de manera general algunos patrones de distribución.

Los resultados obtenidos son similares a las tendencias de musgos neotropicales observadas por Geffert y colaboradores (2013) pues en este trabajo se observó una dominancia del orden Hypnales, mostrando que la Cordillera de los Andes presenta un gran aporte a la riqueza de musgos del continente sudamericano debido a la heterogeneidad espacial característica de los sistemas montañosos (Santander et al., 2003).

La distribución de los registros de musgos en los diferentes biomas presentó una marcada tendencia a aumentar en ambientes tropicales, lo que corresponde a las divisiones norte y centro dentro de este trabajo, especialmente en zonas de montaña como los Bosques húmedos montanos,

dejando a las regiones estacionales con una baja densidad de registros y géneros, y de igual manera un menor número de géneros en biomas estacionales o septentrionales. Estas diferencias tan grandes suponen un sesgo en los muestreos dado por los intereses de los investigadores y al creciente estudio de la ecología de los musgos tropicales (García & Mercado, 2017; Janice M. Glime & Gradstein, 2019). No obstante, se pueden apreciar algunos patrones en la distribución de las familias, por ejemplo, los Pottiales, en especial la familia Pottiaceae presentó mayor diversidad facilitada por su capacidad de retener agua en ambientes, xéricos (Glime, 2019b).

A nivel general, los resultados obtenidos mostraron a las familias Pottiaceae, Dicranaceae, Hypnaceae y Bryaceae como aquellas con el mayor número de géneros y registros presentes en gran variedad de ambientes, gracias a los distintos nichos que se presenta en la Cordillera de los Andes y las características de las especies y géneros como la forma de vida, pues les permite adaptarse y tener mejor eficiencia en la obtención de recursos del ambiente en el que se encuentran (Glime, 2017; Reese et al., 1994). Las familias Pottiaceae y Dicranaceae han sido usualmente relacionadas con ambientes degradados y/o extremos (García Martínez et al., 2016; Rovere & Calabrese, 2011). Al representar estas dos familias cerca del 25 % del total de registros, supone un peso importante en la explicación de la forma del mapa de distribución o densidad de registros. Teniendo en cuenta que la posición de zonas de alta densidad sea similar al mapa de luces nocturnas obtenido de GADM Maps (2018) para la zona de estudio; y que la composición de musgos varía según la perturbación del sitio de muestreo (Lagos-López et al., 2008; Triviño-Cervera & Paola, 2018), se insinúa una relación entre la distribución de la riqueza y los factores antrópicos como los asentamientos humanos, un fenómeno ya visto en otros taxones (Luck, 2007).

### **Riqueza de géneros en la cordillera**

Las zonas de alta riqueza concuerdan con los resultados obtenidos con distintos autores. En la región norte, la Cordillera Oriental Colombiana presenta la mayor riqueza de especies y géneros (Aguirre-c & Rangel-Ch, 2008). En Bolivia, los departamentos presentes en las celdas o grillas que mostraron una gran riqueza han sido reportados previamente como aquellos en los que la diversidad de musgos es alta (Aldana et al., 2009). Además, estas áreas concuerdan con el mapa de densidad de registros generado y el mapa de luces nocturnas (GADM Maps, 2018), el cual muestra zonas con grandes asentamientos humanos. Esta alta riqueza puede estar relacionada a una similitud en las características de los ambientes en los que se presentan, pues según el mapa de ecorregiones (Olson et al., 2001), dichas zonas de alta densidad y riqueza se encuentran en el mismo bioma, Bosques húmedos de hoja ancha tropicales y subtropicales, los cuales cuentan con una serie de características ambientales como la altitud, humedad relativa (cerca del 90 %) y temperatura (19°C en promedio) que permiten una alta diversidad de musgos (Janice M. Glime, 2019c).

