



UvA-DARE (Digital Academic Repository)

Climate change and topography as drivers of Latin American biome dynamics

Flantua, S.G.A.

Publication date

2017

Document Version

Other version

License

Other

[Link to publication](#)

Citation for published version (APA):

Flantua, S. G. A. (2017). *Climate change and topography as drivers of Latin American biome dynamics*. [Thesis, externally prepared, Universiteit van Amsterdam].

General rights

It is not permitted to download or to forward/distribute the text or part of it without the consent of the author(s) and/or copyright holder(s), other than for strictly personal, individual use, unless the work is under an open content license (like Creative Commons).

Disclaimer/Complaints regulations

If you believe that digital publication of certain material infringes any of your rights or (privacy) interests, please let the Library know, stating your reasons. In case of a legitimate complaint, the Library will make the material inaccessible and/or remove it from the website. Please Ask the Library: <https://uba.uva.nl/en/contact>, or a letter to: Library of the University of Amsterdam, Secretariat, Singel 425, 1012 WP Amsterdam, The Netherlands. You will be contacted as soon as possible.

Summary – Samenvatting - Resumen

CHAPTER 11

SUMMARY

This thesis focuses on Latin America. It uses paleobotanic data which are indicative of past vegetation and climate change on the basis of relationships between fossils left by the modern vegetation and modern environmental conditions. For the first time, palynological data is analyzed spatially in a Geographic Information System (GIS) and linked to climate change and the processes ('climate modes') that are driving these changes. Finally, long pollen records are used as source of information to derive the spatial dynamics of mountain ecosystems during the last million years of Pleistocene. On the basis of a newly developed concept of the relationship between the mountain profile and the fragmentation of the páramo ecosystem under a constantly changing climate, for the first time it was qualitatively defined where the páramo ecosystem had often become fragmented or even completely disappeared, while determining quantitatively how much time of Pleistocene corridors existed between different parts of the archipelago of páramo islands, or if connections were discontinued. The latter has major consequences for the species in mountainous areas and plays an important role in explaining current patterns of biodiversity.

The general aim of this thesis is to study the temporal and spatial responses of biomes to Pleistocene climate change. This thesis presents both overview papers with synthesis work elaborated on different topics and spatial scales, as well as assessments on specific case study areas in South America. Fossil pollen records have a strong temporal character, mainly aimed at reconstructing vegetation changes through time. When pollen records from different locations are compared, new questions arise that can have a stronger spatial dimension. Therefore, this thesis is structured following the general categories of questions that arise when performing spatial analysis on any data set, namely Location, Condition, Trends and Pattern Analyses. A 'Location Analysis' focuses on describing 'what exists where', in this case providing an extensive overview of Latin American research on fossil pollen records and modern pollen rain samples (**CHAPTER 2**). A 'Condition Analysis' focuses on locations at which certain conditions are satisfied, in this case fossil pollen records that fulfill a certain threshold of temporal quality requirements for their age models (**CHAPTER 3**). A spatial analysis that combines information on both location and condition to study changes over time between sites is addressed in a 'Trends Analysis'. In this thesis, fossil pollen records within a certain region are compared and the degree of synchronicity of the responses of pollen associations to climate change is assessed (**CHAPTER 4** and **CHAPTER 5**). Spatial analysis derives its full strength from integrating different datasets to determine spatial patterns and relationships that might exist. Such 'Pattern Analysis' is used in **CHAPTER 6** to understand the interaction between shifting biome distributions due to climate changes and mountain topography on a local scale (small region around a lake), whereas **CHAPTER 9** performs such analysis on the scale of the Northern Andes. These chapters (6 and 9) are supported by a conceptual framework I develop in **CHAPTER 7**

where I postulate that defining the degree of historical connectivity of ecosystems is key in understanding contemporary patterns of biodiversity. In **CHAPTER 8**, spatial pattern analysis is done on a global scale to determine the link between mountain biodiversity and geology. Below, I present the summary of each chapter in more detail:

LOCATION ANALYSIS: The Latin American Pollen Database (LAPD) constitutes of pollen records located in Central and South America, the Caribbean and Mexico. The last overview paper on paleoecological research in Latin America came out in 2009 (Marchant et al., 2009), but a rigorous check of literature had been lacking since 2003. In this thesis the results of an updated site overview of the LAPD up to the year 2014 are presented in **CHAPTER 2**. Especially in the last decade, there has been a substantial increase in the number of publications (c. 50-60/year), becoming increasingly multi-proxy, chronologically better dated and addressing a wider range of topics. The inventory currently includes 1379 stratigraphic cores and sections with paleoecological data, and more than 4800 modern pollen rain samples from throughout the region. Pollen datasets have shown improved taxonomic and temporal resolution. Currently, these datasets are from 12 modern biomes and 30 countries, covering an altitudinal range of 0 to 6300 m above sea level. Some regions are more densely sampled compared to others, just as that some biomes have been studied more intensively.

CONDITION ANALYSIS: The chronological backbone of fossil pollen records is assessed in more detail through the creation of a geochronological database and temporal uncertainty assessment of age models (**CHAPTER 3**). Over 5100 control points have been used to date pollen records throughout Latin America, mostly by ^{14}C dating, tephra chronology, fission track dating, Optically Stimulated Luminescence Dating (OSL) and ^{210}Pb dating. Unsurprisingly, the majority (68 %) of the geochronological dates from the LAPD fall within the last 10,000 calibrated years before present. An 8 % of dating results covers the oldest range of ^{14}C dating and beyond. **CHAPTER 3** further presents an overview on geochronological reporting and age modeling showing that an increasing number of sites use statistical approaches for their chronologies. Nevertheless many sites still lack age models and/or recalibrated control points. Additional information is being lost as researchers lack understanding of dealing with post-bomb ^{14}C or different calibration curves. It is expected that open source age modelling packages will improve the overall quality of chronologies of future sites. The temporal resolution of records in northwest South America (n=233: Venezuela, Colombia, Ecuador, Peru, Bolivia) is c. 235 yr with age models that present a relatively low temporal uncertainty (star classification: 3 out of 4). In comparison with the European Pollen Database (resolution between 50 and 250 yr; Giesecke et al., 2014) and the North American Pollen Database (500 yr; Blois et al 2011). This outcome of an average temporal resolution of c. 235 yr is surprisingly high and opens the doors for more detailed research questions on millennium-scale climate variability.

