



Diversidad de musgos y hepáticas en troncos en descomposición en el departamento de Amazonas, Colombia

Emanuel Alberto Cataño Diaz

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias, Instituto de Ciencias Naturales
Bogotá, Colombia
2018

Diversidad de musgos y hepáticas en troncos en descomposición en el departamento de Amazonas, Colombia

Emanuel Alberto Cataño Diaz

Tesis presentada como requisito parcial para optar al título de:
Magister en Ciencias-Biología

Director (a):

Dr. Jaime Uribe Meléndez

Instituto de Ciencias Naturales

Universidad Nacional de Colombia

Grupo de Investigación:

Biología de las Criptógamas de Colombia

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias, Instituto de Ciencias Naturales

Bogotá, Colombia

2018

A mi madre, quien ha sido amiga fiel y constante, a ella que me dio la vida y la oportunidad de crecer como persona y profesional.

Agradecimientos

Agradezco a la Universidad Nacional de Colombia, al Instituto de Ciencias Naturales y a los docentes que tuve en el transcurso de mis estudios en la Maestría en Ciencias-Biología, por el conocimiento compartido y aportar a mi formación como profesional. A la organización IDEA WILD, quien proporcionó equipo para la toma de datos microclimáticos de los briofitos en la selva amazónica.

Agradezco de forma especial a mi director, el Dr. Jaime Uribe Meléndez por su constante asesoría y colaboración durante esta etapa académica de mi vida, por su acompañamiento y apoyo incondicional, pero sobre todo por inculcarme el gusto, entusiasmo y pasión por la biología y taxonomía de briofitos. Gracias a él tengo la certeza de ir por el camino correcto.

A la Dr. Laura Victoria Campos Salazar por su acompañamiento y apoyo sincero y constante, le agradezco por los momentos compartidos, las experiencias vividas, los conocimientos transmitidos, pero sin lugar a duda por enseñarme el mundo de la briología.

Al Dr. Juan Carlos Benavidez, por su asesoría en el campo estadístico durante la etapa final de la realización de este proyecto.

También agradezco a las personas que por medio de sugerencias, recomendaciones y apoyo, permitieron la culminación y buen desarrollo de este proyecto, los profesores, Jaime Aguirre Ceballos y Argenis Bonilla. Durante este proceso estuve acompañado de personas que con su valiosa amistad contribuyeron en la elaboración de este proyecto, David Guerrero Agudelo, Mauricio Martínez, Yeimy Pérez y Johana Gómez.

A mi madre y hermana por el acompañamiento constante durante estos años.

Resumen

Este trabajo tiene como objetivo principal caracterizar la diversidad de la flora briofítica en troncos en descomposición de dos bosques de la reserva el Zafire, en el departamento del Amazonas, Colombia, teniendo en cuenta el efecto sobre la estructura y composición de las comunidades de briofitos del área, de variable ambientales y físicas de la zona. El estudio incluyó el muestro de 20 troncos caídos y en diferente estado de descomposición, en cada tronco se realizaron cinco levantamiento de 10 cm², los cuales se distribuyeron en las zonas laterales o superficiales del tronco con el fin de evidenciar si existe una patrón en la distribución de las especies; en las zonas de muestreo se midió la humedad relativa, intensidad lumínica, y temperatura por zona y valor del pH y estado de descomposición de cada tronco. Esta tesis presenta un estudio taxonómico y florístico, en el cual se reportan 120 especies, 81 hepáticas y 39 musgos, de las cuales cuatro son nuevos registros para el país, 25 para la amazonia Colombia y 41 para el departamento del Amazonas. El presente trabajo es el primer estudio, para el país, de briofitos que crecen sobre troncos en descomposición, con 729 registros de briofitos, distribuidos en 55 géneros y 21 familias. En términos de riqueza general no se encontró diferencia significativa entre los dos tipos de bosques, sin embargo cuando la riqueza se analiza por tronco y tipo de bosque existe una diferenciación estadísticamente significativa ($F=4,967$; $p<0.05$), de este modo el efecto de bosque, dado por las diferencias microclimáticas, temperatura, humedad relativa e intensidad lumínica, modelan la estructura y composición de las especies de los bosques de la reserva El Zafire. Los factores físicos pH y estado de descomposición del sustrato, aunque no son significativos para la diferenciación de las comunidades de briofitos en términos de diversidad, si lo hacen desde el punto de vistas de la composición, ya que determinan la presencia o ausencia de algunas especies, así, especies como *Riccardia regnellii*, *Xylolejeunea crenata*, *Zoopsidiella integrifoli*, *Leucobryum martianum*, *callicostella pallida* y *Pilosium chlorophyllum* son altamente tolerables a las variaciones del pH y están presentes en los diferentes estados de descomposición del sustrato, mientras que especies como *Odontoschismas variable*, *Syrrophodon leprieurii*, *Ceratolejeunea cornuta*, *Calypogeia tenax*, *Cheilolejeunea aneogyna* son más sensibles a estos cambios

del sustrato. Las familias con el mayor número de especies fueron Lejeuneaceae y Lepizociaceae, a su vez la familia Lejeuneaceae fue la que presentó el mayor número de incidencias con, seguida por las familias Sematophyllaceae y Lepidoziaceae. En el estudio florístico de los dos tipos de bosques de la reserva El Zafire se evidenció una marcada dominancia de la familia Lejeunaceae, representando 37,5 % del total de las especies de briofitos y un 55,5% en las hepáticas muestreadas, la dominancia de la familia ha sido reportada en otros estudios en áreas de bosques lluviosos de tierras bajas.

Palabras clave: briofitos, epixícola, epífito, bosque amazónico, estructurara y composición.

Abstract

The main objective of this work is to characterize the diversity of the bryophyte flora in decaying trunks of two forests of the Zafire Reserve, in the department of Amazonas, Colombia, taking into account the effect on the structure and composition of the bryophyte communities. of the area, environmental and physical variables of the area. The study included the sampling of 20 fallen trunks and in a different state of decomposition, in each trunk five surveys of 10 cm² were made, which were distributed in the lateral or superficial areas of the trunk in order to show if there is a pattern in the distribution of the species; In the sampling areas, the relative humidity, light intensity, and temperature were measured by zone and pH value and decomposition status of each trunk. This thesis presents a taxonomic and floristic study, in which 120 species, 81 hepatics and 39 mosses are reported, of which four are new records for the country, 25 for the Amazon region of Colombia and 41 for the department of the Amazon. The present work is the first study, for the country, of bryophytes growing on decaying trunks, with 729 records of bryophytes, distributed in 55 genera and 21 families. In terms of general wealth, no significant difference was found between the two forest types, however when the wealth is analyzed by stem and forest type there is a statistically significant differentiation ($F = 4.967$, $p < 0.05$), thus the effect of forest, given by the microclimatic differences, temperature, relative humidity and light intensity, model the structure and composition of the forest species of the Zafire reserve. The physical factors PH and state of decomposition of the substrate, although they are not significant for the differentiation of the communities of bryophytes in terms of diversity, if they do it from the point of composition, since they determine the presence or absence of some species, thus, species such as *Riccardia regnellii*, *Xylolejeunea crenata*, *Zoopsidiella integrifoli*, *Leucobryum martianum*, *callicostella pallida* and *Pilosium chlorophyllum* are highly tolerable to pH variations and are present in the different stages of decomposition of the substrate, while species such as *Odontoschismas variabile*, *Syrrhopodon leprieurii*, *Ceratolejeunea cornuta*, *Calypogeia tenax*, *Cheilolejeunea aneogyna* are more sensitive to these substrate changes. The families with the highest number of species were Lejeuneaceae and Lepizociaceae, in turn the family Lejeuneaceae was the one that presented the highest number of incidences with, followed by the families Sematophyllaceae and Lepidoziaceae. In the floristic study of the two types of forests of the El Zafire reserve showed a marked dominance of the Lejeunaceae family, representing

37.5% of the total bryophyte species and 55.5% of the liver samples sampled, the dominance of the family has been reported in other studies in lowland rainforest areas.

Keywords: bryophytes, epixícola, epífita, amazonian forest, structure and composition.

Contenido

| | Pág. |
|---|-------------|
| Agradecimientos | VII |
| Resumen | IX |
| Contenido | XIII |
| Lista de figuras | XV |
| Lista de tablas | XVII |
| 1. Introducción | 1 |
| 1.1 Bosque Amazónico Colombiano..... | 2 |
| 1.2 Ecología de briofitos..... | 3 |
| 1.3 Otros estudios | 6 |
| 1.4 Alcances del estudio | 8 |
| 2. Nuevos reportes de briofitos para la Amazonia Colombiana | 9 |
| 2.1 Introducción..... | 9 |
| 2.2 Métodos | 10 |
| 2.2.1 Área de estudio | 10 |
| 2.2.2 Recolección de datos | 11 |
| 2.3. Resultados y discusiones | 12 |
| 2.3.1 Nuevos reportes para Colombia | 12 |
| 2.3.2 Nuevos reportes para la amazonia colombiana y el departamento Amazonas | 14 |
| 2.4 Discusiones | 16 |
| 3. Flora briofita epixícola de la reserva El Zafire, Amazonas Colombia | 19 |
| 3.1 Introducción..... | 19 |
| 3.2 Métodos | 20 |
| 3.2.1 Área de estudio | 20 |
| 3.2.2 Recolección de datos | 21 |
| 3.2.3 Análisis de Datos | 22 |
| 3.3 Resultados | 22 |
| 3.4 Discusiones | 30 |
| 4. Estructura y composición de la brioflora de troncos en descomposición en la Reserva El Zafire, Amazonas, Colombia | 33 |
| 4.1 Introducción | 33 |

| | | |
|-------|---|-----------|
| 4.2 | Métodos..... | 35 |
| 4.2.1 | Área de estudio | 35 |
| 4.2.2 | Métodos de campo..... | 36 |
| 4.2.3 | Análisis de datos..... | 37 |
| 4.3 | Resultados | 38 |
| 4.4 | Discusión..... | 45 |
| 5. | Conclusiones y recomendaciones | 48 |
| 5.1. | Conclusiones | 48 |
| 5.2. | Recomendaciones | 49 |
| A. | Anexo: Lista de Especies | 51 |
| 6. | Bibliografía | 57 |

Lista de figuras

| | Pág. |
|--|-------------|
| Figura 1 - 1: Delimitación política del bosque amazónico colombiano..... | 3 |
| Figura 2 - 1: Mapa de la zona de estudio, mostrando la ubicación de la Reserva el Zafire (Google earth, 2018). | 11 |
| Figura 3 - 1: Distribución de la abundancia de las especies basado en el muestreo total. 24 | |
| Figura 3 - 2: Curva de acumulación de especies y estimador Bootstrap para la Reserva el Zafire. | 26 |
| Figura 3 - 3: Curva de acumulación de especies y estimador Bootstrap para las zonas de tierra firme e inundable de la reserva el Zafire..... | 28 |
| Figura 3 - 4: Curva de acumulación de especies y estimador Bootstrap para las cuatro parcelas objeto de estudio..... | 28 |
| Figura 4 - 1: Zonificación en los troncos. | 36 |
| Figura 4 - 2: Bloxplot para la diferencia entre la riqueza de especies por tronco entre los dos tipos de bosque..... | 39 |
| Figura 4 - 3: Bloxplot para las variables microclimáticas según tipo de bosque. | 40 |
| Figura 4 - 4: Comportamiento de la variable microclimáticos temperatura (°C) para las cuatro parcelas objeto de estudio. | 40 |
| Figura 4 - 5: Comportamiento de la variable microclimáticos porcentaje de la humedad relativa para las cuatro parcelas objeto de estudio. | 41 |
| Figura 4 - 6: Comportamiento de la variable microclimática intensidad lumínica Lum/ft ² para las cuatro parcelas objeto de estudio. | 41 |
| Figura 4 - 7: NMDS para la zona de muestreo, relacionando especies, con tipo de bosque y ubicación dentro de los troncos. En negro bosque de tierra firme, en gris varillal inundable. 42 | |
| Figura 4 - 8: Diagrama distribución de las especies en los troncos según su pH. | 43 |
| Figura 4 - 9: Red bipartita para las especies de Hepáticas | 45 |
| Figura 4 - 10: Red bipartita para las especies de musgos..... | 45 |

Lista de tablas

| | Pág. |
|--|------|
| Tabla 2 - 1: Nuevos reportes de hepáticas y musgos para el departamento del Amazonas y la amazonia colombiana. | 14 |
| Tabla 3 - 1: Distribución de riqueza de especies en familia y géneros, y distribución de riqueza de géneros en familias en la reserva El Zafire-Amazonas..... | 23 |
| Tabla 3 - 2: Riqueza de familias para la reserva el Zafire, Amazonas..... | 24 |
| Tabla 3 - 3: Riqueza de géneros para la reserva el Zafire, Amazonas..... | 25 |
| Tabla 3 - 4: Distribución de riqueza de especies en familia y géneros, y distribución de riqueza de géneros en familias para las diferentes parcelas objeto de estudio..... | 27 |
| Tabla 3 - 5: Riqueza específica, estimación de especies y representatividad del muestreo para las dos zonas objetos de estudio y cada una de sus parces..... | 29 |
| Tabla 3 - 6: Índice de Shannon calculado para las zonas de tierra firma y varillal inundable, así como para cada una de las parcelas ubicadas en estas zonas. | 29 |
| Tabla 4 - 1: Escala utilizada para la caracterización de la textura y estado de descomposición del tronco caído. | 37 |
| Tabla 4 - 2: Temperatura, humedad relativa e intensidad lumínica promedio, para los dos bosques objeto de estudio. | 39 |
| Tabla 4 - 3: Distribución de algunas especies según el estado de descomposición del tronco. | 44 |

1. Introducción

La flora briofítica de los bosque tropicales es extremadamente diversa debido a la gran variedad de ambientes allí presentes (Gradstein *et al.*, 2001), en el caso particular del bosque amazónico —que constituye uno de los más importantes ecosistemas terrestres— los valores de diversidad de los briofitos son considerablemente altos (Ruiz *et al.*, 2008), factor de gran valor, al tener en cuenta que estas plantas están directamente relacionadas con otras especies al ser hábitat de las mismas (Sporn *et al.*, 2009), y al ser consideradas pioneras en la sucesión vegetal, permitiendo la colonización de otras especies de plantas vasculares (Sporn *et al.*, 2010).

Las condiciones microclimáticas —humedad relativa, temperatura y variación de la luz— y la naturaleza del sustrato se consideran los principales factores ecológicos que determinan la composición y estructura de las comunidades (Richards 1984; Benavides *et al.*, 2004), en esta medida la disponibilidad y longevidad de los sustratos pueden afectar la riqueza de especies locales de briofitos (Benavides *et al.*, 2006), estudios como los de Richards (1984) y Frahm & Gradstein (1991), muestran que en los bosques tropicales lluviosos el hábito epífita es el más rico, un rasgo fuertemente asociado a los altos valores humedad (Frahm, 2003), sin embargo, árboles y troncos caídos en descomposición se convierten en sustratos con características físicas y químicas únicas e idóneas para la proliferación de la flora briofítica (Pócs, 1982; Richards, 1984;) —determinando así un hábito epixícola (Magdefrau, 1982)— que afecta los patrones de colonización y abundancia de las diferentes comunidades (Sastre-De Jesús, 1992).

