

**MODELO HISTORICO INTEGRADO CON ASPECTOS ECOLÓGICOS Y
FILOGEOGRÁFICOS PARA ENTENDER LA ACUMULACION DE LA
AVIFAUNA EN PÁRAMOS DEL DISTRITO NARIÑO- PUTUMAYO,
COLOMBIA**

JHON JAIRO CALDERÓN LEYTON, Cand. D. Sc.



UNIVERSIDAD DEL VALLE

FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y EXACTAS

POSTGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

**MODELO HISTORICO INTEGRADO CON ASPECTOS ECOLÓGICOS Y
FILOGEOGRÁFICOS PARA ENTENDER LA ACUMULACION DE LA AVIFAUNA
EN PÁRAMOS DEL DISTRITO NARIÑO- PUTUMAYO, COLOMBIA**

JHON JAIRO CALDERÓN LEYTON, Cand. D. Sc.



UNIVERSIDAD DEL VALLE

FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y EXACTAS

POSTGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

2026

UNIVERSIDAD DEL VALLE



**MODELO HISTORICO INTEGRADO CON ASPECTOS ECOLÓGICOS Y
FILOGEOGRÁFICOS PARA ENTENDER LA ACUMULACION DE LA
AVIFAUNA EN PÁRAMOS DEL DISTRITO NARIÑO- PUTUMAYO,
COLOMBIA**

JHON JAIRO CALDERÓN, Cand. D. Sc.

**Tesis de grado presentada como requisito parcial para optar al título de
Doctor en Ciencias - Biología**

Director

RAÚL ERNESTO SEDANO, Ph.D.

DOCTORADO EN CIENCIAS – BIOLOGÍA

FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y EXACTAS

2026

Nota de aceptación:

Robert Hofstede. PhD. Universidad de Ámsterdam

Evaluador

Hugo Mantilla Ph.D. Universidad del Quindío

Evaluador

Yhersson Molina Ph.D. Universidad del Valle

Evaluador

Santiago de Cali, 25 de marzo de 2026

AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar mis más sinceros agradecimientos a Dios por mantener la fe, por su compañía y su ayuda incondicional.

A nivel institucional

Agradezco profundamente a La Universidad de Nariño, a la Vicerrectoría de Investigaciones e Interacción Social, y de manera especial a la Doctora Martha Sofía Gonzales por su apoyo incondicional para poder llevar a cabo este proceso de transformación mental y académica llamado Doctorado en Ciencias-Biología.

A la Universidad el Valle que me acogió y me brindó el respaldo necesario para desarrollar esta etapa de mi vida profesional.

Al equipo de evaluadores y asesores Dra. Suzete Flantua, Ph.D, Dr. Hugo Mantilla Meluk. Dr. Robert Hofstede y al Dr. Yherson Molina Henao Ph.D. A mí asesor de estadística Profesor Wilmar Alexander Torres y al equipo de profesores del posgrado en la Universidad del Valle que me ofrecieron sus enseñanzas y conocimientos. A la Doctora Inge Ambrech quien me dio la bienvenida y me ofreció su acompañamiento durante la permanencia en el doctorado.

Al instituto Alexander von Humboldt y su colección de tejidos por facilitar las muestras para el estudio al igual que a la colección biológica de la Universidad de Nariño PSO z 041 y al Museo de la Universidad del Valle

A Edwin Taimal y al sistema de áreas protegidas de Ecuador.

Al Grupo de Investigación en Ecología Evolutiva (GIEE) de La Universidad de Nariño y al grupo de Investigación en Ecología Animal de la Universidad del Valle. En conjunto me apoyaron en las diferentes etapas de la investigación y me ofrecieron su apoyo y acompañamiento.

Al grupo de Investigación Terra, al Profesor Germán Narváez, a los geógrafos Danny Benavides y Wilmer Ordoñez. Su apoyo en los aspectos geográficos y cartográficos fue fundamental para integrar las dinámicas climáticas y geológicas para poder entender las dinámicas biológicas.

A nivel familiar

A mi esposa Yohana Muñoz, mis hijos Sergio, David Santiago y Laura Sofía, sin su apoyo constante y sacrificio no hubiese podido cumplir con esta meta. A mis padres, mis hermanos y sobrinos que siempre estuvieron manifestando su apoyo. A mis suegros Don Mauro Muñoz y Nely Lasso y a mis cuñados que estuvieron pendientes y dándome su respaldo permanentemente.

A Nivel Personal

A mi amigo y asesor Dr. Raúl Ernesto Sedano, sin su apoyo y el compartir todo ese mundo de conocimientos no hubiese sido posible llegar esta parte del proceso. Al Dr. Rubén Palacios, por su apoyo y su confianza en la investigación me permitió llegar a un mejor entendimiento de lo encontrado y así poder lograr la publicación del artículo.

Un agradecimiento a la Doctora Lizeth Mejía, a la profesora Sonia Mahecha, Al profesor Guillermo Castillo, a Edison y a la profesora Gladis Milena Guerrero, Marcela Jojoa, en especial a las biólogas Eliana Galíndez y Angela Enríquez, sin su apoyo hubiese sido muy difícil culminar con este proyecto. A Jhon Mario Leyton por su paciencia y su amistad. A Vladimir Rojas y Carlos Saavedra, su amistad y apoyo fue siempre incondicional. A Carlos Trujillo y Diego Martínez por su amistad y apoyo estadístico y a Lorena Erazo quien continuará con otra parte de este proyecto y a todos los estudiantes que me apoyaron en campo y en laboratorio.

Sé que hay más personas que me apoyaron en este proceso y me disculpó si no los mencione, pero saben que les agradezco de corazón.

Dios los bendiga a todos.

Tabla de contenido

RESUMEN GENERAL.....	11
ABSTRACT	13
CAPÍTULO I	15
Introducción	15
Objetivo	17
Materiales y métodos.....	18
Área de estudio	18
Análisis de comunidades	21
Modelo histórico del páramo.....	22
Resultados.....	23
Composición de ensamblaje de aves	23
Descripción de los cambios altitudinales en el LSBA	26
Relación entre área de páramo y la riqueza de especies.....	27
Discusión.....	29
Literatura Citada	39
CAPITULO II	44
Introducción	44
Objetivo	48
Materiales y métodos.....	48
Área de estudio	48
Extracción y amplificación.....	50
Estimación de diversidad	52
Análisis de relaciones evolutivas	52
Resultados.....	52
Construcción de red de haplotipos y agrupaciones filogenéticas	55
Discusión.....	59
Anexos	66
Literatura Citada	75
Conclusiones generales.....	80
Recomendaciones	83

Índice de tablas

Tabla I-1. Comparación de la riqueza de aves entre páramos agrupados de acuerdo con el área: pequeños (menos de 30 Km²), medianos (entre 30-50 Km²) y grandes (mayores a 50 Km²).

..... 2

8

Tabla II-1. Compendio de los datos genéticos analizados para *Diglossa lafresnayii*, *D. cyanea* y *D. albilatera* con sus respectivos valores para número de muestras, número de bases nucleotídicas.....

.....

51

Tabla II-2. Compendio de los datos genéticos analizados para *Diglossa lafresnayii*, *D. cyanea* y *D. albilatera*.....

.....

52

Índice de Figuras

Figura I-1. Ubicación del Distrito de páramos Nariño- Putumayo al suroccidente de Colombia	19
Figura I-2. Cambios en el límite superior del bosque altoandino en el área del Distrito de Páramos Nariño – Putumayo	24
Figura II-1. Mapa correspondiente a cada una de las especies de estudio A) <i>Diglossa lafresnayii</i> , B) <i>Diglossa cyanea</i> C) <i>Diglossa albilatera</i>	47
Figura II-2. Red de haplotipos y ubicación geográficade <i>D. lafresnayii</i>	54
Figura II-3. Red de haplotipos y ubicación geográfica de <i>D. cyanea</i>	55
Figura II-4. Red de haplotipos y ubicación geográfica de <i>D. albilatera</i>	56

Índice de Anexos

Anexo I-1. Lista de especies dependientes del páramo y No dependientes del páramo	35
Anexo I-2. Relación entre la altitud que representa el límite superior del bosque andino (LSBA) y el área correspondiente del Distrito Páramo de Nariño-Putumayo.	35
Anexo I-3. Cambios históricos en el área de Páramos del páramo Nariño-Putumayo (DPNP) debido a cambios en la LSBA.	36
Anexo I-4. Área actual de cada uno de los 12 páramos del Distrito Páramo Nariño-Putumayo (DPNP) y su correspondiente riqueza de especies de aves.	37
Anexo II-1. Protocolo de extracción de ADN – casa fabricante INVITEK Technologies, modificado por este estudio	64
Anexo II-2 Cebadores para amplificación del gen mitocondrial Citocromo B reportados para especies del género <i>Diglossa</i>	65
Anexo II-3. Condiciones de reacción para la PCR del gen mitocondrial Citocromo B.....	66
Anexo II-4. Agrupación filogenética de las especies <i>D. lafresnayii</i> , <i>D. cyanea</i> y <i>D. albilatera</i>	67
Anexo II-5. Agrupación filogenética de las especies <i>D. lafresnayii</i> , <i>D. cyanea</i> y <i>D. albilatera</i>	69

RESUMEN GENERAL

Los cambios de temperatura durante los últimos 20,000 años ha sido un factor que ha afectado, directa e indirectamente la composición de los ensamblajes de la avifauna en los ecosistemas de páramo. Los aumentos de temperatura están relacionados con un ascenso en la ubicación del límite superior del bosque altoandino. Debido a la forma cónica de las montañas, este desplazamiento reduce el área de los páramos lo que conlleva a una limitación de los hábitats disponibles y un aumento en los filtros ecológicos por la altitud alcanzada. Los ciclos históricos de expansión-contracción del área de páramo (hipótesis de parpadeo) con relación a los ciclos de glaciación- interglaciación sucedidos en los últimos millones de años, la topografía, la altitud y conectividad de las montañas relacionadas con la fragmentación - contracción de las áreas de páramo y diferencias en los aspectos climatológicos, tienen un efecto diferencial en la composición de los ensamblajes de aves afectando el área disponible, disponibilidad de hábitats y recursos y la probabilidad de extirpación o colonización, razón por la cual encontramos ensamblajes anidados y una alta diversidad beta entre los ensamblajes de aves en estos ecosistemas del Distrito de páramos Nariño-Putumayo.

Junto al páramo, el bosque altoandino también se ha visto sometido a los ciclos de expansión-contracción, lo cual se relaciona con el desplazamiento de las aves y el flujo génico. Los efectos pueden observarse de forma diferencial en tres especies del género *Diglossa* que actualmente hacen uso del superpáramo, páramo, subpáramo y bosque altoandino. *Diglossa lafresnayii* ocupa principalmente la zona de páramo, mientras que *D. cyanea* se encuentra en el bosque altoandino, aunque ocasionalmente comparte el páramo. Por su parte, *D. albilatera* habita tanto el bosque altoandino como áreas modificadas por la actividad humana. Estas especies muestran estructura espacial genética en diferente grado y diferencias en la tasa de mutaciones y diversidad nucleotídica, lo cual hace pensar que las tres especies han

respondido de forma diferente a ese mismo proceso histórico de expansión-contracción y fragmentación-contracción tanto del área de páramo como del bosque altoandino.

En forma general, los diferentes procesos históricos relacionados con la expansión-contracción y fragmentación-contracción de las áreas de páramo han afectado directa o indirectamente la composición de los ensamblajes de aves y las diferentes especies parecen responder de forma diferencial a estos procesos históricos, de acuerdo al grado de dependencia del páramo o del bosque altoandino.

Palabras clave: Glaciación e interglaciación, ensamblaje de aves de páramo, género *Diglossa*, ecosistemas de alta montaña.

ABSTRACT

Over the past 20,000 years, temperature changes have directly and indirectly influenced the composition of bird assemblages in páramo ecosystems. Rising temperatures are associated with an upward shift in the upper limit of the high Andean forest. Due to the conical shape of mountains, this shift reduces the total area of páramo habitat, which in turn limits available habitats and increases ecological filtering based on altitude.

The historical cycles of expansion and contraction of páramo areas—commonly referred to as the “flickering connectivity” hypothesis—are linked to glacial and interglacial periods over the past millions of years. Topography, elevation, mountain connectivity (which affects habitat fragmentation), and climatic variation have all had differential effects on the composition of bird assemblages. These factors influence available area, habitat and resource availability, and the likelihood of local extinctions or colonizations. As a result, we see nested assemblages and high beta diversity among bird communities in the Nariño-Putumayo Páramo District.

Alongside the páramo, the high Andean forest has also undergone cycles of expansion and contraction, affecting bird movements and gene flow. These dynamics can be observed differently across three species of the genus *Diglossa*, which currently inhabit the superpáramo, páramo, subpáramo, and high Andean forest zones. *Diglossa lafresnayii* primarily occupies páramo areas, while *D. cyanea* is mainly found in high Andean forests, although it occasionally uses páramo habitats. *D. albilatera*, meanwhile, inhabits both high Andean forests and human-modified areas.

These species show varying levels of spatial genetic structure, mutation rates, and nucleotide diversity, suggesting that each has responded differently to the same historical processes of habitat expansion-contraction and fragmentation, both in the

páramo and the high Andean forest. Overall, these historical dynamics have directly or indirectly shaped bird assemblages in these ecosystems, and species appear to respond differently depending on their degree of dependence on either páramo or high Andean forest environments.

Keywords: Glacial and interglacial cycles, páramo bird assemblages, *Diglossa* genus, high mountain ecosystems.

CAPÍTULO I

Composición actual y dinámica histórica del ecosistema del Distrito de Paramos Nariño-Putumayo

Este capítulo corresponde a la siguiente publicación: e03562 titulada “The upper forest limit and the fate of bird assemblages in high-Andean páramo ecosystems in the Northern Andes”

Introducción

Los páramos, localizados por encima del límite de bosque altoandino de los andes tropicales, son particularmente vulnerables a los efectos del calentamiento global (Bader & Ruijten, 2008; Llambí et al., 2013). Estos ecosistemas son influenciados por la altitud del límite superior de bosque altoandino (LSBA), el cual es sensible a las variaciones de temperatura y, por lo tanto, actúa como un indicador de cambios ecológicos. Actualmente, el LSBA está ascendiendo en un rango aproximado de 3.1 m, por año (He et al., 2023), siendo este el factor principal que impulsa los cambios de área en las montañas tropicales. El ascenso o descenso de este desplazamiento del LSBA tiene implicaciones sobre la extensión de páramo y bosque altoandino (Peyre et al., 2022). Sin embargo, no hay claridad de cómo estos cambios están afectando el área de paramo y cuál podría ser el impacto en la composición y estructura de los ensamblajes faunísticos de las tierras altas.

Durante las últimas seis décadas (1950-2010), la temperatura media anual en los andes tropicales ha incrementado aproximadamente 0.13°C por década (Vuille et al., 2015). Este calentamiento representa un serio riesgo para la biota de alta montaña, especialmente para las especies endémicas, que podrían enfrentarse a la extinción si no logran adaptarse a la pérdida del hábitat y a los cambios ecológicos asociados (Palacio & Clark, 2023). Se espera que las especies migren a elevaciones más altas en búsqueda de hábitats apropiados, como lo observado en el Cerro Petiacolla en Perú, donde las aves han sido forzadas a ascender aproximadamente

75 m en respuesta a los 0.42°C de incremento en la temperatura en un poco más de 30 años (Freeman et al., 2018).

Autores como Freeman et al., (2018) describen este fenómeno como una “escalera hacia la extinción”, enfatizando como el calentamiento global amenaza a las especies de alta montaña. Un aspecto oculto de esta amenaza son los desafíos fisiológicos, como la menor densidad de aire y la hipoxia, que afectan el vuelo de las aves en elevaciones altas, particularmente en colibríes (Altshuler y Dudley 2006; Buermann et al., 2011), aunque probablemente se puede encontrar en otras aves pequeñas.

Sin embargo, comprender la diversidad actual de los taxones de alta montaña requiere más que aproximaciones basadas en las condiciones ecológicas contemporáneas. La complejidad de los ecosistemas de montaña, caracterizados por una heterogeneidad espacial y temporal, exige la incorporación de dinámicas históricas, como los desplazamientos altitudinales de LSBA ocasionados por eventos climáticos a lo largo de las escalas geológicas de tiempo. Estas perspectivas históricas son importantes para la interpretación en los cambios de riqueza y composición de los ensamblajes animales en los páramos y para entender las implicaciones más grandes del calentamiento global sobre estos ecosistemas. Una mirada histórica a los cambios en el área de páramo constituye un contexto clave para comparar el estado actual y revisar sus implicaciones en la acumulación de biodiversidad en alta montaña (Flantua et al., 2019) . Por esta razón el estudio evaluó como el desplazamiento ascendente del LSBA impacta en las poblaciones de aves dependientes de ecosistemas de alta montaña. Este estudio trabajó en el Distrito de páramos Nariño-Putumayo en Colombia, que se extiende desde el Ecuador y representa el 10% de extensión de páramos totales en los Andes del Norte (IAvH 2013).

Este distrito de páramos representa la mayor riqueza de especies por unidad de área a nivel global a lo largo de un gradiente altitudinal (Tenorio et al., 2023). Al examinar los cambios en la extensión de área de los páramos desde el último glacial máximo (20000 años), se estimaron los cambios en el LSBA. Por lo tanto, se propuso un modelo histórico que permitió registrar una etapa de contracción-fragmentación del DPNP. Adicionalmente, mediante el análisis de la avifauna de 12 páramos a lo largo del tiempo (1998-2022), se evaluó la composición de los ensamblajes de aves, la relación entre el área y la riqueza de especies y complejidad de los páramos de diferentes extensiones. También se analizaron las implicaciones de la fragmentación actual y futura de los páramos en relación con su avifauna, las implicaciones potenciales en los cambios de riqueza y composición de los ensamblajes de aves debido a procesos de colonización y extirpación, y los riesgos para su persistencia bajo las condiciones actuales de calentamiento global.

Hipótesis

El área de páramo se ha reducido por el ascenso histórico del LSBA provocando ensamblajes anidados de aves.