Los resultados obtenidos muestran también una tendencia de la riqueza a aumentar en las zonas tropicales. Observando bajo un gradiente latitudinal, la riqueza aumenta a medida que se aleja del polo sur de la tierra. Esto difiere de los resultados generales obtenidos por Geffert y colaboradores (2013). Riqueza que en este estudio puede verse potenciada gracias a la alta

heterogeneidad del paisaje que proporciona el sistema de montañas, especialmente en la zona norte (Santander et al., 2003).

### **Riqueza de las Ecorregiones**

Observando la distribución general con el área estandarizada a 1.000 Km<sup>2</sup>, se pudo observar que los géneros tienden a aumentar su riqueza en las regiones centrales de la cordillera, evitando los flancos orientales y occidentales, sin embargo, el valor Z de estas ecorregiones, presenta un valor pequeño, indicando por su interpretación que el número de géneros en estas zonas no varía tanto según aumenta o disminuye el área en el que se encuentran (Cardona-Madariaga et al., 2013). Aun así, esta tendencia vista en grandes extensiones como en las trabajadas en el área de estudio, deja ver claramente una tendencia hacia los sistemas tropicales, pues al aumentar el área, estas ecorregiones con baja riqueza estándar presentan mucha más riqueza. Según Polato y colaboradores (2018), una de las razones por las cuales los trópicos presentan una alta riqueza, es el menor rango de tolerancia a las variaciones de temperatura que presentan las especies dentro de los sistemas con pocas variaciones climáticas y varios nichos ecológicos como lo son los trópicos. Según Lancaster y Humphreys (2020), esta menor tolerancia a las variaciones de temperatura se presenta igualmente dentro de las plantas (incluidas los musgos), y se suma a una menor tolerancia hacia las temperaturas más bien altas. Lo cual podría explicar las tendencias de las riquezas en los biomas de montaña estudiados.

A nivel general, los órdenes mostraron una distribución latitudinal bastante grande, visto desde las ecorregiones, siempre se mantiene una dominancia de un taxón en una ecorregión específica gracias a las características específicas de dicho hábitat, puesto que las diferentes condiciones medioambientales y la variedad de la vegetación presente, genera poca similaridad en los diferentes tipos de vegetación y las características de las ecorregiones (Herrera-Paniagua et al., 2018).

Un ejemplo de la amplia distribución y dependencia a las condiciones medioambientales son los Seligerales, estos presentan una extensión fragmentada formando tres parches los cuales cuentan con características distintas y baja similaridad de Jaccard (Figura 10, 11 y ver Anexo E), es decir, a nivel de orden, presenta una distribución bastante amplia y específica, lo cual ubica al taxón en biomas húmedos y tropicales, pero lo aleja de ambientes más bien secos. Estas tendencias hacia un ecosistema o hábitat se presenta en mayor o menor medida en los diferentes taxones y según las características ambientales y recursos que rodean al individuo favorece un mayor crecimiento o establecimiento para los organismos, si bien a nivel de individuo pueden modificar su morfología como la forma de vida y sustrato para adaptarse al ecosistema y condiciones del medio (Avendaño & Aguirre, 2007; Serrano-Núñez, 1992); por tanto, estas necesidades del taxón delimitan su distribución.

## **Mapa general de las distribuciones**

Teniendo presentes la delimitación del área de estudio y las características ambientales, como por ejemplo la altura, pueden afectar la extensión o distribución global de los órdenes y familias; por ejemplo, el género *Sphagnum* del orden Sphagnales, dentro del límite del área de estudio se presenta únicamente hasta la región centro de la cordillera. Sin embargo, se tienen registros de este género localizadas hasta la región sur (GBIF.org, 2021). Aun así, de forma general los órdenes se encuentran presentes en toda el área de la cordillera mostrando una gran extensión latitudinal y adaptación a las distintas condiciones presentes en la Cordillera de los Andes.