Los briofitos incluyen cerca de 15000 especies y más de 1200 géneros distribuidos por el mundo (Grastein *et al.*, 2001). En Colombia, según el más reciente catalogo se registran 932 especies de musgos, correspondientes a 261 géneros y 65 familias (Churchill, 2016); 703 especies de hepáticas distribuidas en 134 géneros y 38 familias, y 13 especies de antocerotas en 7 géneros y 4 familias (Gradastein & Uribe, 2016). En el caso específico de

la Amazonia colombiana se han registrado 221 especies de briofitos, 114 de hepáticas y 107 de musgos (Churchill 2016; Gradstein & Uribe 2016), de las cuales 99 son para el departamento del Amazonas (Campos *et al.*, 2015).

1.1 Bosque Amazónico Colombiano

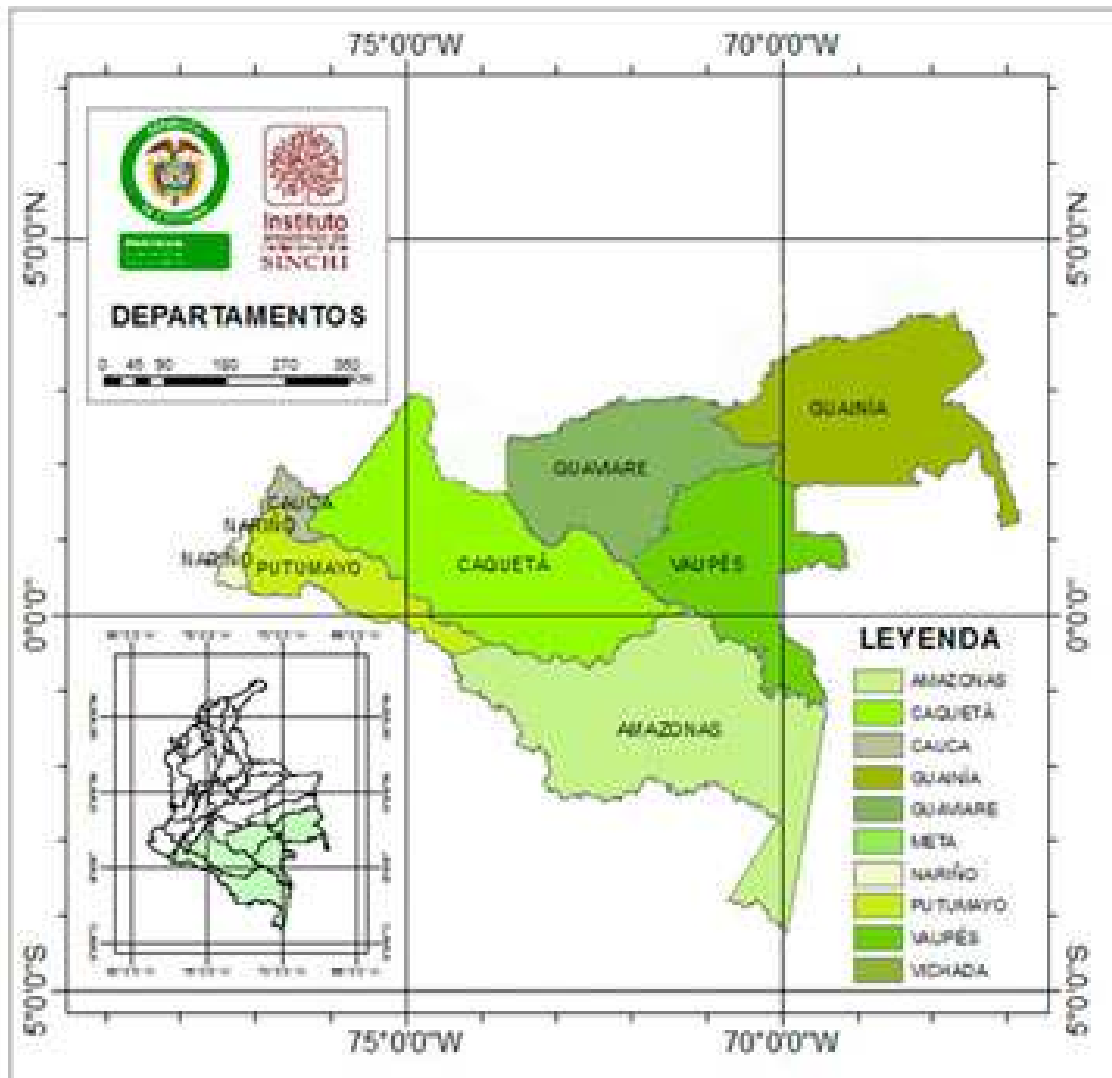
La región amazónica colombiana cuenta con una superficie estimada en 483163 km², que corresponde al 42,3% del territorio continental de Colombia. Comprende los territorios de los departamentos de Amazonas, Caquetá, Guainía, Guaviare, Putumayo y Vaupés —figura 1.1—, que corresponde a cerca del 84% del total de la región, también incluye parte de los departamentos de Vichada, Meta, Cauca y Nariño, que corresponde al 16% faltante del total de la región colombiana (SINCHI, 2007).

La vertiente hidrográfica más importante de la región es el río Amazonas que presenta un área calculada de 341994,37 km² en el territorio colombiano. Dicha área la conforman nueve zonas hidrográficas de los siguientes ríos: Caquetá, Putumayo, Apaporis, Vaupés, Yarí, Guainía, Caguán, Amazonas y Napo (Salazar & Riaño, 2016).

Dada la ubicación de la amazonia en la zona intertropical, esta región presenta una temperatura promedio de 25 °C, oscilante entre los 17 y 30 °C, Los niveles de humedad relativa son cercanos al 85% sin mayores cambios a lo largo del año. Las precipitaciones varían entre los 2000 y 3000 mm al año, registrándose hasta 200 días de lluvia en el año en algunas zonas de la región y un predominio de un régimen monomodal, con máximos en diciembre y enero y mínimos entre junio y agosto (Roca *et al.*, 2013).

El bosque amazónico presenta una gran diversidad de plantas, a tal punto que alberga cerca del 13% de los registros del país (Romero *et al.*, 2008), la selva se encuentra dominado principalmente por las familias de angiospermas: Fabaceae, Rubiaceae, Melastomataceae, Moraceae, Annonaceae, Araceae, Euphorbiaceae, Clusiaceae, Lauraceae, Arecaceae, entre otras (SINCHI, 2007).

Figura 1 - 1: Delimitación política del bosque amazónico colombiano.



1.2 Ecología de briofitos

Los briofitos son un grupo de plantas que presentan una gran variedad de adaptaciones fisiológicas y morfológicas que les permiten ser componentes de muchos ecosistemas (Vanderpoorten & Goffinet, 2007), estas últimas dividen tanto a musgos como hepáticas en diferentes subgrupos, que están relacionados con su forma de crecimiento, en el caso de las hepáticas se conocen las talosas y las foliosas, las cuales pueden ser ascendentes

o erectas (Gradstein *et al.*, 2001); en los musgos se distinguen esencialmente tres formas de crecimiento, que los agrupan en pleurocárpicos, acrocárpicos y cladocárpicos, dependiendo de la dirección de crecimiento y producción del esporofito (Calzadilla & Churchill, 2014), aunque la distinción entre las mismas no es del todo clara, dado el significado que le dan diversos autores, sin embargo, en el grupo se pueden distinguir algunas formas de vida como son: céspedes, cojines, esteras, tramas, péndulos, epífitos, abanicos y dendroides (Glime, 2007).

De particular interés es la hábito de crecimiento epífita, que responde rápidamente a los cambios ambientales y condiciones atmosféricas; es bastante común en el bosque tropical debido a los altos niveles de humedad relativa, necesarios para su sobrevivencia (Jácome *et al.*, 2011), los briofitos que presentan este hábito por lo general se encuentran en plantas adultas o caídas y reaccionan directamente a diferentes factores como son: la naturaleza del sustrato, incluido en éste el tipo y estado de la corteza y pH de la misma y patrones microclimáticos, como luz, temperatura y humedad (Rydin, 2009).

Los briofitos tienen diversas funciones de gran importancia para el mantenimiento del equilibrio de los ecosistemas, entre las más importantes se encuentran la captación y retención de agua, el aporte de materia orgánica en descomposición y su función como hábitat para otros organismos.

A diferencia de la gran mayoría de las plantas vasculares que presentan problemas de tolerancia a las situaciones de sequía, los musgos son más tolerantes a esta condición y puede sobrevivir al déficit de agua. Los musgos son fotosintéticamente activos cuando están húmedos, tienen la capacidad de inactivarse cuando secos, y revitalizarse nuevamente con la humedad (Vitt & Wieder, 2009). Tanto musgos como hepáticas tienen diferentes adaptaciones morfológicas para retener la humedad, lo que les permite tener periodos donde la tasa de fotosíntesis es más alta y por lo tanto un mayor crecimiento, de este modo, estructuras con cubierta tomentosa y la presencia de células hialinas con poros permiten retener grandes cantidades de agua —esto principalmente en algunos grupos de musgos—; de igual forma, en las hepáticas se pueden encontrar estructuras morfológicas adaptadas para la retención de agua como los lóbulos y los anfigastros, los cuales son propios de plantas pertenecientes a esta división y están directamente relacionadas con la presencia de hojas (Vitt & Wieder, 2009).

Los briofitos ofrecen a muchos organismos, en su mayoría microscópicos, un hábitat idóneo para su supervivencia, de este modo, diferentes especies de nemátodos, rotíferos, protozoos, anélidos, tardígrados, artrópodos como arañas y seudoescorpiones, una gran variedad de insectos y algunos moluscos encuentran en estas plantas un lugar idóneo para establecerse (Glime, 2007).

Son diversos los factores ambientales que afectan y tienen una relación directa en el comportamiento de las comunidades de briofitos, dado que estos no presentan tejidos conductores propiamente dichos y especializados en la protección de sus estructuras, requieren de altos niveles de humedad para poder desarrollarse y mantener el equilibrio químico y físico, en el caso de los epífitos se precisa de temporadas diarias de humedad que garanticen la captación y acumulación de agua para las horas de fuerte radiación y altas temperaturas. Niveles bajos de humedad pueden llevar a los briofitos a estrés hídrico que puede terminar en la muerte del mismo o en un ineficiente metabolismo y funcionamiento fotosintético (Vanderpoorten & Goffinet, 2009).

La mayoría de especies de briofitos exhibe una amplia tolerancia a temperaturas —entre los 10 y 25 °C—, aun así, la temperatura adecuada para su crecimiento se encuentra en la zona por debajo de los 18 °C, ya que esto garantiza la retención de la humedad relativa del ambiente por parte de la atmosfera; temperaturas encima del rango de tolerancia de estas plantas pueden ocasionar daños irreversibles en las mismas, aunque cabe anotar que estas plantas presentan un alto nivel recuperación después de estar expuestas a medianos o largos periodos de sequedad y altas temperaturas (Vanderpoorten & Goffinet, 2009). Por lo general los briofitos tienen altas tasas de tolerancia a la desecación, logrando sobrevivir a varios días de altas temperaturas, o bajas tasas de humedad (León-V., 2006).

Para tolerar la desecación, los briofitos entran en un estado de inactividad metabólica cuando se secan o modifican algunas de sus formas para prolongar la hidratación; en este estado pueden entrar cuando están expuestos a altos niveles de luz, por lo general la mayoría de los briofitos toleran hasta $600 \mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}\text{m}^{-2}$ de fotones, lo que corresponde a un tercio de la luz plena del sol, sin embargo dependiendo de la especie y del hábitat de la misma, estos valores pueden variar, exceder los mismos puede llevar a la planta a un

estado de estrés hídrico o alteraciones en la tasa fotosintética (Vanderpoorten & Goffinet, 2009).

Dependiendo del sustrato en donde crecen los briofitos estos se pueden dividir en diferentes grupos tales como los epilíticos, epífitos, epífilos, epixícolas y terrestres (Magdefrau, 1982). En los bosques tropicales es común encontrar el hábito epífita sobre troncos de árboles o de madera en descomposición (Bordin, 2009), mientras que los terrestres y epilíticos, que por lo general presentan un tamaño pequeño, son escasos (Richards, 1984).

El epifitismo es una característica más conspicua de los bosques tropicales, donde plantas relativamente pequeñas como los briofitos habitan en la superficie de plantas —como arbustos y árboles— sin causarle daño a su hospedero, que para el caso se denomina forófito (Richards, 1984). Este tipo de crecimiento es más común en hepáticas que en musgos (Pócs, 1982). Ramas y árboles caídos que han iniciado su descomposición son muy comunes en la selva tropical, en estos, la celulosa y la lignina, que se encuentran más o menos descompuestas y suavizadas por acción de hongos, absorben mucha agua y ofrecen un sustrato físico y químicamente especializado para los briofitos. En el bosque lluvioso tropical estos sustratos tienen una densa cubierta de briofitos, que forman comunidades de individuos que se entretajan para formar esteras o tramas (Pócs, 1982), en los troncos en descomposición la pérdida de la corteza y el ablandamiento de la albura y el duramen pueden determinar la presencia o ausencia de algunas especies de briofitos y la abundancia de los mismos (Sastre-De Jesús, 1992).

1.3 Otros estudios

En el trópico son pocos los estudios que se han realizado en comunidades de briofitos en troncos en descomposición, por ejemplo, Richards (1954) encontró que en los troncos caídos de la región de Morabilli Creek, Guayana, existe una densa cubierta de musgos pleurocárpicos y hepáticas de la familia Lejeuneaceae, posteriormente, Pócs (1982) estableció que para bosques tropicales los hábitos de crecimiento más comunes en estos

sustratos son los de estera y tramas; hasta entonces trabajos en esta área solo fueron de naturaleza descriptiva hasta que Sastre-De Jesús (1992) caracterizó cuantitativamente las comunidades de briofitos de troncos en diferentes estados de descomposición según su forma de crecimiento, en el bosque subtropical lluvioso de Puerto Rico, encontrando 40 especies, las cuales no se restringían únicamente a este hábitat, logrando así determinar que el estado de descomposición del sustrato afecta el porcentaje de abundancia de las especies presentes, finalmente Mattila & Koponen (1999) evaluaron la diversidad briofítica sobre madera podrida en bosques montanos lluviosos el noreste de Tanzania, registrando un total de 102 géneros, de los cuales 86 pertenecían a musgos, adicionalmente concluyeron que el estado de descomposición de los troncos determina en alta medida los tipos de asociaciones formadas entre los diferentes briofitos presentes.

