

Artículo original

¿En peligro o no? Distribución potencial de la hepática *Pleurozia paradoxa* en Colombia

Endangered or not? Potential distribution of the liverwort *Pleurozia paradoxa* in Colombia

Brayan David Aroca-Gonzalez¹, Robbert Gradstein², Lina Marcela González-Nieves³

¹ Semillero de investigación Biogeografía y Ecología Evolutiva Neotropical BEEN, Universidad Distrital Francisco José de Caldas, Bogotá, Colombia

² Albrecht von Haller Institute, Department of Plant Systematics, University of Göttingen, Alemania; Muséum National d'Histoire Naturelle, Institut de Systématique, Evolution, Biodiversité, Paris, France

³ Grupo de Ecología y Biología Tropical - ECOBIT, Universidad Incca de Colombia, Bogotá, Colombia

Resumen

La especie *Pleurozia paradoxa* es una hepática de hábitat generalmente paramuno que se encuentra en estado vulnerable según el libro rojo de briófitas de Colombia debido a su poca presencia y su minúscula área de ocupación en el país. Mediante la aplicación de modelos de distribución de especies podemos estimar áreas de idoneidad que dan cuenta de la presencia probable de una especie. En este caso se usó un algoritmo de aprendizaje de máquinas denominado máxima entropía y el *software* Maxent, con el fin de obtener mapas de distribución potencial. Se emplearon varios registros de presencia y distintos juegos de variables climáticas para el modelamiento, además de un umbral de maximización de la especificidad y sensibilidad en el mapeo. Como resultado, la distribución potencial de *P. paradoxa* en Colombia se concentró en los departamentos del Cauca, Huila y Nariño a lo largo de la cordillera Central, extendiéndose levemente hacia el Valle del Cauca y Tolima, y en marcada relación con la altitud y el clima de dichas zonas.

Palabras clave: Briófitas; Conservación; MaxEnt; Modelamiento; Variables ambientales.

Abstract

Pleurozia paradoxa is a vulnerable liverwort from upper montane and paramo habitats in Colombia according to the Red Book of Bryophytes of Colombia due to its scarce presence and a small area of occupation in the country. Using species distribution models, it is possible to assess suitability areas accounting for the probable presence of species. We used a maximum entropy machine-learning algorithm to obtain potential distribution maps based on field records and climatic variables. The potential distribution of *P. paradoxa* in Colombia appeared to be concentrated in the Cordillera Central, departments of Cauca, Huila, and Nariño, extending slightly northwards to Valle del Cauca and Tolima, in strong correlation with altitude and climate.

Keywords: Bryophytes; Conservation; Environmental variables; Maxent; Modeling.

Introducción

Pleurozia paradoxa (J.B.Jack) Schiffn. (Schiffner, 1893) es una especie de hepática del grupo de las briófitas con distribución restringida a ciertos tipos de suelo y elevaciones por sobre los 3.000 m s.n.m. (Griffin, *et al.*, 1982) en la zona sur de los Andes colombianos. La especie está catalogada en el libro rojo de briófitas de Colombia como vulnerable debido a su escasa presencia y reducida área de ocupación (Linares & Uribe, 2002). El estado de sus poblaciones se desconoce, pero se sabe que también puede encontrarse en Guyana, Venezuela, Ecuador y Chile (Griffin, *et al.*, 1982). En Colombia los registros de *P. paradoxa* datan de 1878 en Nariño, donde se halla la localidad tipo de la especie. A *P. paradoxa*

Citación: Aroca-Gonzalez BD, Gradstein R, González-Nieves LM. ¿En peligro o no? Distribución potencial de la hepática *Pleurozia paradoxa* en Colombia. Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat. 2021 Feb 11. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyn.1343>

Editor: Elizabeth Castañeda

***Correspondencia:**

Brayan David Aroca Gonzalez;
bdarocag@correo.udistrital.edu.co

Recibido: 4 de noviembre de 2020

Aceptado: 16 de enero de 2021

Publicado en línea: 11 de febrero de 2021



Este artículo está bajo una licencia de Creative Commons Reconocimiento-NonComercial-Compartir Igual 4.0 Internacional

también se le conoció como *Physotium paradoxum* J.B.Jack (**Jack**, 1886) y *Eopleurozia paradoxa* (J.B.Jack) R.M. Schust. (**Schuster**, 1961), pero actualmente *Pleurozia paradoxa* es el nombre aceptado (**Thiers**, 1993; **Gradstein & Uribe**, 2016c).

Pleurozia paradoxa se encuentra en la lista de especies silvestres amenazadas de Colombia contenida en la resolución número 1912 de 2007 del Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible, una medida a favor de su conservación y la de otras briófitas que cumplen funciones de gran relevancia ecológica, como la regulación de la humedad y el control de la calidad del agua, entre otras, y que, además, son muy sensibles a los fenómenos de contaminación y deforestación (**Churchill & Linares**, 1995; **Gradstein & Sporn**, 2010).

Por tal razón, la aplicación de técnicas como los modelos de distribución de especies (MDE) es verdaderamente útil, pues con ellos es posible predecir las áreas de distribución en una unidad geográfica determinada a partir de registros y atributos ambientales empleados como variables explicativas en la implementación de los algoritmos de modelamiento. Estas predicciones posibilitan la comprensión de los patrones de distribución geográfica de cualquier especie, en este caso de *P. paradoxa*, la cual se encuentra bajo amenaza por el pequeño número de áreas de ocupación que tiene en el país. Así, los MDE tienen la capacidad de representar la realidad geográfica de una especie en un espacio cartográfico con potenciales usos (**Guisan & Zimmermann**, 2000), por ejemplo, en la detección de lugares idóneos para la conservación (**Martínez-Meyer, et al.**, 2006), futuras investigaciones (**Pearson, et al.**, 2007), y la detección de alteraciones en la distribución de la especie por cambios climáticos, entre otros. En el caso de especies en peligro, se utilizan para la delimitación de nuevas áreas de protección, el diseño de políticas de protección ambiental e, incluso, la adopción de disposiciones que limiten la entrega de licencias mineras en el contexto del creciente despliegue de la extracción minero-energética en países como Colombia (**Cárdenas & Reina**, 2008), la cual pone en riesgo la conservación de especies con densidad poblacional reducida.