## **Conclusión**

Con la información obtenida se puede evidenciar una tendencia al aumento de la riqueza de géneros en las regiones tropicales de la cordillera, lo cual puede desprender una relación entre la riqueza y la variación latitudinal más las características ambientales, pues en las regiones altas y húmedas la riqueza se ve aumentada. Dicha riqueza también exhibe una tendencia a alejarse de las orillas o límites del continente gracias a la ubicación de la cordillera y las variables ambientales que se presentan a lo largo de esta.

Por último, la extensión latitudinal de los órdenes no parece verse muy afectada por la latitud, sin embargo, las condiciones ambientales pueden afectar dicha distribución haciendo que los géneros pertenecientes a un mismo orden se establezcan en las zonas con las condiciones óptimas independiente de la latitud en la que se encuentra, así se puede encontrar registros a menor altitud, pero en latitudes negativas o más al sur.

## **Consideraciones Adicionales**

Se hace necesaria una mayor investigación de estos organismos pues a pesar de que en este estudio se logró observar algunos patrones de distribución, es posible que los resultados puedan variar conforme se aumenta la cantidad de información disponible para estudios biográficos, especialmente en las regiones en las que la densidad de registros es menor. Además, se hace necesaria la inclusión de coordenadas al realizar investigaciones, pues gran cantidad de registros presentes en las bases de datos carecen de esta información, lo cual impide la generación de investigaciones con uso de herramientas SIG. No obstante, se observa que los esfuerzos de muestreo se encuentran sesgados al desarrollo urbano de los países andinos.

## **Referencias**

- Aguirre-c, J. (2008a). Catálogo de los musgos de Colombia. *Colombia Diversidad Biótica VI*, 99–320.
- Aguirre-c, J. (2008b). Diversidad y riqueza de los musgos en la región natural andina o sistema cordillerano. *Colombia Diversidad Biótica VI*, 337–382.
- Aguirre-c, J., & Rangel-Ch, J. O. (2008). Riqueza y aspectos ecológicos y fitogeográficos sobre la flora de musgos. *Colombia Diversidad Biótica VI, February*, 549–559.