En Colombia se han adelantado trabajos sobre florística, revisiones taxonómicas y análisis de la diversidad de briofitos, entre ellos se encuentran los realizados por VanDunné (2001), quien estudio el establecimiento y desarrollo de briofitos epífitos en un bosque secundario de Araracuara y Monochoa, encontrando que la diversidad de especies tiene una dependencia positiva con la altura del forofito, por su parte, Pinzón *et al.* (2003) reportaron 53 especies de hepáticas en el medio Caquetá, de las cuales, 35 fueron nuevos registros para el departamento del Amazonas, 23 para la Amazonia y ocho para Colombia, posteriormente Benavides *et al.* (2004; 2006), encontraron que las zonas de inundación y pantanos son más ricas en especies de musgos que las de tierra firme y arena blanca, lo que sugiere que la coexistencia de muchas especies de musgos se ve favorecida por la alta humedad, así mismo se concluyó que existen diferencias en la distribución de formas de vida y uso del hábitat entre los dos tipos de bosque, siendo más frecuentes las especies con forma de vida de abanicos y estereras en los planos inundables, y más especies de hepáticas epífitas en el bosque de tierra firme, finalmente, Campos *et al.* (2015), evaluaron los patrones de riqueza y composición de la brioflora para cuatro regiones de la amazonia colombiana —Caquetá, Vaupés, Putumayo y Amazonas—, reportaron 160 especies, donde predominaron las hepáticas (116), principalmente de la familia Lejeuneaceae (50%), de los sitios muestreados el Putumayo fue el que presentó la mayor riqueza, mientras que la de los otros sitios fue estadísticamente semejante, adicionalmente el estudio contribuyó al reporte de 18 nuevas especies para la amazonia y el país (Campos *et al.*, 2014). Trabajos sobre la comunidad de briofitos en troncos en descomposición no se han realizado para el

país y los resultados o documentación existente sobre el tema han sido obtenidos de forma incidental (Ruiz & Aguirre, 2004a; Campos *et al.*, 2008; Vargas & Morales, 2014).

1.4 Alcances del estudio

El presente estudio fue diseñado para responder a la pregunta: ¿Cómo se ve afectada la estructura y composición de las especies de musgos y hepáticas que componen las comunidades en troncos en descomposición de la Reserva El Zafire, Amazonas Colombia, según las condiciones físicas —pH y estado de descomposición— y microclimáticas —temperatura, humedad y luminosidad— del sustrato que habitan? Para responder a esta pregunta se estableció como hipótesis que las comunidades de briofitos epífitos en troncos en descomposición de la región, presentan patrones de distribución, riqueza y diversidad que dependen y varían según los factores físicos y microclimáticos asociados a los sustratos que estos habitan.

Para lograr aceptar o rechazar la hipótesis planteada y una respuesta, este trabajo se basó en el estudio del material botánico obtenido, dando como resultados nuevos registros de especies, para el departamento del Amazonas, la región amazónica colombiana y el país —Capítulo 2—, una caracterización florística de la zona, que incluye listado de especies, géneros y familias —Capítulo 3—, y el estudio del efecto de los patrones microclimáticos y físicos sobre la distribución y diversidad de los briofitos en troncos caídos —Capítulo 4—.

2. Nuevos reportes de briofitos para la Amazonia Colombiana

2.1 Introducción

La flora briofítica de los bosque tropicales es extremadamente diversa debido a la gran variedad de ambientes allí presentes (Gradstein *et al.*, 2001), en el caso particular del bosque amazónico —que constituye uno de los más importantes ecosistemas terrestres— los valores de diversidad de los briofitos son considerablemente altos (Ruiz *et al.*, 2008), en Colombia, quien ocupa el segundo lugar en riqueza de briofitos —con 1636 especies aceptadas— estando ubicado después del Brasil (Gradstein & Acosta, 2003), se han registrado 221 especies de briofitos, 114 de hepáticas y 107 de musgos para la región amazónica (Churchill, 2016; Gradstein & Uribe, 2016), de las cuales 96 son para el departamento del Amazonas (Campos *et al.*, 2015).

En los últimos años diferentes estudios y publicaciones han permitido conocer más sobre la verdadera riqueza de especies de musgos y hepáticas que se presenta en el país y específicamente en la zona de muestreo del presente estudio (Uribe, 2006; Wei *et al.*, 2013; Campos *et al.*, 2014), todos ellos compilados en el catálogo de plantas y líquenes de Colombia (Bernal *et al.*, 2016), sin embargo los nuevos registros para el país y la zona en particular han sido más numerosos en hepáticas que en musgos.

En este trabajo se describen cuatro nuevos reportes de especies de briofitos para el país, un musgo y tres hepáticas, además de 25 nuevos reportes para la región amazónica colombiana y 41 para el departamento del Amazonas.

2.2 Métodos

Los datos de este estudio fueron obtenidos en cuatro parcelas ubicadas en la reserva el Zafire, en el departamento de Amazonas, Colombia, en el mes de febrero de 2017. Los especímenes fueron determinados en el Herbario Nacional Colombiano (COL), usando la nomenclatura dada por (Churchill, 2016) y (Garstein & Uribe, 2016).

2.2.1 Área de estudio

El presente estudio se llevó a cabo en el bosque amazónico de la Reserva El Zafire (figura 2-1) a una altura promedio de 114 m, en dos tipos de bosques —tierra firme y varillal inundable—; la región está caracterizada por la presencia de árboles de hasta 40 m de altura y dominada principalmente por las familias de angiospermas Fabaceae, Rubiaceae, Melastomataceae, Moraceae, Annonaceae, Araceae, Euphorbiaceae, Clusiaceae, Lauraceae, Arecaceae, entre otras (SINCHI, 2007).

En la región se evidencia una temperatura promedio de 25 °C, oscilante entre los 17 °C y 30 °C, Los niveles de humedad relativa son cercanos al 85% sin mayores cambios a lo largo del año. Las precipitaciones varían entre los 2000 y 3000 mm al año, con máximos en diciembre y enero y mínimos entre junio y agosto (Roca *et al.*, 2013).

Para el estudio se ubicaron cuatro parcelas, dos en zona de tierra firme y dos en zona de varillal inundable, en las siguientes coordenadas:

Tierra Firme

Parcela 1: 03°59'09,9" S; 69°53'26,8" W. Alt. 99 m.

Parcela 2: 03°59'47,1" S; 69°53'39,4" W Alt. 128 m.

Varillal Inundable

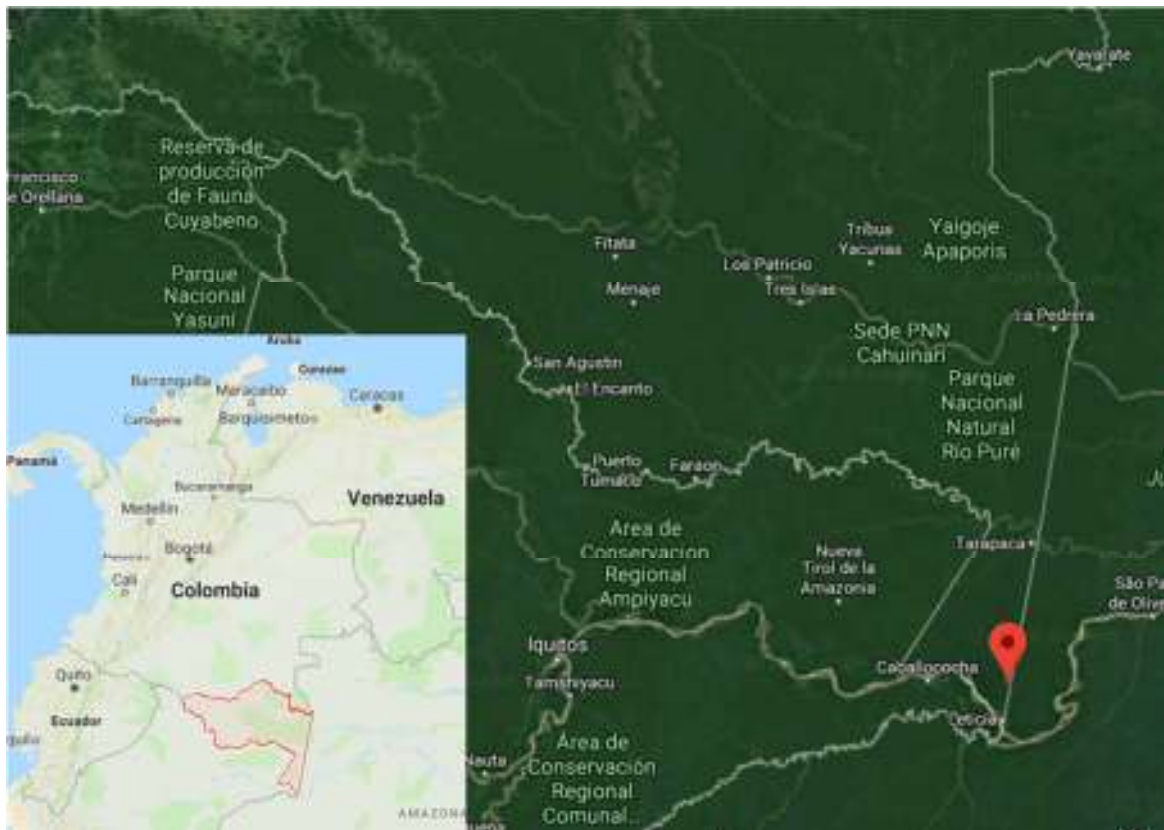
Parcela 3: 04°00'19,6" S; 69°53'39,4" W. Alt. 111m.

Parcela 4: 04°00'45,5" S; 69°53'44,5" W. Alt 117 m.

2.2.2 Recolección de datos

Las muestras de briofitos fueron colectadas en las bases, partes laterales y superiores de troncos caídos, en diferente estado de descomposición, en cuatro parcelas de 1 Ha. Se muestrearon cinco troncos por parcela —para un total de 20 en la zona de muestreo—, en cada tronco se tomaron cinco plots o unidades de muestreo de 10 cm² —para un total de 100 plots para el muestreo general—, todas ellas seleccionadas al azar, el material biológico fue secado temporalmente al sol y almacenados en bolsas de papel rotuladas y separadas por parcela. Los especímenes fueron determinados con ayuda de claves especializadas para musgos (Churchill, 2000) y hepáticas (Gradstein & Costa, 2003, Gradstein & Ilkiu-Borges, 2009) y almacenadas en el Herbario Nacional de Colombia (COL).

Figura 2 - 1: Mapa de la zona de estudio, mostrando la ubicación de la Reserva el Zafire (Google earth, 2018).



Los nuevos reportes se enlistan en orden alfabético según la familia —Primero musgos y seguido las hepáticas—. Los reportes para el país incluyen descripción de la especie con los caracteres diagnósticos para cada taxón.

2.3. Resultados y discusiones

2.3.1 Nuevos reportes para Colombia

Se registraron cuatro especies de briofitos nuevas para Colombia: una especie de musgo, *Syrrhopodon annotinus* W.D. Reese & D.G. Griffin, familia Calymperaceae, y tres especies de hepáticas, dos pertenecientes a la familia Lejeuneaceae, *Cololejeunea clavatopapillata* Steph., y *Colelejeunea papillosa* Bernecker & Pócs, y una especie de la familia Lepidozioaceae *Micropterygium bolivarense* Fulford.

Familia Calymperaceae

***Syrrhopodon annotinus* W.D. Reese & D.G. Griffin**

Plantas pequeñas, brillantes, rizoides púrpuras; Tallos hasta 1 cm de alto. Hojas lanceoladas sobre una base levemente más ancha, en su mayoría de 2-3 mm de largo, involutas a incurvadas cuando están secas; márgenes de la lámina superior entera, rodeada por todas partes con células hialinas alargadas; márgenes de la lámina inferior enteras o ciliadas en los hombros; células mediales de las hojas isodiamétricas, principalmente ca. 10-12 μm , lisas a abultado-papilosas dorsal y ventralmente. Esporofitos casi sumergidos; seta de 2 a 2,5 mm de largo; cápsula de 1 mm de largo; peristoma ausente; opérculo de 0,75 mm de largo; esporas 33-38 μm .

Familia Lejeuneaceae

***Cololejeunea clavatopapillata* Steph.**

Plantas 0,2-0,5 mm de ancho, amarillas verdoso. Hojas completamente desarrolladas simétricamente ovado-triangular, superficie dorsal rugosa por las células papilosas, ápice no bruscamente agudo, borde hialino y ocelo ausentes. Células en la parte media del lóbulo subsodiamétrico, ca. 13 x 18 μm , lóbulos bien desarrollados ocupando $\frac{3}{4}$ del tamaño del lobo, inflados, superficie lisa, quilla curvada o arqueada, papilosa crenada, células del lóbulo más o menos isodiamétricas; primer diente de 2 células, derecho, segundo diente pequeño, 1 célula, contundente u obsoleto.

***Cololejeunea papillosa* Bernecker & Pócs**

Plantas de 0,08-0,4 mm de ancho, verdes., hojas completamente desarrolladas raras, en forma de botella, 80-190 μm de largo y (40) 70-90 μm de ancho, 1,2-2 más largo que ancho, ápice redondeado a truncado, márgenes crenulados, células en el lóbulo medio 8-20 x 6-15 μm , cuadrado, alargado-rectangular o sigmoideo, células ornamentales altamente variables, de suave a bruscamente mamilosas. Lóbulos más que $\frac{2}{3}$ de la longitud del lóbulo, casi tan grande como el lobo, primer diente 1 célula, corto a largo, superficialmente curvado a fuertemente falcado, segundo diente ausente.

Familia Lepidozioaceae

***Micropterygium bolivarense* Fulford**

Hojas del tallo medianas a grandes, de color verde oscuro a café, levemente aplanadas, postradas o ascendentes desde las ramas; tallos de 0,5 a 1 cm de largos, con hojas de 0,4 a 0,9 mm de ancho, algunas veces flageliformes, ramas frecuentemente frondosas, ventrales o laterales; hojas simétricas, fuertemente cóncavas, ovadas, sin o raramente con una quilla alada, con ápices agudo o cortamente bífido, margen de las hojas entero, serrulado u ocasionalmente dentado cerca del ápice; células de la hoja de 16 a 18 μm con una gran mamila proyectada encima de cada célula, trígonos conspicuos. Anfigastros cerca de la base del tallo, orbiculares y cóncavos.

2.3.2 Nuevos reportes para la amazonia colombiana y el departamento Amazonas

Este estudio también presenta los nuevos reportes para la amazonia colombiana (Tabla 2-1) de 25 especies, 21 hepáticas, pertenecientes a 14 géneros y siete familias, y cuatro especies de musgos, distribuidos en tres géneros y tres familias; por su parte se incluyen 16 reportes nuevos —adicionales a los anteriores— para el departamento del Amazonas (Tabla 2-1) de los cuales 13 corresponde a especies de hepáticas, pertenecientes a 8 géneros y cinco familias, y tres especies de musgos ubicadas en tres géneros y tres familia.

De otra parte es importante mencionar, la presencia de *Odontoschisma soratamun*, que solo habían sido reportadas con un único espécimen o muestra para el país.