TRENDS ANALYSIS: In **CHAPTER 4**, vegetation-climate dynamics and human impact were assessed in more detail for South America and for the last 2000 yr. Using a set of 60 pollen records that fulfilled certain chronology and resolution criteria, it is shown that the last 2000 years display spatially and temporarily diverse response patterns of a temperature and moisture balance. Lowland sites generally show similar patterns of climate change during the last 2 kyr and apparently synchronous events are observed over a larger spatial scale. Coastal regions towards the east of South America are evidently moisture driven just as the Amazonian inlands. Pollen records in the Andean region are much more influenced by local geographical variability and display both temperature and precipitation driven responses, however, neither uniform in timing nor in degree of response and not necessarily uniform in direction of response. Until now, many studies solemnly address the Inter-Tropical Convergence Zone as a driving force of changing environmental conditions influencing vegetation. However, both Atlantic and Pacific climate modes have a significant influence over the continent. Disentangling the different modes is still a difficult challenge, but recent high resolution records are now increasingly reporting signals from different climate modes.

Fossil pollen records are often located at a boundary between two biomes (ecotone) where shifting biome distributions due to climate change show a sensitive signal in the pollen diagram. In **CHAPTER 5**, fossil pollen records in eastern Colombia are used to reconstruct the migration of the forest-savanna ecotone since the last glacial maximum. The specific aim of this chapter is to present a case study where Geographic Information System (GIS) and data from palynological site studies are combined to see if temporal trends are properly detected in a spatial environment. By logistic regression, a predictive model was constructed to obtain insights into the climatic conditions defining this ecotone. Fossil pollen records are interpolated for different time bins to reconstruct the latitudinal shift of the savanna-forest transition. Mapping a pollen dataset comes with several temporal and spatial restrictions. First of all, the locations of the pollen records can be restrictive for an adequate spatial reconstruction of a region and especially when a certain spatial direction of change is intended to be mapped. Secondly, the temporal overlap of pollen records generally facilitates mapping for recent time frames (e.g. the past 3000 years), but older time bins are restrained by the lack of data points for proper interpolation. Finally, the translation of the forest-savanna pollen percentages to a spatial map is based on a set of assumptions on the degree of pollen influx. This has been identified as being challenging in forest-savanna settings, exemplifying the importance of studies on modern pollen-vegetation relationships.

PATTERN ANALYSIS: In **CHAPTER 6** a new approach was taken on in terms of analyzing a temporal dataset into a spatial environment like GIS. This chapter is the first of several chapters that integrate biome and species distribution patterns, climate change dynamics and landscape thresholds for connectivity in montane areas. Here the upper forest line is

reconstructed from pollen record La Cocha-1, located in the southern Colombian Andes. First, the surface areas of the four main biomes of the region were reconstructed for four periods in time. Then the topography was analyzed in terms of surface and relief variability, and its impact on the degree of connectivity for the páramo biome in the region. The degree of páramo connectivity along the elevational gradient is calculated to give a sense of the influence of the topography on the potential gene flow between páramo patches. As a result, the elevation thresholds in the landscape can be identified as playing a role during climate changes in facilitating or inhibiting species dispersal and gene flow. Different rates of change were calculated, such as the rate of elevation change of the upper forest line and also the rate of ecological change based on the palynological turnover and dissimilarity coefficient between temporally adjacent pollen spectra. Interestingly, the latter are shown to be highly influenced by the length of the time steps between pollen samples, and thus care should be taken in this often used proxy as an indicator for palynological change. Since the last glacial maximum (LGM), forest biomes have increased while páramo is being pushed to a narrower altitudinal range due to the upslope migration of the upper forest line. These shifts of the upper forest line can be swift (20 vertical m/yr and more), causing the local extirpation of the ecotone biome (subpáramo) between páramo and forest and important losses in connectivity of páramo. Although the present-day páramo biome reflects only 4% of its LGM distribution, its level of diversity seems untouched. During Pleistocene times the gene pools of these species must have passed such bottlenecks multiple times. Assessments concerning connectivity directly inform our understanding of montane biome dynamics through time and space.

The connectivity calculated in **CHAPTER 6** for a case study area in Colombia encouraged the development of a conceptual framework chapter around the importance of historical connectivity for contemporary mountain biodiversity, here elaborated in **CHAPTER 7**. The influence of mountain topography and climate changes on the distribution of plant associations is discussed in the timeframe of Pleistocene climate change. During this period very rapid evolutionary processes have been detected for species in several mountainous areas around the world, including the Northern Andes. By understanding the ‘flickering’ character of the Pleistocene climate, it can be understood how dramatic the reshuffling of species distributions must have been in mountainous settings. In this chapter I show that not only periods of fragmented distributions have been important for contemporary species richness and rapid evolutionary processes, but even more importantly the phases of increased connectivity. The importance of considering historical connectivity is exemplified by a paleogeographical reconstruction of the páramo biome in the Northern Andes at twelve different positions of the upper forest line, supported by a range of case studies from different regions around the world.

In **CHAPTER 8** mountain biodiversity is put into a wider perspective in terms of space and time. Much of the present global biodiversity is located in mountains of which the Andes

harbor an exceptional high proportion. The global assessment presented in this chapter aims at exploring the links and feedbacks between mountain biodiversity and geology, climate and soil. A global database on species richness is obtained on birds, mammals and amphibians. The geology of mountain systems is represented by different proxies on exhumation, long- and short-term erosion rates, and topography. This chapter shows that these geological variables are strong predictors of mountain biodiversity, confirming the key role of mountain building processes in shaping patterns of global biodiversity. In the Andes, the strongest predictor of vertebrate diversity in terms of climate is temperature, while the relief and the roughness of the landscape are key features to explain current species richness. Also, biodiversity is highest in the relatively young Northern Andes in comparison to the older Central or Southern Andes. Interestingly, this is also the region where rapid and recent radiations have occurred during the Pleistocene (More on this topic can be found in **CHAPTER 7** and **CHAPTER 8**). From this chapter the clear interaction between mountain building and diversity becomes evident, and that the way they interact is region dependent and further exemplifies the need to better understand the historical processes that drove that interaction.