Objetivo

Se determinó la composición actual del ensamblaje de aves en el ecosistema de páramo en el Distrito Nariño–Putumayo y posteriormente se propuso un modelo hipotético del cambio de área de páramo del Distrito de Páramos Nariño- Putumayo (DPNP) en relación con los periodos de glaciación e interglaciación. Para lograr este objetivo se consideró un modelo basado en los cambios altitudinales del Limite Superior del Bosque Altoandino (LSBA) para el DPNP en los últimos 20 mil años, el

cual permite registrar una etapa de contracción y una de contracción- fragmentación del páramo. Se encuentra una significativa relación entre área y riqueza y la conectividad existente. Se discute las implicaciones de la fragmentación actual y futura de los páramos en relación con su avifauna, las posibles implicaciones en cambios en la riqueza y composición de los ensamblajes de aves por efecto de colonización y extirpación y los potenciales riesgos para la permanencia bajo las actuales condiciones del calentamiento global.

Materiales y métodos

Área de estudio

El suroeste de Colombia alberga el denominado Distrito de Páramos Nariño-Putumayo (DPNP) (figura I-1). Altitudinalmente, este distrito se ubica entre los 2900 y 4000 msnm (IAvH., 2013), del cual, se han identificado trece unidades de páramo, basadas en la delimitación oficial para Colombia a una escala de 1:100000 (IAvH., 2013). El DPNP presenta una topografía variada, asociada mayormente con volcanes (Solarte et al., 2007). Estas unidades se encuentran agrupadas en tres complejos principales: el primero Doña Juana–Chimayoy el segundo Bordoncillo-La Cocha y el tercero Chiles-Cumbal (áreas coloreadas en la figura I-1) (anexo I-1).

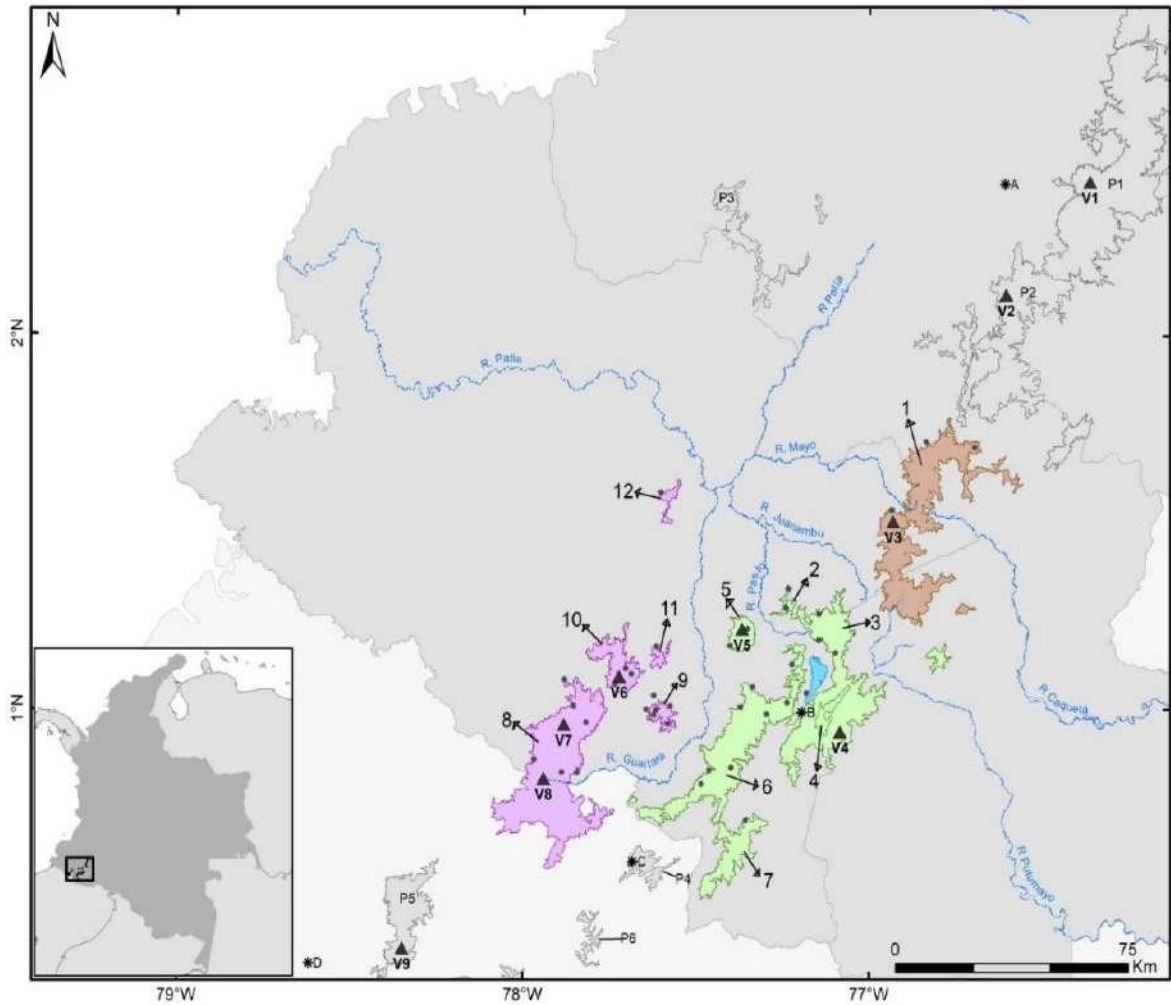
La evaluación en este estudio se realizó a escala regional, utilizando cada unidad de páramo como unidad de muestreo. Cada unidad fue definida desde el límite superior del bosque altoandino (LBSA) hasta el comienzo de la zona nival o rocosa, si, estas zonas estaban presentes.

Se compilaron listas de aves para 12 de las 13 unidades de páramo en el DPNP mediante trabajo de campo realizado en 42 localidades entre 1998 y 2022 (figura I-1). En este estudio se realizaron muestreos de 4 a 7 días, con un esfuerzo promedio de 66.5 h/red/día, ocupando un total de 10 redes de niebla de 10 m x 2.5 m con

tamaños de malla variables. Estas redes fueron ubicadas a lo largo de transectos lineales que promediaron 100 m de longitud y se colocaron en zonas de vegetación dominadas por *frailejona* y *pajona*. Adicionalmente, se realizaron muestreos a nivel visual y auditivo en diferentes altitudes, teniendo como punto de partida el LSBA hasta los bordes de la zona nival. Las rutas de los muestreos fueron adaptadas dependiendo de la accesibilidad de cada área de estudio.

El inventario se complementó con observaciones que cubrieron de tres a seis kilómetros diarios. Se obtuvo una base de datos de 3685 registros y registraron en el Sistema de Información Biológica Colombiano (SIB), donde se incluyó información taxonómica y georreferenciada, fechas de trabajo en campo, unidades específicas de páramo donde se encontraron las especies e información adicional (Calderón Leyton et al., 2021).

Esta base de datos es consistente con la propuesta taxonómica del Comité de Registros Ornitológicos de Colombia (Chaparro-Herrera et al., 2024).



Fuente: Este estudio

Figura I-1. Ubicación del Distrito de páramos Nariño- Putumayo al suroccidente de Colombia.

Se presentan tres complejos: el complejo Doña Juana-Chimayoy (color café claro), representado por el páramo Doña Juana (1), Complejo Bordoncillo-Patascoy (color verde), con siete páramos Morasurco (2), Bordoncillo (3), Páramos Azonales de la Cocha (4), Galeras (5), Ovejas-Tauso (6) y Cerro San Francisco (7). El Complejo Chiles-Cumbal (color violeta) con cinco páramos Chiles-Cumbal más el Páramo del Ángel en Ecuador (8) Paja Blanca (9), Azufral (10), Quitasol (11) y Cerro Negro de

Sotomayor (12). Los sitios indicados con (*) corresponden a los lugares donde se han realizado estudios paleo-palinológicos: ***A** Timbío-Cauca (Colombia), ***B** La Cocha-Nariño (Colombia); ***C** La Guandera (Ecuador) y ***D** Pantano de Pecho (Ecuador). Los círculos negros representan las localidades donde fueron realizados los inventarios de aves. Los sitios indicados con "V" corresponden a volcanes, **V1** - Puracé, **V2** -Sotará, **V3** -Doña Juana, **V4** -Patascosy, **V5** -Galeras, **V6** -Azufra, **V7** - Cumbal, **V8** -Chiles, **V9** -Cotacachi (Ecuador). Los puntos identificados con "P", corresponden a páramos que no hacen parte del área de estudio como Puracé **P1**, Sotará **P2**, Cerro Plateado **P3**, Reserva y Estación Biológica Guandera (Cerro Mirador) **P4**, Reserva Ecológica Cotacachi **P5** y El Palmar (cercano al Parque Natural Cayambe) **P6**.

Análisis de comunidades

Se caracterizó la avifauna de páramo dentro de dos categorías principales: especies dependientes del páramo y especies no dependientes del páramo. Las primeras fueron consideradas como aves que pasan la mayor parte de su tiempo en el páramo, por encima LSBA, para forrajear y anidar, presentando un rango de hogar restringido. Las segundas son especies no dependientes del páramo que habitan el LSBA y el bosque de niebla, y pueden moverse al páramo cuando los recursos estén disponibles, teniendo así un rango de distribución más amplio (anexo I-1).

Se realizó una estimación de la integridad del muestreo para el DPNP comparando la riqueza observada de especies con estimaciones calculadas utilizando el paquete EstimateS versión 9.1.0 (Colwell & Elsensohn, 2014). Se aplicaron ICE, Jack-knife 1 y Chao 2, que son adecuados para datos de presencia-ausencia (Gotelli & Colwell, 2001). La cobertura de muestreo para cada unidad de páramo fue determinada con el paquete iNEXT (Hsieh et al., 2016). Además, se calculó el Déficit de Cobertura

para estimar la proporción de especies que probablemente pasaron desapercibidas durante el muestreo (Chao & Jost, 2012).

Para analizar los cambios en la composición de especies de aves, se dividió la diversidad beta total en componentes de rotación y anidamiento usando el paquete Betapart (Baselga, 2010). También se evaluó el anidamiento espacial entre las unidades de páramo basado en valores de temperatura de anidamiento, que van de 0 a 100, indicando un anidamiento perfecto o una composición aleatoria de especies entre las unidades (Rodríguez-Gironés & Santamaría, 2010). Se analizó si los patrones observados diferían significativamente de las expectativas aleatorias utilizando 2000 permutaciones con el programa BINMATNEST (Rodríguez-Gironés & Santamaría, 2010).

Modelo histórico del páramo

Se desarrolló un modelo para rastrear los cambios históricos en la altitud de la Línea Superior del Bosque (LSBA) en el DPNP durante los últimos 20,000 años (figura I-2). Se realizó una compilación de los datos de estudios publicados que documentaran evidencia geológica, paleoclimática y paleopalinológica de la presencia de la LSBA cerca o en el área de estudio (figura I-2) a lo largo de un eje latitudinal desde la localidad de Timbío, Colombia (*A) (Wille, 2001), la Laguna La Cocha en Colombia (*B) (Velásquez, 1999; Moscol Olivera & Hooghiemstra, 2010; Jojoa, 2011; González-Carranza et al., 2012; S. G. A. Flantua et al., 2014, 2019), hasta Guandera, Ecuador (*C) (Bakker et al., 2008; Di Pasquale et al., 2008), y Pantano de Pecho, Ecuador (*D) (Wille et al., 2002).

Esto indicó que el páramo fue definido en áreas por encima de la LSBA y por debajo de las cumbres nevadas. Basándose en diferentes estudios, se estableció una línea de tiempo de los cambios altitudinales. Para los últimos 5000 años, los datos en literatura proporcionaron una resolución temporal de intervalos de 100 años. Para

el período entre 5000 y 8000 años atrás, la resolución se dio en intervalos de 1000 años. Para el período más antiguo, de 12000 a 20000 años solo se dispuso de un dato en la revisión de la literatura (Flantua et al., 2014; González-Carranza et al., 2012).

Se analizó la relación entre el área y la riqueza de especies para todo el DPNP utilizando la selección de modelos con el paquete SAR en R (Matthews et al., 2019; Ver Hoef et al., 2018). Inicialmente, se priorizaron los modelos con los valores más bajos del Criterio de Información de Akaike (AIC), los cuales fueron usados para determinar la probabilidad de seleccionar el mejor modelo (Wagenmakers et al., 2004). Debido a que la selección de modelos también se tuvo como objetivo lograr un equilibrio entre la precisión descriptiva y la parsimonia (Wagenmakers et al., 2004), seleccionando los modelos con los coeficientes de determinación más altos (r^2) y la determinación ajustada (r^2_a).

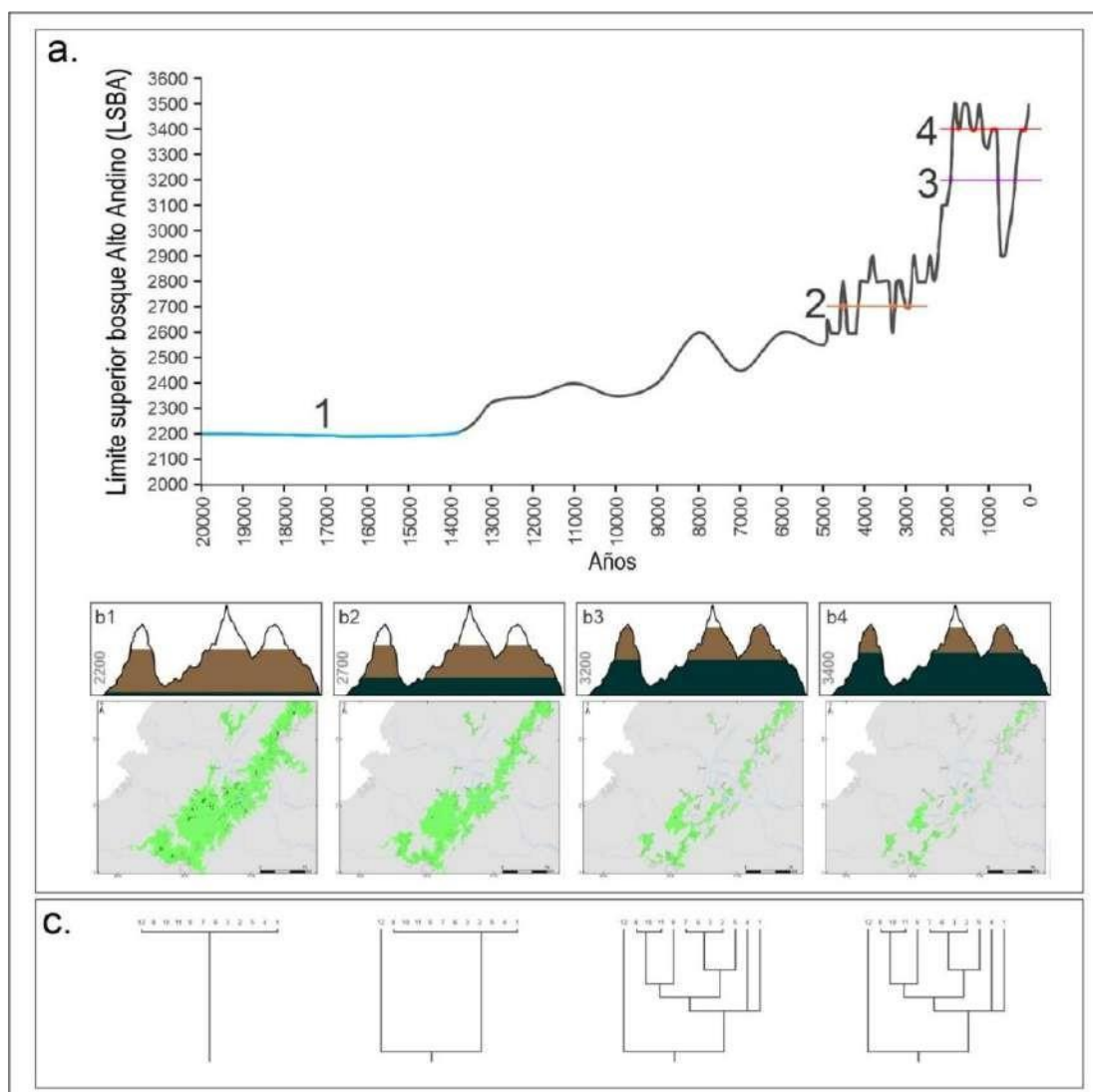
Resultados

Composición de ensamblaje de aves

Se registraron un total de 227 especies en la lista compilada de aves para el DPNP (anexo I-3). Entre estas, se destacaron varios grupos ricos en especies, incluyendo antipittas (*Grallaria*), colibríes de pierna de pluma (*Eriocnemis*), tiránidos (*Ochthoeca*), floríceros (*Diglossa*), tiránidos enanos (*Mecocerculus*), picogrillos (*Conirostrum*) y pinzones de arbusto (*Atlapetes*). Además, el 50 % de los géneros fueron representados por una sola especie. Del total de la lista de aves, solamente 79 especies (35%) fueron clasificadas en la categoría dependientes de páramo y no se encontraron debajo del LSBA. Notablemente, 12 especies dependientes de páramo se encontraron en las doce áreas de estudio del DPNP.

En adición a estos hallazgos, se identificaron 11 especies de aves restringidas al DPNP y 23 especies consideradas como endémicas o casi endémicas de Colombia (Chaparro-Herrera et al., 2024). Además, 13 especies se clasifican como amenazadas según la Lista Roja de Colombia (Renjifo et al., 2016). Es importante señalar que no hay una superposición en la composición de especies entre estas tres categorías.

La riqueza general registrada, en menos del 10% de los páramos de Colombia, supera las estimaciones de 207 especies de aves para toda la región de páramo del país (Córdoba-Córdoba, 2016). Aunque el déficit de cobertura de muestreo fue variable entre el 12 y 20 % en las unidades de páramo, la completitud de muestreo osciló entre 92.7% a 97.5% para Jackknife 1 y 2, respectivamente (anexo I-2 y anexo I-4).



Fuente: Este estudio

Figura I-2. Cambios en el límite superior del bosque altoandino en el área del Distrito de Páramos Nariño – Putumayo (anexo I-4).

En la figura I-2a se presentaron los cambios del LSBA en los últimos 20 mil años. Los números del 1-4 indican los periodos más marcados en relación con el cambio en el nivel altitudinal del LSBA. En el periodo 1 máxima conexión y en periodo 4 máxima fragmentación. En la figura I-2b1; I-2b4 se presenta el perfil topográfico

específico para las montañas del DPNP. Se describen gráficamente los efectos de la contracción y la contracción-fragmentación por efectos topográficos. El páramo (color café) asciende cuando la temperatura incrementa, al igual que el bosque altoandino (color verde). Desde I-2b2 hasta I-2b4, se observó la separación de los páramos (fragmentación) y la interconexión del bosque altoandino por efectos del relieve y la topografía. En los mapas del DPNP en verde se indica como el área de páramo se contrajo a medida que ascendía el LSBA y la fragmentación sucedió cuando las condiciones topográficas de las montañas permitieron la separación entre los diferentes páramos.