Tabla 2 - 1: Nuevos reportes de hepáticas y musgos para el departamento del Amazonas y la amazonia colombiana.

| HEPÁTICAS | | |
|---|----------|------------|
| ESPECIE | AMAZONIA | |
| | AMAZONAS | COLOMBIANA |
| <i>Tylimanthus laxus</i> (Lenhm. & Lindenb.) Spruce. | X | X |
| <i>Mnioloma nephrostipum</i> (Spruce) R.M.Schust. | X | X |
| <i>Odontonchismas portoricensis</i> (Hampe & Gottsche) Steph. | X | |
| <i>Ceratolejeunea coarina</i> (Gottsche) Steph. | X | X |
| <i>Ceratolejeunea cubensis</i> (Mont.) Schiffn. | X | X |
| <i>Ceratolejeunea guianensis</i> (Nees & Mont.) Steph. | X | |
| <i>Cheilolejeunea adnata</i> (Lehm.) Grolle | X | X |
| <i>Cheilolejeunea holostipa</i> (Spuce) Grolle & R.L.Zhu | X | X |
| <i>Cololejeunea microscopica</i> (Taylor) Schiffn. | X | X |
| <i>Cololejeunea sicaefolia</i> Steph. | X | X |
| <i>Drepanolejeunea lichenicola</i> (Spruce) Steph. | X | X |
| <i>Drepanolejeunea polyrhiza</i> (Nees) Grolle & R. L. Zhu | X | |
| <i>Harpolejeunea stricta</i> (Lindenb. & Gottsche) Steph. | X | |
| <i>Lejeunea adpressa</i> Nees | X | |

| | | |
|---|---|---|
| <i>Lejeunea asperrima</i> Spruce | X | X |
| <i>Lejeunea laeta</i> (Lenh., & Lindenb.) Lehm. & Lindenb. | X | X |
| <i>Lejeunea phyllobola</i> Mont. | X | |
| <i>Lejeunea tarapotensis</i> Spruce | X | |
| <i>Lopholejeunea eulopha</i> (Taylor) Schiffn. | X | X |
| <i>Lopholejeunea nigricans</i> (Lindendb.) Steph. | X | X |
| <i>Microlejeunea acutifolia</i> Steph. | X | X |
| <i>Prionolejeunea scaberula</i> (Spruce) Zwickel | X | X |
| <i>Prionolejeunea muricatoserrulata</i> (Spruce) Steph. | X | X |
| <i>Bazzania longistipula</i> (Lindendb.) Trevis. | X | X |
| <i>Telaranea pectem</i> (Spruce) J.J.Engel & G.L.Merr. | X | |
| <i>Cryptolophocolea martiana</i> var. <i>martiana</i> (Sw.) L. Söderstr. & Vána | X | |
| <i>Lophocolea bidentata</i> (L.) Dumort. | X | X |
| <i>Lophocolea liebmanniana</i> Gottsche | X | |
| <i>Symphyogyna podophylla</i> (Thunb.) Mont. & Ness | X | X |
| <i>Plagiochila dominicensis</i> Taylor | X | X |
| <i>Plagiochila gymnocalycina</i> Lindenb. | X | |
| <i>Plagiochila montagnei</i> Nees | X | |
| <i>Plagiochila rutilans</i> Lindenb. | X | |
| <i>Plagiochila patula</i> (Sw.) Lindenb. | X | X |

MUSGOS

| ESPECIE | AMAZONIA | |
|--|----------|------------|
| | AMAZONAS | COLOMBIANA |
| <i>Syrrhopodon gaudichaudii</i> Mont. | X | |
| <i>Syrrhopodon ligulatus</i> Mont. | X | X |
| <i>Syrrhopodon tortolis</i> Hampe | X | X |
| <i>Fissidens steerei</i> Grout | X | X |
| <i>Leucobryum subobtusifolium</i> (Broth.) B.H.Allen | X | |
| <i>Octoblepharum cocuensis</i> Mitt. | X | |
| <i>Pelekium involvens</i> (Hedw.) Touw | X | X |

2.4 Discusiones

Debido a su ubicación en el trópico, la amazonia colombiana cuenta con una alta riqueza de especies (Gradstein *et al.*, 2001), sin embargo, y a causa de diferentes factores, principalmente de accesibilidad en la zona, los estudios no son numerosos, razón por la cual puede existir una subestimación de la verdadera riqueza de la brioflora de la región, Campos *et al.* (2014) registraron 18 nuevas especies de hepáticas y una especie de musgo para la amazonia colombiana, de las cuales 11 especies fueron muestreadas en el departamento del Amazonas (Campos, 2016), en la misma área en la cual se desarrolló el presente proyecto lo que lleva a inferir que la riqueza de musgos y hepáticas en los bosques amazónicos es significativamente alta.

En lo que refiere a los nuevos registros es importante mencionar que en caso de los musgos la especie especie *Shyrophodon annotinus*, endémica de la amazonia, se ha registrado para Ecuador y Brasil, esta especie se diferencia de otras del género en presentar hoja enteras a levemente dentadas, más largas que anchas, de ápice agudo, curvadas cuando seca, nunca crispadas, células de la lámina papilosas (Bischler, 1964).

En el caso de las hepáticas la familia Lejeuneaceae presentó dos nuevos reportes para el país, *Cololejeunea clavatopapillata* y *C. papillosa*, ambas especies presentan una distribución amazónica, estando reportadas para Brasil, Guiana francesa y Ecuador, la primera de ellas se diferencia de las otras especies del grupo por la presencia de hojas ovado-trianguulares, simétricas, con lóbulos bien desarrollados, con dos dientes bien marcados de hasta dos células de largo, el primero de ellos recto, por su parte *C. papillosa* presenta hojas en forma de matraz, asimétricas, hojas reducidas frecuentemente sin lóbulos, de 2 a 4 (6) células de ancho, ápice redondeado a truncado. La especie *Micropterygium bolivarense*, conocida hasta el momento solo para Venezuela se caracteriza por la ausencia de la quilla alada, o en caso de estar presente tener hasta 2 -3 células de ancho (Fulford, 1966).

En relación a la adición de especies al catálogo para la amazonia y al departamento del Amazonas el presente estudio muestra un buen resultado y muestreo de briofitos al ser comparado con los de Campos *et al.* (2014) quienes reportaron 109 nuevas especies para

la amazonia —82 especies de hepáticas y 27 de musgos—, de las cuales 36 especies fueron colectadas en el departamento del Amazonas —31 hepáticas y ocho musgos— en comparación con el presente estudio que presenta 25 nuevas especies para el bosque amazónico y 41 reportes nuevos para el departamento, al tener en cuenta que el mismo se desarrolló en un área considerablemente menor.

3. Flora briofita epixícola de la reserva El Zafire, Amazonas Colombia

3.1 Introducción

Los briofitos son importantes en términos de riqueza de especies y cobertura en muchos hábitats, como también en el funcionamiento de los ecosistemas (Goffinet & Shaw, 2009), siendo un elemento substancial en el desarrollo de estos, al interactuar con otros organismos tanto vegetales como animales, pero sin duda alguna uno de los aportes de mayor importancia es el papel que juegan en la sucesión vegetal al permitir la formación de suelos (Vanderpoorten & Goffinet, 2009), adicionalmente los briofitos tienen una alta importancia para los ecosistemas al participar en diversas funciones y ciclos como el del agua y el carbono (Shaw & Goffinet, 2000).

Los bosques tropicales presentan una alta riqueza y diversidad de briofitos, factor que se asocia con la gran variedad de microclimas y microhábitats de la región (Gradstein, 1992). Para la amazonia colombiana Gradstein *et al.* (2001) estiman un total de 188 géneros de briofitos pertenecientes a 711 especies —400 hepáticas y 311 musgos—, sin embargo a la fecha se han registrado cerca de 221 especies de briofitos, de los cuales 114 pertenecen a la división de las hepáticas (Churchill, 2016; Gradstein & Uribe, 2016). En el país la mayoría de estudios en el campo se han centrada en la región andina, sin embargo para la región amazónica existen diversos estudios que han permitido un avance en el conocimiento del estado real de flora briofítica de la región, entre los estudios se pueden mencionar los de Ruiz & Aguirre (2004) en Tarapacá-Amazonas, donde evaluaron la diversidad y riqueza en distribución vertical de árboles, Benavides *et al.* (2004 y 2006) en

regiones del Caquetá, Chiribiquete y Araracuara, realizaron estudios entorno a la diversidad de briofitos en bosques inundables y de tierra firme, Campos *et al.* (2014 y 2015) realizaron estudios en cuatro departamentos de la amazonia colombiana, muestreando arboles vivos y realizando una diferenciación en cuanto a la estructura y composición de las comunidades de briofitos en relación a un gradiente vertical.

En el presente capítulo se presenta un estudio florístico de la riqueza de briofitos epixícola en zonas de tierra firme e inundable de la Reserva El Zafire, Amazonas-Colombia.

3.2 Métodos

Los datos del presente estudio fueron obtenidos mediante el muestreo de briofitos epixícolas en dos tipos de bosques de la reserva El Zafire, Amazonas, Colombia, en el mes de febrero de 2017. Los especímenes fueron determinados en el Herbario Nacional Colombiano (COL), usando la nomenclatura dada por (Churchill, 2016) y (Garstein & Uribe, 2016).

3.2.1 Área de estudio

El presente estudio se llevó a cabo en el bosque amazónico de la Reserva El Zafire a una altura promedio de 114 m, en dos tipos de bosques —tierra firme y varillal inundable—; la región es caracterizada por la presencia de árboles de hasta 40 m de altura y dominada principalmente por las familias de angiospermas: Fabaceae, Rubiaceae, Melastomataceae, Moraceae, Annonaceae, Araceae, Euphorbiaceae, Clusiaceae, Lauraceae, Arecaceae, entre otras (SINCHI, 2007).

En la región se evidencia una temperatura promedio de 25 °C, oscilante entre los 30 °C y 17 °C, Los niveles de humedad relativa son cercanos al 85% sin mayores cambios a lo

largo del año. Las precipitaciones varían entre los 2000 y 3000 mm al año, con máximos en diciembre y enero y mínimos entre junio y agosto (Roca *et al.*, 2013).

Para el estudio se ubicaron cuatro parcelas, dos en zona de tierra firme y dos en zona de varillal inundable, en las siguientes coordenadas:

Tierra Firme

Parcela 1: 03°59'09,9" S; 69°53'26,8" W. Alt. 99 m.

Parcela 2: 03°59'47,1" S; 69°53'39,4" W Alt. 128 m.

Varillal Inundable

Parcela 3: 04°00'19,6" S; 69°53'39,4" W. Alt. 111m.

Parcela 4: 04°00'45,5" S; 69°53'44,5" W. Alt 117 m.

3.2.2 Recolección de datos

Se muestrearon cuatro parcelas de 1 Ha cada una, dos ubicadas en zona de tierra firme y dos en zona inundable, en cada una de ellas se ubicaron cinco troncos caídos en diferentes estado de descomposición, para un total de 20 en la zona de muestreo, en cada tronco se tomaron cinco plots o unidades de muestreo de 10 cm², para un total de 100 plots para el muestreo general, todas ellas seleccionadas al azar.

El material biológico fue secado temporalmente al sol y almacenado en bolsas de papel rotuladas y separadas por parcela. Los especímenes fueron determinados con ayuda de claves especializadas para musgos (Churchill, 1994) y hepáticas (Gradstein & Costa, D. P., 2003, y Gradstein & Ilkiu-Borges, 2009) y almacenadas en el herbario nacional de Colombia (COL).

3.2.3 Análisis de Datos

Se realizaron matrices de presencia- ausencia para el muestreo en general, por tipo de zona muestreada y por parcela, con base en ellas se realizaron curvas de acumulación de especies, se calculó el índice de diversidad de Shannon, y se realizó la estimación de la riqueza verdadera a través del estimador no paramétrico Boostrap y la similaridad florística mediante el empleo del coeficiente de la similaridad de Jaccard; para cuantificar la estructura de la comunidad se empleó la frecuencia con que se encontraba una especie, dado que por el diminuto tamaño de numerosas especies es difícil medir la abundancia de las mismas. Los programas empleados para realizar los diferentes estadísticos y mediciones fueron EstimateS (Colwell, 2004) y Past (Hammer, 2010).

3.3 Resultados

Se obtuvieron 729 incidencias de briofitos en los 100 plots de los 20 troncos muestreados para un total de 120 especies —anexo 1— de briófitos registrados —81 hepáticas y 39 de musgos—, 55 géneros y 21 familias, el 99% de los ejemplares fueron identificados hasta un nivel de especie. La flora epixícola fue dominada por hepáticas con el 67,5% de todos los briófitos presentes; la mayoría de las hepáticas fueron foliosas con un alta representatividad de la familia Lejeuneaceae —37,5%—, solo tres especies fueron talosas, *Riccardia regnellii* (Spruce) Gradst, *Pallavicinia lyellii* (Hook.) Gray, y *Symphyogyna podophylla* (Thunb.) Mont. & Ness.

La distribución de la riqueza de especies mostró una alta proporción de familias con pocos géneros y especies, así como también géneros representados por un bajo número de especies. Siete familias —33,3%— y 30 géneros —54,4%— estuvieron representados por una única especie, 12 familias —57,1%— estuvieron representadas por un solo género; dos familias —9,5%— y diez géneros (18,2%) estuvieron representadas por dos especies, la **tabla 3-1**. muestra en mayor detalle la distribución de la riqueza de especies y géneros.

Tabla 3 - 1: Distribución de riqueza de especies en familia y géneros, y distribución de riqueza de géneros en familias en la reserva El Zafire-Amazonas.

| Número de Especies | Familias | | Géneros | | Numero de Géneros | Familias | |
|--------------------|----------|------|---------|------|-------------------|----------|------|
| | # | % | # | % | | # | % |
| 1 | 7 | 33,3 | 31 | 56,4 | 1 | 12 | 57,1 |
| 2 | 2 | 9,5 | 9 | 16,4 | 2 | 4 | 19 |
| 3 - 5 | 7 | 33,3 | 11 | 20 | 3-4 | 2 | 9,5 |
| 6 -10 | 2 | 9,5 | 4 | 7,3 | 5-10 | 2 | 9,5 |
| > 11 | 3 | 14,3 | - | - | >11 | 1 | 4,8 |

El listado del número de especies y géneros por familia, así como el de especies por género se muestran en las **tablas 3-2 y 3-3**. Las familias con el mayor número de especies fueron Lejeuneaceae y Lepizociaceae, a su vez la familia Lejeuneaceae fue la que presentó el mayor número de incidencias con 176 —24,1% de total del muestre—, seguida por las familia Sematophyllaceae y Lepidoziaceae con 86 —11,8%— y 80 —10,9%— incidencias. Por su parte los géneros con mayor riqueza de especies fueron *Syrrophodon* y *Plagiochila*, con nueve y ocho especies respectivamente, en cuanto a la frecuencia en términos de incidencia los géneros más representativos fueron *Riccardia* —61—, *Zoopsisidella* —50—, *Leucobryum* —47—, *Xylolejeunea* —42—, *Trichosteleum* —42— y *Callicostella* —40—. Las especies con mayor representatividad o número de incidencias fueron *Riccardia regnellii* —61—, *Zoopsisidella integrifolia* —50—, *Xilolejeunea crenata* —42—, *Trichosteleum papillosum* —38—, *Leucobryum martianum* —37—, *Callicostella pallida* —35— y *Semathopillum subsimplex* —35—, la **figura 3-1** muestra la distribución de la abundancia de las especies muestreadas.

Los resultados obtenidos en cuanto a la riqueza específica de la Reserva El Zafire, son altamente representativos (87,3%), al compararlos con el estimador no paramétrico Bootstrap, el cual indica que en la zona se estima un total de 137 especies de las 120 encontradas, la **figura 3-2** muestra la curva de acumulación de especies para la totalidad del muestreo y el resultado del estimador Bootstrap. Para el muestreo total el índice de Shannon indica una diversidad de 4.0, lo que sugiere una zona altamente diversa.