- Aldana, C., Calzadilla, E., & Churchill, S. P. (2011). Evaluación de los musgos endémicos de bolivia. *Revista de La Sociedad Boliviana de Botánica*, 5(1), 53–67.
- Aldana, C., Sanjinés, N., & Churchill, S. P. (2009). Diversidad de briofitas de Bolivia: Una visión general. *Inventarios y Documentación de La Biodiversidad En Bolivia*, 23–29.
- Álvaro Alba, W. R., Becerra Infante, D. A., & Cárdenas Espinosa, K. A. (2019). Catálogo comentado de musgos, hepáticas y antoceros acuáticos del río Teatinos (Boyacá, Colombia). *Revista Mutis*, 9(2), 49–61. <https://doi.org/10.21789/22561498.1564>
- Arrhenius, O. (1921). Species and Area. *Journal of Ecology*, 9(1), 95–99.
- Avendaño, K., & Aguirre, J. (2007). Los musgos (Bryophyta) de la región Santa María-Boyacá (Colombia). *Caldasia*, 29(1), 59–71.
- Bates, J. W. (1998). Is “life-form” a useful concept in bryophyte ecology. *Oikos*, 82(2), 223–237.
- Berdugo, M. B., Quant, J. M., Wason, J. W., & Dovciak, M. (2018). Latitudinal patterns and environmental drivers of moss layer cover in extratropical forests. *Global Ecology and Biogeography*, 27(10), 1213–1224. <https://doi.org/10.1111/geb.12778>
- Boyle, B., Hopkins, N., Lu, Z., Raygoza Garay, J. A., Mozzherin, D., Rees, T., Matasci, N., Narro, M. L., Piel, W. H., Mckay, S. J., Lowry, S., Freeland, C., Peet, R. K., & Enquist, B. J. (2013). The taxonomic name resolution service: An online tool for automated standardization of plant names. *BMC Bioinformatics*. <https://doi.org/10.1186/1471-2105-14-16>
- Cano, M. J., & Jiménez, J. A. (2020). Indusiella (Ptychomitriaceae) in South America. *The Bryologist*, 112(1), 147–151.
- Cardona-Madariaga, D. F., Conzáles Rodríguez, J. L., Rivera Lozano, M., & Cárdenas Vallejo, E. (2013). *Inferencia estadística Módulo de regresión lineal simple* (Issue 147). Universidad del Rosario.
- Castillo, J. A. (2015). *Variación de comunidades de briofitas a lo largo de un gradiente altitudinal en el norte de la Cordillera Oriental Ecuatoriana* [Disertación previa a la obtención del título de Licenciado en Ciencias Biológicas, Pontificia Universidad Católica del Ecuador]. en <http://repositorio.puce.edu.ec/handle/22000/8727>
- Churchill, S. P. (1991). The floristic composition and elevational distribution of Colombian Mosses. *The Bryologist*, 94(2), 157–167. <https://doi.org/10.2307/3243691>
- Churchill, S. P. (1998). Briología novo ganatensis. estudios de los musgos de Colombia IV. Catálogo nuevo de musgos de colombia. *Biota Colombiana*, 1(1), 93–133. <https://doi.org/10.14483/udistrital.jour.colomb.for.2016.1.a03>
- Churchill, S. P. (2009). Moss Diversity and endemism of the tropical Andes 1. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 96(3), 434–449. <https://doi.org/10.3417/2008043>
- Churchill, S. P., M. C. A., Opisso, J., & Morales, T. (2020). *Familias y Géneros de los Musgos de los Andes Tropicales*. La Rosa.
- Cobbold, P. R., Rossello, E. A., Roperch, P., Arriagada, C., Gómez, L. A., & Lima, C. (2007). Distribution, timing, and causes of Andean deformation across South America. *Geological Society Special Publication*, 272(Isacks 1988), 321–343. <https://doi.org/10.1144/GSL.SP.2007.272.01.17>

- Cooper, D. J., Wolf, E. C., Colson, C., Vering, W., Granda, A., & Meyer, M. (2010). Alpine peatlands of the andes, Cajamarca, Peru. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 42(1), 19–33. <https://doi.org/10.1657/1938-4246-42.1.19>
- Cox, C. J., Li, B., Foster, P. G., Embley, T. M., & Civián, P. (2014). Conflicting phylogenies for early land plants are caused by composition biases among synonymous substitutions. *Systematic Biology*, 63(2), 272–279. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syt109>
- Delgado, J., & León-Vargas, Y. (2017). Musgos (Bryophyta) de bosques de *Polylepis sericea* (Rosaceae) del estado Mérida (Venezuela). *Boletín de La Sociedad Argentina de Botánica*, 52(2), 295–313. <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v52.n2.17445>
- Devenish, C., & Gianella, C. (2012). 20 years of sustainable mountain development in the Andes - from Rio 1992 to 2012 and beyond- (Issue June 2014). *Consortio para el Desarrollo Sostenible de la Ecorregión Andina - CONDESA*. <http://www.mountainpartnership.org/publications/publication-detail/en/c/170308/>
- Farge-England, C. (1996). Growth form, branching pattern, and perichaetial position in mosses: cladocarp and pleurocarpy redefined. *The Bryologist*, 99(2), 170–186.
- Frahm, J. P., Pócs, T., O’Shea, B., Koponen, T., Piipo, S., Enroth, J., Rao, P., & Fang, Y. (2003). Manual of tropical bryology. *Tropical Bryology*, 23, 1–196.
- GADM. (2015). GADM database of Global Administrative Areas, Digital Chart of the World. *Global Administrative Areas*. <http://www.diva-gis.org/>
- García Martínez, S., Mercado Gómez, J. D., Morales Puentes, M. E., Basilio Banqueth, H. D. J., & Herazo Vitola, F. Y. (2016). Diversidad de briófitos en los Montes De María, Colosó (Sucre, Colombia). *Colombia Forestal*, 19(1), 41. <https://doi.org/10.14483/udistrital.jour.colomb.for.2016.1.a03>
- García, S., & Mercado, J. (2017). Diversidad de briófitos en fragmentos de bosque seco tropical, Montes de María, Sucre, Colombia. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 88(4), 824–831. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2017.10.035>
- GBIF.org. (2021). *GBIF Occurrence Download*. <https://doi.org/https://doi.org/10.15468/dl.ufsr64>
- Geffert, J. L., Frahm, J. P., Barthlott, W., & Mutke, J. (2013). Global moss diversity: Spatial and taxonomic patterns of species richness. *Journal of Bryology*, 35(1), 1–11. <https://doi.org/10.1179/1743282012Y.0000000038>
- Gil, J. E., Cuta, L. E., & Morales, M. E. (2017). Riqueza y distribución de musgos en un bosque subandino en Bolívar-Santander, Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 65(4), 1397–1406. <https://doi.org/10.15517/rbt.v65i4.25570>
- Gil, J. E., & Morales-Puentes, M. E. (2014). Vertical stratification of epiphytic bryophytes found on *Quercus humboldtii* (Fagaceae) from Boyacá, Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 62(2), 719–727. <https://doi.org/10.15517/rbt.v62i2.8482>
- Glime, J. M. (2017). Adaptive Strategies: Growth and Life Forms. In *Bryophyte Ecology* (Vol. 1, Issue January). *Michigan Technological University y the International Association of Bryologists*.
- Glime, J. M., & Gradstein, S. R. (2019a). Tropics: General Ecology Chapter 8-1 Tropics : General