En la figura I-2c los árboles mostraron la conectividad entre páramos en diferentes periodos, registrando como los páramos pequeños son fragmentos de los páramos que antes estaban conectados, como: páramo Doña Juana (1), Morasurco (2), Bordoncillo (3), Páramos Azonales de la Cocha (4), Galeras (5), Ovejas-Tauso (6), Cerro San Francisco (7), Chiles-Cumbal-Ángel (8), Paja Blanca (9), Azufral (10), Quitasol (11) y Cerro Negro (12) (anexo I-3).

Descripción de los cambios altitudinales en el LSBA

Se definieron cuatro periodos de cambios importantes en el LSBA (Figura I-2a). El primer periodo se encuentra entre los 20000 y los 14000 años donde se observó que el bosque descendió hasta su altitud más baja, entre los 200 y 2200 msnm, cubriendo 6,46878 km². En el segundo periodo, 14000-9000 millones de años, el bosque empezó a fragmentarse a medida que las elevaciones ascendían hasta los 2365 a 240 msnm, abarcando aproximadamente 5803 km². Durante el tercer periodo, entre los 8000 y 2300 millones de años, el bosque y el LSBA continuaron ascendiendo, fragmentándose aún más y alcanzando altitudes entre los 2400 a 2900 msnm, con un área de 4622 km². Coincidiendo con los reportes de Clark, et al, (2009), donde el retroceso de las capas de hielo en el último máximo glacial

comenzó hace 20 ka, en el hemisferio norte y en el sur hace 13.9- a 15.2 ka. En cuanto a la glaciación en la montaña sugiere que los glaciares estaban en su máximo hace 30 ka y que en el trópico el inicio del retroceso fue hace unos 14.5 ka, posteriormente al inicio del calentamiento regional en el hemisferio sur hace 18 a 19 ka. Esto sugiere una respuesta no lineal al calentamiento global y la existencia de controles regionales sobre el balance de masa glaciar que modula su respuesta a la insolación.

Para el periodo más reciente, que comenzó hace aproximadamente 2200 años, marcó un ascenso abrupto del LSBA, con el bosque hasta los 3500 msnm. Este periodo se caracterizó por presentar la mayor reducción de área del DPNP y el mayor número de fragmentos de páramo. Una descripción más detallada del DPNP se proporciona en los anexos I-2 y I-3.

Relación entre área de páramo y la riqueza de especies

Las áreas de páramo más grandes tienden a albergar mayor riqueza de especies de aves (Anexo I-4). Los páramos grandes (áreas > 200 km²) pueden contener en promedio el 71.2% de la riqueza total de las especies, mientras que, en los páramos de tamaño intermedio (50-200 km²) se alberga un 45.2% del total, en los páramos pequeños (< 50 km²) se puede registrar un promedio del 29.5% de las 227 especies registradas. Esto se observó al comparar el número de especies entre páramos agrupados por tamaño (Tabla I-1)

Tabla I-1. Comparación de la riqueza de aves entre páramos agrupados de acuerdo con el área: pequeños (menos de 30 Km²), medianos (entre 30-50 Km²) y grandes (mayores a 50 Km²).

	Total DPNP	Páramos grandes (área >50 Km²)	Páramos medianos (entre 30 y 50 Km²)	Páramos pequeños (<30 Km²)
Promedio riqueza	227	162,5 ± 21,5	103 ±1,5	48,75 ± 31,1
Promedio riqueza categoría 1 (dependientes del páramo)	79	57±10,8	42±3,4	23,4±11.5
Promedio riqueza categoría 2 (no dependientes del páramo o visitantes temporales)	148	105,25±13,2	61,6±3.5	36,4±21,2
Promedio número de familias	40	35,2	27,5	21,5
Promedio número de géneros	152	116	77,5	52

La composición de especies de aves en páramos medianos y pequeños formó un subconjunto anidado de la composición encontrada en paramos grandes y

medianos. La temperatura de anidamiento es de 13,07 es significativamente menor que la esperada por combinaciones aleatorias de la matriz de composición de especies ($46,9 \pm 3,6$, $p > 0,001$). Además, la disimilitud total de la composición avifaunística entre las 12 áreas del DPNP es del 70,5%. Estas estimaciones sugieren que los cambios en la composición de las comunidades entre áreas de páramo pueden atribuirse tanto al reemplazo de especies (31%) como a las diferencias asociadas con patrones de anidamiento (39%).

El mejor ajuste para predecir una curva cóncava ascendente de la riqueza de especies (S) en función del área (A) se hizo con dos modelos: el primero que es el modelo potencial (Power) y el segundo, modelo logarítmico [Log(A)]. Ambos modelos presentaron los valores más bajos del Criterio de Información de Akaike (AIC) [AIC = 109,94 para el modelo Power; AIC = 108,08 para el log(A)] y altos coeficientes de determinación [Modelo Power: $r^2 = 0,83$, r^2 ajustado = 0,79; Modelo log(A): $r^2 = 0,85$, r^2 ajustado = 0,82].

El modelo potencial, definido por $S = c * A^z$ ($S = 23,152 * A^{0,30234}$), es ampliamente reconocido. El modelo logarítmico permite linealizar los datos utilizando la ecuación $S = c + z * \log(A)$ [$S = -50,755 + 32,998 * \log(A)$]. Aquí, c se representa como la constante de escala o intersección, mientras que z es la pendiente, indicando la tasa de cambio en la riqueza de especies con respecto al área.

Discusión

En este trabajo se presentó un modelo paleoaltitudinal que describe los cambios en el LSBA durante los últimos ~20.000 años, durante la transición Pleistoceno-Holoceno en el Distrito Páramo Nariño-Putumayo (DPNP), y se utilizaron los datos de composición de aves para examinar el estado de conservación presente.

En el modelo paleoaltitudinal (ver video en el material suplementario) se identificaron tres etapas clave: (i) Expansión Máxima, en la cual el límite superior del bosque (LSBA) se encontraba por debajo de los 2200 msnm; (ii) Fragmentación Inicial, con el ascenso del LSBA hasta los 2700 msnm, marcando el inicio de la fragmentación de las unidades de páramo; y (iii) Fragmentación Máxima, cuando el LSBA alcanzó los 3500 m, provocando un aislamiento continuo de las áreas de páramo, que actualmente es una tendencia que se observa y que probablemente se intensificará con el calentamiento global en curso.

Este modelo, reveló un patrón claro de contracción y fragmentación del DPNP, lo cual sugiere un proceso a nivel local que va más allá de la hipótesis del "Sistema de Conectividad Intermitente" (S. G. A. Flantua et al., 2019) donde se, describe los ciclos de expansión y contracción en los Andes durante millones de años. Este modelo indicó un periodo prolongado de contracción del páramo en los últimos 20000 años, desde la última glaciación Máxima. Los últimos 2000 años se marcaron por una creciente fragmentación, que comenzó cuando el LSBA se elevó hasta los 2700 msnm, que probablemente condujo a cambios significativos en la composición florística (Hooghiemstra & Van Der Hammen, 2004), particularmente en los páramos de los Andes colombianos.

Esta fragmentación está estrechamente relacionada con el paisaje montañoso, específicamente con su relieve y topografía (Hazzi et al., 2018; Rahbek et al., 2019), generando condiciones variables (pendientes, tipos de suelo y microclimas) los cuales afectan tanto a la vegetación como a las comunidades de aves (S. Flantua & Henry, 2018; Nevado et al., 2018). Actualmente, estos fragmentos aislados de páramo están experimentando una contracción adicional, lo que resulta en una reducción del área y un aumento en el riesgo de extinción local.

Cabe destacar que este estudio no consideró los efectos de borde, y dado lo mencionado previamente sobre la composición de la vegetación, es probable que estos efectos sean más pronunciados en áreas pequeñas. Además, este fenómeno podría influir en la composición de especies de aves que no dependen exclusivamente del páramo, pero que podrían considerarse colonizadoras potenciales de las zonas de subpáramo y páramo.

En cuanto a los cambios en el área, predichos por los desplazamientos altitudinales del LSBA en el DPNP, resultaron ser informativos para explicar la riqueza y composición de los ensamblajes de aves. Se puede decir que las diferencias en riqueza de especies están directamente relacionadas con el tamaño del área entre unidades de páramo, alineados con los principios de la teoría de biogeografía de islas (Macarthur & Wilson 1963); los cuales, también han sido aplicados a mayor escala para la avifauna de los páramos de los Andes del norte (Vuilleumier, 1970).

Se sugiere que, en el DPNP, la relación entre el área y la riqueza de especies puede describirse mediante modelos Power y el logarítmico. Estos modelos muestran que, tras un aumento inicial rápido en la riqueza, el número de especies alcanza un patrón similar a una asíntota a medida que se expande el área del páramo, con un crecimiento posterior más lento. Cabe señalar que ambos modelos tienden a subestimar la riqueza en páramos de tamaño mediano.

Los resultados registraron que las diferencias en la composición de especies están impulsadas por la contracción y fragmentación del hábitat, factores clave en los procesos ecológicos y evolutivos de los Andes. Estos fenómenos geográficos influyen directamente en la conectividad poblacional, dificultando la dispersión individual y afectando los eventos de colonización, conllevando a una restricción del

flujo génico. En consecuencia, estos procesos también pueden limitar la disponibilidad de espacio para el desarrollo del nicho ecológico de cada especie.

Aunque la historia hidro climática puede ser compartida en todo el DPNP, existe una variación significativa en la composición de los ensamblajes de aves entre las distintas unidades de páramo, probablemente, debido a procesos demográficos locales que influyen en el reemplazo o extirpación de especies.

En general, la disimilitud en la composición entre unidades de páramo alcanza hasta un 70.5 %. Siendo estos resultados los que respaldan la idea de que las diferencias en la composición, reflejadas en la diversidad beta, se explican por extirpaciones y oportunidades de colonización. Además, la fragmentación del páramo está relacionada con la *anidación* de los ensamblajes, en la que la composición de especies en los fragmentos más pequeños del DPNP es un subconjunto de los fragmentos más grandes y ricos en especies (Wright et al., 1995). Mientras que los páramos más grandes y conectados albergan un mayor número de especies, solo 12 especies han persistido en los 12 páramos estudiados, lo que indica que solo una pequeña fracción de las especies dependientes del páramo parecen ser las más resilientes frente a la contracción y fragmentación a largo plazo.

En el DPNP, la elasticidad (es decir, la resiliencia) fue del 5.3 % (12 especies presentes en los 12 páramos, de un total de 227 taxones), mientras que la susceptibilidad potencial a una mayor extirpación fue del 94.7 %. La elasticidad fue mayor para las especies con mayor dependencia de los hábitats de páramo (6.4 %) y para los páramos más grandes y mejor conectados, como los del complejo Bordoncillo-Patascoy (13.9 %) (figura I-1). En nuestro modelo, la susceptibilidad a la extirpación depende estrechamente del área, especialmente en los fragmentos más

pequeños. La relación positiva entre el área y la riqueza de aves, junto con su conexión presumida con la extirpación, está en consonancia con la hipótesis del área per se propuesta por (Simberloff, 1976). Esta hipótesis sugiere que la probabilidad de que una especie se extinga debido a eventos estocásticos disminuye con una mayor abundancia, la cual suele estar relacionada con el tamaño del área.

Las diferencias en la composición de ensamblajes entre los páramos pueden estar influenciadas por la probabilidad de colonización. El área y la disponibilidad de hábitat son factores clave en el establecimiento de especies colonizadoras, incluidas aquellas con patrones de movimiento erráticos (Whittaker y Fernández-Palacios, 2007). A medida que aumenta el área, también lo hacen la disponibilidad de hábitat y recursos, lo que mejora las oportunidades de colonización. Sin embargo, las posibilidades de colonización varían entre los distintos páramos, generando diferencias en la composición de especies.

Las áreas más grandes pueden albergar una mayor variedad de hábitats y nichos, permitiendo que más especies colonicen y persistan. Este concepto es central en la hipótesis de muestreo pasivo propuesta por (Connor & McCoy, 1979), que sugieren que las áreas más extensas tienen una mayor probabilidad de recibir colonizadores que las más pequeñas, independientemente de la diversidad del hábitat. En resumen, el área probablemente sea un factor crítico para explicar la riqueza de especies observada en los páramos andinos.

En este estudio, las especies que pueden cruzar más fácilmente el límite superior del bosque (LSBA) y que dependen menos de los hábitats de páramo tienen mayores probabilidades de colonizarlo desde su periferia, reemplazando con frecuencia a las especies que se encuentran principalmente en zonas altas. Se espera que esto sea

más pronunciado en páramos grandes y considerablemente menor en los pequeños, ya que el borde o límite del páramo se expande lentamente incluso más que su área total. Como resultado, los páramos más grandes ofrecen más periferia para la colonización de hábitats potenciales en comparación con los más pequeños. Las especies que habitan los bosques andinos u otros ecosistemas circundantes al páramo pueden diferir entre sí, y cada una tendrá diferentes oportunidades de colonizar el páramo, lo que lleva a cambios complejos en la composición de los ensamblajes que también están fuertemente asociados con el área del páramo.

La extinción local es un factor clave, probablemente un proceso no aleatorio que implique la pérdida de rasgos funcionales específicos (por ejemplo, tamaño corporal) y afecte desproporcionadamente a ciertos grupos taxonómicos (Boyer, 2008; Matthews et al., 2019). En el DPNP, no se cuenta con datos suficientes para determinar con certeza el papel de la extirpación. Sin embargo, los páramos más pequeños albergan menos especies, con un número reducido de familias y géneros, representando menos del 30 % de la avifauna total. Si este patrón se debe principalmente a extirpaciones, indicaría una pérdida potencialmente significativa de biodiversidad en los páramos de Colombia, a medida que su área continúa disminuyendo y el LSBA ascendiendo, acercándose a las zonas superiores donde no puede crecer la vegetación.

Se discutió sobre el vínculo entre los cambios históricos del LSBA y las estimaciones actuales del cambio climático en los Andes; indicando que, La temperatura, es la principal promotora de los cambios en el LSBA en regiones tropicales (Cuesta et al., 2019; He et al., 2023); pues ha aumentado aproximadamente 0.13 °C en los Andes tropicales alrededor de los 3000 m s. n. m. entre 1950 y 2010 (Vuille et al., 2015). Esta tendencia al calentamiento predice una reducción significativa de las áreas de páramo en elevaciones altas, lo que podría llevar a la pérdida de especies con rangos

altitudinales estrechos y a la expansión de hábitats para especies dependientes del bosque en los límites superiores de su distribución.

Si las estimaciones de variabilidad climática son correctas y el LSBA continúa ascendiendo (Vuille et al., 2015; Cuesta et al., 2019; De Meyer et al., 2022; Helmer et al., 2019), las proyecciones de este trabajo sugieren que en 200 años solo quedará un 26.5 % (~0,38 km²) del área actual del DPNP. Esta estimación se basa en que un aumento de 0.76 °C eleva el LSBA en 100 m (Hooghiemstra & Van Der Hammen, 2004), con un ascenso anual estimado de 3,1 m (equivalente a un aumento de 0.42 °C cada 30 años) (Freeman et al., 2018). Bajo las condiciones actuales, el LSBA podría subir 100 m en los próximos 30 a 54 años. Con el LSBA promedio del DPNP ubicado en 3300 m de altitud y cubriendo aproximadamente 1436 km², esto podría resultar en la pérdida de los páramos ubicados en montañas con una elevación máxima de 3500 m s. n. m., junto con el 41.2 % de sus ensamblajes de aves asociados (alrededor de 94 especies). Esto podría representar la tasa más alta de extinciones locales evitables por unidad de área en el mundo.

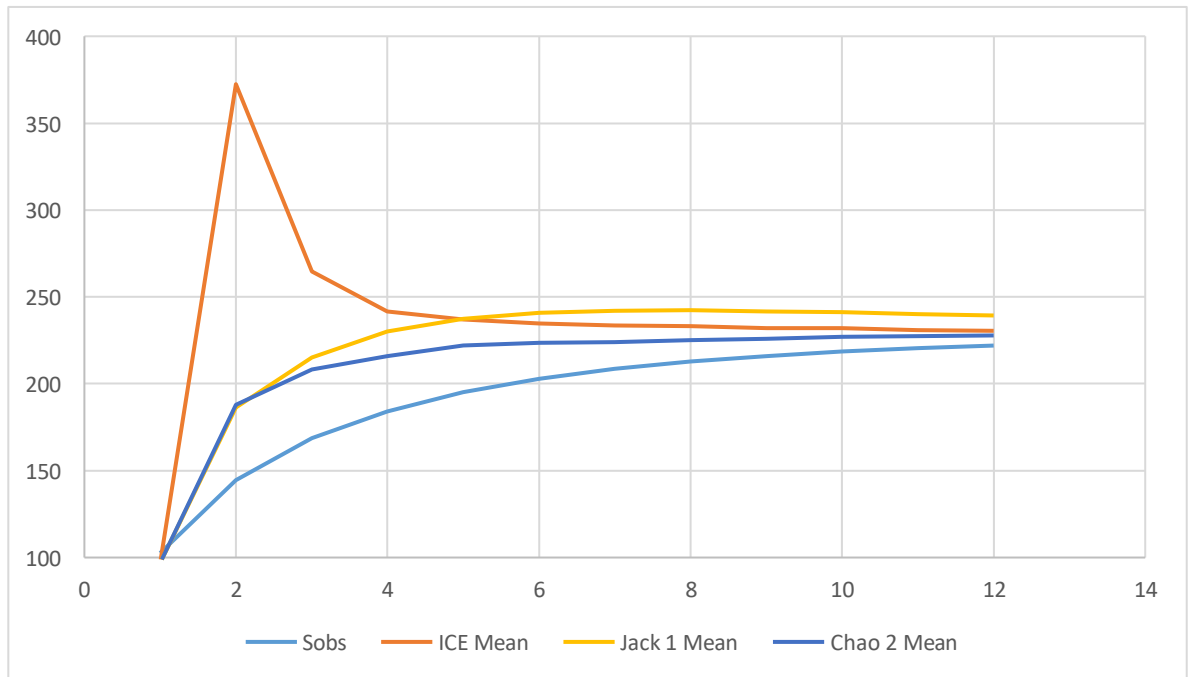
Anexos

Anexo I-1. Lista de especies dependientes del páramo y no dependientes del páramo, tabla general que muestra la composición de la avifauna del Distrito de Páramos Nariño-Putumayo (DPNP).