Tabla 3 - 2: Riqueza de familias para la reserva el Zafire, Amazonas.

| FAMILIA | GÉNEROS | ESPECIES |
|------------------|-----------|------------|
| Lejeneaceae | 18 | 45 |
| Lepidoziaceae | 5 | 13 |
| Pilotrichaceae | 5 | 6 |
| Sematophyllaceae | 4 | 5 |
| Hypnaceae | 3 | 3 |
| Calypogeaceae | 2 | 4 |
| Lophocoleaceae | 2 | 4 |
| Pallaviciniaceae | 2 | 2 |
| Calymperaceae | 2 | 12 |
| Acrobolbaceae | 1 | 1 |
| Aneuraceae | 1 | 1 |
| Cephaloziaceae | 1 | 3 |
| Plagiochilaceae | 1 | 8 |
| Fissidentaceae | 1 | 3 |
| Leucobryaceae | 1 | 2 |
| Leucomiaceae | 1 | 1 |
| Neckeraceae | 1 | 1 |
| Octoblepharaceae | 1 | 3 |
| Phyllocladaceae | 1 | 1 |
| Stereophyllaceae | 1 | 1 |
| Thuidiaceae | 1 | 1 |
| TOTAL | 55 | 120 |

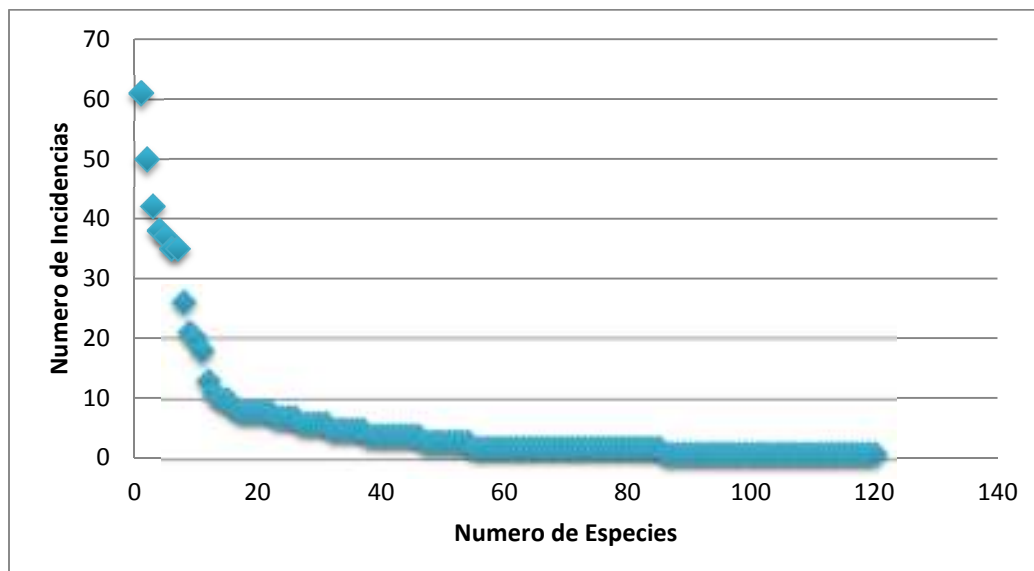
Figura 3 - 1: Distribución de la abundancia de las especies basado en el muestreo total.

Tabla 3 - 3: Riqueza de géneros para la reserva el Zafire, Amazonas.

| GÉNEROS | ESPECIES |
|--------------------------------|------------|
| Syrrhopodon | 9 |
| Plagiochila | 8 |
| Lejeunea | 7 |
| Ceratolejeunea | 6 |
| Cheilolejeunea | 5 |
| Micropterygium | 5 |
| Archilejeunea | 4 |
| Cololejeunea | 4 |
| Drepanolejeunea | 4 |
| Odontonchismas | 3 |
| Bazzania | 3 |
| Telaranea | 3 |
| Calymperes | 3 |
| Fissidens | 3 |
| Octoblepharum | 3 |
| Calypogeia | 2 |
| Mnioloma | 2 |
| Lopholejeunea | 2 |
| Prionolejeunea | 2 |
| Pycnolejeunea | 2 |
| Cryptolophocolea | 2 |
| Lophocolea | 2 |
| Leucobryum | 2 |
| Callicostella | 2 |
| Trichosteleum | 2 |
| ∑ Géneros con una sola especie | 30 |
| Total | 120 |

La zona de tierra firme tuvo un total de 82 especies, 46 géneros y 20 familias, 30 géneros estuvieron representados por una única especie, por su parte el número de familias representadas por un único género y una única especie fue de 12 y nueve respectivamente. La zona inundable con un total de 86 especies pertenecientes a 43 géneros y 19 familias tuvo 24 géneros representados por una única especie, las familias representadas por un único género y una única especie fueron de 12 y seis respectivamente. La **tabla 3-4** muestra en mayor detalle la riqueza de especies, familias y géneros por parcela de muestreo.

Las **figuras 3-3 y 3-4** muestran las curvas de acumulación de especies y la riqueza estima, mediante el estimador no paramétrico Bootstrap, tanto para las dos zonas como para la cuatro parcelas respectivamente, así mismo la **tabla 3-5** muestra el número de especies real y estimadas y el porcentaje de representatividad tanto para zonas como para parcelas, en todos los casos se identifica una representatividad mayor o igual al 83%, lo que sugiere un buen muestreo y permite la comparación entre ellos. El número de especies por tronco fue altamente variado, con un valor máximo de 34 y un valor mínimo de 11, con un promedio de 20 especies, en la parcela uno el valor promedio de especies por tronco fue de $23,4 \pm 7,3$, para la parcela dos fue de $18 \pm 6,2$, para la tres de $18,4 \pm 8,4$ y para la cuatro de $20,4 \pm 3,84$.

De las 120 especies determinadas 48 —40%— estuvieron presentes en las dos zonas, la zona de varillal inundable presento 34 —28,3%— especies exclusivas —22 hepáticas y 12 musgos—, por su parte la zona de tierra firme presentó 38 —31,6%— especies exclusivas —26 hepáticas y 12 musgos—. Los índices de diversidad para ambas zonas y para cada parcela se muestran en la **tabla 3-6**, en todos los casos los resultados indican zonas de alta diversidad, siendo la zona inundable en conjunto más diversa que la zona de tierra firme.

Figura 3 - 2: Curva de acumulación de especies y estimador Bootstrap para la Reserva el Zafire.

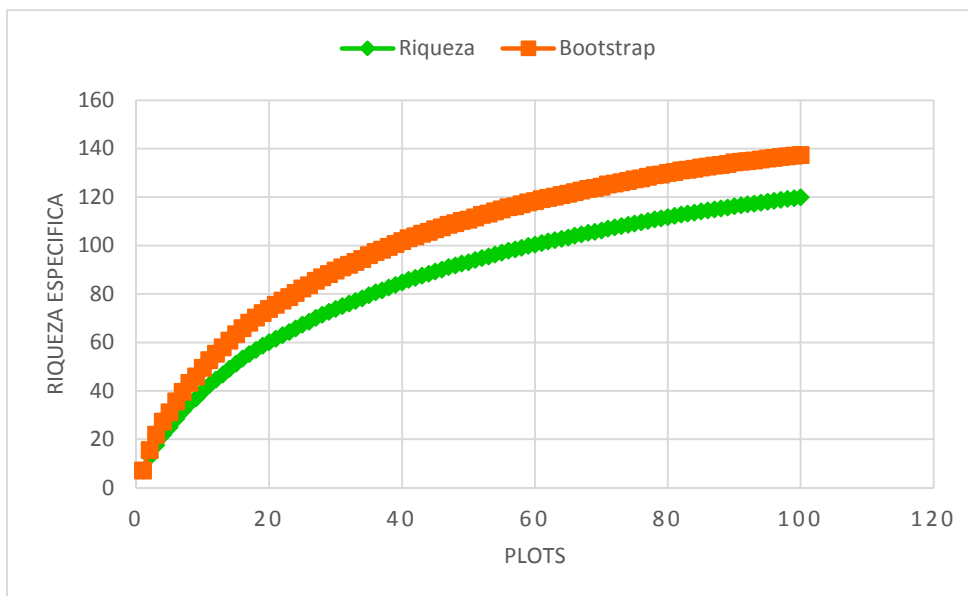


Tabla 3 - 4: Distribución de riqueza de especies en familia y géneros, y distribución de riqueza de géneros en familias para las diferentes parcelas objeto de estudio.

| TIERRA FIRME | | | | | | | |
|--------------------|----------|----|---------|------|-------------------|---------|----|
| Número de Especies | Familias | | Géneros | | Número de Géneros | Familia | |
| | # | % | # | % | | # | % |
| 1 | 9 | 45 | 30 | 65,2 | 1 | 12,0 | 60 |
| 2 | 4 | 20 | 8 | 17,4 | 2 | 5,0 | 25 |
| 3 | 1 | 5 | 1 | 2,2 | 3 | 1 | 5 |
| 4 | - | - | 4 | 8,7 | 4 | 1 | 5 |
| 5 | 1 | 5 | 1 | 2,2 | 5 | 1 | 5 |
| 6 | 3 | 15 | 2 | 4,3 | 6 | - | - |
| 7 | 1 | 5 | - | - | 7 | - | - |
| > 8 | 1 | 5 | - | - | > 8 | - | - |

| INUNDABLE | | | | | | | |
|--------------------|----------|------|---------|------|-------------------|---------|------|
| Número de Especies | Familias | | Géneros | | Número de Géneros | Familia | |
| | # | % | # | % | | # | % |
| 1 | 6 | 31,6 | 24 | 55,8 | 1 | 12,0 | 63,2 |
| 2 | 3 | 15,8 | 7 | 16,3 | 2 | 4,0 | 21,1 |
| 3 | 3 | 15,8 | 6 | 14 | 3 | 2 | 10,5 |
| 4 | 2 | 10,5 | 4 | 9,3 | 4 | - | - |
| 5 | 1 | 5,3 | - | - | 5 | - | - |
| 6 | 1 | 5,3 | 1 | 2,3 | 6 | - | - |
| 7 | 1 | 5,3 | - | - | 7 | - | - |
| > 8 | 2 | 10,5 | 1 | 2,3 | > 8 | 1 | 5,3 |

Del total de las 120 especies identificadas 61 —43 hepáticas y 18 musgos— están en solo una parcela, 32 —22 hepáticas y diez musgos— en dos, 12 —siete hepáticas y cinco musgos— en tres y 15 —nueve hepáticas y seis musgos— ocurren en todas las parcelas, las especies con mayor distribución fueron *Riccardia regnellii*, *Ceratolejeunea cornuta*, *Cololejeunea sicaefolia*, *Lejeunea tarapotensis*, *Xylolejeunea crenata*, *Micropterygium leiophyllum*, *Micropterygium parvistipulum*, *Telaranea diacantha*, *Zoopsidella integrifolia*, *Leucobryum martianum*, *Leucomuim strumosum*, *Octeblapharum albidum*, *Callicostella pallida*, *Acroporium pungens* y *Semathopyllum subsimplex*.

Figura 3 - 3: Curva de acumulación de especies y estimador Bootstrap para las zonas de tierra firme e inundable de la reserva el Zafire

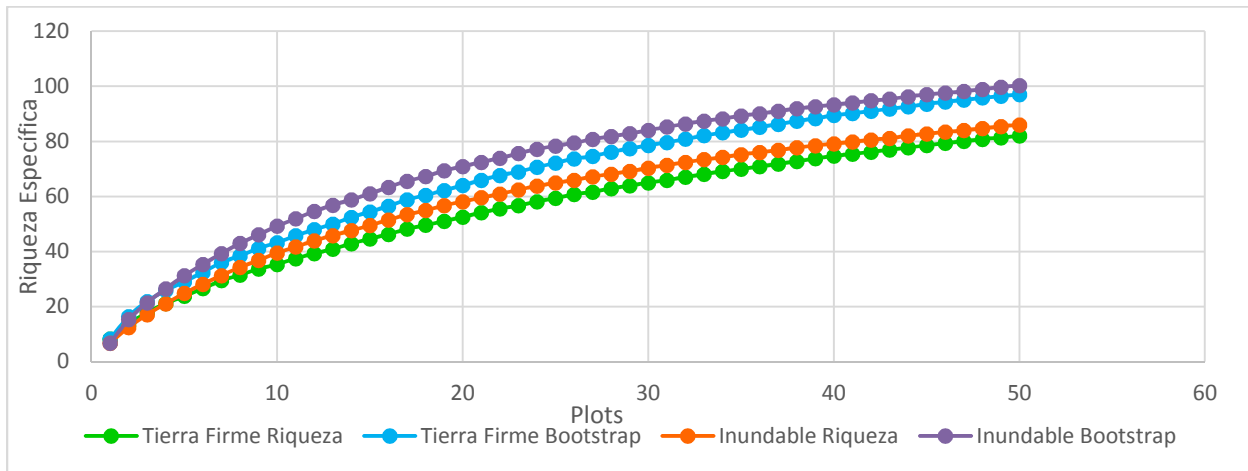


Figura 3 - 4: Curva de acumulación de especies y estimador Bootstrap para las cuatro parcelas objeto de estudio.

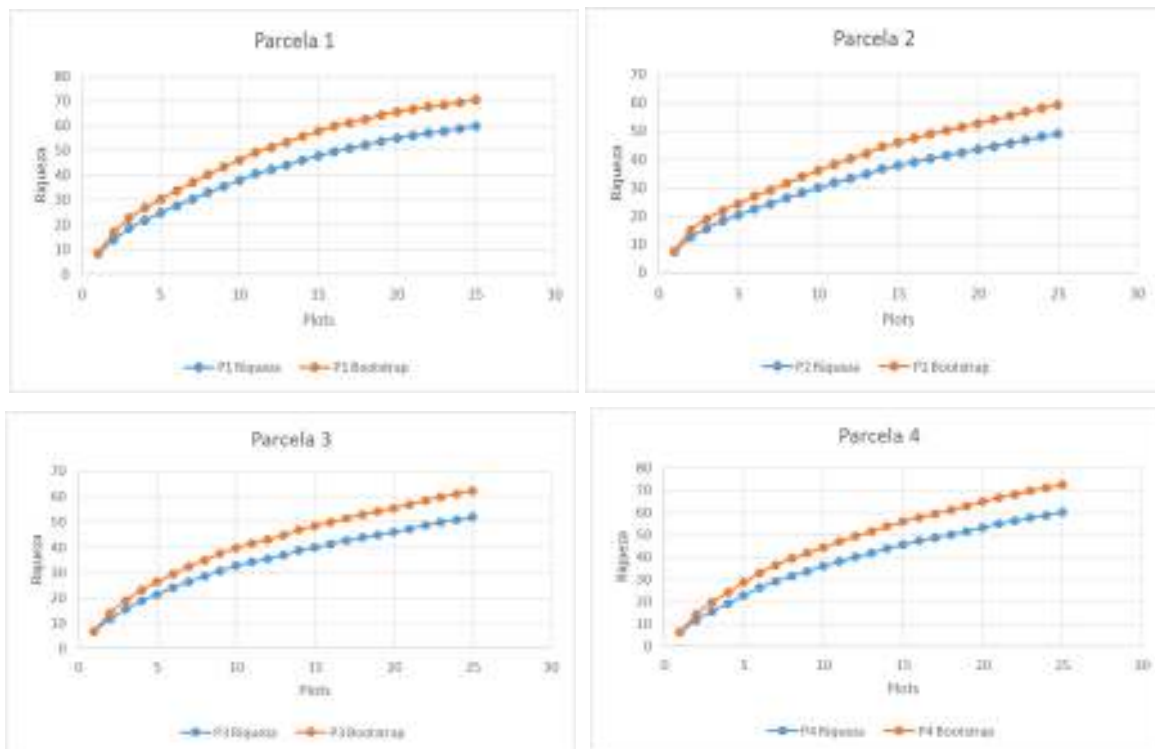


Tabla 3 - 5: Riqueza específica, estimación de especies y representatividad del muestreo para las dos zonas objetos de estudio y cada una de sus parcelas.

| Zona | Riqueza Especifica | Especies Estimadas | Representatividad (%) |
|--------------|--------------------|--------------------|-----------------------|
| Tierra Firme | 82 | 97 | 84,5 |
| Parcela 1 | 60 | 71 | 84,5 |
| Parcela 2 | 49 | 59 | 83,1 |
| Inundable | 86 | 100 | 86,0 |
| Parcela 3 | 52 | 62 | 83,9 |
| Parcela 4 | 60 | 72 | 83,3 |

Tabla 3 - 6: Índice de Shannon calculado para las zonas de tierra firme y varillal inundable, así como para cada una de las parcelas ubicadas en estas zonas.

| ZONA | TIERRA FIRME | | INUNDABLE | |
|---------|--------------|-----------|-----------|-----------|
| Shannon | 3,67 | | 3,93 | |
| ZONA | PARCELA 1 | PARCELA 2 | PARCELA 3 | PARCELA 4 |
| Shannon | 3,6 | 3,3 | 3,5 | 3,7 |

El porcentaje de similitud florística entre las zonas de tierra firme e inundable fue del 40% —Jaccard igual a 0,4—, entre las parcelas muestreadas la mayor similitud fue entre las parcelas uno y dos de tierra firme con un 33% y entre las parcelas dos —tierra firme— y cuatro —inundable— con el mismo porcentaje de similitud, la menor similitud se presentó entre las parcelas uno y cuatro con un valor del 28%.