No se han adoptado medidas de conservación para esta especie de briófitas u otras similares. Sin embargo, en diversos estudios sí se ha hecho el esfuerzo de conocer la riqueza, la diversidad y las amenazas contra las especies de briófitas colombianas. Algunos de estos trabajos son el catálogo de hepáticas y antocerotes de Colombia (**Gradstein & Uribe**, 2016a, 2016b), la introducción a la flora de musgos de Colombia (**Churchill & Linares**, 1995), estudios sobre la flora y la vegetación amenazadas (**Rangel**, 2000) y el libro rojo de las especies de briófitas de Colombia (**Linares & Uribe**, 2002).

Los MDE generalmente se hacen para otras unidades biológicas con gran número de registros. En las briófitas su uso ha sido innovador, en especial, por su aplicación a su conocimiento biogeográfico (**Guisan, et al.**, 2017; **Vanderpoorten & Patiño**, 2018). Diversos estudios han revelado la existencia de patrones climáticos distinguibles que pueden explicar la distribución a gran escala de distintos grupos de briófitas (**Sérgio, et al.**, 2005; **Hespanhol, et al.**, 2015; **Wierzcholska, et al.**, 2020), y en algunos se ha modelado la distribución de varios grupos de briófitas, con el fin de ubicarles en espacios geográficos donde potencialmente podrían encontrarse, o donde se han hallado nuevos registros y se desea ampliarlos (**Kruijer, et al.**, 2010; **Sandanov & Pisarenko**, 2018). En otros estudios sobre briófitas se ha comprobado que los MDE son una herramienta útil para hallar áreas especiales de conservación (**Poncet, et al.**, 2015; **Burneo & Benitez**, 2020). Los MDE en especies catalogadas como en peligro de extinción son menos comunes, pero con ellos se logran formular e indicar los puntos más relevantes que deben tenerse en cuenta para aplicarlos de manera efectiva en briófitas (**Číhal & Kaláb**, 2017) o en otros organismos (**Thapa, et al.**, 2018; **Saarimaa, et al.**, 2019).

En ese contexto, en el presente estudio se los aplicó por primera vez en las briófitas con el objetivo de generar el mapa de distribución potencial de *P. paradoxa* en Colombia. Con ello se pretende aportar información relevante para esclarecer el verdadero estado de conservación de la especie y, posiblemente, de otras con características similares, además de promover la búsqueda *in situ* y, así, incrementar el número de presencias registradas.

Materiales y métodos

Coordenadas y variables ambientales

Los datos sobre la presencia de *P. paradoxa* se obtuvieron del banco de datos sobre biodiversidad GBIF (<http://www.gbif.org/>), el catálogo de plantas y líquenes de Colombia (<http://catalogoplantasdecolombia.unal.edu.co/es/>), así como del proyecto *Andean Bryophytes* alojado en la página Tropicos del *Missouri Botanical Garden* (<http://legacy.tropicos.org/Project/ANBRY>). Los lugares de presencia incluyeron seis registros dentro del territorio colombiano con los límites máximos y mínimos de su distribución en dicha área geográfica (**Figura 1**). Para el modelamiento de la distribución potencial, se utilizaron 19 capas bioclimáticas en formato ráster obtenidas del repositorio de datos climáticos WorldClim (<https://www.worldclim.org/>), con una resolución espacial de 30 segundos de arco 9 (~ 1 km) (**Hijmans, et al., 2005**). Las capas climáticas comprenden tendencias anuales (temperatura media anual y precipitación), de estacionalidad (rango anual de

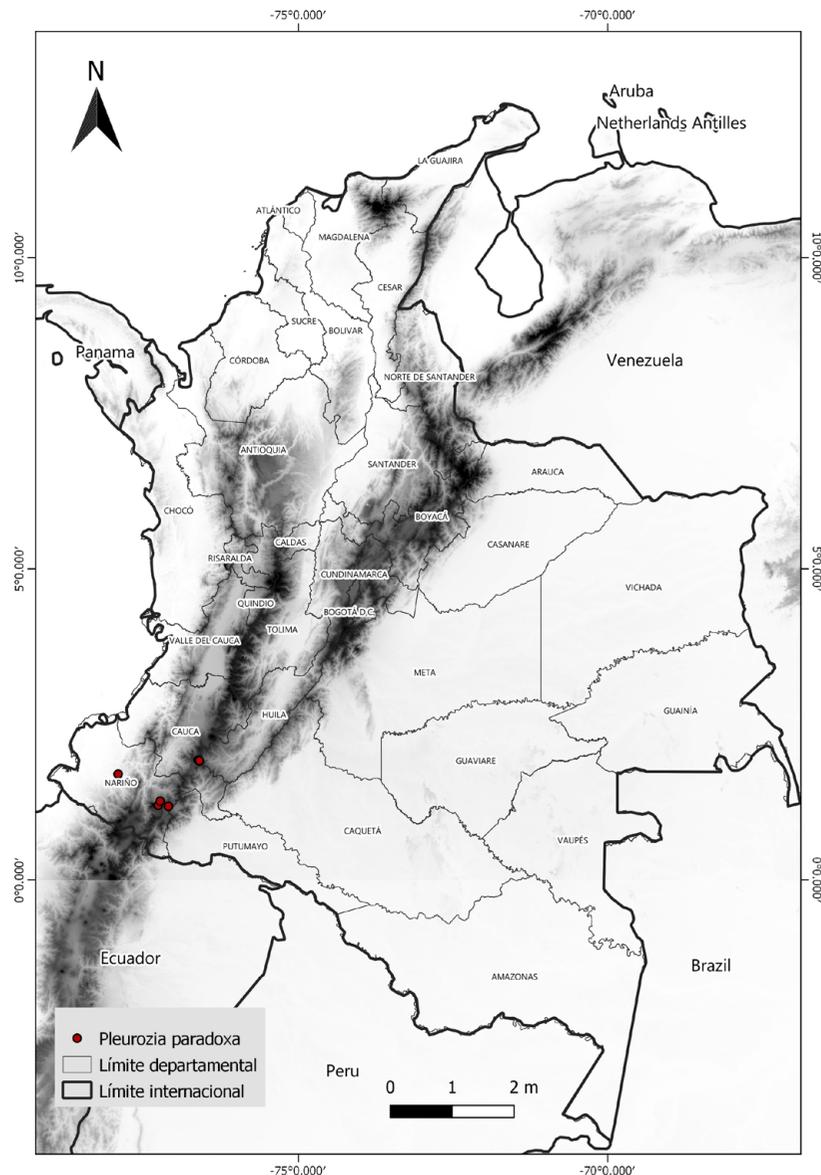


Figura 1. Registros de la presencia de *Pleurozia paradoxa* en Colombia

temperaturas y precipitación) y factores ambientales de índole limitante (temperatura y precipitación trimestral) (**Hijmans, et al., 2005**). Además, se incluyó la capa de elevación de WorldClim, con una resolución igual a las demás.