- Ecology. In *Bryophyte Ecology* (Vol. 4, Issue October, pp. 1–48). *Michigan Technological University and the International Association of Bryologists*.
- Glime, J. M. (2019b). Hydric and Xeric Habitats. Chapter 8-11. *Michigan Technological University and the International Association of Bryologists*. 1–34.
- Glime, J. M. (2019c). Tropics : Submontane and Montane. Chapter 8-9. In *Bryophyte Ecology* (Vol. 4, Issue August, pp. 1–32). Michigan Technological University and the International Association of Bryologists.
- González-Prieto, A. M., Bayly, N. J., Colorado, G. J., & Hobson, K. A. (2017). Topography of the Andes Mountains shapes the wintering distribution of a migratory bird. *Diversity and Distributions*, 23(2), 118–129. <https://doi.org/10.1111/ddi.12515>
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T., & Ryan, P. D. (2001). Past: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1).
- Harris, B. J., Harrison, C. J., Hetherington, A. M., & Williams, T. A. (2020). Phylogenomic Evidence for the Monophyly of Bryophytes and the Reductive Evolution of Stomata. *Current Biology*, 30(11), 2001-2012.e2. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.03.048>
- Herrera-Paniagua, P., Martínez, M., & Delgadillo-Moya, C. (2018). Patrones de riqueza y de asociación al hábitat y microhábitat de los musgos del Área Natural Protegida Sierra de Lobos, Guanajuato, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 89, 1002–1011.
- Instituto Alexandre Von Humboldt. (1998). El Bosque seco Tropical (Bs-T). *IAVH*. <http://media.utp.edu.co/ciebreg/archivos/bosque-seco-tropical/el-bosque-seco-tropical-en-colombia.pdf>
- Jarvis, A. H. I., Reuter, A., Nelson, A., & Guevara, E. (2008). Hole-filled SRTM for the globe Version 4, available from the CGIAR-CSI SRTM 90m Database. En *CGIAR-CSI SRTM 90m Database* <http://www.cgiar-csi.org/2010/03/108/uot>; <http://srtm.csi.cgiar.org>
- Karagulle, D., Frye, C., Sayre, R., Breyer, S., Aniello, P., Vaughan, R., & Wright, D. (2017). Modeling global Hammond landform regions from 250-m elevation data. *Transactions in GIS*, 21(5). <https://doi.org/10.1111/tgis.12265>
- Kier, G., Mutke, J., Dinerstein, E., Ricketts, T. H., Küper, W., Kreft, H., & Barthlott, W. (2005). Global patterns of plant diversity and floristic knowledge. *Journal of Biogeography*, 32(7), 1107–1116. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01272.x>
- Lagos-López, M. I., Aáenz-Jimenez, F. A., & Morales-Puentes, M. E. (2008). Briófitos Reófilos De Tres Quebradas Del Páramo De Mamapacha, Chinavita (Boyacá-Colombia). *Acta Biológica Colombiana*, 13(1), 143–160. <http://bases.bireme.br/cgi-bin/wxislind.exe/iah/online/?IsisScript=iah/iah.xis&src=google&base=LILACS&lang=p&nxtAction=lnk&exprSearch=634988&indexSearch=ID%5Cnhttp://scholar.google.com/scholar?hl=en&btnG=Search&q=intitle:BRIÓFITOS+REÓFILOS+DE+TRES+QUEBRA>
- Lancaster, L. T., & Humphreys, A. M. (2020). Global variation in the thermal tolerances of plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 117(24), 13580–13587. <https://doi.org/10.1073/pnas.1918162117>