Se aplicó la prueba de análisis de la varianza de Kruskal Wallis, con el fin de evidenciar si existe o no diferencia significativas entre la riqueza específica de la zona de tierra firme con la de varilla inundable, obteniendo un valor de $\chi^2=0,199$, que contrarrestado con el teórico $\chi^2=3,81$, con un α de 0,05, es menor, por lo tanto se asume que no hay diferencia estadística significativa, de igual forma al hacer el análisis para las cuatro parcelas se obtiene que no hay diferencia significativa en términos de riqueza, al obtener un $\chi^2=3,36$ menor al teórico $\chi^2=7,81$ con tres grados de libertad y el mismo intervalo de confianza.

Al realizar la comparación florística entre las especies en relación a su distribución dentro de cada tronco —laterales o superficie— se encontró que existe una mayor riqueza específica de especies en los costados de los troncos que en su superficie, con un total de

88 especies en la superficie y 93 en los costados, aun así no se evidenció una diferencia estadística en términos de riqueza entre ambas partes; no se observó la tendencia de ninguna familia a determinada área del tronco, sin embargo seis géneros se restringieron a las superficies del tronco, *Tylimanthus*, *Vesicularia*, *Brymela*, *Crossomitrium*, *Lepidopilum* y *Taxithelium*, y seis a los costados, *Colura*, *Lopholejeunea*, *Microlejeunea*, *Lophocolea*, *Pallavicinia* y *Cyclodictyon*. En términos generales 59 especies se restringieron a una sola área o zona del tronco y las 61 restantes se distribuyeron entre ambas partes.

3.4 Discusiones

Este estudio es el primer inventario florístico de briofitos epixícola en Colombia y en la amazonia, se realizó en la reserva el Zafire, Amazonas-Colombia, con un registro de 120 especies muestreadas en 20 troncos caídos, es importante anotar que en el mismo se realiza la adición al catálogo de plantas de Colombia de nuevos registros para el país, la amazonia y Colombia, muchas de las cuales se comparten con Brazil (Gradstein & Costa, D. P., 2003), la Guiana francesa (Gradstein & Ilkiu-Borges, 2009) y el Ecuador (Churchill, 1994).

En el estudio florístico de los dos tipos de bosques de la reserva El Zafire se evidenció una marcada dominancia de la familia Lejeunaceae, representando 37,5 % del total de las especies de briofitos y un 55,5% en las hepáticas muestreadas, la dominancia de la familia ha sido reportada en otros estudios en áreas de bosques lluviosos de tierras bajas Campos *et al.* (2015) con más del 50%, Mota de Oliveira & ter Steege (2013) con 47%, Gradstein (1995 y 2006) con 70% y 75% respectivamente y Richards (1945). Estos resultados muestran y comprueban la amplia adaptabilidad y especialización que tiene la familia entre las hepáticas foliosas (Heinrischs *et al.*, 2007), lo que la convierte en un elemento de gran importancia en la composición y estructura de la flora en el bosque tropical lluvioso (Schuster, 1983).

Otras familias de interés en cuanto a número de especie fueron Lepidoziaceae, Calymperaceae y Plagiochilaceae, las cuales presentaron el mayor número de especies,

por su parte se evidenció la presencia de especies con alta distribución en los dos tipos de bosque evaluados, *Riccardia regnellii*, *Zoopsidella integrifolia*, *Xylolejeunea crenata*, *Leucobryum martianum*, *Trichosteleum papillosum* y *Callicostella papillosa* fueron quienes presentaron la mayor distribución en todo el muestreo.

Los datos de la riqueza específica entre ambos tipos de bosques muestran que no hay una diferencia significativa entre ellos en términos de riqueza, sin embargo se puede hacer una diferenciación en términos de composición florística, ya que ambas zonas solo comparten un 40% de las especies, así mismo es importante anotar que la representatividad del muestreo, medida en relación al estimador de riqueza Bootstrap fue bastante significativa al estar por encima del 83%, siendo un buen estimador dada la robustez estadística del mismo (Toti *et al.*, 2000), resultados similares han sido reportados por Colwell & Coddington (1994) y Bragagnolo & Pinto-da Rocho (2003). En cuanto a la diversidad, y teniendo en cuenta que el índice de Shannon teóricamente puede alcanzar valores muy altos, pero en la práctica no supera valores a cinco (Krebs, 1999) el índice indica un valor alto para la zona en general y para cada uno de los tipos de bosques y parcelas, existiendo una diferencia máxima de 0,4 unidades en el estimador entre dos parcelas, las cuales pueden estar dadas por la dominancia y distribución de algunas especies —capítulo 4—.

En cuanto a la distribución de las especies dentro de los troncos es importante mencionar que los géneros que presentaron restricción a una u otra parte de los troncos, son aquellos que están representados por una o dos especies, lo que puede contribuir en gran medida a su distribución dentro del tronco, a su vez esto se puede deber en gran medida a la afectación que pueden estar generando diferentes patrones microclimáticos dentro de cada tronco tales como cantidad de luz recibida y nivel de humedad, pues se sabe que estos factores afectan la distribución y permanencia de las especies (Vanderpoorten & Goffinet, 2009), estos aspectos serán evaluados con mayor amplitud en el capítulo 4.

Al comparar el presente estudio con el de Campos (2016) se observó que del total de especies identificadas, los troncos caídos en estado de descomposición comparten con troncos vivos 44 especies, de los cuales 15 corresponde a musgos; de las especies compartidas, 16, *Archilejeunea crispistipula*, *A. fuscescens*, *Bazzania hookeri*, *Ceratolejeunea cornuta*, *C. cubensis*, *Cheilolejeunea aneogyna*, *C. holostipa*, *C. rigidula*, *Cololejeunea sicaefolia*, *Metalejeunea cucullata*, *Pycnolejeunea contigua*, *P. macroloba*,

Leucobryum martianum, *Octoblepharum albidum*, *Odontonchismas variavile* y *Sematophyllum subsimplex*, presentan una amplia distribución, encontrándose en todas o casi todas las zonas de altura de los troncos vivos, lo que sugiere una amplia tolerancia de las mismas a cambios en las condiciones microclimáticas y físicas del ambiente y del sustrato, mientras que especies como *Archilejeunea crispistipula*, *Bazzania aurescens*, *Calypogeia tenax*, *Ceratolejeunea ceratantha*, *C. laetefusca*, *Cyclolejeunea luteola*, *Lopholejeunea eulopha*, *Micropterygium leiophyllum*, *M. parvistipulum*, *M. trachyphyllum*, *Mnioloma parallelogramum*, *Plagiochila montagnei*, *Telaranea diacantha*, *Xylolejeunea crenata*, *Callicostella pallida*, *Fissidens steerei*, *Neckeropsis undulata*, *Pilosium chlorophyllum*, *Syrrhopodon leprieurii* y *S. simmondsii*, se restringen a las primeras zonas del tronco, sin alcanzar el dosel del árbol, finalmente son ocho especies las compartidas entre el troncos en descomposición y el dosel: *Ceratolejeunea coarina*, *Cheilolejeunea adnata*, *C. neblinensis*, *Lejeunea phyllobola*, *Mniomalina viridis*, *Octoblepharum pulvinatum*, *Syrrhopodon fimbriatus* y *S. ligulatus*.

Los resultados aquí presentados son congruentes con los de Richards (1945) al evidenciar una marcada dominancia de la familia Lejeuneaceae en este tipo de bosques y una mayor frecuencia de los musgos de tipo pleurocárpicos sobre los acrocárpicos, por su parte al ser comparados con el estudio de Sastre-De Jesús (1992) se encontró una alta riqueza específica, al comparar con las 40 especies registrada por la autora para Puerto Rico con los encontrados en el presente estudio; y con los de Mattila & Koponen (1999) para Tanzania, que registraron 102 géneros en un área considerablemente mayor a la empleada para la ejecución de los muestreos de este trabajo, lo que lleva a inferir que los valores de riqueza de la selva amazónica son considerablemente altos y posiblemente estén subestimados.

4. Estructura y composición de la brioflora de troncos en descomposición en la Reserva El Zafire, Amazonas, Colombia

4.1 Introducción

Los briofitos son un importante componente de la flora de los bosques tropicales, siendo de gran interés en términos de función ecosistémica y riqueza de especies (Goffinet & Shaw, 2009) al participar en la regulación de ciclos como el del agua y la captación y liberación de nutrientes (Vitt & Wieder, 2009).

Uno de los hábitos más comunes de los briofitos en el bosque tropical es el epífita, estando representado por cerca de un 90% de las especies, el 10% restante corresponde a otros sustratos, como barrancos, hojas o troncos caídos (Gradstein & Ilkiu-Borgues, 2009), las especies que presentan forma de vida epífita, responden rápidamente a los cambios ambientales y condiciones atmosféricas (Jácome *et al.*, 2011), los briofitos que presentan este hábito por lo general se encuentran en plantas adultas o caídas y reaccionan directamente a diferentes factores como son: la naturaleza del sustrato, incluido en éste el tipo y estado de la corteza y pH de la misma y patrones microclimáticos, como luz, temperatura y humedad (Rydin, 2009).

Las ramas y árboles caídos que han iniciado su descomposición son muy comunes en la selva tropical, en estos, la celulosa y la lignina, que se encuentran más o menos descompuestas y suavizadas por acción de hongos, absorben mucha agua y ofrecen un sustrato físico y químicamente especializado para los briofitos. En el bosque lluvioso

tropical estos sustratos tienen una densa cubierta de briofitos, que forman comunidades de individuos que se entretajan para formar esteras o tramas (Pócs, 1982) —estos briofitos siguiendo a Bordin (2009) presentan un hábito epífita, sin embargo Magdefrau (1982) los define como epixícolas — en los troncos en descomposición la pérdida de la corteza y el ablandamiento de la albura y el duramen pueden determinar la presencia o ausencia de algunas especies de briofitos y la abundancia de los mismos (Sastre-De Jesús, 1992).

Sastre-De Jesús (1992) y Mattila & Koponen (1999) determinaron que el estado de descomposición del sustrato afecta el porcentaje de abundancia de las especies presentes y determinan en alta medida los tipos de asociaciones formadas entre los diferentes briofitos presentes.

En Colombia se han adelantado algunos estudios en diversidad de briofitos, como los de Cataño-D. *et al.* (2014) donde se comparó la diversidad de la flora briofítica en cuatro turberas del nevado del Tolima según diferentes regímenes hídricos, encontrando que en los cuatro puntos muestreados aunque existía una diferencia en la composición de especies, no lo había en lo que refiere a patrones de diversidad y estructura de las comunidades; Benavides *et al.* (2004 y 2006) realizaron estudios en el bajo Caquetá, encontrando que la proliferación de musgos y hepáticas tienen una alta dependencia al tipo de paisaje y características ambientales del ecosistema donde se desarrollan las especies, y los de Campos *et al.* (2015) en la amazonia colombiana, quienes realizaron el primer inventario completo de epifitas para la amazonia colombiana, comparando la diversidad de la brioflora en cuatro departamentos de la región: Vaupés, Caquetá, Putumayo y Amazonas.

Los estudios anteriormente mencionados sobre mediciones de biodiversidad se han centran en la búsqueda de factores para la caracterización de las comunidades y su comportamiento, tales como parámetros emergentes de las comunidades ecológicas. Sin embargo en las unidades geográficas se encuentran un número variable de comunidades, de tal manera que para entender la diversidad con relación a la estructura del paisaje es necesario hacer una separación de los componentes de la misma, diversidad alfa, beta y gama (Moreno, 2001).

En el presente capítulo tiene como objetivo identificar como se establecen en términos de composición y estructura las comunidades de briofitos de dos bosques de la reserva el Zafire, departamento de Amazonas, sur de Colombia, teniendo en cuenta diferentes variables de tipo microclimático, como luz, temperatura y humedad y físicos del sustrato como pH y estado de descomposición.

4.2 Métodos

El presente estudio se realizó en dos tipos de bosque, tierra firme y varillal inundable, de la selva amazónica del departamento del Amazonas, Colombia, en donde se tomaron muestras biológicas de musgos y hepáticas así como datos ambientales y físicos tanto del sustrato como de las zonas.

4.2.1 Área de estudio

El presente estudio se llevó a cabo en el bosque amazónico de la Reserva El Zafire a una altura promedio de 114 m; la región es caracterizada por la presencia de árboles de hasta 40 m de altura y dominada principalmente por las familias de angiospermas: Fabaceae, Rubiaceae, Melastomataceae, Moraceae, Annonaceae, Araceae, Euphorbiaceae, Clusiaceae, Lauraceae, Arecaceae, entre otras (SINCHI, 2007). Existiendo una marcada diferencia entre los tipos de bosque evaluados, el bosque de tierra firme se caracterizó por la presencia de árboles robustos y un dosel ampliamente cubierto, por su parte en el bosque ubicado en la zona inundable, predominan arboles de pequeña talla, que permiten el paso constante de luz en las horas del día.

Para el estudio se ubicaron cuatro parcelas, dos en zona de tierra firme y dos en zona de varillal inundable, en las siguientes coordenadas:

Tierra Firme

Parcela 1: 03°59'09,9" S; 69°53'26,8" W. Alt. 99 m.

Parcela 2: 03°59'47,1" S; 69°53'39,4" W Alt. 128 m.