Modelo de distribución potencial

Con el fin de reducir la colinealidad entre las variables (capas) de predicción, se utilizaron dos filtros. El primero, un test de correlación de Pearson entre las capas, y el segundo, el factor de inflación de varianza (VIF), los dos aplicados mediante el lenguaje de programación R v 4.0.0 (**R Development Core Team, 2012**). Estas estrategias se han implementado en múltiples modelos de distribución (**Ranjitkar, et al., 2014a; Ranjitkar, et al., 2014b; Lauria, et al., 2015**). La elección de las variables se hizo a partir de los resultados de estos dos filtros. Para el test de correlación de Pearson se eligió una sola variable de un grupo de variables correlacionadas bajo el umbral de 0,85 %, y para el VIF aquellas con resultados menores a 10. Se ha demostrado que el mantener variables con elevada colinealidad afecta fuertemente el rendimiento de cualquier modelo (**Quinn & Keough, 2002; Feng, et al., 2009**). Finalmente, se obtuvo un juego de cuatro variables ambientales (**Tabla 1**).

Para el modelamiento se aplicó el algoritmo de máxima entropía (Maxent 3.4.1), uno de los más utilizados y especialmente eficaz para datos relativos únicamente a la presencia (**Elith, et al., 2006; Wisz, et al., 2008; Elith, et al., 2010**), con lo que se logró hallar la distribución potencial de *P. paradoxa*. Se detectaron algunas limitantes con respecto al sesgo de muestreo, el área de modelamiento, la selección de características y la manipulación de los parámetros internos del algoritmo (como el multiplicador de regularización) (**Elith, et al., 2010; Kramer-Schadt, et al., 2013; Radosavljevic & Anderson, 2014**). Para disminuir cualquier interferencia ocasionada por alguno de estos eventos, se hizo una comparación de modelos con múltiples configuraciones partiendo de una predeterminada y manipulando los valores del multiplicador de regularización desde 0,5 a 5 cada 0,5, para un total de 10 configuraciones. Además, se compararon todas las características disponibles (L: lineal, Q: cuadrática, H: bisagra, P: producto, T: umbral) en diferentes combinaciones siguiendo las recomendaciones de la literatura (**Anderson & González, 2011; Muscarella, et al., 2014; Radosavljevic & Anderson, 2014; Su, et al., 2015; Aryal, et al., 2016**). Por último, se eligió el mejor modelo de todas las configuraciones usadas para cada una de las especies con base en el criterio de información de Akaike (*Akaike information criteria*, AIC), priorizando la menor pérdida de información, es decir, los valores más bajos de AIC (**Akaike, 1974**). Asimismo, se utilizó el área bajo la curva (*area under curve*, AUC), pero desde un enfoque comparativo, como lo recomiendan **van Proosdij, et al. (2016)**, dado que la cantidad de sitios de presencia no permite un óptimo entrenamiento y prueba en los modelos. La AUC varía de 0 a 1, donde un AUC > 0,5 indica que el modelo es mejor que uno generado aleatoriamente (**Phillips, et al., 2006**).

Selección y validación del modelo

Los modelos se seleccionaron a partir del AIC, método superior a otros especialmente utilizado cuando los tamaños de muestra son pequeños (**Warren & Seifert, 2011**). Cabe resaltar que en dichos casos el enfoque debe ser comparativo, sin asegurar una validez total

Tabla 1. Variables ambientales seleccionadas y porcentaje de contribución e importancia en el modelo de distribución potencial. Variables obtenidas de WorldClim (**Hijmans, et al., 2005**).

Variable	Importancia (%)	Contribución (%)
Isotermalidad (BIO3)	42,6	55,4
Precipitación del mes más seco (BIO14)	35,4	10,2
Estacionalidad de la precipitación (BIO15)	21,8	34,3
Rango de temperatura anual (BIO7)	0,2	0

de los modelos. En la evaluación del AIC se utilizó el paquete ENMeval (Muscarella, *et al.*, 2014) y todos los modelos construidos. A partir del resultado de la evaluación, se eligió el mejor modelo con el valor de AIC más bajo y con base en él se estableció una categorización para definir los niveles de potencialidad de la presencia de la especie en cuatro categorías: nula (0 – 0,44), baja (0,44 – 0,5), moderada (0,5 – 0,8) y alta (0,8 – 1), con base en un umbral logístico del 10 % con respecto a la idoneidad de hábitat predicha. La estrategia de validación de los modelos consistió en la comparación con respecto a las distribuciones conocidas en la literatura y la opinión de expertos. A partir de este cruce, se confirmaron y discutieron los resultados que aquí se presentan.

Evaluación del estado de conservación

Se obtuvo la capa de áreas protegidas de Colombia, la cual se superpuso en el mapa resultante con su respectiva categorización de potencialidad. Se calculó el porcentaje de territorio para cada categoría de potencialidad dentro de las áreas protegidas utilizando la herramienta de cálculo vectorial de QGIS. Con ello, se identificaron las zonas con gran posibilidad de presencia de *P. paradoxa* y su respectivo estado de protección. Además, se señalaron los sitios de preferencia para la protección o conservación de esta especie que aún no se encuentran en las áreas protegidas de Colombia.

Resultados

Selección del modelo, rendimiento y variables

De los 60 modelos candidatos se eligió el mejor, es decir, el de menor valor de AIC (Tabla 1S, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1343/2971>). Las configuraciones óptimas según el modelo final correspondieron a un regulador de multiplicación de 0,5 y características L: lineal. El valor de AIC fue de 159,07 y el de la AUC en cuanto a la precisión del modelo se ubicó en 0,93, que en los casos de datos abundantes implicaría un rendimiento del modelo por encima de la aleatoriedad y con un margen de precisión muy elevado. Sin embargo, como en este caso el enfoque de validación no permitía una interpretación de este tipo, la única forma de analizarlo fue comparando el AIC con los demás modelos, siendo este el más bajo.