The conceptual framework presented in **CHAPTER 7** on the importance of historical connectivity to explain contemporary biodiversity is further elaborated in **CHAPTER 9**. The historical connectivity of the tropical alpine biome in the Northern Andes (páramo) is quantified during the last million years of the Pleistocene. Paleo-reconstructions of páramo distributions are derived by reconstructing the upper forest line based on long pollen records. Additionally, snowline changes of the regional glaciers are also taken into account in the surface estimates of the páramo distribution. To fully understand the biogeographical history of the páramo, the presented paleo-reconstructions are integrated with geographical reconstructions based on phylogenetic trees. The Pleistocene evolution of páramo vegetation took place in a predominantly migration-prone landscape, thanks to the downward bioclimatic shifts caused by climatic cooling that dominated most of the Pleistocene (c. 75%). Pleistocene interglacials inhibited gene flow - causing allopatric speciation - while glacial periods significantly increased evolutionary diversification due to intermixing and hybridization. A number of present high-altitude páramos are regions that have been isolated even during some glaciations, due to strong topographic barriers. Other regions are identified to have persisted throughout extensive periods of time, maintaining a relatively high surface availability through time while also displaying the highest relative connectivity throughout the Northern Andes. Interestingly, these are also the regions that display a high species richness in present time. Regions that only display a high surface availability for páramo throughout the Pleistocene, but not have been well connected, display a lower species richness and a relatively high number of endemic species. This chapter does not only support the hypothesis presented in **CHAPTER 7**, but also shows the importance of integrating different disciplines to assemble the biogeographical history of mountain diversity.

SAMENVATTING

Dit proefschrift richt zich op Latijns-Amerika. Het gebruikt paleobotanische data die met behulp van de recente relatie tussen botanische fossielen en de bijbehorende ecologische omstandigheden, indicatief zijn voor vegetatie- en klimaatveranderingen in het verleden. Vervolgens worden – voor het eerst – palynologische data in een Geografisch Informatie Systeem (GIS) ruimtelijk geanalyseerd en in verband gebracht met klimaatverandering en de processen ('klimaatmodi') die daarin drijvend zijn. Tenslotte worden lange pollendiagrammen als informatiebron gebruikt om de ruimtelijke dynamiek van bergecosystemen af te leiden gedurende de laatste miljoen jaar van het Pleistoceen. Op basis van een nieuw ontwikkeld concept over de relatie tussen bergprofiel en de versnippering van het páramo ecosysteem onder een voortdurend veranderend klimaat kon – voor het eerst – kwalitatief vastgesteld worden waar het páramo ecosysteem vaak versnipperd is geraakt of zelfs geheel verdwenen is, én kwantitatief worden vastgesteld gedurende hoeveel tijd van het Pleistoceen verbindingen bestonden tussen de delen van de archipel van páramo 'eilanden' of connecties waren verbroken. Dit laatste heeft grote gevolgen voor de soortvorming in een berggebied en heeft een sterke verklarende rol voor huidige patronen van biodiversiteit.

Het doel van dit proefschrift is het bestuderen van de temporele en ruimtelijke respons van ecosystemen op klimaatverandering gedurende het Pleistoceen. Dit proefschrift presenteert zowel syntheses van verschillende thema's op verschillende ruimtelijke schalen, alswel analyses van specifieke gebieden binnen Zuid-Amerika.

Fossiele pollenrecords hebben een sterk temporeel karakter, vooral gericht op het reconstrueren van vegetatieveranderingen door de tijd. Wanneer pollenrecords van verschillende locaties worden vergeleken, ontstaan nieuwe vragen die een sterke ruimtelijke dimensie kunnen hebben. Daarom is dit proefschrift gestructureerd volgens vragen die zich voordoen bij het uitvoeren van ruimtelijke analyse, namelijk Locatie, Voorwaarde, Trends, en Patronen. Een 'Locatie Analyse' concentreert zich op het beschrijven van 'wat bestaat waar', in dit geval een uitgebreid overzicht van Latijns-Amerikaans onderzoek over fossiele pollenrecords en monsters van moderne pollenregen (**HOOFDSTUK 2**). Een 'Voorwaarde analyse' concentreert zich op locaties waar bepaalde voorwaarden zijn voldaan, in dit geval fossiele pollenrecords waarvan de leeftijdsmodellen voldoen aan bepaalde kwaliteitseisen (**HOOFDSTUK 3**). Een ruimtelijke analyse die informatie combineert over locaties en voorwaarden om de veranderingen door de tijd en tussen sites te bestuderen is een 'Analyse van Trends'. In dit proefschrift worden fossiele pollenrecords binnen een bepaald gebied vergeleken en wordt de mate van synchroniciteit van de vegetatieverandering bestudeerd (**HOOFDSTUK 4** en **HOOFDSTUK 5**). Een ruimtelijke analyse ontleent zijn kracht aan het integreren van verschillende datasets om ruimtelijke patronen en relaties vast te stellen. Een dergelijke 'Analyse van Patronen' wordt in **HOOFDSTUK 6** gebruikt om veranderende ecosystemen als gevolg van

klimaatverandering en bergtopografie op lokale schaal (een klein gebied rond een meer) beter te begrijpen, terwijl in **HOOFDSTUK 9** deze analyse wordt uitgevoerd voor de gehele Noordelijke Andes. Beide hoofdstukken worden vanuit een conceptuele analyse ondersteund door **HOOFDSTUK 7** waarin ik een betoog houd over de toegevoegde waarde van het bestuderen van de mate van historische connectiviteit van ecosystemen om huidige patronen van biodiversiteit beter te kunnen begrijpen. In **HOOFDSTUK 8** wordt een 'Patroonanalyse' op wereldschaal uitgevoerd om het verband tussen biodiversiteit in bergen en de geologie beter te begrijpen. Hieronder presenteer ik de samenvatting van ieder hoofdstuk in meer detail.

LOCATIE ANALYSE: De Latijns-Amerikaanse Pollen Database (LAPD) bestaat uit pollenrecords gelegen in Midden- en Zuid-Amerika, het Caribisch gebied en Mexico. Het laatste overzicht over paleoecologisch onderzoek in Latijns-Amerika kwam uit in 2009 (Marchant et al., 2009), maar nieuwe literatuur werd sinds 2003 niet meer bijgehouden. In dit proefschrift wordt een bijgewerkt en actueel overzicht van de Latijns-Amerikaanse Pollen Database gepresenteerd in **HOOFDSTUK 2**. Vooral in het afgelopen decennium is er een aanzienlijke toename van het aantal publicaties (c. 50-60 per jaar), die naast pollen steeds meer variabelen (proxies) bestuderen, chronologisch beter zijn gedateerd, en een breder scala aan onderwerpen bespreken. De opgemaakte inventaris in **HOOFDSTUK 2** bevat momenteel 1379 stratigrafische sequenties met paleoecologische gegevens, en meer dan 4800 monsters van de moderne pollenregen uit de hele regio. Pollen datasets hebben inmiddels verbeterde taxonomische en temporele resolutie. Momenteel bestrijken deze datasets 12 verschillende ecosystemen in 30 landen, gelegen op hoogtes tussen 0 en 6300 m boven zeeniveau. Bepaalde gebieden zijn in het verleden meer bemonsterd dan andere, en sommige ecosystemen veel intensiever dan andere.