Varillal Inundable

Parcela 3: 04°00'19,6" S; 69°53'39,4" W. Alt. 111m.

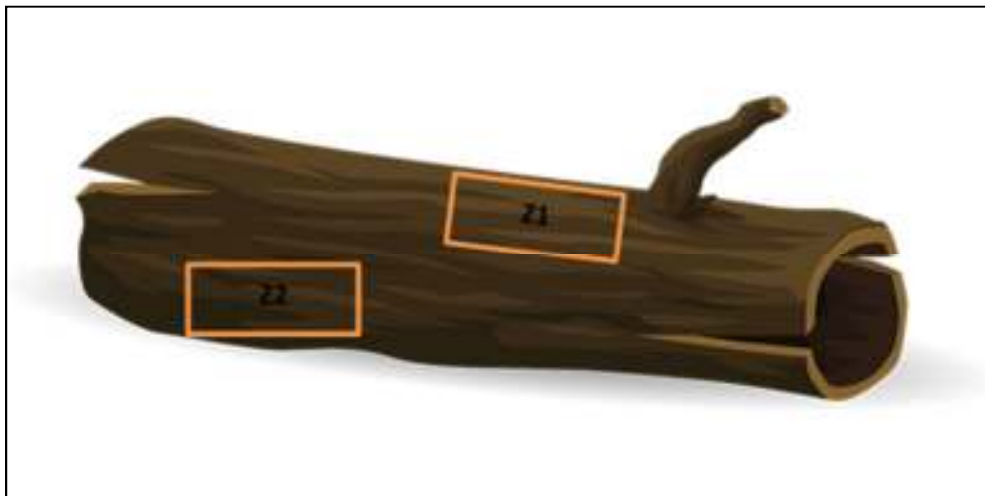
Parcela 4: 04°00'45,5" S; 69°53'44,5" W. Alt 117 m.

4.2.2 Métodos de campo

En la localidad a trabajar se seleccionaron cuatro parcelas de 1 Ha., en sitios que no mostraron signos de intervención antrópica reciente, en cada una de ellas se seleccionaron al azar cinco troncos caídos para un total de 20 troncos.

En cada tronco se realizó una zonificación —figura 4-1—, como guía para determinar la existencia de un patrón de distribución de las especies en el sustrato, cada tronco fue dividido en dos secciones: La primera sección corresponde a la zona superior o más alta del tronco y la segunda sección que corresponde a los costados o laterales.

Figura 4 - 1: Zonificación en los troncos.



Las comunidades de briofitos fueron muestreadas de tal forma que en cada uno de ellos se tomaron cinco muestras con un área de 10 cm² cada una, las cuales corresponden a

un levantamiento (plot), así, para cada tipo de bosque se realizaron 50 levantamientos. Para el presente trabajo se tomaron datos de presencia-ausencia, estimada en la incidencia de las especies en cada plot.

Adicionalmente a cada tronco se le tomaron datos del estado de descomposición, siguiendo la caracterización propuesta por Sastre-De Jesús (1992) —tabla 4-1—, y muestras de la corteza para medir el pH de la misma, en cada parcela se realizaron mediciones de factores ambientales tales como temperatura, porcentaje de humedad y luminosidad a la cuales están sometidos los briofitos.

Todos los especímenes recolectados fueron debidamente almacenados en el Herbario Nacional de Colombia (COL) y determinados hasta especie en un 99%, usando claves especializadas como las de Sharp *et al.* (1994), Churchill & Linares (1997), Uribe & Aguirre (1997), y Gradstein *et al.* (2001), entre otras.

Tabla 4 - 1: Escala utilizada para la caracterización de la textura y estado de descomposición del tronco caído.

| ESCALA | CARACTERÍSTICAS |
|--------|---|
| 1 | Madera dura. Al presionar con un cincel la madera ofrece resistencia. |
| 2 | Madera parcialmente blanda. El cincel penetra menos de 2 cm. |
| 3 | Madera blanda. En cincel penetra sin resistencia más de 2 cm. |

4.2.3 Análisis de datos

Para el análisis de la estructura y riqueza de las comunidades, se empleó la metodología sugerida por Moreno (2001) y Magurran (2004), que permitió estimar la diversidad α y β , abordando los datos desde cuatro ejes fundamentales: riqueza específica, estructura, índices de similitud o disimilitud y análisis de ordenamiento, para lo cual se usaron los programas estadísticos, R statistical (Team, 2014) y PAST (Hammer, 2010).

4.3 Resultados

El estudio de los briofitos epixícolas en la reserva El Zafire, mediante 100 plots en 20 troncos caídos y 729 incidencias, permitió la identificación de 120 especies de briofitos —81 hepáticas y 39 de musgos—, ubicados en 55 géneros y 21 familias. Las familias Lejeuneaceae y Lepidoziaceae fueron las que presentaron el mayor número de especies con 45 y 13 respectivamente. *Syrrophodon*, *Plagiochila* y *Lejeunea* fueron los géneros más representativos con nueve, ocho y siete especies respectivamente. Las especies más comunes fueron *Riccardia regnellii*, *Zoopzidella integrifolia* y *Xylolejeunea crenata*, mientras que en los musgos fueron las especies *Trichosteleum papillosum*, *Leucobryum martianum* y *Callicostella papillosa*, esta información se muestra en mayor detalle en el capítulo 3.

En términos de riqueza entre las dos zonas muestreadas, teniendo en cuenta la relación tronco, número de especies y tipo de bosque, se encontró —mediante un análisis de varianza, ANOVA anidado— que el efecto de bosque genera una diferencia significativa en la riqueza específica de los troncos por zona ($F=4,967$; $p<0.05$) —Figura 4-2—, mientras que el efecto del pH ($F=0.013$; $P=0.9109$), el estado de descomposición del tronco ($F=2.088$; $P=0.1519$) y la ubicación dentro del tronco ($F=0.648$; $P=0.4727$) no son significativos para la variación de la riqueza dentro de los troncos por tipo de bosque, de esta manera los troncos del bosque de tierra firme son más ricos que los de la zona inundable, aunque en términos generales la riqueza entre ambas zonas sea estadísticamente igual.

Para entender qué factor dentro del efecto de bosque contribuye a que la zona de tierra firme presente una mayor riqueza específica en términos de troncos, se evaluó si existen diferencias significativas entre los factores microclimáticos de las zonas, la tabla 4-2 muestra el promedio de los valores de humedad relativa, temperatura y luz para cada bosque. Se encontró que los valores de los tres factores microclimáticos permiten que el efecto de bosque sea diferente para cada zona: temperatura ($F=71.88$, $P<0.05$), luz ($F=313.18$, $P<0.05$), humedad relativa ($F=1569$, $P<0.05$), la figura 4-3 muestra los boxplot para cada una de las variables evaluadas.

Figura 4 - 2: Bloxplot para la diferencia entre la riqueza de especies por tronco entre los dos tipos de bosque.

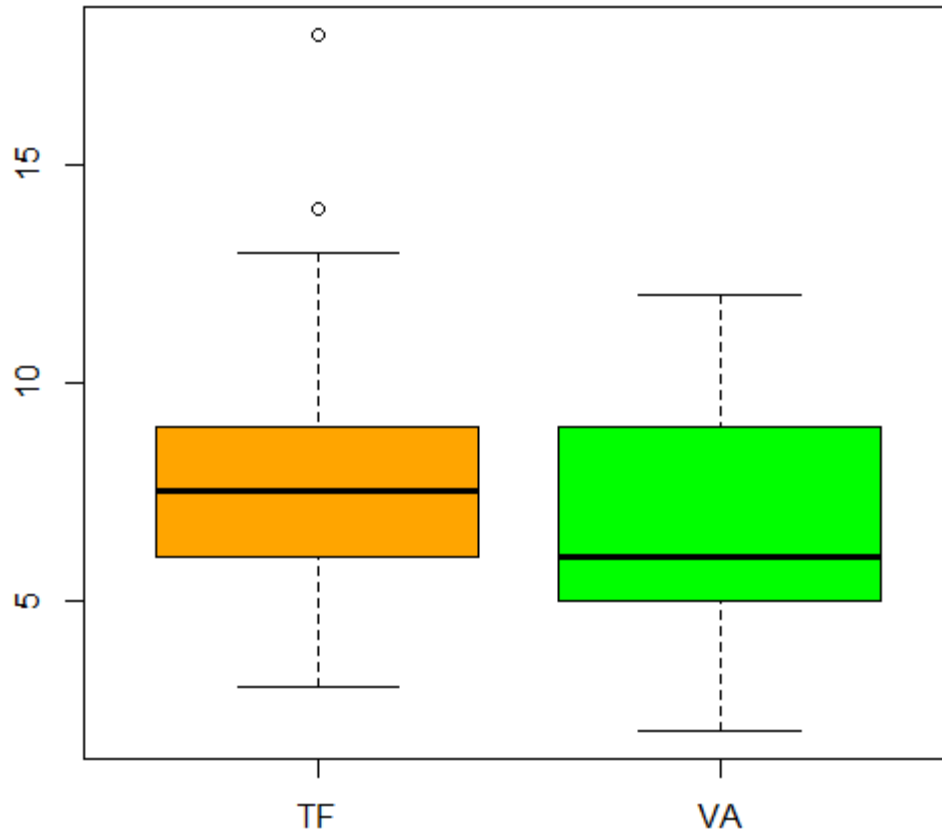


Tabla 4 - 2: Temperatura, humedad relativa e intensidad lumínica promedio, para los dos bosques objeto de estudio.

| Bosque | Temperatura °C | Luz ftm/pi | Humedad Relativa % |
|-------------------|----------------|------------|--------------------|
| Tierra Firme | 24,4 | 69 | 88,7 |
| Varilla Inundable | 24,8 | 223 | 99,9 |

Por su parte se muestra el comportamiento de las variable microclimáticas evaluadas —Figura 4-3 a 4-5— durante un periodo de siete días a intervalos de cada 20 minutos, en ellas se puede observar que para tierra firme los valores de temperatura y humedad relativa son significativamente mayores a los de varillal inundable, mientras que la intensidad

lumínica es considerablemente menor, lo que se debe en gran medida a que la vegetación arbórea de esta zona se caracteriza por presentar un dosel ampliamente abierto y/o expuesto.

Figura 4 - 3: Bloxplot para las variables microclimáticas según tipo de bosque.

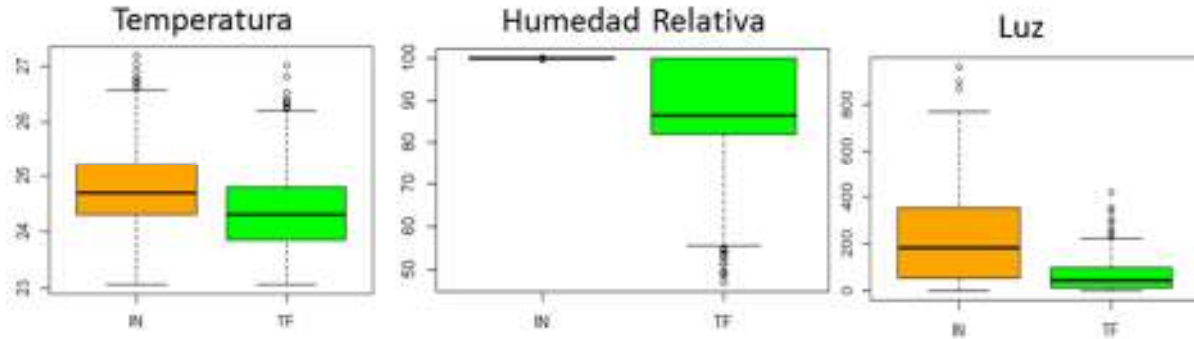


Figura 4 - 4: Comportamiento de la variable microclimáticos temperatura (°C) para las cuatro parcelas objeto de estudio.

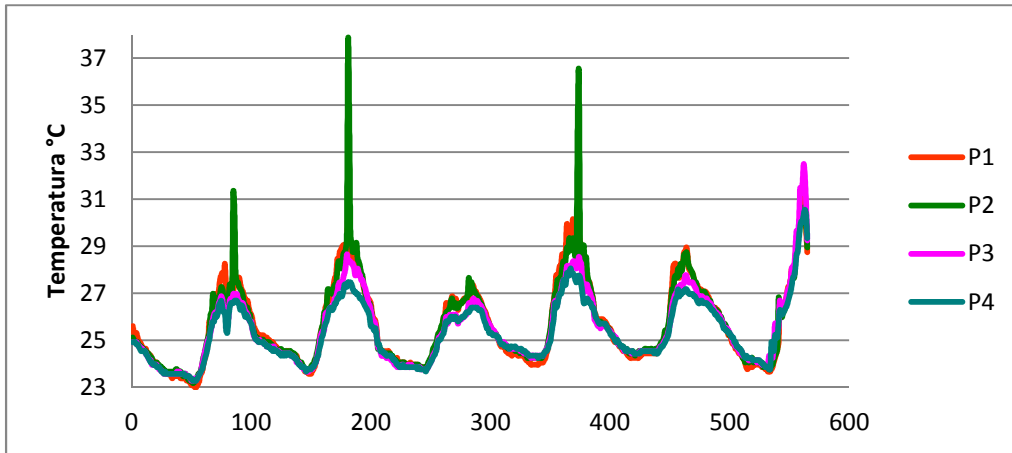


Figura 4 - 5: Comportamiento de la variable microclimáticos porcentaje de la humedad relativa para las cuatro parcelas objeto de estudio.

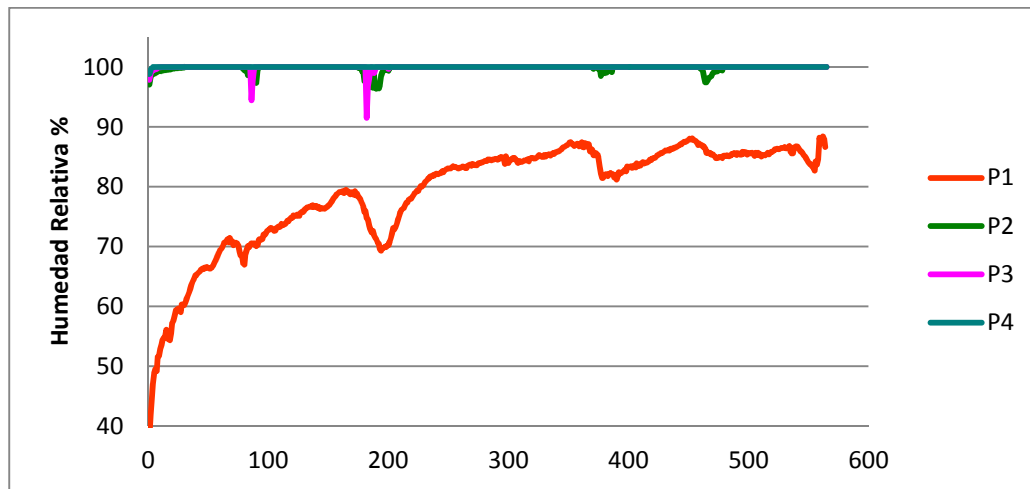
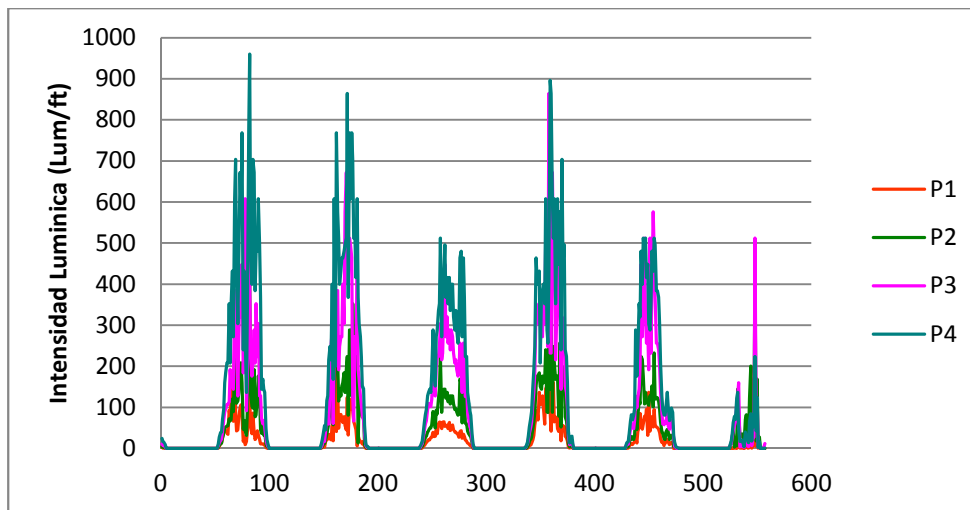


Figura 4 - 6: Comportamiento de la variable microclimática intensidad lumínica Lum/ft² para las cuatro parcelas objeto de estudio.