Las variables utilizadas se seleccionaron según los parámetros ya descritos y se señalaron los valores según su contribución e importancia. En primer lugar se ubicó la variable isothermalidad (BIO3), con una importancia del 42,6 %, seguida de la precipitación del mes más seco (BIO14), con 35,4 %, la estacionalidad de la precipitación (BIO15), con 21,8 % y el rango de temperatura anual (BIO7), con 0,2 %, las cuales representaban contribuciones relativas de 55,4, 10,2, 34,3 y 0 %, respectivamente (Tabla 1).

Distribución potencial y áreas protegidas

El modelo de distribución potencial predijo un área idónea total de aproximadamente 61 millones de km², lo que representa cerca del 5 % del territorio colombiano. Las áreas de idoneidad categorizadas como de alta probabilidad se encuentran en las zonas de cordillera de los departamentos de Nariño, Cauca y Huila y corresponden a unos 19 millones de km², un 1,6 % del territorio. Otros segmentos de gran probabilidad se encuentran en dirección norte en los departamentos de Tolima y Valle del Cauca. Las probabilidades medias conservaron el mismo patrón y aumentaron en rango las áreas de idoneidad esperada, cubriendo cerca de 23 millones de km², lo que significa hasta un 2 % del área total de Colombia. Las zonas de probabilidad baja presentaron una sección atípica que es notoria al sureste del país, en los departamentos de Amazonas y Vaupés, con 18 millones de km², 1,5 % del área geográfica nacional (Tabla 2) (Figura 2). Otros fragmentos de probabilidad se apreciaron incluso más al norte, pero se encontraban altamente dispersos.

De las 1.343 áreas protegidas (<https://runap.parquesnacionales.gov.co/>), solamente 500 quedaron cubiertas por las áreas de idoneidad predichas, por lo menos 18.341 km², y se distribuyeron así: como de probabilidad alta, 5.821 km², media, 6.737 km² y baja, 5.783 km², es decir, 5, 5,8 y 5 % del total de áreas protegidas en Colombia, respectivamente (Tabla 2) (Figura 3).

Tabla 2. Probabilidad de área de idoneidad predicha (km², %) y cobertura de áreas protegidas (AP) de *Pleurozia paradoxa* comparadas con el territorio colombiano (COL)

Zona	Probabilidad área idónea predicha			Territorio	
	Baja (km ² ,%)	Media (km ² ,%)	Alta (km ² ,%)	Restante (km ² ,%)	Total (km ²)
COL	19.800.000 (1,7)	23.400.000 (2)	18.100.000 (1,5)	1.081.700.000 (94,8)	1.143.000.000
AP	5783 (5,0)	6.737(5,8)	5.821 (5,0)	97.659 (84,2)	116.000

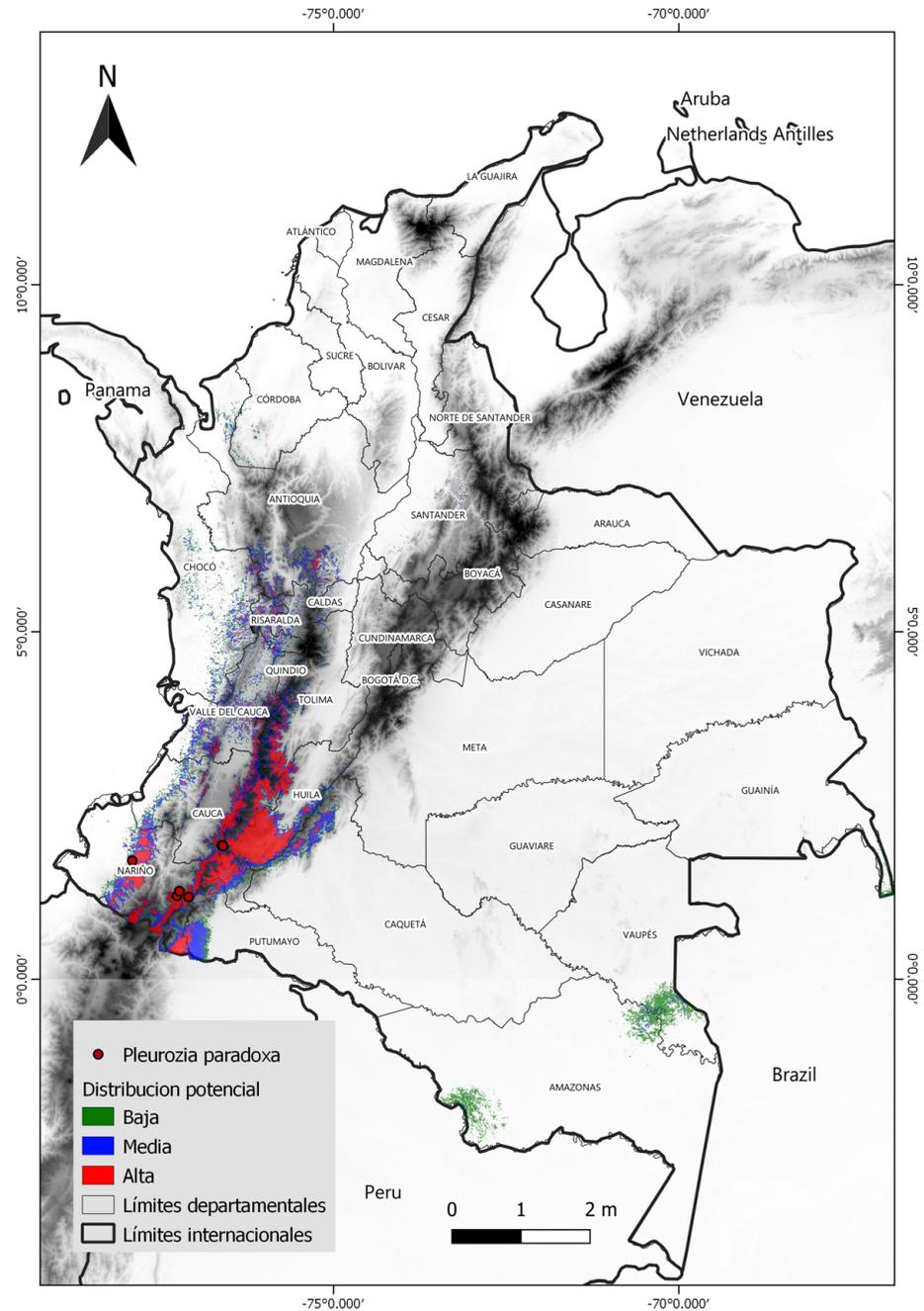


Figura 2. Mapa de distribución potencial de *Pleurozia paradoxa* bajo la categorización de potencialidad con base en el umbral logístico del 10 %