- Larraín, J., & Bahamonde, N. (2017). Los briófitos de la Estancia Cerro Paine, Parque Nacional Torres del Paine, Magallanes, Chile. *Boletín de La Sociedad Argentina de Botánica*, 52(1), 27–38. <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v52.n1.16905>
- León V., Y., Ussher M., M. S., Rojas R., C. A., & Delgado R., J. F. (2015). Musgos de Venezuela (MDV): Una base de datos para conocer y conservar la briodiversidad. *Acta Botanica Venezuelica*, 38(2).
- Luck, G. W. (2007). A review of the relationships between human population density and biodiversity. *Biological Reviews*, 82(4), 607–645. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2007.00028.x>
- Marcelo-Peña, J. L., Reynel-Rodríguez, C., Zevallos-Pollito, P., Bulnes-Soriano, F., & Pérez-Ojeda del Arco, A. (2007). Diversidad, composición florística y endemismos en los bosques estacionalmente secos alterados del distrito de Jaén, Perú. *Ecología Aplicada*, 6(1–2), 9. <https://doi.org/10.21704/rea.v6i1-2.336>
- Martínez Rodríguez, M. (2005). Errores frecuentes en la interpretación del coeficiente de determinación lineal. *Anuario Jurídico y Económico Escurialense*, 38, 315–331.
- Matteri, C. M. (2003). Los musgos (Bryophyta) de Argentina. *Bryophyte Diversity and Evolution*, 24(1). <https://doi.org/10.11646/bde.24.1.8>
- Merchán-gaitán, J. B., & Álvarez-herrera, J. G. (2011). municipios de Siachoque , Toca y Pesca (Boyacá) Evaluation of the water retention in mosses of moor of Siachoque , Toca and Pesca (Boyacá). *Ciencias Hortícolas*, 5(2), 295–302. <http://www.scielo.org.co/pdf/rcch/v5n2/v5n2a12.pdf>
- Morales, T., Moreno, E., Ghinaglia, R., & Ángel, A. (2014). Inventario y estado de conservación de la brioflora del parque nacional yurubí (estado yaracuy, venezuela). *Acta Botánica Venezuelica*.38:1-30
- Moreno, E. J. (1992). Aproximación al conocimiento de las briofitas de Venezuela. *Tropical Bryology*, 6(1), 147–156. <https://doi.org/10.11646/bde.6.1.16>
- Munín, E., & Fuertes, E. (2001). Revisión taxonómica del género Sphagnum L. Sección Cuspidata (Musci, Sphagnaceae) en la Península Ibérica. *Lazaroa*, 22, 21–50. <https://doi.org/10.5209/LAZA.10156>
- Mutke, J., & Geffert, J. L. (2010). Keep on working: the uneven documentation of regional moss floras. *Tropical Bryology*, 31(1), 7. <https://doi.org/10.11646/bde.31.1.5>
- Olson, D. M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E. D., Burges, neil D., Powel, G. V., Underwood, E. C., D'Amico, J. A., Itoua, I., Strand, H., Morrison, J., Loucks, C., Allnutt, T. F., Ricjetts, T. H., Kura, Y., Lamoreux, J., Wettengel, W. W., Prashant, H., & Kassem, K. R. (2001). Terrestrial ecoregions of the world: A new map of life on earth. *BioScience*, 51(July 2001), 933–938.
- Palminteri, S., Powell, G., & Naranjo, L. G. (2001). Visión de la biodiversidad de los andes del norte. In *WWF* (p. 38).
- Pinzón, M., & Linares, E. (2006). Diversity of lichens and bryophytes in the subxerofitic region of La Herrera , Mosquera ( Cundinamarca-Colombia ). La region subxerofitica de la herrera,.