VOORWAARDE ANALYSE: De chronologische 'ruggengraat' van fossiele pollenrecords in Latijns-Amerika wordt geanalyseerd door het bepalen van de mate van temporele onzekerheid van leeftijdsmodellen (**HOOFDSTUK 3**). Meer dan 5100 controlepunten zijn gebruikt om pollenrecords door heel Latijns-Amerika te dateren, voornamelijk door ^{14}C -datering, tephra chronologie, fision track datering, optisch gestimuleerde luminescentie (OSL) datering en ^{210}Pb datering. Het is niet verbazingwekkend dat de meerderheid (68%) van de chronologische data uit de LAPD binnen de laatste 10.000 gekalibreerde jaren valt. Het oudste bereik van ^{14}C dating en ouder is te vinden in 8% van de data. **HOOFDSTUK 3** presenteert een overzicht van geochronologische verslaggeving in publicaties en toont aan dat steeds meer sites statistische benaderingen presenteren voor hun chronologieën. Maar toch hebben veel sites nog steeds geen leeftijdsmodellen en/of opnieuw gekalibreerde controlepunten. Aanvullende informatie ontbreekt regelmatig, omdat onderzoekers onvoldoende weet hebben van post-bom ^{14}C dateringen of verschillende kalibratiecurves om leeftijdsmodellen te kunnen bepalen. Verwacht wordt dat vrije toegang tot softwarepakketten voor het maken van leeftijdsmodellen de algemene kwaliteit van

chronologieën van toekomstige sites zullen verbeteren. De temporele resolutie van de noordwestelijke Zuid-Amerikaanse records (n = 233; Venezuela, Colombia, Ecuador, Peru, Bolivia) is c. 235 jaar (sterrenclassificatie: 3 van de 4). In vergelijking met de Europese Pollen Database (resolutie tussen 50 en 250 jaar; Giesecke et al., 2014) en de Noord-Amerikaanse Pollen Database (500 jaar; Blois et al 2011) is een gemiddelde resolutie van c. 235 jaar verrassend hoog met als positief gevolg dat onderzoeksvragen over klimaatvariabiliteit op millenniumschaal beantwoord zouden kunnen worden.

ANALYSE VAN TRENDS: In **HOOFDSTUK 4** worden de vegetatie- en klimaatdynamiek en de menselijke impact in Zuid-Amerika voor de laatste 2000 jaar in meer detail bekeken. Met behulp van een set van 60 pollenrecords die voldoen aan vooraf bepaalde criteria voor chronologie en resolutie, blijkt dat er in de afgelopen 2000 jaar ruimtelijk, en door de tijd heen, een divers responspatroon van de vegetatie op temperatuur en neerslag heeft plaatsgevonden. Over het algemeen tonen laagland studies vergelijkbare patronen van klimaatverandering. Op grotere ruimtelijke schaal lijken veranderingen vooral neerslag gedreven, net zoals in de binnenlanden van het Amazone gebied. Pollenrecords tonen dat in de Andes vegetatieveranderingen veel meer beïnvloed worden door lokale geografische variabiliteit. Andiene pollenrecords tonen zowel temperatuur als neerslag gedreven verandering maar veranderingen zijn niet uniform in timing noch in responsgrootte, en ook niet noodzakelijkerwijs uniform in dezelfde richting. Tot op heden hebben veel studies de Inter-Tropische Convergence Zone (ITCZ) aangewezen als de drijvende kracht van veranderende klimaatomstandigheden. Echter, verschillende 'klimaatmodi' gedreven door de Atlantische Oceaan en/of de Stille Oceaan hebben een aanzienlijke invloed op het continentale klimaat. Het ontrafelen van de verschillende klimaatmodi is nog steeds moeilijk, maar in recente hoge-resolutie records worden nu steeds meer signalen van verschillende klimaatmodi herkend.

Fossiele pollenrecords zijn vaak gelegen op een grens tussen twee ecosystemen (ecotoon), waarbij het verschuiven van de grens als gevolg van klimaatverandering een gevoelig signaal laat zien in het pollendiagram. In **HOOFDSTUK 5** worden fossiele pollenrecords in oostelijk Colombia gebruikt om de migratie van de savanna-bos ecotoon sinds het maximum van de laatste ijstijd (c. 20.000 jaar geleden) te reconstrueren. Het specifieke doel van dit hoofdstuk is het presenteren van een voorbeeldstudie waarbij een Geografisch Informatiesysteem (GIS) en palynologische data gecombineerd worden om te zien of de temporele trends in een ruimtelijke setting goed gedetecteerd kunnen worden. Door een logistieke regressiemethode te gebruiken is een voorspellend model opgebouwd om inzicht te krijgen in de klimatologische omstandigheden die deze ecotoon definiëren. Fossiele pollenrecords worden voor verschillende tijdvakken geïnterpoleerd om de latitudinale verschuiving van het savanne-bos ecotoon te reconstrueren. Het in kaart brengen van verschillende pollen datasets heeft temporele en ruimtelijke beperkingen. Allereerst kunnen de locaties van de pollenrecords beperkend zijn voor een adequate ruimtelijke

reconstructie van een gebied en vooral wanneer een bepaalde ruimtelijke richting van verandering in kaart dient te worden gebracht. Ten tweede, voor recente tijdsintervallen is het makkelijker om vegetatieveranderingen in kaart te brengen door de temporele overlap tussen pollenrecords (bijvoorbeeld in de afgelopen 3000 jaar). Echter, voor oudere tijdsintervallen is het gebrek aan datapunten vooralsnog belemmerend voor een goede interpolatie. Tenslotte zijn de percentages van bos en savanne op basis van aannames over de karakteristieke pollenregen van beide ecosystemen vertaald naar een ruimtelijke kaart. Dit aspect is al eerder opgemerkt als uitdagend in omstandigheden waar bos en savanne elkaar afwisselen en dit accentueert het belang van toekomstige studies over de relatie tussen moderne pollenregen en de huidige vegetatie.