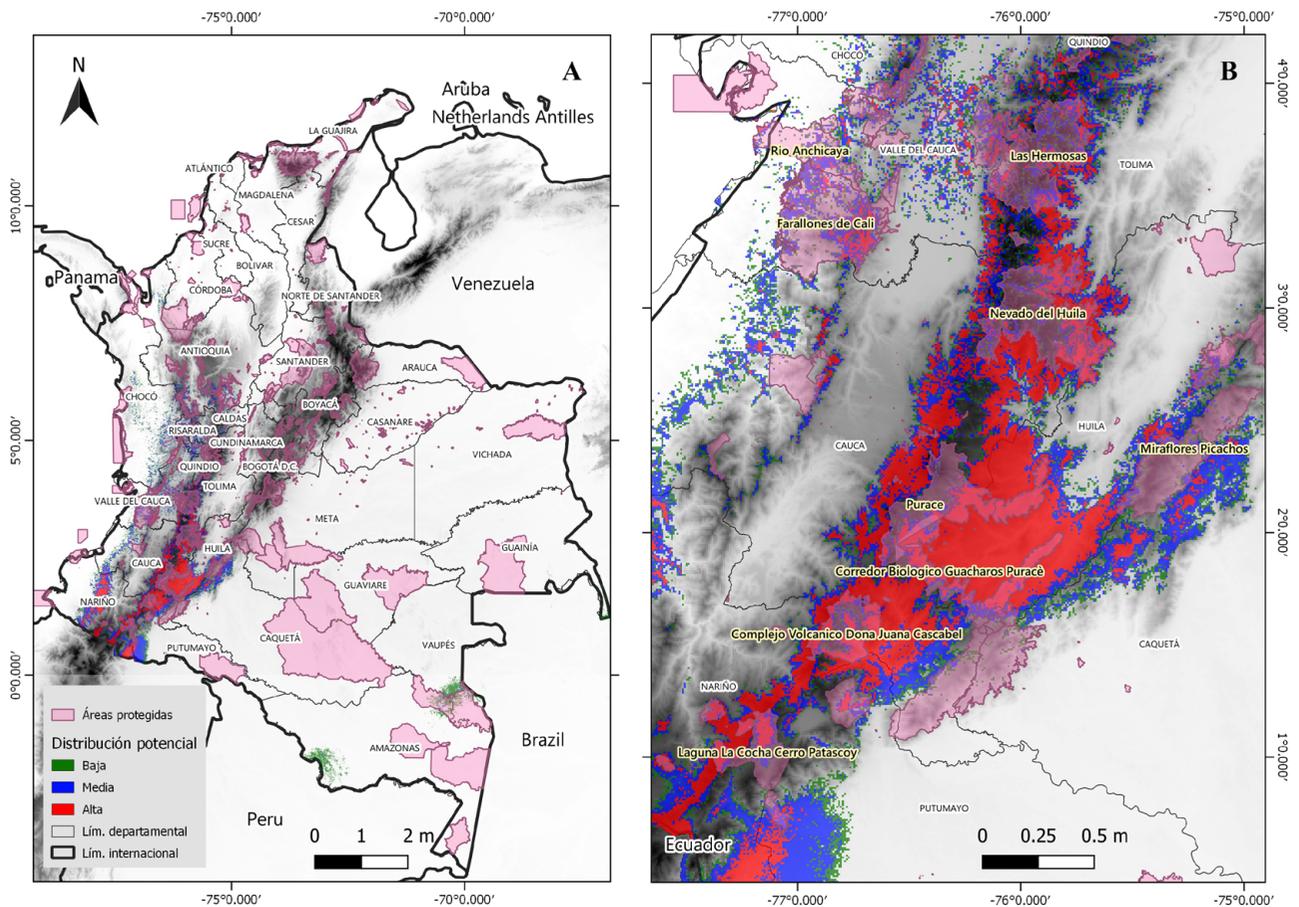


Figura 3. Mapa de distribución potencial de *Pleurozia paradoxa* y capa de áreas protegidas en Colombia. **A.** Mapa general. **B.** Ampliación del modelo de alta presencia

Discusión

El proceso de construcción de un MDE conlleva ciertos aspectos que deben tenerse en cuenta. Más allá de la elección de la especie o las variables que serán incluidas, es importante en todo momento que los resultados sean estadísticamente robustos. Para los modelos de poca presencia esto es un reto porque en sí mismos no cuentan con la información suficiente para realizar predicciones sólidas. Sin embargo, se han desarrollado técnicas que, si bien no aseguran su fiabilidad, reducen notablemente la aleatoriedad y permiten seleccionar un mejor modelo. Algunas de ellas, como el AIC, han demostrado ser criterios de selección bastante óptimos cuando el número de presencias es bajo (Warren & Seifert, 2011). Al comparar el resultado del modelo seleccionado con el modelo de mayor AIC, se obtuvo una diferencia de 49 puntos (Tabla 1S, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1343/2971>). El valor más alto fue bastante amplio y se vio castigado por el exceso de parámetros ajustados en demasía. Por este motivo, se seleccionaron modelos con valores de AIC bajos, que representan una menor entropía relativa y, por consiguiente, tienen menores tasas de error, algo que también se conoce como pérdida de información (Akaike, 1974).

Con respecto a las variables, llamó la atención la variable de isothermalidad (BIO3), una variable que representa la razón de variabilidad entre el rango de temperatura diario y el rango de temperatura anual (O'Donnell & Ignizio, 2012). Los valores de este factor en los puntos de presencia de *P. paradoxa* evidenciaron cómo los cambios concretos en la variabilidad de la temperatura diaria comparada con la anual afectaron directamente su

distribución. Así, la isothermalidad (BIO3) se convierte en uno de los parámetros climáticos más importantes para la distribución de *P. paradoxa* junto con la precipitación del mes más seco (BIO14) y la estacionalidad de la precipitación (BIO15), con un alto grado de relevancia para el modelo (**Tabla 3**) y una fuerte relación con *P. paradoxa*. En otros estudios no se ha encontrado un patrón de la contribución específica de alguna variable para el modelamiento general de las especies de briófitas.