Anexo I-2. Relación entre la altitud que representa el límite superior del bosque andino (LSBA) y el área correspondiente del Distrito de Páramos Nariño-Putumayo. Se presentan las áreas calculadas para la unidad de páramo, junto con la zona nival, así como las áreas que corresponden únicamente al páramo.

Altura inicial del páramo o nivel superior del bosque altoandino	Área total en Km² (páramo más zona nival)	Área (Ha) sólo páramo
2.000	8439	5235
2.100	7921	5400
2.200	7421	6468
2.300	6907	5954
2.400	6412	5652
2.500	5947	5331
2.600	5484	5105
2.700	5009	4801
2.800	4421	4309
2.900	3832	3774
3.000	3203	3167
3.100	2529	2503
3.200	1880	1854
3.300	1376	1369
3.400	953	944
3.500	617	617
3.600	379	379
3.700	208	208
3.800	113	113
3.900	58	58
4.000	26	26

Anexo I-3. Estimaciones de la riqueza de especies en el inventario de aves del DPNP, utilizando los estimadores Jackknife Media, ICE Media y Chao 2.



Fuente: Este estudio

Anexo I-4. Área actual de cada uno de los 12 páramos del Distrito de Páramos Nariño-Putumayo (DPNP) y su correspondiente riqueza de especies de aves según el inventario de este estudio (ver detalles en la figura 1 del texto principal).

PÁRAMO	Área (Km²)	Riqueza Aves	Aves migratorias
Morasurco	1.753,2	43	
Quitasol	2.017,86	37	1
Cerro Negro-Sotomayor	2.466,14	34	
Paja Blanca	4.342,22	104	3
Azonales La Cocha	4.362,63	81	4
Galeras	6.641,80	105	
Azufral	14.148,00	104	
Cerro San Francisco	16.852,24	102	1
Ovejas-Tauso	50.968,90	133	8
Bordoncillo	60.190,70	184	10
Doña Juana	69.303,92	170	6
Chiles-Cumbal-Ángel	82.951,40	162	12

Literatura Citada

- Bader, M. Y., & Ruijten, J. J. A. (2008). A topography-based model of forest cover at the alpine tree line in the tropical Andes. *Journal of Biogeography*, 35(4), 711–723. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01818.x>
- Bakker, J., Olivera, M. M., & Hooghiemstra, H. (2008). Holocene environmental change at the upper forest line in northern Ecuador. *Holocene*, 18(6), 877–893. <https://doi.org/10.1177/0959683608093525>
- Baselga, A. (2010). Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19(1), 134–143. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x>
- Boyer, A. G. (2008). Extinction patterns in the avifauna of the Hawaiian islands. *Diversity and Distributions*, 14(3), 509–517.
- Calderon Leyton J J (2021): Aves del Distrito de Páramos en los departamentos de Nariño-Putumayo. v1.1. Universidad de Nariño. Dataset/Occurrence. <https://doi.org/10.15472/mkaa9v>
- Chaparro-Herrera, S., Lozano, M., & Echeverry-Galvis, M. Á. (2024). List of endemic and near-endemic birds of Colombia: Evaluation 2013-2023. *Ornitología Colombiana*, 2024(25), 34–45. <https://doi.org/10.59517/oc.e580>
- Colwell, R. K., & Elsensohn, J. E. (2014). EstimateS turns 20: Statistical estimation of species richness and shared species from samples, with non-parametric extrapolation. *Ecography*, 37(6), 609–613. <https://doi.org/10.1111/ecog.00814>
- Connor, E. F., & Mccoy, E. D. (1979). *The statistics and biology of the species-area relationship* 113,(6). <http://www.journals.uchicago.edu/t-and-c>
- Cuesta, F., Llambí, L. D., Huggel, C., Drenkhan, F., Gosling, W. D., Muriel, P., Jaramillo, R., & Tovar, C. (2019). New land in the Neotropics: a review of biotic community, ecosystem, and landscape transformations in the face of climate and glacier change. In *Regional Environmental Change* (Vol.

- 19, Issue 6, pp. 1623–1642). Springer Verlag.
<https://doi.org/10.1007/s10113-019-01499-3>
- Peter U. Clark et al., (2009). The Last Glacial Maximum. *Science* 325, 710–714 (2009). DOI:10.1126/science.1172873
- Darriba, D., Taboada, G. L., Doallo, R., & Posada, D. (2012). JModelTest 2: More models, new heuristics and parallel computing. In *Nature Methods* 9 (8), 772. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2109>
- De Meyer, A. P., Ortega-Andrade, H. M., & Moulatlet, G. M. (2022). Assessing the conservation of eastern Ecuadorian cloud forests in climate change scenarios. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 20(2), 159–167.
- Di Pasquale, G., Marziano, M., Impagliazzo, S., Lubritto, C., De Natale, A., & Bader, M. Y. (2008). The Holocene treeline in the northern Andes (Ecuador): First evidence from soil charcoal. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 259(1), 17–34.
<https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2006.12.016>
- Fjeldså, J., Bowie, R. C. K., & Rahbek, C. (2012). The role of mountain ranges in the diversification of birds. In *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* (Vol. 43, pp. 249–265). <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102710-145113>
- Flantua, S. G. A., Hooghiemstra, H., Van Boxel, J. H., Cabrera, M., González-Carranza, Z., & González-Arango, C. (2014). Connectivity dynamics since the last glacial maximum in the northern andes: a pollen-driven framework to assess potential migration.
- Flantua, S. G. A., O’Dea, A., Onstein, R. E., Giraldo, C., & Hooghiemstra, H. (2019). The flickering connectivity system of the north Andean páramos. *Journal of Biogeography*, 46(8), 1808–1825.
<https://doi.org/10.1111/jbi.13607>
- Flantua, S., & Henry, H. (2018). *Historical Connectivity and Mountain Biodiversity (with special reference to the Northern Andes)*.
<https://www.researchgate.net/publication/324520806>
- Freeman, B. G., Scholer, M. N., Ruiz-Gutierrez, V., & Fitzpatrick, J. W. (2018). Climate change causes upslope shifts and mountaintop extirpations in a tropical bird community. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115(47), 11982–11987.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1804224115>

- González-Carranza, Z., Hooghiemstra, H., & Vélez, M. I. (2012). Major altitudinal shifts in Andean vegetation on the Amazonian flank show temporary loss of biota in the Holocene. *Holocene*, 22(11), 1227–1241. <https://doi.org/10.1177/0959683612451183>
- Gotelli, N. J., & Colwell, R. K. (2001). Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology letters*, 4(4), 379–391. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2001.00230.x>
- Graves, G. R. (1988). Linearity of geographic range and its possible effect on the population structure of Andean birds. *The Auk*, 105(1), 47–52. <https://doi.org/10.1093/auk/105.1.47>
- Hazzi, N. A., Moreno, J. S., Ortiz-Movliav, C., & Palacio, R. D. (2018). Biogeographic regions and events of isolation and diversification of the endemic biota of the tropical Andes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115(31), 7985–7990. <https://doi.org/10.1073/pnas.1803908115>
- He, X., Jiang, X., Spracklen, D. V., Holden, J., Liang, E., Liu, H., ... & Zeng, Z. (2023). Global distribution and climatic controls of natural mountain treelines. *Global Change Biology*, 29(24), 7001–7011.
- Helmer, E. H., Gerson, E. A., Baggett, L. S., Bird, B. J., Ruzycki, T. S., & Voggeser, S. M. (2019). Neotropical cloud forests and páramo to contract and dry from declines in cloud immersion and frost. *PloS one*, 14(4), e0213155. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0213155>
- Hooghiemstra, H., & Van Der Hammen, T. (2004). Quaternary Ice-Age dynamics in the Colombian Andes: Developing an understanding of our legacy. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 359(1442), 173–181. <https://doi.org/10.1098/rstb.2003.1420>
- 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. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12613>
- Jojoa, M. (2011). Reconstruction climatique et environnementale de l'holocene superieur dans La Lagune De La Cocha, Sud-ouest de la Colombie. Master En Sciences De L'environnement (Muse) Université De Genève
- Llambí, L. D., Puentes Aguilar, J., & García-Núñez, C. (2013). Spatial relations and population structure of a dominant tree along a treeline ecotone in the

- Tropical Andes: Interactions at gradient and plant-neighbourhood scales. *Plant Ecology and Diversity*, 6(3–4), 343–353.
<https://doi.org/10.1080/17550874.2013.810312>
- Macarthur, R. H. y W. E. O. (1963). Macarthur, Robert H y Wilson, Edward O. *Journal of Organic Evolution*, 17.
- Matthews, T. J., Triantis, K. A., Whittaker, R. J., & Guilhaumon, F. (2019). sars: an R package for fitting, evaluating and comparing species–area relationship models. *Ecography*, 42(8), 1446–1455.
<https://doi.org/10.1111/ecog.04271>
- Nevado, B., Contreras-Ortiz, N., Hughes, C., & Filatov, D. A. (2018). Pleistocene glacial cycles drive isolation, gene flow and speciation in the high-elevation Andes. *New Phytologist*, 219(2), 779–793.
<https://doi.org/10.1111/nph.15243>
- Palacio, R. D., & Clark, J. S. (2023). Incorporating intraspecific variation into species responses reveals both their resilience and vulnerability to future climate change. *Ecography*, 2023(11). <https://doi.org/10.1111/ecog.06769>
- Peyre, G. (2022). What does the future hold for páramo plants? A modelling approach. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10.
- Rahbek, C., Borregaard, M. K., Antonelli, A., Colwell, R. K., Holt, B. G., Nogues-Bravo, D., Ø Rasmussen, C. M., Richardson, K., Rosing, M. T., Whittaker, R. J., & Fjeldsø, J. (2019). *Building mountain biodiversity: Geological and evolutionary processes*. <http://science.sciencemag.org/>
- Rodríguez-Gironés, M. A., & Santamaría, L. (2010). How Foraging Behaviour and Resource Partitioning Can Drive the Evolution of Flowers and the Structure of Pollination Networks. In *The Open Ecology Journal* (Vol. 3).
- Daniel s. simberloff &lawrence g. abele response: island biogeography and conservation: strategy and limitations. *science*193,1032-1032(1976).doi:10.1126/science.193.4257.1032.a.
- Tenorio, E. A., Montoya, P., Norden, N., Rodríguez-Buriticá, S., Salgado-Negret, B., & Gonzalez, M. A. (2023). Mountains exhibit a stronger latitudinal diversity gradient than lowland regions. *Journal of Biogeography*, 50(6), 1026–1036. <https://doi.org/10.1111/jbi.14597>
- Terrones-Ramírez. (2023). *Universidad Nacional Autónoma De México*. Universidad Autónoma de México.

- Velásquez Ruiz, C. A. (1999). Tardiglacial y Holoceno del norte de la Cordillera Occidental de Colombia. *Facultad de Ciencias*.
- Vuille, M., Franquist, E., Garreaud, R., Lavado Casimiro, W. S., & Cáceres, B. (2015). Impact of the global warming hiatus on Andean temperature. *Journal of Geophysical Research*, 120(9), 3745–3757. <https://doi.org/10.1002/2015JD023126>
- Vuilleumier, F. (1970). Insular biogeography in continental regions. the Northern Andes of South America. *The American Naturalist*, 104(938), 373–388. <http://www.journals.uchicago.edu/t-and-c>
- Wille, M., Hooghiemstra, H., Hofstede, R., Fehse, J., & Sevink, J. (2002). Upper forest line reconstruction in a deforested area in northern Ecuador based on pollen and vegetation analysis. *Journal of Tropical Ecology*, 18(3), 409-440. <https://doi.org/10.1017/S0266467402002286>
- Whittaker, R. J., & Fernández-Palacios, J. M. (2007). *Island biogeography: ecology, evolution, and conservation*. Oxford University Press, USA.
- Wright, P., Ferris, S. P., & Kroll, M. (1995). Competitiveness Through Management of Diversity: Effects on Stock Price Valuation. *Journal Management*, 38(1), 27–29.

CAPITULO II

Filogeografía comparativa de aves en el Distrito de Páramos Nariño-Putumayo

Introducción

La distribución y dispersión de las especies dependen de las interacciones entre la complejidad topográfica, la ecología y la capacidad de dispersión de estas. El cambio en el paisaje se reconoce como una de las principales causas en la diversificación biológica (Smith et al., 2014), donde eventos de vicarianza como el levantamiento de las montañas y la formación de grandes ríos han permitido separar poblaciones de especies que estaban ininterrumpidas (Gareth N & Platnick N, 1981; Smith et al., 2014) y favorecer procesos de divergencia (Sanmartín et al., 2008; Wakeley & Aliacar, 2001). Autores como Sanmartín et al., 2008 y Wakeley & Aliacar, 2001 plantean que la especiación alopátrica comienza con eventos de dispersión y afirman que uno de los principales factores que favorecen los procesos de especiación son las capacidades o singularidades de adaptación lo que determina su persistencia en el paisaje y desplazamiento a través de él, influyendo directamente en la conectividad espacial entre poblaciones.

Smith et al., (2014) proponen que los cambios a gran escala del paisaje impulsaron la especiación al fragmentar las distribuciones de las especies lo que posiblemente generó patrones espaciales y temporales congruentes con la diferenciación genética entre los linajes, especialmente para los que presentan características ecológicas similares. Esta fragmentación y cambio en el paisaje fue evidente durante el Neogeno, debido a la formación de las montañas andinas donde las barreras geográficas (montañas de alturas distintas, cañones, ríos y humedales) hicieron que las especies se aislaran en diferentes áreas delimitando su movimiento, dando como resultado diferencias a nivel genético entre sus poblaciones. Bajo la

propuesta de Smith et al., (2014), los linajes con una ocupación más prolongada del paisaje tienen una mayor probabilidad de dispersión a través de barreras geográficas y pueden diversificarse.

La distribución y dispersión de las especies dependen de las interacciones entre la complejidad topográfica, la ecología y la capacidad de dispersión. La conectividad es un aspecto crucial que determina las probabilidades del flujo genético y con ello, mantener o cambiar la estructura genética de las poblaciones u ocasionar divergencia poblacional hasta culminar con el proceso de especiación (Graves, 1988.; Fjeldså et al., 2012; Weir, 2009). Además de las barreras geográficas, se reconoce que algunos de los eventos causales en la afectación de la conectividad fueron los procesos históricos de glaciación e inter-glaciación (Flantua & Henry, 2018) donde la expansión y contracción del área de los páramos, (“hipótesis de parpadeo del areal de los páramos” es un factor importante relacionado con eventos de dispersión y vicarianza en aves. Calderón et al, (2025) plantean que además del fenómeno de contracción - expansión, en los páramos de Nariño (Colombia), de acuerdo a la altitud que alcance el LSBA de las montañas y la conectividad entre las mismas, se observa el fenómeno de fragmentación-contracción. Este último fenómeno (fragmentación-contracción) junto con la geometría cónica de los sistemas montañosos, donde el área se hace menor a mayores elevaciones, conformaría las islas de páramo, tal como las denomino Vuilleumier (1970) las cuales estarían más desconectadas, y esto afectaría directamente la movilidad de las especies y el flujo genético de poblaciones, por lo cual se esperaría diferenciación en la estructura genética de las poblaciones.

Las especies del género *Diglossa*, ampliamente distribuidas en ecosistemas altoandinos, presentan una amplia capacidad de dispersión y representan una de las más notables radiaciones evolutivas en los Andes Tropicales (Mauck & Burns, 2009; Barker et al., 2015). Desde su centro de origen en la región andina se ha reconocido dos eventos de dispersión importantes: uno desde los Andes del Norte

hasta los Tepuyes en Venezuela y el otro desde los Andes del Norte hasta Centroamérica (Hackett, 1995; Mauck & Burns, 2009), sin embargo, esta historia aún no está totalmente descrita y quizá es mucho más compleja de lo esperado. Estudios recientes respaldan aspectos novedosos en su biogeografía; poblaciones de *Diglossa brunneiventris* distribuidas en el norte y sur del continente americano no son especies hermanas y se asocian más con algunas poblaciones de *Diglossa humeralis* (Gutiérrez-Zuluaga et al., (2021). También se ha reportado la existencia de dos grupos bien diferenciados en *Diglossa cyanea*, uno distribuido hacia el sur del continente y otro a lo largo de la zona norte, proponiendo que corresponden a dos especies distintas (Martínez- Gomez et al (2023). Por otro lado, se ha documentado que las tierras altas mesoamericanas podrían albergar dos o más linajes evolutivos independientes del complejo *Diglossa baritula* y la posibilidad de más endemismos crípticos (Terrones- Ramírez, (2023).

Las tres especies del género *Diglossa* seleccionadas (*Diglossa lafresnayii*, *D. cyanea* y *D. albilatera*) presentan diferente dependencia a ecosistemas de bosque altoandino y páramo por lo cual son buenas candidatas para examinar patrones de divergencia en la alta montaña Andina y en el contexto de filogeografía comparativa evaluar el efecto de los procesos históricos sobre la distribución y estructuración genética de poblaciones especies altamente restringidas al bosque altoandino y páramo y de especies menos dependientes de estos. *D. lafresnayii* es una restringida al páramo y teóricamente presentaría poblaciones aisladas en su rango de distribución en los Andes del Norte a elevaciones entre 2800-3500 msnm. *D. cyanea* se observa generalmente en bosque de niebla y subpáramo, esta es menos dependiente del páramo y tiene un rango altitudinal más amplio que la primera especie (1500-3500 msnm). *D. albilatera*, es una especie con rango de distribución amplio (1400-3500 msnm), presenta mayor facilidad para su movilidad porque hace uso del bosque altoandino, además de frecuentar zonas abiertas, bosques achaparrados, bosque de niebla y en algunas ocasiones el subpáramo (Quiñones, 2018).