ANALYSE VAN PATRONEN: In **HOOFDSTUK 6** is een nieuwe benadering gemaakt voor het analyseren van pollendata in een ruimtelijke omgeving, zoals GIS. Dit hoofdstuk is de eerste van meerdere hoofdstukken die de verbreiding van ecosystemen, plantensoorten, klimaatverandering, en landschapsbarrières voor connectiviteit in montane gebieden integreert. Hier is de bovenste bosgrens gereconstrueerd uit het pollendiagram van La Cocha-1, gelegen in de zuidelijke Colombiaanse Andes. Ten eerste wordt voor dit gebied het oppervlak van de vier belangrijkste bergecosystemen voor vier verschillende periodes in de tijd gereconstrueerd. Daarna is de topografie in termen van oppervlakte en reliëfvariabiliteit geanalyseerd, en de invloed ervan op de mate van connectiviteit voor het páramo ecosysteem in het studiegebied. De mate van páramo-connectiviteit langs de hoogt gradiënt is berekend om de invloed van de topografie op mogelijke genetische uitwisseling tussen populaties van páramos planten weer te geven. Op basis daarvan kunnen barrières in het landschap worden geïdentificeerd die een rol spelen bij het vergemakkelijken of remmen van de verbreiding van soorten en genetisch materiaal. De snelheid van verandering is berekend voor fluctuaties in de hoogte van de bosgrens, en de mate van ecologische verandering is gebaseerd op veranderingen in de samenstelling van de pollenspectra. Interessant genoeg blijkt dat het berekenen van het percentage van veranderingen tussen opeenvolgende pollenspectra sterk beïnvloed wordt door de lengte van de tijdstapjes tussen pollenmonsters. Daarom wordt aangeraden om deze vaak gebruikte proxy als indicator voor palynologische veranderingen met voorzichtigheid te gebruiken. Sinds het laatste glaciële maximum (LGM) is het oppervlak van boscystemen toegenomen, terwijl de páramo zich terug trok naar de toppen van de noordelijke Andes. Deze verschuivingen van de bovenste bosgrens kunnen zich snel voltrekken (tot 20 verticale meters per jaar, en meer), waardoor het subpáramo ecosysteem door het bos 'overlopen' wordt en tijdelijk verloren kan gaan. Connectiviteit met andere páramo gebieden brengt het páramo ecosysteem na enkele eeuwen weer terug. Hoewel in het studiegebied het huidige páramo ecosysteem slechts 4% van zijn LGM-oppervlak weerspiegelt, lijkt de biodiversiteit onaangetast. Tijdens het Pleistocene moet het genetisch materiaal van soorten meerdere knelpunten hebben doorstaan. Analyses met betrekking

tot historische connectiviteit kunnen direct inzicht geven in de dynamiek van montane ecosystemen in ruimte en tijd.

De connectiviteit voor een voorbeeld-gebied in Colombia zoals berekend in **HOOFDSTUK 6**, moedigde aan om een conceptueel kader te ontwikkelen rond het belang van historische connectiviteit voor hedendaagse biodiversiteit in berggebieden, hier uitgewerkt in **HOOFDSTUK 7**. De invloed van bergtopografie en klimaatveranderingen op planten wordt besproken voor het tijdvak van het Pleistoceen. In het Pleistoceen zijn in bergachtige gebieden over de gehele wereld, waaronder de noordelijke Andes, voor een aantal soorten zeer snelle evolutionaire processen vastgesteld. Door het 'flikkerende' karakter van het Pleistocene klimaat te begrijpen, kan men inzicht krijgen hoe dramatisch de herschikking van arealen van soorten in bergachtige omstandigheden moet zijn geweest. In dit hoofdstuk laat ik zien dat niet alleen perioden van geïsoleerde arealen belangrijk zijn voor de huidige soortenrijkdom en snelle evolutionaire processen, maar óók de fasen van verhoogde connectiviteit. Het belang van het overwegen van historische connectiviteit voor het begrijpen van de huidige patronen van biodiversiteit wordt geïllustreerd door een paleogeografische reconstructies van het páramo ecosysteem in de noordelijke Andes voor twaalf verschillende posities van de bosgrens. Dit wordt verder ondersteund door een reeks voorbeelden uit verschillende regio's over de hele wereld.

Biodiversiteit in de bergen wordt in ruimer perspectief bekeken en vergeleken in **HOOFDSTUK 8**. Op mondiale schaal ligt veel van de huidige biodiversiteit in bergen waarvan de Andes een uitzonderlijk hoog percentage heeft. De analyse op wereldschaal die in dit hoofdstuk wordt uitgevoerd, is gericht op het verkennen van de drivers en versterkende terugkoppelingen tussen montane biodiversiteit en de regionale geologie, klimaat en bodem. Een wereldwijde database over soortenrijkheid werd verkregen van vogels, zoogdieren en amfibieën. De geologie van bergsystemen is vertegenwoordigd door verschillende variabelen zoals exhumatie, erosiepercentages op korte en lange tijdschalen, en de topografie. In dit hoofdstuk blijkt dat deze geologische variabelen belangrijke voorspellende waarde hebben voor bergbiodiversiteit waarmee de sleutelrol van de vormingsprocessen van bergen in het tot stand brengen van de wereldwijde biodiversiteit wordt bevestigd. In de Andes is voor vertebraten temperatuur de sterkste voorspeller van diversiteit, terwijl reliëf en de heterogeniteit van het landschap belangrijke kenmerken zijn om de huidige soortenrijkheid te verklaren. Biodiversiteit is het hoogst in de relatief jonge Noordelijke Andes in vergelijking met de oudere Centrale en Zuidelijke Andes. Interessant genoeg is de Noordelijke Andes ook het gebied waar tijdens het recente Pleistoceen zich snelle evolutionaire processen hebben voorgedaan (Meer over dit onderwerp vindt u in **HOOFDSTUK 7** en **HOOFDSTUK 9**). Dit hoofdstuk laat een duidelijke interactie zien tussen gebergtevorming en diversiteit en dat de manier waarop beide integreren regioafhankelijk is. Dit illustreert de noodzaak om historische processen die de interactie hebben aangestuurd beter te begrijpen.