- Caldasia*, 28(2), 243–257.
- Polato, N. R., Gill, B. A., Shah, A. A., Gray, M. M., Casner, K. L., Barthelet, A., Messer, P. W., Simmons, M. P., Guayasamin, J. M., Encalada, A. C., Kondratieff, B. C., Flecker, A. S., Thomas, S. A., Ghalambor, C. K., LeRoy Poff, N., Chris Funk, W., & Zamudio, K. R. (2018). Narrow thermal tolerance and low dispersal drive higher speciation in tropical mountains. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115(49), 12471–12476. <https://doi.org/10.1073/pnas.1809326115>
- QGIS Development Team. (2021). *QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project*.
- R Core Team. (2016). R Development Core Team. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*, 55.
- Ramírez, B., Solarte, V., & Ramírez, P. (2018). Mosses of the dry valley of Patía, southwestern Colombia: Richness, ecology and biogeography. *Biota Colombiana*, 19(2), 2–11. <https://doi.org/10.21068/c2018.v19n02a01>
- Reese, W. D., Zander, R. H., & Eckel, P. M. (1994). Genera of the Pottiaceae: Mosses of Harsh Environments. In *The Bryologist*. 97: 2. <https://doi.org/10.2307/3243765>
- Romano, G. M. (2017). A high resolution shapefile of the Andean biogeographical region. *Data in Brief*, 13(June), 230–232. <https://doi.org/10.1016/j.dib.2017.05.039>
- Rovere, A. E., & Calabrese, G. M. (2011). Diversidad de musgos en ambientes degradados sujetos a restauración en el Parque Nacional Lago Puelo (Chubut, Argentina). *Revista Chilena de Historia Natural*, 84(4), 571–580. <https://doi.org/10.4067/S0716-078X2011000400009>
- Rstudio, T. (2020). RStudio: Integrated Development for R. In *Rstudio Team, PBC, Boston, MA URL <http://www.rstudio.com/>*. <https://doi.org/10.1145/3132847.3132886>
- Santander, Á. P., Casasola, P. M., Prieto, J. L. P., Portillo, J. L., & Kientz, D. G. (2003). Relación entre la heterogeneidad del paisaje y la riqueza de especies de flora en cuencas costeras del estado de Veracruz, México. *Investigaciones Geográficas*, 52(52), 31–52.
- Serrano-Núñez, Y. (1992). Estudio poblacional de los musgos de diferentes sectores con alteración ecológica en el municipio de Bayamón, Puerto Rico. *Universidad complutense de Madrid*.
- Shaw, A. J., Cox, C. J., Goffinet, B., Jonathan, A., & Cox, J. (2016). Global Patterns of Moss Diversity: Taxonomic and Molecular Inferences *TAXON*, 54(2), 337–352.
- Spitale, D. (2017). Forest and substrate type drive bryophyte distribution in the Alps. *Journal of Bryology*, 39(2), 128–140. <https://doi.org/10.1080/03736687.2016.1274090>
- Toapanta, E. (2009). Checklist de Musgos del Ecuador. Herbario Escuela Superior Politécnica del Chimborazo, 10. [http://dspace.espech.edu.ec/bitstream/123456789/501/1/CHECKLIST\\_DE\\_MUSGOS\\_DEL\\_ECUADOR.pdf](http://dspace.espech.edu.ec/bitstream/123456789/501/1/CHECKLIST_DE_MUSGOS_DEL_ECUADOR.pdf)
- Triviño-Cervera, L. N., & Paola, C. G. J. (2018). Estudio de diversidad y cobertura de la brioflora epífita del tramo vial uf03 (la calera-patios), cundinamarca colombia [Tesis o trabajo de investigación presentado para optar al título de licenciado en biología, Universidad distrital Francisco José de caldas]. En <http://link.springer.com/10.1007/978-3-319-76887->