La distribución potencial de *P. paradoxa* fue conservadora y consecuente con las distribuciones ya conocidas (**Figura 2**). La predicción de alta probabilidad se concentró en los departamentos donde esta especie ya es conocida (Cauca, Huila y Nariño) y donde siempre ha sido reportada (**Griffin, et al., 1982; Thiers, 1993; Uribe & Gradstein, 1998; Linares & Uribe, 2002; Gradstein & Uribe, 2018**). Dichos reportes ubican a *P. paradoxa* como una especie usualmente presente en los Andes en ecosistemas de páramo, pero con una gran exigencia frente a parámetros ambientales concretos que la delimitan espacialmente. En trabajos de campo se ha encontrado que *P. paradoxa* crece específicamente sobre bases de troncos en bosques montanos superiores o en suelos pobres y ácidos sobre rocas areniscas o cristalinas con muy bajo contenido mineral, no en áreas volcánicas (**Gradstein, 2020**). Por otra parte, el mapa geológico y de unidades cronoestratigráficas de Colombia levantado por el Servicio Geológico Colombiano (<https://www.sgc.gov.co/>) ubica la presencia de *P. paradoxa* en otros tipos de suelos. Dado que las capas de suelos no poseen el nivel de detalle, escala y resolución necesarios para ser comparadas, no fue posible confirmar esa hipótesis, o incluirlas en los modelos. Como lo mencionan **Furnes & Grime (1982), Convey & Lewis-Smith (2006)** y **Vanderpoorten & Goffinet (2009)**, el sustrato y microclima son algunos de los factores imprescindibles en la distribución de las briófitas, siendo incluso más importantes que los factores macroclimáticos y la clasificación de los suelos a gran escala. Surge entonces la necesidad de investigar con el fin de construir capas más detalladas y, quizá, mejor adaptadas para este tipo de organismos. Se sugiere la implementación de dichas capas en áreas geográficas de menor tamaño.

Algunas secciones de la idoneidad predicha que se presentaron fragmentadas o dispersas no deben tenerse en cuenta dada su poca continuidad. En la mayoría de ocasiones, estas representan probabilidades bajas, menores a las del criterio del umbral para la conversión de la probabilidad; un umbral que si se ubica por encima de 0,5 indica una presencia efectiva (**Jiménez-Valverde & Lobo, 2007; Kumar & Stohlgren, 2009**). Teniendo en cuenta esto, la distribución potencial de *P. paradoxa* se presume en áreas de alta probabilidad continuas y extensas, en tanto que las secciones dispersas deben considerarse con cautela.

Tomando como referencia el mapa de distribución potencial y superponiendo la capa de áreas protegidas (**Figura 3**), se establecieron tres sitios importantes de conservación para *P. paradoxa*: el Parque Nacional Natural Puracé, el Nevado del Huila y el complejo volcánico Doña Juana Cascabel. Estos sitios presentan características ecológicas de preferencia para la especie y se encuentran bajo jurisdicción de parques nacionales naturales

Tabla 3. Valores de las variables climáticas en cada punto de presencia de *Pleurozia paradoxa*

Presencias	Variables bioclimáticas			
	BIO 14 (mm)	BIO 15 (%)	BIO 3 (%)	BIO 7 (°C)
1	62	33,3	90	10,6
2	95	21,1	89	10,6
3	96	21,9	89	10,3
4	112	18,3	90	10,0
5	115	24,0	88	9,8
6	251	20,0	92	10,0

de Colombia. Otros sitios de menor trascendencia para la protección de *P. paradoxa* son el conjunto de parques naturales regionales de los departamentos de Cauca, Huila y Nariño, que poseen un territorio delimitado hasta los 3.000 m s.n.m., como lo son el corredor biológico Guarachos-Puracé, la serranía de Minas, el páramo Las Ovejas-Tauso y el páramo Paja Blanca.

Las áreas de distribución potencial de *P. paradoxa* en áreas protegidas aparentemente presentan un óptimo estado, lo que permite ver con ilusión el futuro de la especie. No obstante, se hacen necesarias más investigaciones y exploraciones en búsqueda de especímenes de *P. paradoxa* para evaluar y definir con mayor claridad su estado de conservación y así puntualizar las medidas correctas para protegerla y preservarla.

Dado que esta investigación constituye la primera aplicación de los modelos de distribución potencial en briófitas en Colombia, se recomienda seguir trabajando en la distribución potencial de *P. paradoxa* y la de otras especies de briófitas, centrándose en el microclima y el sustrato como factores explicativos.

Información suplementaria

Tabla 1S. Resultados de los valores de AUC y AIC de los modelos, con sus respectivas configuraciones. Vea la tabla 1S en <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1343/2971>

Contribución de los autores

BDAG: diseño metodológico, análisis de resultados, elaboración de figuras, redacción, escritura y envío del manuscrito a la revista; SRG: asesoría, apoyo en datos y análisis ecológico de la especie, revisión y análisis bibliográfico, corrección y aportes al manuscrito; LMGN: apoyo en el análisis, redacción, edición y escritura del manuscrito

Conflicto de intereses

Los autores declaramos no tener ningún conflicto de intereses.

Referencias

- Akaike, H.** (1974). A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control*, **19**: 716-723.
- Anderson, R.P. & Gonzalez, Jr. I.** (2011). Species-specific tuning increases robustness to sampling bias in models of species distributions: An implementation with Maxent, *Ecological Modelling*, **222**: 2796-2811.
- Aryal, A., Shrestha, U.B., Ji, W., Ale, S.B., Shrestha, S., Ingty, T., Maraseni, T., Cockfield, G., Raubenheimer, D.** (2016). Predicting the distributions of predator (snow leopard) and prey (blue sheep) under climate change in the Himalaya. *Ecology and Evolution*, **6**: 4065-4075.
- Bernal, R., Gradstein, S.R., Celis, M.** (eds.) (2016). Catálogo de plantas y líquenes de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. Fecha de consulta: 7 de mayo, 2018. Disponible en: <http://catalogoplantasdecolombia.unal.edu.co>
- Burneo, M. & Benítez, Á.** (2020). Distribución potencial y áreas prioritarias para la conservación de briófitas en Ecuador. *Bosques Latitud Cero*, **10**: 1-13.
- Cárdenas, M. & Reina, M.** (2008). La minería en Colombia: Impacto socioeconómico y fiscal. Colombia: Fedesarrollo. p. 13-16.
- Číhal, L. & Kaláb, O.** (2017). Species distribution models for critically endangered liverworts (Bryophyta) from the Czech Republic: A guide to future survey expeditions. *Acta Musei Silesiae, Scientiae Naturales*, **66**: 101-110.
- Churchill, S.P. & Linares, E.** (1995). *Prodromus bryologiae Novo-Granatensis: introducción a la flora de musgos de Colombia*. Bogotá: Instituto de Ciencias Naturales – Universidad Nacional de Colombia. p. 1-924.
- Convey, P. & Lewis-Smith, R.I.** (2006). Geothermal bryophyte habitats in the South Sandwich Islands, maritime Antarctic. *Journal of Vegetation Science*, **17**: 529-538.
- Elith, J., Graham, C., Anderson, R., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., Hijmans, R., Huettmann, F., Leathwick, J., Lehmann, A., Li, J., Lohmann, L., Loiselle, B., Manion, G., Moritz, C.,**