In **HOOFDSTUK 7** is een nieuw conceptueel kader gepresenteerd over het belang van historische connectiviteit om de hedendaagse biodiversiteit te verklaren en deze wordt verder uitgewerkt in **HOOFDSTUK 9** met kwantitatieve berekeningen. De historische connectiviteit van het tropische alpiene ecosysteem in de noordelijke Andes (páramo) wordt gekwantificeerd tijdens de laatste miljoen jaar. Paleoreconstructies van de verbreiding van páramo arealen zijn verkregen door het reconstrueren van de hoogste bosgrens op basis van lange pollenrecords. Daarnaast worden ook de veranderingen van de regionale gletsjers in aanmerking genomen om een nauwkeuriger schatting te kunnen maken van het oppervlak van de páramo. Om de biogeografische geschiedenis van de páramo te begrijpen, worden de gemaakte paleoreconstructies geïntegreerd met andere geografische reconstructies op basis van fylogenetische stambomen. Gedurende het Pleistoceen vond evolutie in páramo arealen overwegend plaats in een migrerend landschap, gedreven door het feit dat tijdens het Pleistoceen voornamelijk (gedurende c. 75%) koele tot koude klimaatcondities heersten. Voor het páramo ecosysteem waren relatief warme interglaciale periodes belemmerend voor het uitwisselen van genetisch materiaal met allopatrische soortvorming als gevolg. Gedurende ijstijden kon de evolutionaire diversificatie aanzienlijk toenemen door het mixen van soorten tussen páramo 'eilanden' en door hybridisatie. Een aantal van de huidige páramo arealen ligt op dusdanige hoogte dat deze zelfs tijdens sommige ijstijden van de laatste miljoen jaar door sterke topografische barrières geïsoleerd zijn gebleven. Sommige páramo gebieden hebben de vele Pleistocene klimaatveranderingen doorstaan met voortdurend een relatief groot oppervlak terwijl ook een hoge mate van connectiviteit behouden kon worden. Interessant genoeg zijn dit ook de regio's die tegenwoordig een hoge soortenrijkdom laten zien. Regio's die alleen een groot oppervlak voor páramo beschikbaar hadden in het Pleistocene, maar niet goed verbonden zijn geweest met andere gebieden, tonen een lagere soortenrijkdom en een relatief groot aantal endemische soorten. Dit hoofdstuk ondersteunt niet alleen de hypothese die in **HOOFDSTUK 7** wordt voorgelegd, maar toont ook het belang aan van het integreren van verschillende disciplines om de biogeografische geschiedenis van diversiteit in de bergen te kunnen begrijpen.

RESUMEN

Esta tesis se enfoca en América Latina. Utiliza datos paleobotánicos que son indicativos de la vegetación pasada y el cambio climático en base a las relaciones entre los fósiles dejados por la vegetación moderna y las condiciones ambientales modernas. Por primera vez, los datos palinológicos se analizan espacialmente en un Sistema de Información Geográfica (SIG) y están vinculados al cambio climático y a los procesos ('modos climáticos') que impulsan estos cambios. Por último, los registros de polen largos se utilizan como fuente de información para derivar la dinámica espacial de los ecosistemas de montaña durante los últimos millones de años del Pleistoceno. Sobre la base de un concepto recientemente desarrollado de la relación entre el perfil de la montaña y la fragmentación del ecosistema páramo en un clima bajo un constante cambio, se definió por primera vez cualitativamente dónde el ecosistema del páramo se había fragmentado a menudo o incluso había desaparecido completamente; mientras se determinaba cuantitativamente cuánto tiempo de los corredores del Pleistoceno existía entre diferentes partes del archipiélago de las islas páramo, o si se interrumpían las conexiones. Esta última tiene mayores consecuencias para las especies en las zonas montañosas y juega un papel importante en la explicación de los patrones actuales de biodiversidad.

El objetivo general de esta tesis es estudiar las respuestas temporales y espaciales de los biomas al cambio climático del Pleistoceno. Esta tesis presenta tanto artículos con trabajos de síntesis elaborados sobre diferentes temas y escalas espaciales, como también evaluaciones sobre estudios de casos específicos en áreas de América del Sur. Los registros de polen fósil tienen un fuerte carácter temporal, principalmente destinados a reconstruir los cambios de vegetación a través del tiempo. Cuando se comparan registros de polen de diferentes lugares, surgen nuevas preguntas que pueden tener un mayor dimensión espacial. Por lo tanto, esta tesis está estructurada siguiendo las categorías generales de preguntas que surgen al realizar un análisis espacial en cualquier conjunto de datos, a saber, Localización, Condición, Tendencias y Análisis de Patrones. Un "Análisis de Localización" se centra en describir "lo que existe donde", en este caso proporcionando una amplia visión de la investigación en Latinoamérica sobre registros de polen fósil y muestras modernas de lluvias de polen (**CAPÍTULO 2**). Un "Análisis de la Condición" se centra en lugares en los que se cumplen ciertas condiciones, en este caso registros de polen fósiles que cumplen un cierto umbral de requerimientos de calidad temporal para sus modelos de edad (**CAPÍTULO 3**). Un análisis espacial que combina la información sobre la ubicación y la condición para estudiar los cambios en el tiempo entre los sitios se aborda en un "Análisis de Tendencias". En esta tesis, se comparan los registros de polen fósiles dentro de una determinada región y se evalúa el grado de sincronidad de las respuestas de las asociaciones entre el polen y los cambios climáticos (**CAPÍTULO 4 y**

CAPÍTULO 5). El análisis espacial se basa plenamente en la integración de diferentes conjuntos de datos para determinar los patrones espaciales y las relaciones que podrían existir. Este "Análisis de Patrones" se utiliza en el **CAPÍTULO 6** para comprender la interacción entre las distribuciones cambiantes de los biomas debido a los cambios climáticos y la topografía de las montañas a escala local (pequeña región alrededor de un lago), mientras que el **CAPÍTULO 9** realiza este análisis a escala de los Andes Septentrionales. Estos capítulos (6 y 9) están respaldados por un marco conceptual que desarrollo en el **CAPÍTULO 7**, donde postulo que la definición del grado de conectividad histórica de los ecosistemas es clave para entender los patrones contemporáneos de la biodiversidad. En el **CAPÍTULO 8**, el análisis de patrones espaciales se realiza a escala global para determinar el vínculo entre la biodiversidad de las montañas y la geología.

A continuación, presento el resumen de cada capítulo con más detalle.

ANÁLISIS DE LA LOCALIZACIÓN: La Base de Datos de Polen de Latino América (LAPD) está constituida por registros de polen ubicados en América Central y del Sur, el Caribe y México. El último documento de síntesis sobre la investigación paleoecológica en América Latina se publicó en 2009 (Marchant et al., 2009), pero desde 2003 no había habido una revisión rigurosa de la literatura. En esta tesis, los resultados de una actualización de la visión general de la LAPD hasta el año 2014 se presentan en el **CAPÍTULO 2**. Especialmente en la última década, se ha producido un aumento sustancial en el número de publicaciones (aproximadamente 50-60/año), las cuales llegan a ser cada vez más multi-proxy, mejor fechadas cronológicamente y abordando una gama más amplia de temas. El inventario incluye actualmente 1379 núcleos estratigráficos y secciones con datos paleoecológicos y más de 4800 muestras modernas de lluvias de polen de toda la región. Los conjuntos de datos de polen han demostrado una mejor resolución taxonómica y temporal. Actualmente, estos conjuntos de datos provienen de 12 biomas modernos y 30 países, cubriendo un rango altitudinal de 0 a 6300 m sobre el nivel del mar. Algunas regiones son más densamente muestreadas en comparación con otras, al igual que algunos biomas han sido estudiados de manera más intensa.