En el presente trabajo se propone que los procesos históricos tales como la expansión-contracción y la fragmentación-contracción de los páramos y sistemas altoandinos, relacionados con los periodos de glaciación-interglaciación, han constituido en la actualidad un sistema insular que dificulta la movilidad de las especies de aves y su flujo genético, posibilitando la estructuración genética de las mismas, por esta razón, se propuso evaluar el efecto estos procesos sobre la estructura genética e historia filogeográfica de tres especies de aves del género *Diglossa*. esperando encontrar estructura espacial genética para especies más dependientes del páramo (*D. lafresnayii*) y en menor escala o ausente, para especies que usan más el bosque altoandino (*D. cyanea* y *D. albilatera*).

El proyecto se abordó desde una perspectiva que relaciono los aspectos geomorfológicos y ecológicos y como estos pueden afectar la composición y estructura de los ensamblajes biológicos; en este caso se tomó como objeto de estudio las aves del páramo, analizando como los aspectos históricos relacionados con la expansión-contracción, producidos por los ciclos de glaciación e interglaciación, han influido en la distribución y composición de sus ensamblajes. Además, se aplicó un modelo que permitió explicar el efecto en tres especies del género *Diglossa* escogidas específicamente debido a la conectividad y posibilidades de desplazamiento que enfrentan, pues estas dependen (alta, media o baja) de ecosistemas altoandinos y de páramo, influenciando probablemente su flujo genético y la estructura genética de sus poblaciones.

El conjunto de las posibles explicaciones a estos cambios en la composición de ensamblajes de aves en los complejos de páramo del Distrito de Páramos Nariño-Putumayo son los aspectos geo morfológicos, ecológicos, evolutivos y climatológicos, sin embargo, hasta el momento sólo se ha abordado una dimensión de este rompecabezas biológico, razón por la cual es necesario profundizar en el estudio de diferentes factores como barreras geográficas,

ecológicas, adaptabilidad, interacciones, entre otros, que pueden estar afectando genéticamente a estas poblaciones y a su vez trayendo consecuencias en procesos de diversificación y composición.

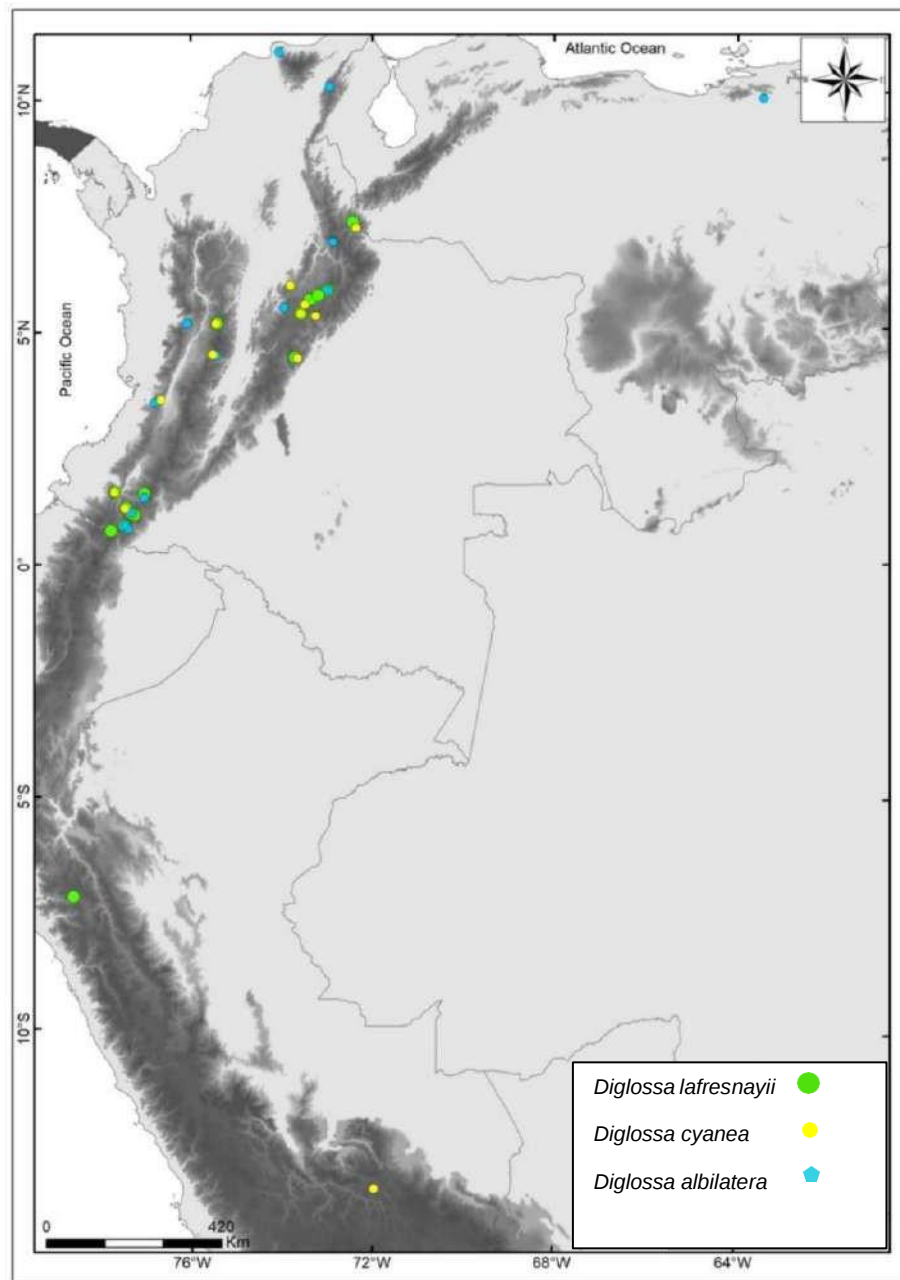
Objetivo

Describir aspectos de la filogeografía de tres especies de aves del género *Diglossa* asociadas a sistemas de páramos y bosques altoandinos. Se evaluó el efecto producido por los procesos de expansión -contracción y fragmentación-contracción tanto del bosque altoandino como del páramo sobre la estructura genética e historia filogeográfica de tres especies de aves del género *Diglossa* las cuales ocupan de forma diferencial estos dos tipos de ecosistemas de la alta montaña.

Materiales y métodos

Área de estudio

Se extrajo ADN de muestras de tejido de las especies *D. lafresnayii* (23), *D. cyanea* (18) y *D. albilatera* (35) correspondientes a diferentes puntos en Colombia (4°34'N y 74°17.8'O) y Suramérica (figura II-1)



Fuente: Este estudio

Figura II-1. El mapa muestra la ubicación de secuencias de ADN del gen Cyt B obtenidas de NCBI-GenBank para tres especies: *Diglossa lafresnayii* (verde), *Diglossa cyanea* (amarillo) y *Diglossa albilatera* (azul marino). El

análisis también incluye secuencias de Perú, Bolivia y Venezuela.

Los mapas correspondientes a cada una de las especies del género *Diglossa* se realizaron con información georreferenciada obtenida del Instituto Alexander von Humboldt y la colección de aves del museo de Historia Natural de la Universidad de Nariño, los cuales se organizaron en formato *.xlsx y se convirtieron en archivo tipo *shape* utilizando el software de ArcGIS 10.8 (Environmental Systems Research Institute) versión de escritorio, adicionalmente, se agregó el mapa del rango de distribución que fue obtenido de <https://birdsoftheworld.org/>

Consideraciones éticas

El trabajo de investigación cumplió con los protocolos éticos existentes. Los tejidos fueron obtenidos de museos o colecciones legalmente inscritas en el sistema nacional (Museo PSO CZ Universidad de Nariño e Instituto Alexander Von Humboldt) y la información biológica obtenida en campo, no requirió manipulación de ejemplares o sacrificios injustificado. En el laboratorio de establecieron y cumplieron los protocolos de manipulación de las muestras, garantizando siempre la seguridad de los investigadores y auxiliares técnicos de laboratorio. Las colectas estuvieron amparadas por los respectivos permisos de colecta de las instituciones ya mencionadas.

Extracción y amplificación

Las muestras de tejido (músculo y corazón) fueron suministradas por el Instituto Alexander von Humboldt y la colección zoológica de la Universidad de Nariño (PSO-z 041). Con estos datos, se elaboró una base de información que recopiló 76 muestras en total. Se realizó la determinación de los individuos con el uso del gen Citocromo b (*Cyt B*). Inicialmente se hizo una extracción de ADN genómico con el uso del kit Invisorb Spin Tissue Mini kit (INVITEK Technologies) con modificaciones por el presente estudio (Anexo II-1). Para evaluar la calidad y cantidad de ADN se llevó a cabo el proceso de electroforesis en gel de agarosa al 1.5 %, en buffer TAE 1X, se ocupó el marcador de tamaño molecular de 1

Kb (Bioline), posteriormente, se realizó espectrofotometría NanoDrop 2000 (Thermo Scientific), determinándose su concentración en ng/μl y su pureza en el espectro de absorbancia 260nm/280nm. Para el proceso de PCR se utilizó los cebadores de gen mitocondrial Citocromo B reportados por Sato et al., (1999) CBS-F, 5'-CCAACATCTCHKCHTGATGAAAYTT- 3' y CBS-R, 5'-GATGAAKGGGTVTTCTACTGGTTG- 3' (anexo II-1) que amplificaron una secuencia de aproximadamente 700 pb y se amplificaron un total 20 uL (50ng/ul.) por muestra, con las siguientes condiciones Buffer PCR 1X, MgCl₂ 1.0 Mm, DNTP's 0.04 Mm, primer forward 0.5 μm y primer reverse 0.5 μm y 5 U/ ul de Taq polimerasa modificado de Hackett, 1996 (anexo II-2). La configuración de amplificación: un ciclo de desnaturalización inicial a 94°C durante 5 min; 40 ciclos a una temperatura de desnaturalización de 94°C durante 45 s, el alineamiento a una temperatura de 60°C por 45 s, la extensión a una temperatura de 72°C durante 1 min y un ciclo de extensión final a 72°C durante 5 min. Se utilizó agua ultrapura como control negativo, y se realizó el proceso de electroforesis en gel de agarosa al 1.5%, los productos de PCR fueron secuenciados en una sola dirección en el equipo ABI 3730X de la compañía MacroGen (Corea del Sur).

Obtenidos los electroferogramas, se procedió a depurar las secuencias de ADN (Cornejo, 2014.) utilizando el software Geneious versión 7.5. Las secuencias se guardaron en formato *FASTA en Bioedit versión 7.2.5 (Hall, 2011) y posteriormente se hizo la verificación de los individuos utilizando la base datos de NCBI y la opción Blast Nucleotide. Posteriormente se realizó una búsqueda basada en el gen de interés (*Cyt B*) y las especies de este estudio (*D. lafresnayii*, *D. cyanea* y *D. albilatera*) de 700 pb aproximadamente (Altamirano-Benavides & Yanez-Moreta, 2016). Se procedió a hacer un alineamiento múltiple de las secuencias utilizando el programa Geneious con el software bioinformático Clustal W (Larkin et al., 2007), configurado de forma predeterminada. Posterior a ello se verificó inserciones y/o eliminaciones, adicionalmente se revisaron y corrigieron los espacios no identificados, expresados como X o N. Por último, los archivos fueron guardados en formato *. FASTA.

Estimación de diversidad

Para la estimación de los parámetros de la diversidad genética, diversidad haplotípica (h) y diversidad nucleotídica (π) se empleó el programa DnaSP versión 4.2 (Rozas & Rozas, 1995) y el estadístico D de Tajima (Tajima, 1989) el cual se estimó en el programa Arlequin 3.5.2.2 (Excoffier & Lischer, 2010). Se realizó una red de haplotipos utilizando Median Joining en el programa POPART (Leigh & Bryant, 2015). Se determinó la estructura genética a nivel del DPNP y a nivel de páramos de Colombia. En este sentido, inicialmente se realizó un análisis de varianza molecular (AMOVA) y estimaciones F_{ST} por pares mediante el programa Arlequin 2.0 (Excoffier & Lischer, 2010).

Análisis de relaciones evolutivas

Después de obtener el conjunto de secuencias del género *Diglossa* para el análisis, se determinó el modelo evolutivo más adecuado (HKY+G) utilizando el software JModelTest versión 2.1.3 (Darriba et al., 2012). La elección del modelo se basó en los criterios de información de Akaike (AIC) y de inferencia bayesiana (BIC). Posteriormente, se empleó la inferencia bayesiana (IB) mediante el software MrBayes versión 3.2.2 (Ronquist et al., 2012). Se utilizaron cadenas de Markov (MCMC) bajo el enfoque de Simulación Monte Carlo, aplicando los modelos evolutivos seleccionados previamente con JModelTest v. 2 (Darriba et al., 2012). Estas relaciones se almacenaron cada mil generaciones y el soporte de los nodos se evaluó a través de las probabilidades posteriori, de la agrupación del género *Diglossa*.

Resultados

Del total de muestras iniciales (76) para el análisis se utilizó un total de 48 secuencias con 700 a 706 pb de un total de 1200 pb para todo el gen *Cyt B*. Estas secuencias pertenecían

a las especies *D. lafresnayii*, *D. cyanea*, y *D. albilatera*, (tabla II-1). Los valores de diversidad haplotípica (h), evidenciaron que las tres especies presentan valores altos, sin embargo, en la diversidad nucleotídica (π) se obtuvo valores bajos. En cuanto al número de haplotipos registrados para cada especie se encontró que en *D. lafresnayii* habían 17, en *D. albilatera* 12 y *D. cyanea* presentó un total de 10 haplotipos (tabla II-1). En cuanto a los resultados obtenidos para la D de Tajima indicaron que *D. lafresnayii* y *D. albilatera* presentan valores cercanos 0 lo que indica que son conjuntos de datos consistentes con la neutralidad esperada, mientras que en *D. cyanea* el valor fue negativo lo que se asoció con un exceso de alelos poco comunes y generalmente esto se puede relacionar a un posible proceso de expansión (Tajima, 1983 y 1996) (tabla II-1). Los Valores del índice de fijación (F_{ST}) calculados entre las especies *Diglossa lafresnayii*, *D. cyanea* y *D. albilatera* comparando los páramos del DPNP respecto a las cordilleras central y oriental en Colombia se presentan en la tabla II-2

Tabla II-1. Compendio de los datos genéticos analizados para *Diglossa lafresnayii*, *D. cyanea* y *D. albilatera* con sus respectivos valores para número de muestras, número de bases nucleotídicas, número de mutaciones, número de haplotipos, diversidad haplotípica (h), diversidad nucleotídica (π) y D de Tajima.

Especie	<i>D.lafresnayii</i>	<i>D.cyanea</i>	<i>D.albilatera</i>
No muestras	17	16	16
No bases	700	706	702
No haplotipos	17	10	12
No mutaciones	75	16	33
No sitios polimórficos	85	16	31
Diversidad haplotípica (h)	1	0,95	0,96
Diversidad nucleotídica (π)	0,04	0,048	0,0129

D Tajima	0,88	-1,31	0,32
-----------------	------	-------	------

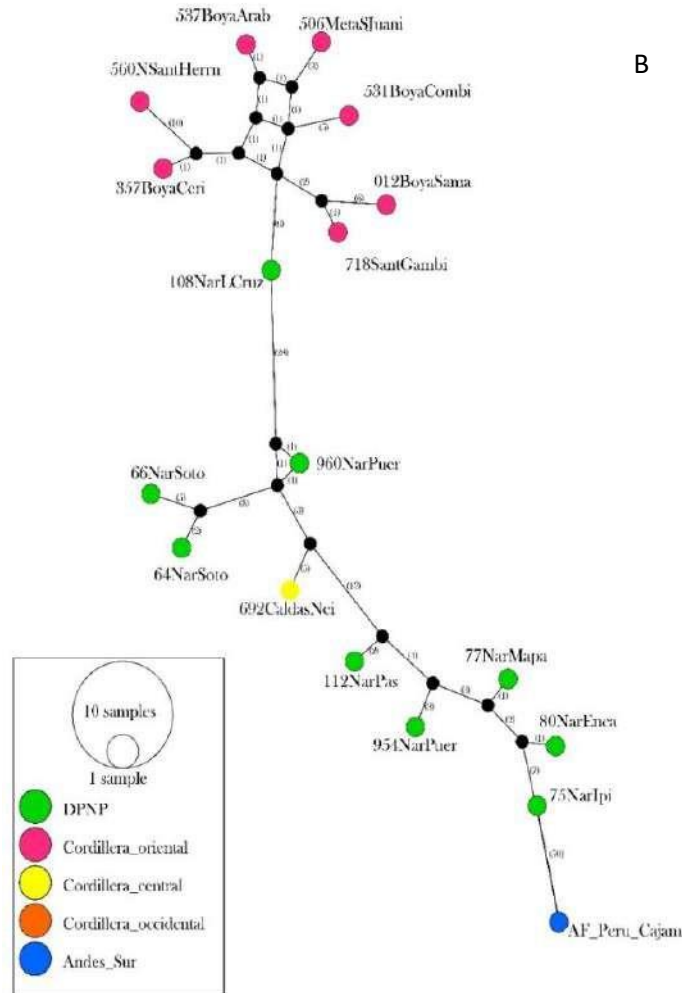
Tabla II-2. Valores del índice de fijación (FST) calculados entre las especies *Diglossa lafresnayii*, *D. cyanea* y *D. albilatera* comparando los páramos del DPNP respecto a las cordilleras central y oriental en Colombia. Se resalta con recuadro rojo las diferencias genéticas que indican el nivel más significativo entre las poblaciones evaluadas. Según la escala de Hartl y Clark (1997) el índice de fijación (FST) determina que los valores < 0,10 indican una leve diferenciación genética; los valores entre 0.10 a 0.25 definen una diferencia genética moderada y los valores comprendidos entre 0.25 a 1 muestran una marcada diferenciación genética.