[8%0Ahttp://link.springer.com/10.1007/978-3-319-93594-2](http://link.springer.com/10.1007/978-3-319-93594-2)[0Ahttp://dx.doi.org](http://dx.doi.org)

- Tropicos.org. (2020, 22 de agosto). Missouri Botanical garden. En [www.tropicos.org](http://www.tropicos.org)
- Turetsky, M. R., Bond-Lamberty, B., Euskirchen, E., Talbot, J., Frohking, S., McGuire, A. D., & Tuittila, E. S. (2012). The resilience and functional role of moss in boreal and arctic ecosystems. *New Phytologist*, 196(1), 49–67. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04254.x>
- Turetsky, Merritt R. (2003). The Role of Bryophytes in Carbon and Nitrogen Cycling. *The Bryologist*, 106(3), 395–409. <https://doi.org/10.1639/05>
- Turetsky, Merritt R, Mack, M. C., Hollingsworth, T. N., & Harden, J. W. (2010). The role of mosses in ecosystem succession and function in alaska's boreal forest. *NRC Research Press*, 40(1), 1237–1264. <https://doi.org/10.1139/X10-072>
- Wickett, N. J., Mirarab, S., Nguyen, N., Warnow, T., Carpenter, E., Matasci, N., Ayyampalayam, S., Barker, M. S., Burleigh, J. G., Gitzendanner, M. A., Ruhfel, B. R., Wafula, E., Der, J. P., Graham, S. W., Mathews, S., Melkonian, M., Soltis, D. E., Soltis, P. S., Miles, N. W., ... Leebens-Mack, J. (2014). Phylotranscriptomic analysis of the origin and early diversification of land plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111(45), E4859–E4868. <https://doi.org/10.1073/pnas.1323926111>
- Wickham H (2016). ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. *Springer-Verlag New York*. ISBN 978-3-319-24277-4, <https://ggplot2.tidyverse.org>
- Young, Kenneth R., Ulloa, C., Luteyn, J. L., & Knapp, S. (2002). Plant Evolution and Endemism in Andean South America : An Introduction Author ( s ): Kenneth R . Young , Carmen Ulloa, James L . Luteyn and Sandra Knapp Source : Botanical Review , Vol . 68 , No . 1 , Plant Evolution and Endemism in Andean. *The Botanical Review*, 68(1), 4–21.

## **Anexos**

Debido al tamaño de los Anexos, estos se adjuntan en una carpeta Zipp. No obstante, la descripción del Anexo E se presenta en este documento.

### **Anexo E. Valores de similitud de Jaccard**

Se muestran los valores de similitud de Jaccard para las distintas combinaciones de ecorregiones, se observa que los valores más altos son aquellos en los que las ecorregiones se encuentran cerca.