ANÁLISIS DE LA CONDICIÓN: La estructura cronológica de los registros de polen fósil se evalúa con mayor detalle mediante la creación de una base de datos geocronológica y la evaluación de la incertidumbre temporal de los modelos de edad (**CAPÍTULO 3**). Más de 5100 puntos de control se han utilizado para determinar la fecha de registros de polen en toda América Latina, en su mayoría por medio de Datación por ^{14}C , Tephra Cronology (Cronología Piroclasto o Tefra), Fission Track Dating (Datación por

Huellas de Fisión), Datación por Luminiscencia Ópticamente Estimulada (OSL) y Datación por ^{210}Pb . Como era de esperarse, la mayoría (68%) de las fechas geocronológicas del LAPD se encuentran dentro de los últimos 10.000 años calibrados antes del presente. Un 8% de los resultados de datación cubre la gama más antigua de datación por ^{14}C , y más allá. El **CAPÍTULO 3** presenta una visión adicional general de los informes geocronológicos y la modelización por edad muestra que un número cada vez mayor de sitios utilizan enfoques estadísticos para sus cronologías. Sin embargo muchos sitios todavía carecen de modelos de edad y/o puntos de control recalibrados. Se pierde información adicional ya que los investigadores carecen de entendimiento al tratar con el ^{14}C post-bombas o con curvas de calibración diferentes. Se espera que los paquetes de código abierto para modelado de edad mejoren la calidad general de las cronologías de los sitios en el futuro. La resolución temporal de records en el Noroeste de Sur América (n=233: Venezuela, Colombia, Ecuador, Perú, Bolivia) es c. 235 años con modelos de edad que presentan una incertidumbre temporal relativamente baja (clasificación en estrellas: 3 de 4). En comparación con la Base de Datos del Polen Europeo (resolución entre 50 y 250 años; Giesecke et al., 2014) y la Base de Datos del Polen de América del Norte (500 años; Blois et al 2011). Este resultado de un promedio de resolución temporal de c. 235 yr es sorprendentemente alto y abre las puertas para preguntas más detalladas sobre la investigación de la variabilidad climática a escala de milenio.

ANÁLISIS DE LAS TENDENCIAS: En el **CAPÍTULO 4**, la dinámica vegetación-clima y el impacto humano fueron evaluados con mayor detalle para América del Sur por los últimos 2000 años. Utilizando un conjunto de 60 registros de polen que cumplieron ciertos criterios de cronología y resolución, se demuestra que los últimos 2000 años presentan patrones espaciales y de respuestas temporalmente diversas sobre un equilibrio de temperatura y humedad. Los sitios de tierras bajas generalmente muestran patrones similares de cambio climático durante los últimos 2 kyr y eventos aparentemente sincrónicos se observan en una escala espacial más grande. Las regiones costeras hacia el Este de Suramérica son evidentemente impulsados por la humedad tal como el interior amazónico. Los records de polen en la Región Andina están mucho más influenciados por la variabilidad geográfica local y muestran respuestas impulsadas tanto por la temperatura como por la precipitación, sin embargo no son uniformes en el tiempo ni en el grado de respuesta y no necesariamente son uniformes en la dirección de la respuesta. Hasta ahora, muchos estudios abordan solemnemente la Zona de Convergencia Inter-Tropical como una fuerza impulsora de las condiciones ambientales cambiantes que influyen en la vegetación. Sin embargo, los modos climáticos tanto del Atlántico como del Pacífico tienen una influencia significativa sobre el continente. El descifrar los diferentes modos climáticos sigue siendo un reto difícil, pero los registros de alta resolución

recientes están ahora reportando cada vez más señales de diferentes modos climáticos.

Los registros de polen fósiles se localizan a menudo en un límite entre dos biomas (ecotone) donde las distribuciones de biomas cambiantes debido al cambio climático muestran una señal sensible en el diagrama de polen. En el **CAPÍTULO 5**, los registros de polen fósil en el Este de Colombia se utilizan para reconstruir la migración del ecotone bosque-sabana desde el último máximo glacial. El objetivo específico de este capítulo es presentar un estudio de caso en el que el Sistema de Información Geográfica (SIG) y los datos de estudios de sitios palinológicos se combinan para ver si las tendencias temporales se detectan correctamente en un entorno espacial. Por regresión logística, se construyó un modelo predictivo para obtener información sobre las condiciones climáticas que definen este ecotono. Los registros de polen fósil se interpolan para diferentes intervalos de tiempo para reconstruir el cambio latitudinal de la transición entre sabana y bosque. El mapeo de un conjunto de datos de polen viene con varias restricciones temporales y espaciales. En primer lugar, las ubicaciones de los registros de polen pueden ser restrictivas para una reconstrucción espacial adecuada de una región y especialmente cuando se pretende mapear una determinada dirección espacial de cambio. En segundo lugar, la superposición temporal de los registros de polen generalmente facilita la asignación de marcos temporales recientes (por ejemplo, los últimos 3000 años), pero los intervalos de tiempo más antiguos son restringidos por la falta de puntos de datos para la interpolación adecuada. Por último, la traducción de los porcentajes de polen forestal-sabana a un mapa espacial se basa en un conjunto de suposiciones sobre el grado de afluencia de polen. Esto ha sido identificado como un desafío en los entornos forestales-sabanas, lo que ejemplifica la importancia de los estudios sobre las relaciones modernas entre polen y la vegetación.