Especies	Poblaciones comparadas		FST
<i>Diglossa lafresnayii</i>	Nariño (DPNP)	Cordillera Oriental	0,49575
	Nariño (DPNP)	Cordillera Central	0,11111
<i>Diglossa Cyanea</i>	Nariño (DPNP)	Cordillera Oriental	-0,01299
<i>Diglossa albilatera</i>	Nariño (DPNP)	Cordillera Oriental	0,30208
	Nariño (DPNP)	Cordillera Occidental	-0,04651

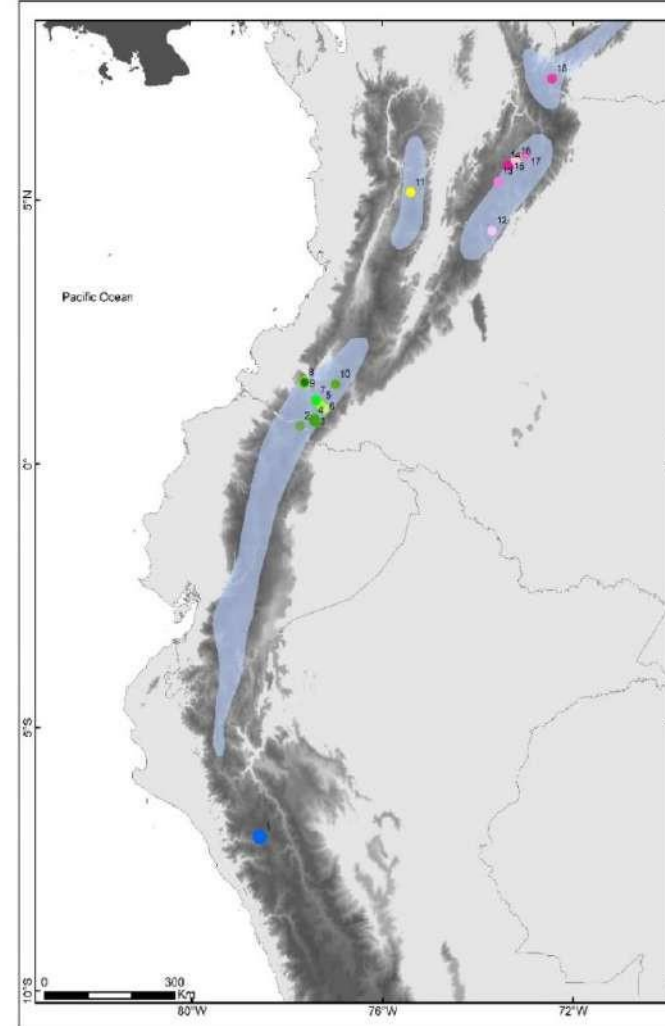
Construcción de red de haplotipos y agrupaciones filogenéticas

Los resultados correspondientes a las redes de haplotipos y ubicaciones geográficas pueden observarse en las figuras II-2, II-3 y II-4 donde se evidencia la relación con los resultados de las tablas II-1 y II-2 y nos indica que cada una de las tres especies presentan una historia evolutiva distinta.

A



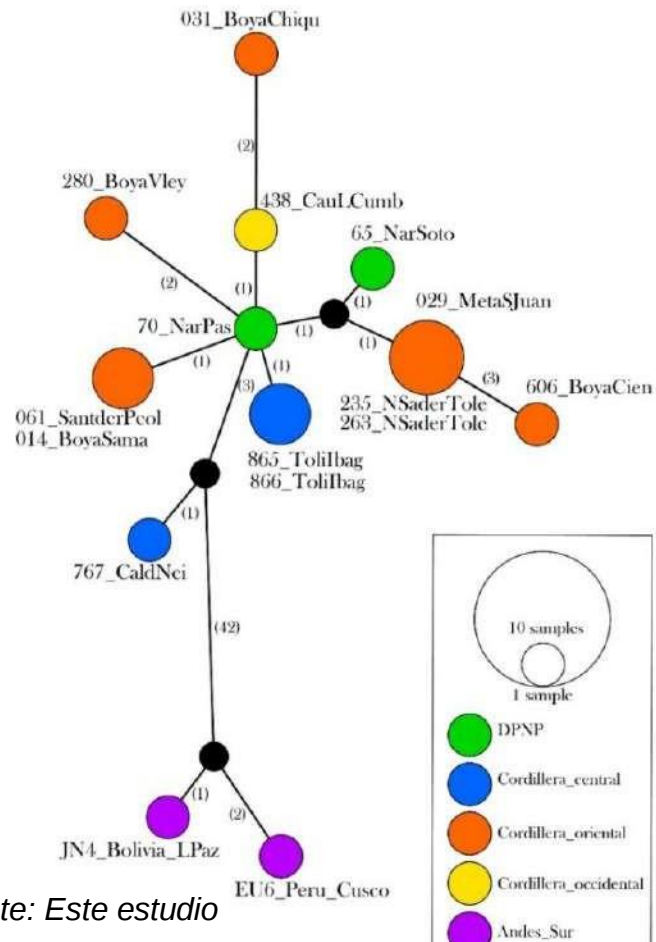
B



Fuente: Este estudio

Figura II-2.A. Red de haplotipos de *Diglossa lafresnayii* (esta investigación). En la red de haplotipos se pueden evidenciar un total de 17 haplotipos, sin embargo, se diferencian en dos grupos, el primero corresponde a individuos de la cordillera oriental de Colombia (puntos rosados) y el segundo agrupa ejemplares del DPNP (puntos verdes). En la parte B se muestran las localidades de donde se obtuvieron las muestras asociadas a la distribución geográfica de *D. lafresnayii* (zona sombreada con coloración azul <https://birdsoftheworld.org/>).

A



Fuente: Este estudio

B

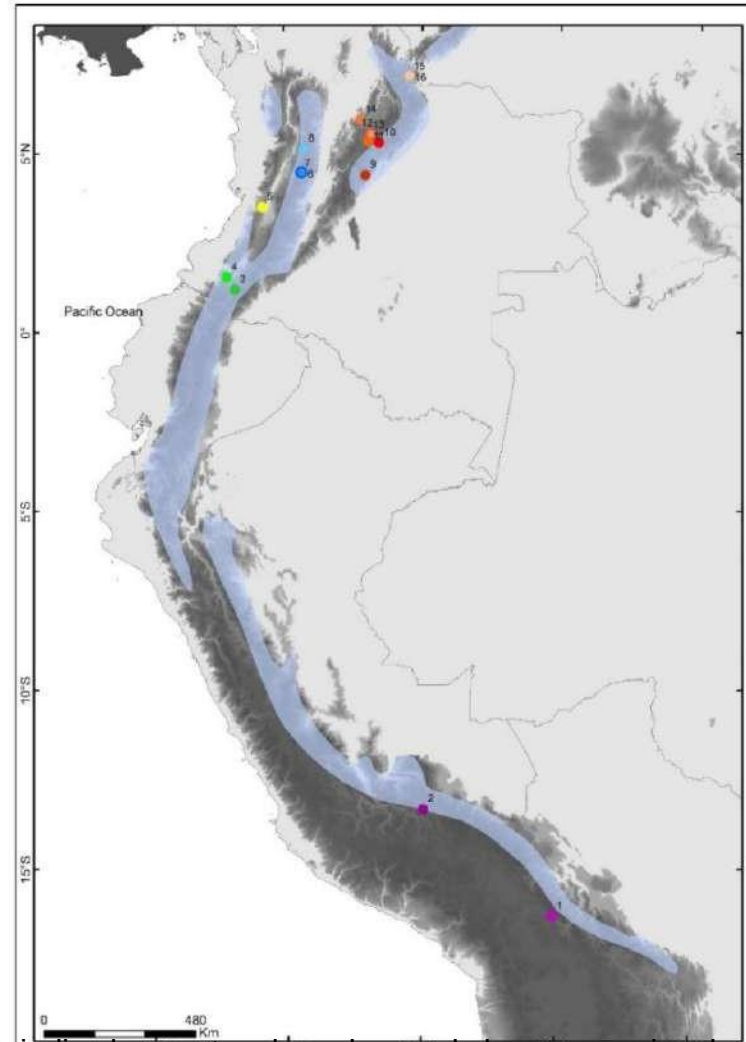
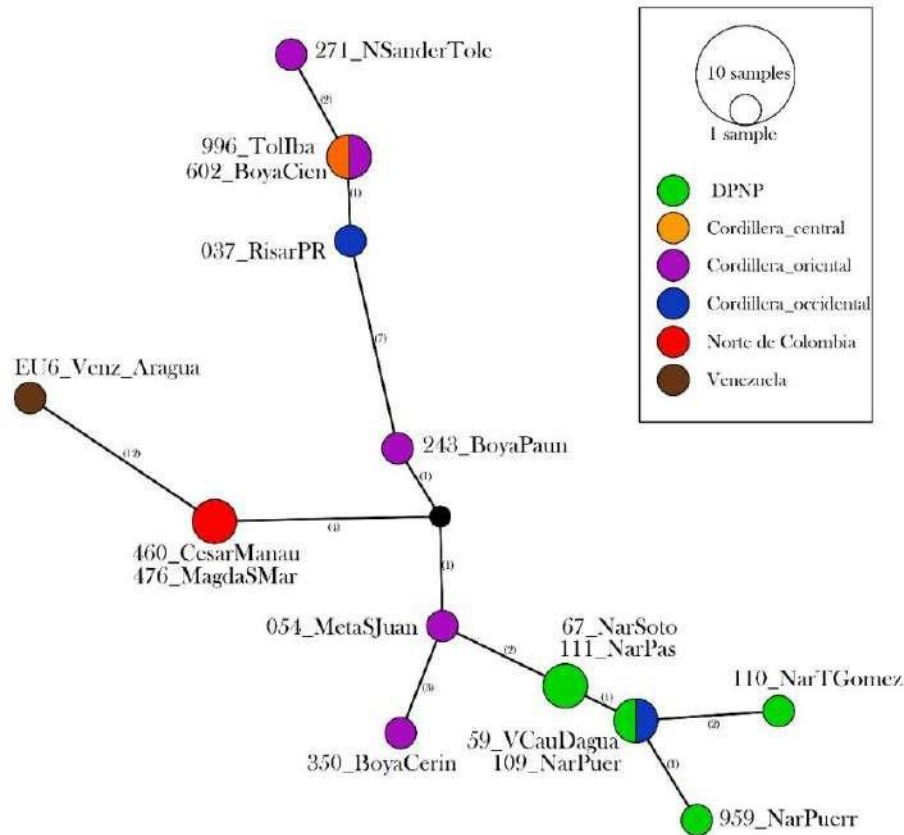


Figura II-3. A. Red de 10 haplotipos de *D. cyanea*. B. indica los puntos de cada una de las secuencias de análisis y la distribución geográfica de *D. cyanea* (zona sombreada con coloración azul (<https://birdsoftheworld.org/>) en los Andes Centrales de Colombia y los Andes del Sur. La red de haplotipos NO muestra poblaciones claramente diferenciadas, sin embargo, se observa como punto central a los individuos de DPNP (verde) y el número de pasos mutacionales indica cercanía con ejemplares de las cordilleras occidental y central.

A



Fuente: Este estudio

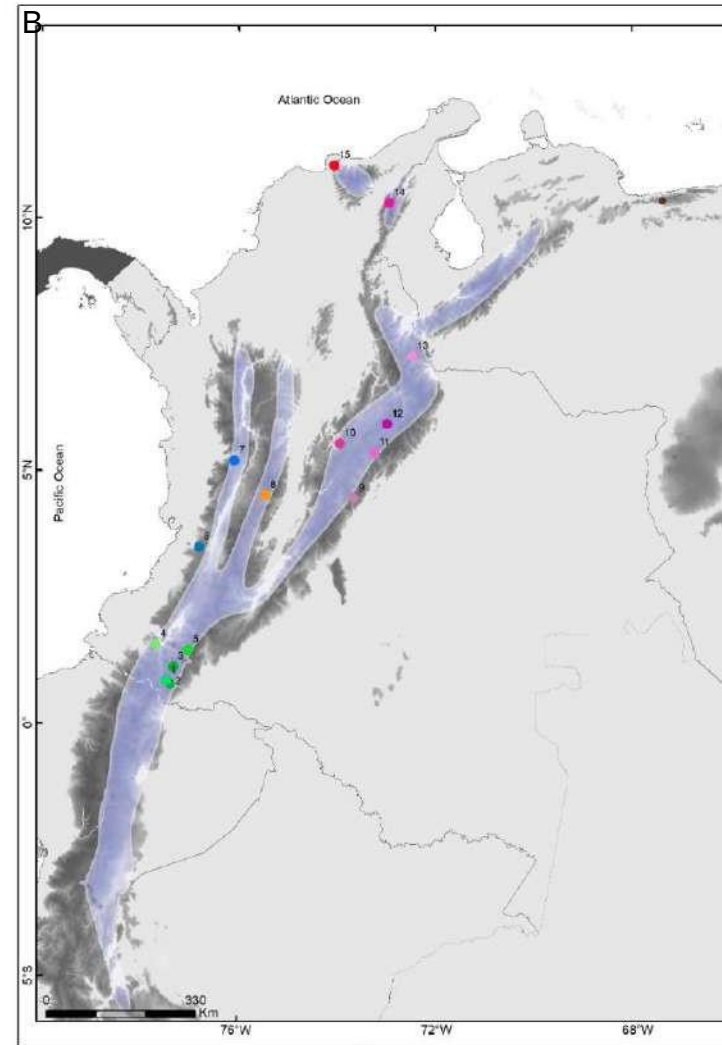


Figura II-4. A. Red de 12 haplotipos de *D. albilatera*. (esta investigación) B. indica los puntos de cada una de las secuencias de análisis y la distribución geográfica de *D. albilatera* (zona sombreada con coloración azul). La red de haplotipos muestra dos agrupaciones claramente formadas: la de DPNP (verde) y una agrupación hacia la cordillera Oriental (morado).

Discusión

Encontramos evidencia de estructura genética en las tres especies de aves del género *Diglossa* asociadas a sistemas de páramos y bosques altoandinos. Este estudio además constato una clara diferenciación de distintos grupos monofileticos entre las especies evaluadas (Anexo II-4). Para las tres especies se observaron valores de diversidad haplotípica muy similares entre las tres especies. Esto puede interpretarse como una tendencia cualitativa de uniformidad en que los tiempos de acumulación de variación en el DNAm no son dramáticamente diferentes entre especies. Esta aproximada uniformidad en los tiempos de divergencia es importante pues permite la comparación bajo un mismo modelo evolutivo del menor número de pasos entre eventos, entre los patrones de estructura para las tres especies

El rango de distribución geográfica actual de *Diglossa latresnayii* es fragmentado y la estructura espacial de la distribución de variación genética es congruente con dicho patrón de distribución (figura II-2). En este caso se observó que existen dos poblaciones diferenciadas lo cual coincide con la distribución de la especie en el DPNP y con aquella correspondiente a la distribución en la Cordillera Oriental con una marcada diferenciación genética.

Estos resultados para *D. latresnayii*, una especie con una distribución altitudinal restringida entre los 2500 y 3800 m.s.n.m., sugieren que su variación genética espacial está más estructurada en comparación con sus congéneres. Este patrón de diferenciación genética es un resultado plausible de los procesos de fragmentación y contracción descritos en el capítulo uno (Calderón et al., 2025). Estos procesos, más intensos en las zonas de páramo, probablemente contribuyeron a moldear el patrón filogeográfico actual de la especie a lo largo de decenas de ciclos durante los últimos 5000 años (Van der Hammen, 1974; Flantua et al, 2007; Calderón Leyton et al., 2025).

Estos resultados sugieren que las poblaciones del DPNP podrían albergar haplotipos ancestrales. Esto se debe a que el DPNP está situado en el "Nudo de los Pastos", un punto geográfico clave donde convergen las tres cordilleras de Colombia. Específicamente, los individuos de *D. lafresnayii* del páramo de Sotomayor presentan un mayor número de pasos mutacionales que el resto de la muestra del DPNP. De acuerdo con (Calderón Leyton et al., 2025), este patrón es consistente con un largo período de aislamiento, ya que este grupo se separó primero y ha permanecido aislado. Un patrón similar se observa en los individuos de los páramos de Ipiales y La Cruz, donde el grupo de Nariño-La Cruz (Figura II-2B) se identificó como un linaje hermano de todos los demás grupos de la cordillera oriental.

A diferencia de *D. lafresnayii*, *D. cyanea* presenta una distribución más continua y un bajo número de mutaciones (figura II-3). Aunque su rango de distribución también se vio afectado por eventos de contracción y cambios altitudinales, la estructura genética observada sugiere que esta especie fue menos susceptible a ellos.

La red de haplotipos de *D. cyanea* no muestra un patrón definido, por lo que no se pueden establecer grupos genéticos claros. Esto indica que su filogeografía no es consistente con los efectos de fragmentación y contracción observados en *D. lafresnayii*. Las poblaciones de *D. cyanea* en Colombia, incluyendo las del DPNP, son genéticamente cercanas a las de las cordilleras central y oriental. Esto sugiere una mayor conectividad espacial y una menor restricción a la dispersión en Colombia, lo que probablemente permite el flujo genético entre sus poblaciones (Martínez-Gómez et al., 2023) (tabla II-2 y anexo II-5).

Diglossa albilatera presenta una alta diversidad genética, un bajo número de mutaciones y una distribución continua. A diferencia de *D. lafresnayii*, su estructura genética parece menos afectada por la fragmentación y contracción (Figura II-4). Sin embargo, se identificaron tres grupos geográficamente distintos: uno en el

DPNP y Valle del Cauca, un segundo en la Cordillera Occidental-Central, y un tercero en la Sierra Nevada de Santa Marta y Cesar. El ejemplar de Venezuela está asociado con este grupo del norte de Colombia, lo que apoya la idea de Ritter et al. (2021) de que las especies tienden a formar agrupaciones locales bien estructuradas. Aunque la movilidad de *D. albilatera* parece facilitada por paisajes interconectados, cambios en el entorno pueden restringir el movimiento individual, lo que podría explicar la formación de estos grupos poblacionales, tal como señalan (Smith et al., 2014). En este caso, la especie no ha sido afectada por procesos de fragmentación- contracción como lo propone (Navas Berdugo, 2008). Probablemente, las poblaciones de esta especie puedan verse influenciadas por las restricciones fisiológicas, ecológicas o la estructuración interna del paisaje tal como lo proponen (Smith et al., 2014); Ritter et al., (2021) dado que ocupan y aprovechan tanto el bosque altoadino como el subpáramo. Esta separación de grupos puede estar relacionada con factores ecológicos, como la selección del hábitat descrita en su historia natural o por diferencias ecológicas. En este sentido se encuentran diferencias en los ítems consumidos entre las tres especies para lo cual se han recopilado diferentes registros; McWhorter y López-Calleja 2000; Rojas, 2005; Camargo & Vargas (2006), Fierro et al., (2006); Ramírez et al., (2007); Martin, Bonier y Moore (2009); Montenegro y et al., (2015); Córdoba, (2016), y observaciones realizadas en campo durante este proyecto. En el caso de *D. lafresnayii* su dieta está limitada al consumo de ocho especies vegetales y cinco de insectos siendo algunas de estas exclusivas de páramo. Para *D. cyanea* la dieta no muestra uso de insectos y consume 27 especies vegetales, entre estas *Siphocampylus columnae*, *Tillandsia complanata*, sin embargo, esta también se alimenta de especies que se encuentran en páramo como *Cavendishia bracteata* o *Macleania rupestris*, indicando que esta especie es generalista, lo que le permite abarcar mayor rango de distribución, Finalmente, *D. albilatera* consume 19 especies vegetales entre ellas *Brugmansia arborea*, *Palicourea angustifolia* y siete especies de insectos indicando variaciones en las estrategias ecológicas. Cabe destacar que *D. cyanea* y *D. albilatera* comparten 11 especies vegetales, lo que sugiere que, en épocas de

escasez de recursos, podría surgir una competencia interespecifica entre estas dos especies y afectar así sus distribuciones, esperando que *D. cyanea* tenga más facilidad de ocupar diferentes hábitats, mientras que *D. albilatera* este abocada a restringir su distribución temporal de acuerdo a la disponibilidad de recursos existentes en el área que ocupe tal como lo proponen Montenegro et al., (2015).