- Nakamura, M., Nakazawa, Y., Overton, J., Peterson, A., Zimmermann, N.** (2006). Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*. **29**: 129-151.
- Elith, J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y.E., Yates, C.** (2010). A statistical explanation of MAXENT for ecologists. *Diversity and Distributions*. **17**: 43-57.
- Feng, X., Park, D.S., Liang, Y., Pandey, R., Papeş, M.** (2019). Collinearity in ecological niche modeling: Confusions and challenges. *Ecology and Evolution*. **9**: 10365-10376.
- Furness, S.B. & Grime, J. P.** (1982). Growth rate and temperature responses in bryophytes. II. A comparative study of species of contrasted ecology. *Journal of Ecology*. **70**: 525-536.
- GBIF.** (2018). Página de Inicio de GBIF. Fecha de consulta: 7 de mayo de 2018. Disponible en: <https://www.gbif.org>
- Gradstein, S.R. & Sporn, S.G.** (2010). Diversity of epiphytic bryophytes along land use gradients in the tropics. *Nova Hedwigia Beiheft*. **138**: 311-323.
- Gradstein, S.R. & Uribe, J.** (2016a). Marchantiophyta. En: Bernal, R., Gradstein, S.R., Celis M. (eds.). Catálogo de plantas y líquenes de Colombia (pp. 282-352). Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.
- Gradstein, S.R. & Uribe, J.** (2016b). Anthocerophyta. En: Bernal, R., Gradstein, S.R., Celis M. (eds.). Catálogo de plantas y líquenes de Colombia (pp. 443-445). Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.
- Gradstein, S.R. & J. Uribe M.** (2016c). *Pleurozia paradoxa* (J.B.Jack) Schiffn. En: Bernal, R., Gradstein, S.R., Celis, M. (eds.). Catálogo de plantas y líquenes de Colombia (p. 346). Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.
- Gradstein, S.R.** (2020). The Liverworts and Hornworts of Colombia and Ecuador. *Memoirs of the New York Botanical Garden*. **121** (en prensa).
- Griffin D., Gradstein, S.R., Aguirre, J.** (1982). Studies on Colombian cryptogams XVII. On a new antipodal element in the neotropical páramos - *Dendrocryphaea latifolia* sp. nov. *Acta Botanica Neerlandica*. **31**: 175-184.
- Guisan A. & Zimmermann N.E.** (2000). Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modeling*. **135**: 147-186.
- Guisan, A., Thuiller, W., Zimmermann, N.** (2017). *Habitat Suitability and Distribution Models: With Applications in R (Ecology, Biodiversity and Conservation)*. Cambridge: Cambridge University Press. p. 111-112.
- Hespanhol, H., Cezón, K., Felicísimo, Á.M., Muñoz, J., Mateo, R.G.** (2015). How to describe species richness patterns for bryophyte conservation? *Ecology and Evolution*. **5**: 5443-5455.
- Hijmans, R., Cameron, S., Parra, J., Jones, P., Jarvis, A.** (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces of global land areas. *International Journal of Climatology*. **25**: 1965-1978.
- Jack, J.B.** (1886). Monographie der Lebermoosgattung *Physotium*. *Hedwigia*. **25**: 49-87.
- Jiménez-Valverde, A. & Lobo, J.M.** (2007). Threshold criteria for conversion of probability of species presence to either or presence-absence. *Acta Oecologica*. **31**: 361-369.
- Kramer-Schadt, S., Niedballa, J., Pilgrim, J.D., Schröder, B., Lindenborn, J., Reinfelder, V., Stillfried, M., Heckmann, I., Scharf, A.K., Augeri, D.M., Cheyne, S.M., Hearn, A.J., Ross, J., Macdonald, D.W., Mathai, J., Eaton, J., Marshall, A.J., Semiadi, G., Rustam, R., Bernard, H., Alfred, R., Samejima, H., Duckworth, J.W., Breitenmoser-Wuersten, C., Belant, J.L., Hofer, H., Wilting, A.** (2013). The importance of correcting for sampling bias in MaxEnt species distribution models. *Diversity and Distributions*. **19**: 1366-1379.
- Kruijer, H.J., Raes, N., Stech, M.** (2010). Modelling the distribution of the moss species *Hypopterygium tamarisci* (Hypopterygiaceae, Bryophyta) in Central and South America. *Nova Hedwigia*. **91**: 399-420.
- Kumar, S. & Stohlgren, T.** (2009). Maxent modeling for predicting suitable habitat for threatened and endangered tree *Canacomyrca monticola* in New Caledonia. *Journal of Ecology and Natural Environment*. **1**: 94-98.
- Lauria, V., Gristina, M., Attrill, M., Fiorentino, F. Garofalo, G.** (2015). Predictive habitat suitability models to aid conservation of elasmobranch diversity in the central Mediterranean Sea. *Scientific Reports*. **5** (13245).
- Linares, E.L. & Uribe, J.** (2002). Libro rojo de briófitas de Colombia. *Libros Rojos de Especies Amenazadas de Colombia*. Bogotá: Instituto de Ciencias Naturales – Universidad Nacional de Colombia, Ministerio del Medio Ambiente.
- Martínez-Meyer, E., Peterson, A., Servín, J., & Kiff, L.** (2006). Ecological niche modelling and prioritizing areas for species reintroductions. *Oryx*. **40**: 411-418.

- Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible.** (2007). Resolución No. 1912 del 15 de septiembre de 2007, Bogotá D.C, Colombia. <https://www.minambiente.gov.co/images/normativa/app/resoluciones/75-res%201912%20de%202017.pdf>
- Muscarella, R., Galante, P.J., Soley-Guardia, M., Boria, R.A., Kass, J.M., Uriarte, M., Anderson, R.P.** (2014). ENMeval: An R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for Maxent ecological niche models. *Methods in Ecology and Evolution*. **5**: 1198-1205.
- O'Donnell, M.S. & Ignizio, D.A.** (2012). Bioclimatic predictors for supporting ecological applications in the conterminous United States. *US Geological Survey Data Series*. **691** (10).
- Patiño, J. & Vanderpoorten, A.** (2018). Bryophyte biogeography. *Critical Reviews in Plant Sciences*. **37**: 175-209.
- Pearson, R., Raxworthy, C., Nakamura, M., Peterson, A.** (2007). Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: A test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography*. **34**: 102-117.
- Phillips, S.J., Anderson, R.P., Schapire, R.E.** (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*. **190**: 231-259.
- Phillips, S.J., Dudík, M., Schapire, R.E.** (2018). Maxent software for modeling species niches and distributions (Version 3.4.1). Fecha de consulta: 7 de mayo 7, 2018. Disponible en: http://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/
- Poncet, R., Hugonnot, V., Vergne, T.** (2015). Modelling the distribution of the epiphytic moss *Orthotrichum rogeri* to assess target areas for protected status. *Cryptogamie, Bryologie*. **36**: 3-17.
- QGIS.** (2018). QGIS Sistema de Información Geográfica, Proyecto de Fundación Geoespacial de Código Abierto. Fecha de consulta: 7 de mayo, 2018. Disponible en: <http://qgis.org>
- Quinn, G. & Keough, M.** (2002). *Experimental Design and Data Analysis for Biologists*. New York: Cambridge University Press. p. 127-130.
- R Core Team.** (2019). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Fecha de consulta: agosto de 2019. Disponible en: <https://www.R-project.org/>
- Radosavljevic, A. & Anderson, R.P.** (2014). Making better Maxent models of species distributions: Complexity, overfitting and evaluation. *Journal of Biogeography*. **41**: 629-643.
- Rangel, O.J.** (2000). Flora y vegetación amenazada. En Rangel, O.J. (ed.), *Colombia diversidad biótica III: La región de vida paramuna* (pp. 785-713). Bogotá: Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia.
- Ranjitkar, S., Kindt, R., Sujakhu, N., Hart, R., Guo, W., Yang, X., Shrestha, K., Xu, J., Luedeling, E.** (2014a). Separation of the bioclimatic spaces of Himalayan tree rhododendron species predicted by ensemble suitability models. *Global Ecology and Conservation*. **1**: 2-12.
- Ranjitkar, S., Xu, J., Shrestha, K., Kindt, R.** (2014b). Ensemble forecast of climate suitability for the Trans-Himalayan Nyctaginaceae species. *Ecological Modelling*. **282**: 18-24.
- RUNAP.** (2020). Registro Único de Áreas protegidas. Parques Nacionales Naturales de Colombia. Fecha de consulta: 10 de octubre, 2020. Disponible en: <https://runap.parquesnacionales.gov.co/>
- Saarimaa, M., Aapala, K., Tuominen, S., Karhu, J., Parkkari, M., Tolvanen, A.** (2019). Predicting hotspots for threatened plant species in boreal peatlands. *Biodiversity and Conservation*. **28**: 1173-1204
- Sandanov, D.V. & Pisarenko, O.Y.** (2018). Bioclimatic modeling of *Crossidium squamiferum* (Viv.) Jur. (Pottiaceae, Bryophyta) distribution. *Arctoa*. **27**: 29-33.
- Schiffner, V.** (1893). Hepaticae. En: Engler, A. & Prantl, K. (eds.). *Die Natürlichen Pflanzenfamilien* 1, 3 (p. 97-144). Leipzig: Engelmann.
- Sérgio, C., Figueira, R., Draper, D., Menezes, R., Sousa, A.J.** (2007). Modelling bryophyte distribution based on ecological information for extent of occurrence assessment. *Biological Conservation*. **135**: 341-351.
- Schuster, R.M.** (1961). Studies in Hepaticae. III-VI. *The Bryologist*. **64**: 199-1961.
- SGC.** (2019). Página de Inicio del Servicio Geológico Colombiano. Fecha de consulta: 22 de abril, 2019. Disponible en: <https://www.sgc.gov.co/>
- Su, J., Aryal, A., Nan, Z., Ji, W.** (2015). Climate change-induced range expansion of a subterranean rodent: Implications for rangeland management in Qinghai-Tibetan Plateau. *PLoS One*. **10** (9).
- Thapa, A., Wu, R., Hu, Y., Nie, Y., Singh, P., Khatiwada, J., Yan, L., Gu, X., Wei, F.** (2018). Predicting the potential distribution of the endangered red panda across its entire range using MaxEnt modeling. *Ecology and Evolution*. **8**: 10542-10554.

-
- Thiers, B.** (1993). A monograph of *Pleurozia* (Hepaticae; Pleuroziaceae). *The Bryologist*. **96**: 517-554.
- Tropicos.** (2018). Missouri Botanical Garden, St. Louis, MO, USA. Fecha de consulta: 7 de mayo, 2018. Disponible en <http://www.tropicos.org>
- Vanderpoorten, A. & Goffinet, B.** (2009). Introduction to Bryophytes. Cambridge: Cambridge University Press. p. 211-213.
- van Proosdij, A.S., Sosef, M.S., Wieringa, J.J., Raes, N.** (2016). Minimum required number of specimen records to develop accurate species distribution models. *Ecography*. **39**: 542-552
- Warren, D.L. & Seifert, S.N.** (2011). Ecological niche modeling in Maxent: the importance of model complexity and the performance of model selection criteria. *Ecological Applications*. **21**: 335-342.
- Wierzcholska, S., Dyderski, M.K., Jagodziński, A.M.** (2020). Potential distribution of an epiphytic bryophyte depends on climate and forest continuity. *Global and Planetary Change*. **193**: 103270.
- Wisn, M., Tamstorf, M., Madsen, J., Jespersen, M.** (2007). Where might the western Svalbard tundra be vulnerable to Pink-footed Goose (*Anser brachyrhynchus*) population expansion? Clues from species distribution models. *Diversity and Distributions*. **14**: 26-37.
- WorldClim.org.** (2018). Global climate and weather data - WorldClim. Fecha de consulta: 7 de mayo, 2018. Disponible en <https://www.worldclim.org/>