ANÁLISIS DE PATRONES: En el **CAPÍTULO 6** se adoptó un nuevo enfoque en términos de analizar un conjunto de datos temporales en un entorno espacial como el SIG. Este capítulo es el primero de varios capítulos más que integran patrones de distribución de biomas y especies, dinámica de cambio climático y umbrales de paisaje para la conectividad en áreas montañosas. Aquí la línea superior del bosque se reconstruye a partir del registro de polen La Cocha-1, ubicado en el Sur de los Andes Colombianos. En primer lugar, las superficies de los cuatro principales biomas de la región se reconstruyeron durante cuatro periodos de tiempo. Luego se analizó la topografía en términos de variabilidad de superficie y relieve, y su impacto en el grado de conectividad del bioma páramo en la región. El grado de conectividad del páramo a lo largo del gradiente elevacional se calcula para dar una idea de la influencia de la topografía en el flujo genético potencial entre parches de páramo. Como resultado, los umbrales de elevación en el paisaje pueden ser identificados como que juegan un

papel durante los cambios climáticos en la facilitación o inhibición de la dispersión de especies y el flujo de genes. Se calcularon diferentes tasas de cambio, tales como la tasa de cambio de elevación de la línea superior del bosque y también la tasa de cambio ecológico basada en el volumen de rotación palinológica y el coeficiente de disimilaridad entre los espectros de polen temporalmente adyacentes. Curiosamente, estas últimas se muestran altamente influenciadas por la longitud de los pasos de tiempo entre las muestras de polen, y por lo tanto se debe tener cuidado en esta proxy a menudo utilizado como un indicador para el cambio palinológico. Desde el último máximo glacial (LGM), los biomas forestales han aumentado mientras que el páramo está siendo empujado a un rango altitudinal más estrecho debido a la migración ascendente de la línea superior del bosque. Estos desplazamientos de la línea superior forestal pueden ser rápidos (20 m/años verticales y más), causando la extirpación local del bioma ecotónico (subpáramo) entre páramo y bosque e importantes pérdidas en la conectividad de páramo. Aunque el bioma páramo actual sólo refleja el 4% de su distribución de LGM, su nivel de diversidad parece intacto. Durante los tiempos del Pleistoceno los grupos de genes de estas especies deben haber pasado tales cuellos de botella múltiples veces. Las evaluaciones relativas a la conectividad informan directamente nuestra comprensión de la dinámica del bioma montañoso a través del tiempo y el espacio.

La conectividad calculada en el **CAPÍTULO 6** para un área de estudio de caso en Colombia estimuló el desarrollo de un capítulo marco conceptual en torno a la importancia de la conectividad histórica para la biodiversidad contemporánea de las montañas, aquí elaborado en el **CAPÍTULO 7**. La influencia de la topografía de montaña y los cambios climáticos en la distribución de asociaciones de plantas se discute en el marco de tiempo del cambio climático del Pleistoceno. Durante este período se han detectado procesos evolutivos muy rápidos para especies en varias zonas montañosas de todo el mundo, incluyendo los Andes Septentrionales. Al comprender el carácter "parpadeante" del clima del Pleistoceno, se puede entender lo dramático que ha sido la reorganización de las distribuciones de especies en entornos montañosos. En este capítulo se muestra que no sólo los períodos de distribución fragmentada han sido importantes para la riqueza de especies contemporáneas y procesos evolutivos rápidos, sino que más importante aún son las fases de mayor conectividad. La importancia de considerar la conectividad histórica es ejemplificada por una reconstrucción paleogeográfica del bioma páramo en los Andes Septentrionales en doce posiciones diferentes de la línea superior de bosque, apoyada por una gama de estudios de casos de diferentes regiones alrededor del mundo.

En el **CAPÍTULO 8**, la biodiversidad se sitúa en una perspectiva más amplia en términos de espacio y tiempo. Gran parte de la actual biodiversidad global se encuentra en montañas de las que los Andes albergan una proporción

excepcionalmente alta. La evaluación global presentada en este capítulo tiene como objetivo explorar los vínculos y retroalimentación entre la biodiversidad de las montañas y la geología, el clima y el suelo. Se obtiene una base de datos global sobre la riqueza de especies de aves, mamíferos y anfibios. La geología de los sistemas montañosos está representada por diferentes proxies sobre la exhumación, las tasas de erosión a largo y corto plazo y la topografía. Este capítulo muestra que estas variables geológicas son fuertes predictores de la biodiversidad de las montañas, lo que confirma el papel clave de los procesos de desarrollo de las montañas en la conformación de los patrones de la biodiversidad global. En los Andes, el predictor más fuerte de la diversidad de vertebrados en términos de clima es la temperatura, mientras que el relieve y la rugosidad del paisaje son características claves para explicar la riqueza de las especies actuales. Además, la biodiversidad es más alta en los relativamente jóvenes Andes Septentrionales en comparación con los más antiguos Andes Centrales o Meridionales. Curiosamente, esta es también la región donde se han producido radiaciones rápidas y recientes durante el Pleistoceno (Más información sobre este tema se puede encontrar en el **CAPÍTULO 7** y **CAPÍTULO 8**). A partir de este capítulo se evidencia la clara interacción entre la construcción de montañas y la diversidad, y que la forma en que interactúan depende de la región y además ejemplifica la necesidad de comprender mejor los procesos históricos que impulsaron esa interacción.

El marco conceptual presentado en el **CAPÍTULO 7** sobre la importancia de la conectividad histórica para explicar la biodiversidad contemporánea se desarrolla más ampliamente en el **CAPÍTULO 9**. La conectividad histórica del bioma alpino tropical en los Andes Septentrionales (páramo) se cuantifica durante el último millón de años del Pleistoceno. Las paleo-reconstrucciones de distribuciones de páramo se derivan reconstruyendo la línea superior del bosque con base en registros largos de polen. Además, los cambios en la línea de nieve de los glaciares regionales también se tienen en cuenta en las estimaciones de la superficie de la distribución de los páramos. Para comprender plenamente la historia biogeográfica del páramo, las paleo-reconstrucciones presentadas se integran con reconstrucciones geográficas basadas en árboles filogenéticos. La evolución del Pleistoceno de la vegetación del páramo tuvo lugar en un paisaje predominantemente propenso a la migración, gracias a los cambios bioclimáticos descendentes causados por el enfriamiento climático que dominó la mayor parte del Pleistoceno (c. 75%). Los interglaciales pleistocénicos inhibieron el flujo génico - causando la especiación alopátrica - mientras que los períodos glaciales aumentaron significativamente la diversificación evolutiva debido al entremezclado y la hibridación. Una serie de páramos actuales de gran altitud son regiones que se han aislado incluso durante algunas glaciaciones, debido a fuertes barreras topográficas. Se ha identificado que otras regiones han persistido durante

largos periodos de tiempo, manteniendo una relativamente alta disponibilidad de superficie a lo largo del tiempo, mientras que también muestran la mayor conectividad relativa en los Andes Septentrionales. Curiosamente, estas son también las regiones que muestran una alta riqueza de especies en el tiempo presente. Las regiones que sólo presentan una alta disponibilidad superficial para páramo a lo largo del Pleistoceno, pero que no han sido bien conectadas, muestran una menor riqueza de especies y un número relativamente elevado de especies endémicas. Este capítulo no sólo apoya la hipótesis presentada en el **CAPÍTULO 7**, sino que también muestra la importancia de integrar diferentes disciplinas para armar la historia biogeográfica de la diversidad de las montañas.