Síntesis integradora

El levantamiento de la cadena de los Andes ha sido, sin duda, un evento que ha influenciado los procesos relacionados con la biodiversidad regional. Está relacionado con la formación de montañas y la generación de diferencias entre tierras bajas y tierras altas, suceso frente al cual la flora y fauna han respondido de diferente manera para poder sobrevivir y distribuirse en las dos regiones. Hay que añadir que las montañas geométricamente son cónicas, presentan diferentes alturas y topografía, tienen influencia diferencial de variables climáticas, todo ello se ve reflejado en la existencia de cinturones de vegetación de corta extensión con cambios ecológicos rápidos lo cual ha provocado diferenciación altitudinal en la composición de los ensamblajes, tanto de flora como de la fauna.

Estas ideas fueron abordadas en la hipótesis del GBD donde se resalta la importancia de la topografía y el clima como factores que promueven la existencia de la biodiversidad junto a factores geomorfológicos. De igual manera se ha propuesto la importancia de factores históricos tales como los periodos de glaciación- Inter glaciación, relacionados con disminución o incremento de la temperatura como motores de acumulación o pérdida de diversidad. En este sentido la teoría FCS o “parpadeo” relaciona los diferentes periodos de glaciación e inter glaciación con eventos de reducción y ampliación de áreas y la interconexión entre

las mismas, lo cual facilita o dificulta el flujo genético entre poblaciones, afectando su estructura filogenética.

Tratando de integrar estas hipótesis (GBD Y FCS) se presenta la propuesta de un modelo de cambio histórico del cambio en las áreas de páramo en el Distrito de Páramos Nariño Putumayo (DPNP), basado en los cambios altitudinales del límite superior de bosque alto andino (LSBA). Este modelo permite observar dichos eventos de expansión y contracción del área de páramo del DPNP además, relacionados con la altura de la montañas y la distancia entre las mismas, de procesos de fragmentación-contracción. Estos eventos de expansión-contracción y fragmentación-contracción han provocado cambios en las áreas de 12 páramos y la conexión entre las mismas lo cual se ha visto reflejado en diferencias en la composición de los ensamblajes de sus avifaunas.

Los páramos ubicados en las montañas más altas se observan en la actualidad como “islas” y el flujo genético para las poblaciones de aves altoandinas se dificulta y se puede convertir en barreras ecológicas o geográficas para su movilidad. A medida que el límite superior de bosque altoandino asciende, como respuesta al incremento de la temperatura, el área también disminuye (contracción), Es importante anotar que el páramo tiene su límite de ascenso altitudinal dado que es difícil colonizar la parte nival de la montaña por las dificultades en las condiciones geomorfológicas y de composición del suelo, por lo cual, la contracción tiene su límite altitudinal.

Por su parte, el bosque altoandino, ubicado por debajo del límite superior de bosque altoandino, también presenta cambios en su área. En el periodo de glaciación tiende a reducirse y en los periodos de inter glaciación tiende a incrementar y con ello aumenta tanto el área como el número de hábitats, disponibilidad de recursos, condiciones ambientales, lo cual afecta diferencialmente a las poblaciones de aves que ocupan estos espacios. El número de especies y la composición de sus

ensamblajes también varían. Es de resaltar que entre estas especies que ocupan espacios por debajo del límite superior del bosque altoandino estarían las que puedan colonizar las partes altas de las montañas, quizás relacionado con su abundancia y capacidad fisiológica que les permitan adaptarse a las condiciones exigentes de la alta montaña y los páramos, lo cual explicaría diferencias en la composición de los ensamblajes de acuerdo al éxito de colonización de estas potenciales especies colonizadoras.

Se afirma que las historias evolutivas de las especies de tierras altas se diferencian a las de tierras bajas y no se puede generalizar lo que sucede para especies de tierras bajas y para las de tierras altas. En este sentido se evaluó la estructura genética de las poblaciones de tres especies del género *Diglossa*. *D. lafresnayii*, distribuida hacia la parte alta de la montaña y altamente dependiente de páramo. *D. cyanea*, con uso de bosque altoandinos y subpáramo y *D. albilatera* altitudinalmente más baja y con uso más frecuente del bosque altoandino. Los resultados muestran que para *D. lafresnayii* se observa estructura genética para las poblaciones del sur de Colombia (DPNP) y poblaciones de la cordillera oriental, falta evaluar muestras de la cordillera central y occidental que se hipotetiza también se diferencien genéticamente, por ende, esta estructura filogenética estaría sustentada por lo fenómenos de expansión-contracción y fragmentación-contracción observada por el modelo propuesto.

Para *D. cyanea*, no se encontraron datos que apunten a la existencia de estructura genética en poblaciones de Colombia. Esta especie ha aprovechado la conexión existente por el bosque altoandino por lo cual, su flujo genético se ha mantenido y no hay diferenciación genética. Para *D. albilatera*, a pesar de que hace uso del bosque altoandino y por lo tanto se podría esperar flujo genético entre sus poblaciones los datos indican que existe estructura genética diferente entre poblaciones del DPNP y poblaciones de la cordillera oriental, aún falta analizar información de las cordilleras central y occidental, donde también se distribuye. En

ese caso, se asoció la existencia de posibles barreras en el área de distribución (ej la presencia del bosque seco en el Valle del Patía o las condiciones climáticas extremas del desierto de la Tatacoa o alta actividad antrópica dadas las condiciones andinas).

De esta manera, esta investigación apoya las diferentes hipótesis que tratan de explicar la diversidad en la alta montaña concluyendo que el levantamiento de los Andes, los ciclos de expansión-contracción relacionado con cambios de temperatura en el pleistoceno los proceso de fragmentación-contracción y la existencia de barreras internas relacionadas con la topografía, el clima y relieve existentes en el área de distribución de bosque altoandino, han sido motores tanto de diversificación, extinción o permanencia de las especies asociadas a la montaña y alta montaña, especialmente en el DPNP y las cordilleras de Colombia.

Anexos

Anexo II-1. Protocolo de extracción de ADN – casa fabricante INVITEK

Technologies, modificado por este estudio.

Se realizó el corte y pesaje de hasta 25 mg de tejido por muestra y se colocaron en tubos de microcentrífuga de 1.5 ml. Con ayuda de un mortero pequeño, se llevó a cabo la maceración del tejido en presencia de nitrógeno líquido y una vez evaporado se procedió a adicionar 400 µl de buffer de lisis G y 40 µl de proteinasa K. Se realizó vórtex de las muestras durante 15 s y posteriormente se llevó a incubación en baño maría a 52°C durante aproximadamente 3 a 4 horas o hasta que la lisis se haya completado. Durante la incubación se realizó vortex de las muestras durante 15 s cada 15 – 20 min aproximadamente. Una vez se completó la incubación, se realizó centrifugación de las muestras a 11,000 g y se transfirió el sobrenadante a un nuevo tubo de 1.5 ml. Posteriormente, se adicionaron 200 µl de binding buffer A y se realizó vórtex durante 10 s. El total del volumen de cada muestra se transfirió a un tubo colector de 2 ml con la columna de filtro y se incubó durante 1 m. Luego, los tubos se centrifugaron a 13,500 x g por 3 m. Posterior a la centrifugación, se descartó el flujo resultante. Se adicionaron 550 µl de wash buffer A al centro de la columna, se realizó vortex durante 10 s y se procedió a centrifugar a 11,000 x g por 1 m, se descartó el flujo resultante y se repitió este paso una vez más. Se centrifugó a máxima velocidad durante 4 m para remover los residuos de etanol. Luego, se colocó el spin filter en un nuevo tubo colector y se adicionaron 50 µl de elution buffer, precalentado a 52°C directamente a la columna. se incubó durante 3 m a temperatura ambiente y finalmente, se centrifugó durante 1 m a 11,000 x g. Se descartó la columna y las muestras de ADN fueron almacenadas a -20°C hasta su posterior uso.

Anexo II-2. Cebadores para amplificación del gen mitocondrial Citocromo B reportados para especies del género *Diglossa*.

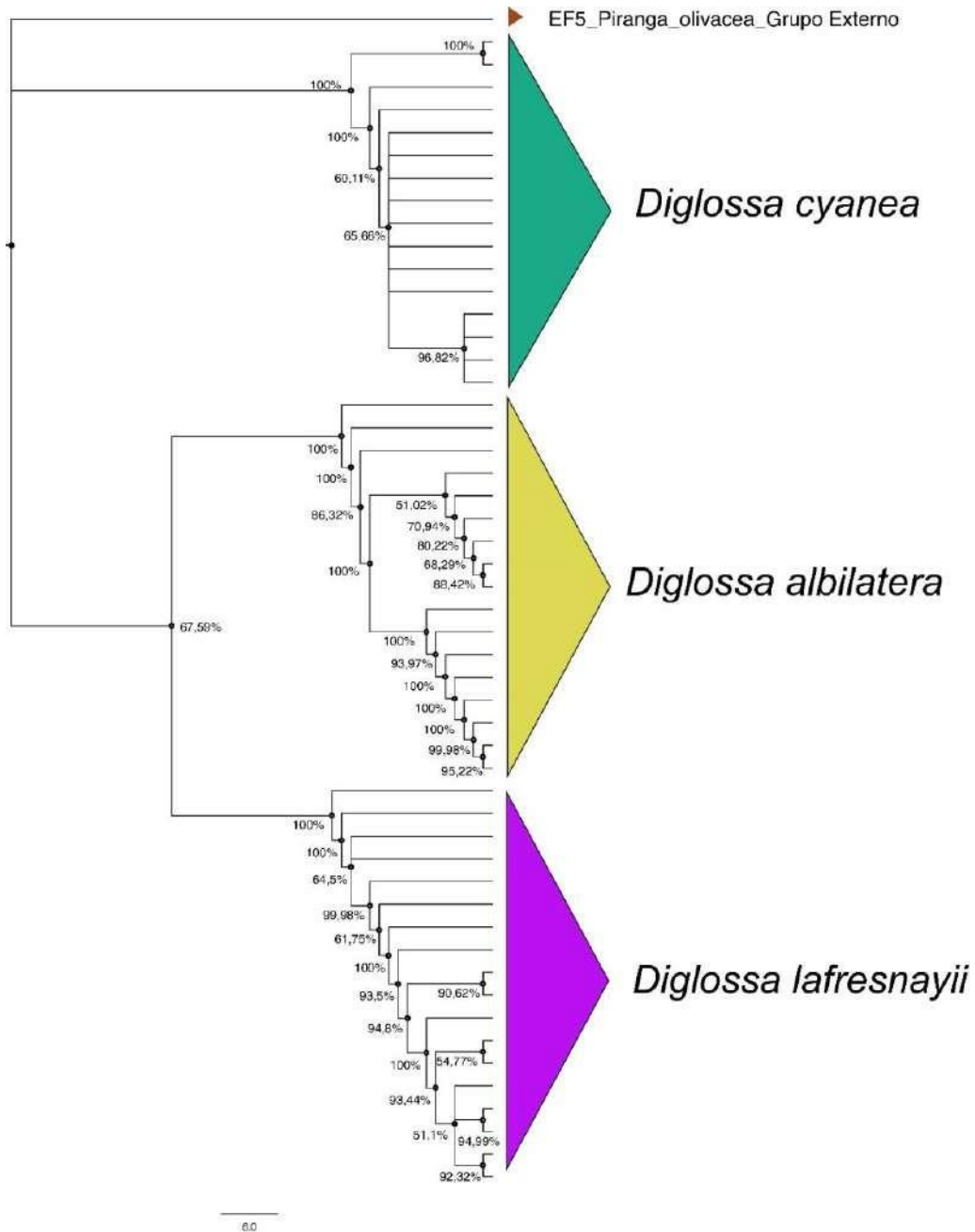
Gen	Primer	Secuencia	Referencia
<i>Citocromo B</i>	CBS-F	5'-CCAACATCTCHKCHTGATGAAAYTT- 3'	Sato <i>et al</i> 1999
<i>Citocromo B</i>	CBS-R	5'- GATGAAKGGGTVTTCTACTGGTTG- 3'	Sato <i>et al</i> 1999

Anexo II-3. Condiciones de reacción para la PCR del gen mitocondrial Citocromo B.

Componentes PCR	[Stock]	[Trabajo]	1Rx (µl)
DNA			1
Buffer PCR	10 X	1X	3.0
MgCl ₂	25Mm	1.0 Mm	1.2
DNTP's	10Mm	0.04 Mm	0.12
Primer Forward	10 Mm	0.5 µm	1.5
Primer Reverse	10 Mm	0.5 µm	1.5
Taq polimerasa	5 U/ ul		0.1
Agua			21.6
Volumen final			30 uL

Fuente: Protocolo modificado de Hackett et al (1996)

Anexo II-4. Agrupación filogenética de las especies *D. lafresnayii*, *D. cyanea* y *D. albilatera*, construido con secuencias de *Cyt B* utilizando el método de inferencia bayesiana. El modelo evolutivo fue HKY + G, y los valores en cada rama indican las probabilidades posteriori.



Anexo II-5. Valores de FST del Distrito de Paramos Nariño-Putumayo (DPNP), Cordilleras de Colombia y Sur América.

Especies	Poblaciones comparadas		FST
<i>Diglossa Cyanea</i>	Cordillera Central	Otros países Perú Bolivia	0,46763
	Cordillera Central	Cordillera Oriental	0,17143
	Cordillera Oriental	Otros países Perú Bolivia	0,46718
<i>Diglossa albilatera</i>	Cordillera Oriental	Cordillera Occidental	-0,29621

Anexo II-6. Información geográfica de las muestras analizadas para Cyt B de las especies de estudio. Aquí se incluyen datos de las 46 muestras evaluadas y una compilación de los registros obtenidos de la plataforma de NCBI en Genbank.

Código	Departa	Municipio	Lat_d	Long_d	Especie
506MetaSJuari	Meta	San Juanito	4,493889	-73,692500	<i>D. lafresnayii</i>
012BoyaSama	Boyacá	Samacá	5,443278	-73,568722	<i>D. lafresnayii</i>
531BoyaCombi	Boyacá	Cómbita	5,749971	-73,329536	<i>D. lafresnayii</i>
537BoyaArab	Boyacá	Arabuco	5,749060	-73,375850	<i>D. lafresnayii</i>
357BoyaCeri	Boyacá	Cerinza	5,952637	-72,990663	<i>D. lafresnayii</i>
560NSantHerrn	Norte de Santander	Herrán	7,425278	-72,443889	<i>D. lafresnayii</i>
718SantGambi	Santander	Gámbita	5,835806	-73,197333	<i>D. lafresnayii</i>
954NarPuer	Nariño	Puerres	0,839306	-77,361278	<i>D. lafresnayii</i>
960NarPuer	Nariño	Puerres	0,842222	-77,366861	<i>D. lafresnayii</i>
64NarSoto	Nariño	Sotomayor	1,570806	-77,579028	<i>D. lafresnayii</i>
66NarSoto	Nariño	Sotomayor	1,570806	-77,579028	<i>D. lafresnayii</i>
75NarIpi	Nariño	Ipiales	0,729917	-77,654833	<i>D. lafresnayii</i>
77NarMapa	Nariño	Pasto	1,223861	-77,333531	<i>D. lafresnayii</i>
80NarEnca	Nariño	Pasto	1,072222	-77,150000	<i>D. lafresnayii</i>
108NarLCruz	Nariño	La Cruz	1,533333	-76,933333	<i>D. lafresnayii</i>
112NarPas	Nariño	Pasto	1,120250	-77,222056	<i>D. lafresnayii</i>
692CaldasNei	Caldas	Neira	5,229611	-75,383944	<i>D. lafresnayii</i>
AF006 Per_Cajam	Perú	Cajamarca	-7,163780	-78,500270	<i>D. lafresnayii</i>
767_CaldNei	Caldas	Neira	5,220	-75,404	<i>D. cyanea</i>

Continuación del Anexo II-6. Información geográfica de las muestras analizadas para Cyt B de las especies de estudio. Aquí se incluyen datos de las 46 muestras evaluadas y una compilación de los registros obtenidos de la plataforma de NCBI en Genbank.

Código	Departa	Municipio	Lat_d	Long_d	Especie
280_BoyaVley	Boyacá	Villa de leyva	5,642	-73,483	<i>D. cyanea</i>
438__VCauLCumb	Valle del Cauca	La Cumbre	3,558	-76,583	<i>D. cyanea</i>
70_NarPas	Nariño	Pasto	1,215	-77,350	<i>D. cyanea</i>
061_SantderPeol	Santander	El Peñón	6,052	-73,793	<i>D. cyanea</i>
014_BoyaSama	Boyacá	Samacá	5,443	-73,569	<i>D. cyanea</i>
865_Tolilbag	Tolima	Ibagué	4,548	-75,464358	<i>D. cyanea</i>
866_Tolimlbag	Tolima	Ibagué	4,548	-75,464358	<i>D. cyanea</i>
031_BoyaChiqu	Boyacá	Chíquiza	5,639	-73,477	<i>D. cyanea</i>
029_MetaSJuan	Meta	San Juanito	4,474	-73,641	<i>D. cyanea</i>
235_NSaderTole	Norte de Santander	Toledo	7,304	-72,371	<i>D. cyanea</i>
263_NSaderTole	Norte de Santander	Toledo	7,304	-72,371	<i>D. cyanea</i>
606_BoyaCien	Boyacá	Ciénega	5,392	-73,250	<i>D. cyanea</i>
65_NarSoto	Nariño	Sotomayor	1,566	-77,571	<i>D. cyanea</i>
JN41_Bol_LPaz	Bolivia	La Paz	-16,500	-68,150	<i>D. cyanea</i>
EU6_Peru_Cusco	Peru	Cusco	-13,520	-71,967	<i>D. cyanea</i>
037RisarPR	Risalralda	Pueblo Rico	5,222500	-76,029444	<i>D. albilatera</i>

Continuación del Anexo II-6. Información geográfica de las muestras analizadas para Cyt B de las especies de estudio. Aquí se incluyen datos de las 46 muestras evaluadas y una compilación de los registros obtenidos de la plataforma de NCBI en Genbank.

Código	Departa	Municipio	Lat_d	Long_d	Especie
602BoyaCien	Boyaca	Cienega	5,391910	-73,250090	<i>D. albilatera</i>
996Tolilba	Tolima	Ibague	4,5302	-75,405238	<i>D. albilatera</i>
243BoyaPaun	Boyaca	Pauna	5,572060	-73,931986	<i>D. albilatera</i>
350BoyaCerin	Boyaca	Cerinza	5,952637	-72,990663	<i>D. albilatera</i>
110NarTGomez	Nariño	Tablon de Gomez	1,450000	-76,933333	<i>D. albilatera</i>
476MagdaSMarta	Magdalena	SantaMarta	11,113333	-74,052778	<i>D. albilatera</i>
460CesarManau	Cesar	Manaure	10,363972	-72,947389	<i>D. albilatera</i>
054MetaSJuan	Meta	San Juanito	4,477472	-73,649833	<i>D. albilatera</i>
67NarSoto	Nariño	Sotomayor	1,565900	-77,571472	<i>D. albilatera</i>
111NarPas	Nariño	Pasto	1,120250	-77,222056	<i>D. albilatera</i>
109NarPuer	Nariño	Puerres	0,781583	-77,283583	<i>D. albilatera</i>
59VCaucaDagua	Valle del Cauca	Dagua	3,499333	-76,723194	<i>D. albilatera</i>
959NarPuer	Nariño	Puerres	0,842222	-77,366861	<i>D. albilatera</i>
271NSaderTole	Norte de Santander	Toledo	7,31	-72,48305	<i>D. albilatera</i>

Literatura Citada

- Altamirano-Benavides, M., & Yanez-Moreta, P. (2016). El código de barras de ADN (barcoding): una herramienta para la investigación y conservación de la diversidad biológica en Ecuador. *La Granja*, 23(1).
<https://doi.org/10.17163/lgr.n23.2016.01>
- Bakker, J., Olivera, M. M., & Hooghiemstra, H. (2008). Holocene environmental change at the upper forest line in northern Ecuador. *Holocene*, 18(6), 877–893. <https://doi.org/10.1177/0959683608093525>
- Buermann, W., Chaves, J. A., Dudley, R., McGuire, J. A., Smith, T. B., & Altshuler, D. L. (2011). Projected changes in elevational distribution and flight performance of montane Neotropical hummingbirds in response to climate change. *Global Change Biology*, 17(4), 1671–1680.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02330.x>
- Calderón Leyton, J. jairo, Palacio, R. D., & Sedano-Cruz, R. E. (2025). The upper forest limit and the fate of bird assemblages in high-Andean páramo ecosystems in the Northern Andes. *Global Ecology and Conservation*, 59.
<https://doi.org/10.1016/j.gecco.2025.e03562>
- Chao, A., & Jost, L. (2012). Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. In *Ecology* (Vol. 93, Issue 12).
- Cornejo A; Serrato A; Rendón B y Rocha M. (2014). *Herramientas aplicadas* (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Ed.; Primera). Secretaría de medio ambiente y recursos naturales.
- Darriba, D., Taboada, G. L., Doallo, R., & Posada, D. (2012). JModelTest 2: More models, new heuristics and parallel computing. In *Nature Methods* (Vol. 9, Issue 8, p. 772). <https://doi.org/10.1038/nmeth.2109>
- Excoffier, L., & Lischer, H. E. L. (2010). Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular Ecology Resources*, 10(3), 564–567. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x>
- Fjeldså, J., Bowie, R. C. K., & Rahbek, C. (2012). The role of mountain ranges in the diversification of birds. In *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* (Vol. 43, pp. 249–265). <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102710-145113>

- Flantua, S. G. A., Hooghiemstra, H., Van Boxel, J. H., Cabrera, M., González-Carranza, Z., & González-Arango, C. (2014). Connectivity dynamics since the last glacial maximum in the northern andes: a pollen-driven framework to assess potential migration.
- Flantua, S. G. A., O'Dea, A., Onstein, R. E., Giraldo, C., & Hooghiemstra, H. (2019). The flickering connectivity system of the north Andean páramos. *Journal of Biogeography*, 46(8), 1808–1825. <https://doi.org/10.1111/jbi.13607>
- Flantua, S., & Henry, H. (2018). *Historical Connectivity and Mountain Biodiversity (with special reference to the Northern Andes)*. <https://www.researchgate.net/publication/324520806>
- Gareth N & Platnick N. (1981). *Systematics and biogeography* (Columbia University, Ed.).
- González-Carranza, Z., Hooghiemstra, H., & Vélez, M. I. (2012). Major altitudinal shifts in Andean vegetation on the Amazonian flank show temporary loss of biota in the Holocene. *Holocene*, 22(11), 1227–1241. <https://doi.org/10.1177/0959683612451183>
- Gotelli, N. J., & Colwell, R. K. (n.d.). *Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness*.
- Graves, G. R. (1988). Linearity of geographic range and its possible effect on the population structure of Andean birds. *The Auk*, 105(1), 47-52. <https://doi.org/10.1093/auk/105.1.47>
- Gutiérrez-Zuluaga, A. M., González-Quevedo, C., Oswald, J. A., Terrill, R. S., Pérez-Emán, J. L., & Parra, J. L. (2021). Genetic data and niche differences suggest that disjunct populations of *Diglossa brunneiventris* are not sister lineages. *Ornithology*, 138(3). <https://doi.org/10.1093/ornithology/ukab015>
- Hackett, S. J. (1995). Molecular Systematics and Zoogeography of Flowerpiercers in the *Diglossa baritula* Complex. In *Source: The Auk* (Vol. 112, Issue 1).
- Hackett, S. J. (1996). Molecular Phylogenetics and Biogeography of Tanagers in the Genus *Ramphocelus* (Aves). In *MOLECULAR PHYLOGENETICS AND EVOLUTION* (Vol. 5, Issue 2).
- Hazzi, N. A., Moreno, J. S., Ortiz-Movliav, C., & Palacio, R. D. (2018). Biogeographic regions and events of isolation and diversification of the endemic biota of the tropical Andes. *Proceedings of the National Academy of*

- Sciences of the United States of America*, 115(31), 7985–7990.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1803908115>
- Hooghiemstra, H., & Van Der Hammen, T. (2004). Quaternary Ice-Age dynamics in the Colombian Andes: Developing an understanding of our legacy. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 359(1442), 173–181. <https://doi.org/10.1098/rstb.2003.1420>
- 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. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12613>
- Larkin, M. A., Blackshields, G., Brown, N. P., Chenna, R., Mcgettigan, P. A., McWilliam, H., Valentin, F., Wallace, I. M., Wilm, A., Lopez, R., Thompson, J. D., Gibson, T. J., & Higgins, D. G. (2007). Clustal W and Clustal X version 2.0. *Bioinformatics*, 23(21), 2947–2948.
<https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btm404>
- Leigh, J. W., & Bryant, D. (2015). POPART: Full-feature software for haplotype network construction. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(9), 1110–1116.
<https://doi.org/10.1111/2041-210X.12410>
- Llambí, L. D., Puentes Aguilar, J., & García-Núñez, C. (2013). Spatial relations and population structure of a dominant tree along a treeline ecotone in the Tropical Andes: Interactions at gradient and plant-neighbourhood scales. *Plant Ecology and Diversity*, 6(3–4), 343–353.
<https://doi.org/10.1080/17550874.2013.810312>
- Martínez-Gómez, S. C., Lara, C. E., Remsen, J. V., Brumfield, R. T., & Cuervo, A. M. (2023). Unmasking hidden genetic, vocal, and size variation in the Masked Flowerpiercer along the Andes supports two species separated by Northern Peruvian Low. *Ornithology*, 140(4).
<https://doi.org/10.1093/ornithology/ukad028>
- Mauck III, W. M., & Burns, K. J. (2009). Phylogeny, biogeography, and recurrent evolution of divergent bill types in the nectar-stealing flowerpiercers (Thraupini: *Diglossa* and *Diglossopsis*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 98(1), 14–28.
- Moscol Olivera, M. C., & Hooghiemstra, H. (2010). Three millennia upper forest line changes in northern Ecuador: Pollen records and altitudin. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 163(1–2), 113–126.
<https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2010.10.003>

- Navas Berdugo Angela. (2008). *Phylogeography and Patterns of Genetic and Morphological Variation in Diglossa albilatera (Aves: Thraupidae): Testing the Influence of Isolation and Adaptive Evolution on Population Differentiation*. Universidad de los Andes.
- Palacio, R. D., & Clark, J. S. (2023). Incorporating intraspecific variation into species responses reveals both their resilience and vulnerability to future climate change. *Ecography*, 2023(11). <https://doi.org/10.1111/ecog.06769>
- Rahbek, C., Borregaard, M. K., Antonelli, A., Colwell, R. K., Holt, B. G., Nogues-Bravo, D., Ø Rasmussen, C. M., Richardson, K., Rosing, M. T., Whittaker, R. J., & Fjeldsø, J. (2019). *Building mountain biodiversity: Geological and evolutionary processes*. <http://science.sciencemag.org/>
- Rodríguez-Gironés, M. A., & Santamaría, L. (2010). How Foraging Behaviour and Resource Partitioning Can Drive the Evolution of Flowers and the Structure of Pollination Networks. In *The Open Ecology Journal* (Vol. 3).
- Ronquist, F., Teslenko, M., Van Der Mark, P., Ayres, D. L., Darling, A., Höhna, S., Larget, B., Liu, L., Suchard, M. A., & Huelsenbeck, J. P. (2012). MrBayes 3.2: Efficient bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology*, 61(3), 539–542. <https://doi.org/10.1093/sysbio/sys029>
- Sanmartín, I., Van Der Mark, P., & Ronquist, F. (2008). Inferring dispersal: A Bayesian approach to phylogeny-based island biogeography, with special reference to the Canary Islands. *Journal of Biogeography*, 35(3), 428–449. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.01885.x>
- Daniel S. Simberloff & Lawrence G Abele. (1976). Response: Island Biogeography and Conservation: Strategy and Limitations. *Science* 193, 1032-1032(1976). DOI:10.1126/science.193.4257.1032.a
- Smith, B. T., McCormack, J. E., Cuervo, A. M., Hickerson, M. J., Aleixo, A., Cadena, C. D., Pérez-Emán, J., Burney, C. W., Xie, X., Harvey, M. G., Faircloth, B. C., Glenn, T. C., Derryberry, E. P., Prejean, J., Fields, S., & Brumfield, R. T. (2014). The drivers of tropical speciation. *Nature*, 515(7527), 406–409. <https://doi.org/10.1038/nature13687>
- Tajima, F. (1989). *Statistical Method for Testing the Neutral Mutation Hypothesis by DNA Polymorphism*.
- Tenorio, E. A., Montoya, P., Norden, N., Rodríguez-Buriticá, S., Salgado-Negret, B., & Gonzalez, M. A. (2023). Mountains exhibit a stronger latitudinal diversity

- gradient than lowland regions. *Journal of Biogeography*, 50(6), 1026–1036.
<https://doi.org/10.1111/jbi.14597>
- Terrones-Ramírez. (2023). *Variación genética, morfológica y de coloración en Diglossa baritula (Aves:Thraupidae)*. Universidad Autónoma de México.
- Tom Hall. (2011). BioEdit: An important software for molecular biology Software Review. *GERF Bulletin of Biosciences*, 2, 60–61.
<http://www.mbio.ncsu.edu/bioedit/page2.html>
- Ver Hoef, J. M., Peterson, E. E., Hooten, M. B., Hanks, E. M., & Fortin, M. J. (2018). Spatial autoregressive models for statistical inference from ecological data. *Ecological Monographs*, 88(1), 36–59. <https://doi.org/10.1002/ecm.1283>
- Vuilleumier, F. (1970). Insular biogeography in continental regions. the Northern Andes of South America. *The American Naturalist*, 104(938), 373–388.
<http://www.journals.uchicago.edu/t-and-c>
- Wakeley, J., & Aliacar, N. (2001). Gene Genealogies in a Metapopulation. *Genetics Society of America*, 893–905.
<https://academic.oup.com/genetics/article/159/2/893/6052468>
- Weir, J. T. (2009). Implications of genetk differentiation in neotropical montane forest birds. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 96(3), 410–433.
<https://doi.org/10.3417/2008011>
- Weir, J. T., & Price, M. (2011). Andean uplift promotes lowland speciation through vicariance and dispersal in Dendrocincla woodcreepers. *Molecular Ecology*, 20(21), 4550–4563. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05294.x>
- Wille, M. , H. H. , B. H. , van der B. K. , & N. A. J. (2001). Wille, M., Hooghiemstra, H., Behling, H., van der Borg, K., & Negret, A. J. (2001).
- Wright, P., Ferris, S. P., & Kroll, M. (1995). competitiveness through management of diversity: effects on stock price valuation. *Journal Management*, 38(1), 27–29.

Conclusiones generales

El Distrito de Páramos de Nariño-Putumayo (DPNP) ha venido experimentando ciclos de expansión- contracción. Durante los últimos diez millones de años ha predominado la contracción lo cual ha incidido en el tamaño del área de los páramos y su conectividad, por ende, también la conectividad y movilidad de las especies. Los últimos tres mil años, y relacionado con la topografía, altitud de las montañas e interconexión de las mismas, ha continuado la contracción y se observa adicionalmente un fenómeno de fragmentación. En conjunto, estos procesos de expansión-contracción y fragmentación-contracción han incidido directamente en la relación área -riqueza de las aves de páramo, en el establecimiento de ensamblajes anidados y en la movilidad o aislamiento de poblaciones a nivel regional y nacional. De igual manera la composición del ensamblaje de aves se ve afectado por la presencia de especies que habitan en el bosque altoandino, algunas de las cuales podrán dispersarse altitudinalmente y colonizar los páramos o hacer parte de él temporalmente, razón por la cual se encontraron diferencias en la composición de los ensamblajes de aves entre páramos y complejos de páramos.

Los procesos de expansión-contracción y fragmentación-contracción han afectado de forma diferente a las especies de aves. Para *D. lafresnayii* se observa que la distribución geográfica concuerda con el modelo propuesto de fragmentación-contracción, por lo tanto, sus poblaciones están aisladas y con estructura genética espacial identificada. Para *D. albilatera*, a pesar de tener una distribución continua a lo largo de las tres cordilleras en Colombia, sus poblaciones muestran estructura genética espacial, por lo cual no ha sido muy afectada por los procesos mencionados y son otros los procesos que explicarían esta estructura espacial. *Diglossa cyanea* no muestra poblaciones con estructura genética espacial y sus cambios mutacionales son más reducidos en

comparación con las otras dos especies, por lo cual tampoco no ha sido notoriamente afectada por los procesos mencionados.

En términos generales, las tres especies de este estudio presentan poblaciones que se ubican en el DPNP y se están diferenciando del resto de los páramos en Colombia, específicamente con los de la Cordillera Oriental, lo cual puede reflejar un nodo diferente e indicar que han existido procesos locales particulares que provocan dichas deferencias.

Los estudios paleo palinológicos en el sector del DPNP son muy escasos, por lo tanto, se realizaron extrapolaciones para proponer el modelo. Adicionalmente, se carece de registros fósiles que permitan datar cambios hacia el pasado. Para los estudios de estructura genética es necesario incrementar el número de muestras e implementar otras técnicas que permitan dilucidar claramente estos cambios, además se deben incluir muestras de países como Bolivia, Perú, Ecuador, Venezuela para corroborar si el nudo de los pastos es un posible centro de diversificación de los haplotipos estudiados.

Se deben realizar más estudios ecológicos ya que muchos factores pueden estar incidiendo en la composición de los ensamblajes de las aves de páramo como los efectos de borde, el estudio de ensamblajes de bosques altoandinos, efecto de competencia e interacciones intra e interespecífica, adaptaciones fisiológicas, entre otros, que seguramente van a complementar los cambios en la composición entre páramos y complejos de páramo observados en este estudio.

Es importante resaltar que el estudio de la conectividad requiere estudios simultáneos e integrales del bosque altoandino y el páramo (subpáramo, páramo y superpáramo),

este estudio demuestra como especies emparentadas están respondiendo de forma diferente a la presencia de posibles barreras que están afectando su flujo genético. El hecho de estar conectadas no necesariamente está indicando movilidad o existencia de flujo genético, hay requerimientos diferenciales para cada una de las especies que facilitan o limitan su movilidad.

Finalmente, para estudios futuros, se establece unas líneas base sobre las cuales se pueden estudiar a detalle los cambios en la composición de los ensamblajes aviarios y así comprobar aspectos como extirpación o extinción, vulnerabilidad frente al cambio climático, desplazamientos altitudinales, efectos de colonización y respuestas a los cambios globales que se presenten a nivel del complejo de páramos.

Es importante hacer énfasis en la urgencia de estudiar y aplicar soluciones que reduzcan los efectos del cambio climático. El modelo propone que el aumento en la temperatura provoca en la actualidad contracción del área de páramo y esto reduce la riqueza y la estructura genética de las poblaciones.

Recomendaciones

Para *D. lafresnayii* su frecuencia sugiere que es un linaje exitoso o ancestral, posiblemente adaptado a condiciones locales. Sin embargo, para poder generar una conclusión más robusta, se deberían secuenciar más muestras que permitan determinar si el individuo ubicado en Pasto-Nariño es endémico de zona o compartido con poblaciones vecinas como Ecuador.

Se deben secuenciar más individuos de zonas como Ecuador, Perú, Venezuela y Brasil para clarificar las conexiones entre los haplotipos.

Es necesario realizar análisis que impliquen la taxonomía integrativa, combinando datos de citocromo b con marcadores nucleares y datos morfológicos (coloración, tamaño del pico).