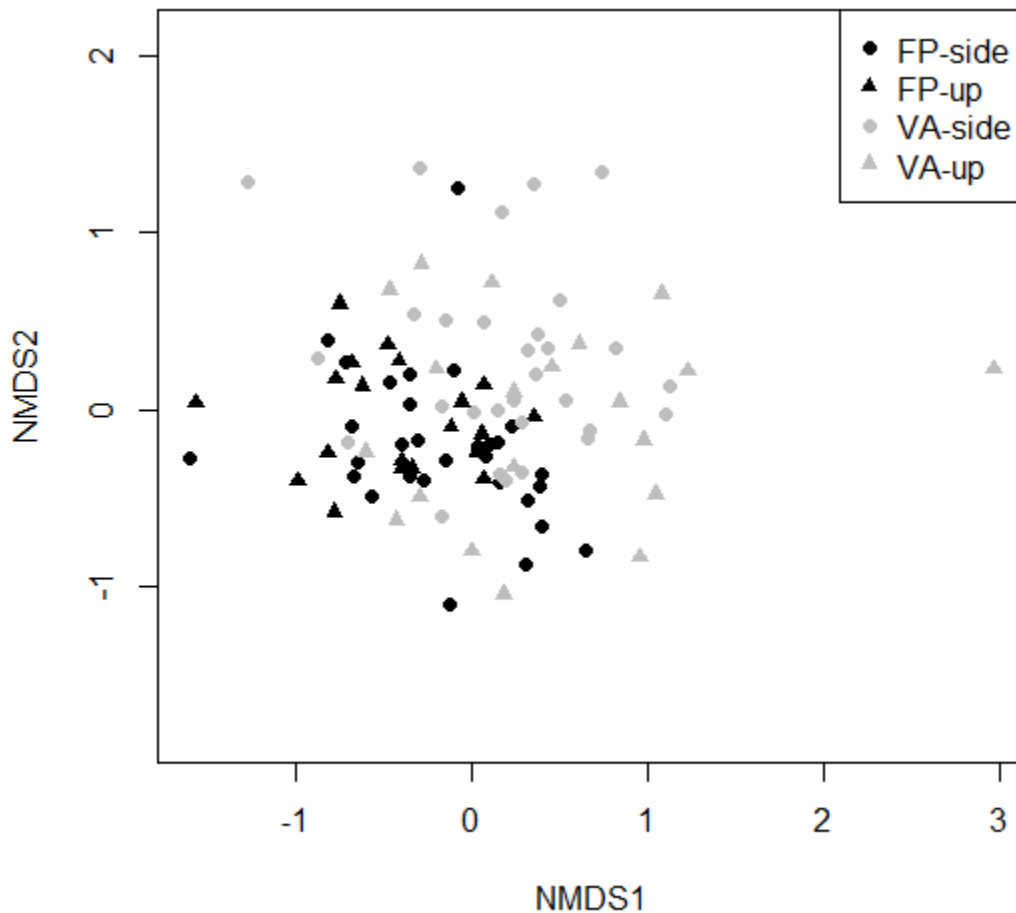


Por su parte se realizó la medición de algunos índices que permiten comparar la diversidad entre ambas zonas, tales como diversidad de Shannon –Tierra Firme (3,67), Varillal inundable (3,93) –, dominancia –Tierra Firme (0,041), Varillal inundable (0,031)–, Simpson –Tierra Firme (0,96), Varillal inundable (0,97) –, y la equidad de Simpson –Tierra Firme (0.48), Varillal inundable (0,59) –, estos resultados indican que ambos bosques son

altamente diversos, sin embargo en diferente medida, lo que se corrobora con la prueba Adonis, donde se encuentra que la diferencia entre la diversidad de ambos bosques es estadísticamente significativa ($F=7,35$; $R^2=0.069$; $P=0,001$) y debida al efecto de bosque, que para el caso esta modelado y direccionado por las variables microclimáticos medidas.

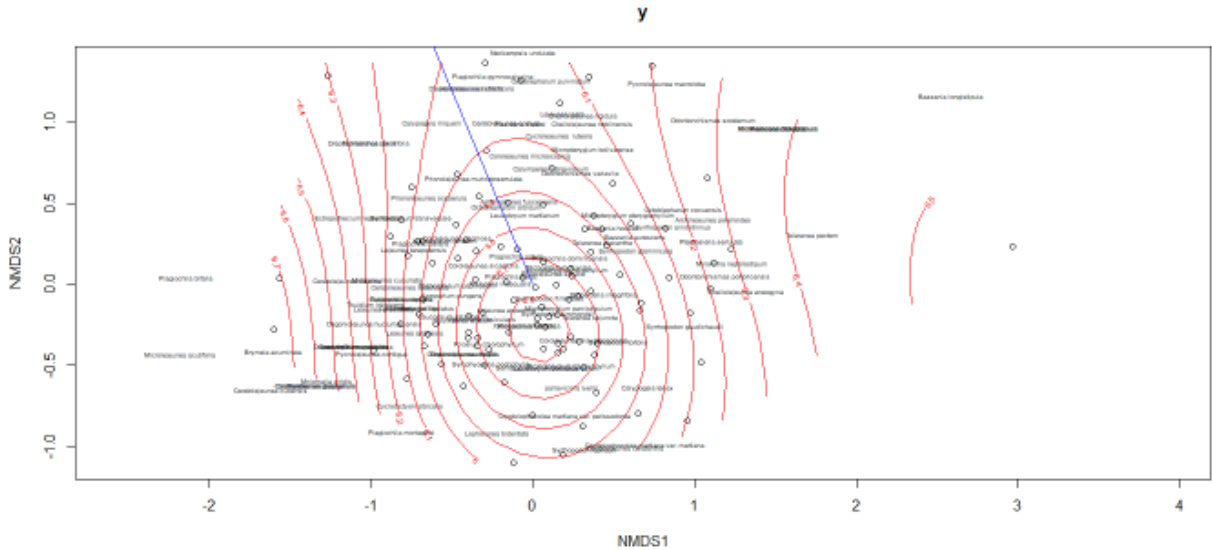
Se realizó un análisis NMDS, con el fin de evidenciar si existía alguna tendencia entre las especies de los dos bosques y su distribución sobre los troncos, observando que no hay un patrón en la distribución de las especies dentro de los bosques o dentro de los troncos Figura 4-7.

Figura 4 - 7: NMDS para la zona de muestreo, relacionando especies, con tipo de bosque y ubicación dentro de los troncos. En negro bosque de tierra firme, en gris varillal inundable.



Aunque se observó que las variables físicas pH y estado de descomposición del tronco no son estadísticamente significativas en la diferenciación de la estructura y composición de las especies de ambos tipos de bosques, se pudo identificar que dichas variables están relacionadas con el comportamiento y distribución de las especies de cada comunidad, de esta manera se identifican como especies de alta tolerancia a cambios en el pH a *Riccardia regnelli*, *Xylolejeunea crenata*, *Zoopsisidella integrifolia*, *Pilosium chlorophyllum*, *Sematophyllum subsimplex*, *Leucobryum martianum*, entre otras, mientras que especies como *Odontoschismas variable*, *Syrhropodon leprieurii*, *Ceratolejeunea cornuta*, *Calypogeia tenax*, *Cheilolejeunea aneogyna*, son más sensibles a cambios en este valor restringiéndose a un pH determinado, Figura 4-8. En relación al estado de descomposición del tronco se observó se relacionan directamente al pH, las especies con rangos amplios de tolerancia al pH se encuentran en troncos en los tres estados de descomposición, mientras que las especies que tiene rango estrecho con respecto al pH, se encontraron en un solo tipo de grado de descomposición.

Figura 4 - 8: Diagrama distribución de las especies en los troncos según su pH.



Para entender en mejor detalle la distribución de las especies en relación al estado de descomposición del tronco se realizó una distribución de las especies, la tabla 4-3, muestra en mejor detalle algunas de las especies que son pineras, colonizan en estados avanzados de descomposición o son generalistas.

Tabla 4 - 3: Distribución de algunas especies según el estado de descomposición del tronco.

| SP PIONERAS | SP GENERALISTAS | SP TARDIAS |
|----------------------------------|-----------------------------------|--------------------------------------|
| <i>Calypogeia miquelii</i> | <i>Riccardia regnelli</i> | <i>Tylimanthus laxus</i> |
| <i>Archilejeunea porelloides</i> | <i>Calypogeia tenax</i> | <i>Odontonchismas variavile</i> |
| <i>Ceratolejeunea guianensis</i> | <i>Odontonchismas variavile</i> | <i>Odontonchismas soratamum</i> |
| <i>Cyclolejeunea luteola</i> | <i>Archilejeunea fuscescens</i> | <i>Cololejeunea clavatopapillata</i> |
| <i>Cheilolejeunea holostipa</i> | <i>Cheilolejeunea neblinensis</i> | <i>Colura sagittistipula</i> |
| <i>Calymperes lonchophyllum</i> | <i>Cololejeunea microscopica</i> | <i>Drepanolejeunea fragilis</i> |
| <i>Fissidens steerei</i> | <i>Lejeunea laetevirens</i> | <i>Drepanolejeunea palmifolia</i> |
| <i>Brymela acuminata</i> | <i>Xylolejeunea crenata</i> | <i>Harpolejeunea stricta</i> |
| | <i>Bazzania aurescens</i> | <i>Syrrhodon gaudichaudii</i> |
| | <i>Plagiochila patula</i> | <i>Syrrhodon hellycophyllum</i> |
| | <i>Isopterygium tenerum</i> | <i>Callicostella merkelli</i> |
| | <i>Leucobryum martianum</i> | |
| | <i>Leucobryum subobtusifolium</i> | |
| | <i>Callicostella pallida</i> | |

Se realizó un diagrama bipartita —Hepáticas Figura 4.-9 y musgos figura 4-10— para evidenciar como el efecto de bosque contribuye a la diferenciación en composición de los tipos de bosques, encontrando que en el caso de las hepáticas se compartieron 33 especies, 22 fueron exclusivas de tierra firme y 26 de varillal inundable, las especies con mayor abundancia fueron *Riccardia regnellii*, *Zoopsisidella integrifolia*, *Xylolejeunea crenata* y *Lejeunea tarapotensis*; en el caso de los musgos, 15 especies se compartieron entre ambos tipos de bosques, y 12 fueron exclusivas tanto para el varillal inundable como para tierra firme, las especies con mayor abundancia fueron *Trichosteleum papillosum*, *Leucobryum martianum*, *Sematophyllum subsimplex*, *Callicostella pallida*, *Pilosium chlorophyllum*

et al., 2015; *Mota de Oliveira & Ter Steege.*, 2013, *Sporn et al.*, 2010), lo que se debe en gran medida al alto número de especies de la familia Lejeuneaceae presentes y su amplio rango de distribución como epifitas, estudios como los de Gradstein (2006) y Zartman (2003) han mostrado que la familia puede corresponder a cerca del 70% de todas las especies de hepáticas presentes.

Aunque ambos bosques presentaron un alto valor de riqueza y diversidad, existe una diferencia estadísticamente significativa entre ellos, que está dada por el efecto de bosque, principalmente por la variación en los cambios microclimáticos tales como intensidad lumínica, humedad relativa y temperatura, esto dado a que las características florísticas de la vegetación arbórea determinan, en alto grado, el paso continuo o restringido de luz y así mismo de las variaciones en la humedad y la temperatura, de tal manera que las variables intensidad lumínica y humedad relativa del ambiente son las que aportan en mayor medida al efecto de bosque que se evidencia en la zona de muestreo de la Reserva el Zafire, tal y como lo soportan los Anova de una vía indicados en los resultados, con las cuales podemos rechazar la hipótesis nula de que no hay diferencias significativas entre la estructuras de las comunidades de briofitos de ambos tipos de bosque (Legendre, P. & Anderson M. J., 1999).

Dicho lo anterior y teniendo en cuenta que las variables climáticas evaluadas son las principales en la modelación y restricción en la distribución de las especies, a lo que se le puede sumar que los briofitos en muchos casos presentan márgenes de tolerancia estrechos a cambios físicos o climáticos de su ambiente (Vanderpoorten & Goffinet, 2009; León-V., 2003), es de esperar que exista una diferenciación tanto en términos de diversidad como de composición florística entre ambos bosques.

En relación a los índices de diversidad, heterogeneidad y equidad estimados, se observa que el bosque varillal inundable, presenta una mayor diversidad y riqueza de especies por tronco, que el bosque de tierra firme, datos que son soportados por el índice de Simpson, el cual va de 0 a 1, donde zonas con alta diversidad presentan valores cercanos a 1 (Kreebs, 1999), como es el presente caso, así mismo sería en este bosque las especies estarían distribuidas de una forma más homogénea y las coberturas de las especies serían más equitativas entre sí, aumentado la probabilidad de obtener una mayor riqueza para la zona (Goliche, 2008).

En relación a la equidad el índice de Simpson indica que la zona de tierra firme presenta una menor equitabilidad (0.48) entre la distribución de sus especies en comparación con el bosque de varillal inundable (0.59), de todas maneras como los resultados están alrededor del 0.5 y los valores del índice oscilan entre 0 y 1, se puede decir que presentan más o menos una uniformidad en la distribución de sus especies, sin que esto implique la ausencia de especies con alta o baja incidencia.

Por su parte se determinó que los factores físicos, pH y estado de descomposición del sustrato no afectan la diversidad y riqueza de las comunidades de briofitos de la reserva El Zafire, sin embargo están participando en la distribución espacial de las especies y probablemente en el tiempo de colonización y sucesión vegetal de los diferentes sustratos. El NMDS, permitió identificar que no hay una preferencia por la ubicación, por parte de las especies dentro de los troncos, y que la comunidad de briofitos del bosque de tierra firme se comporta como si fuese un subconjunto de una más grande, el Bosque de varilla inundable.

5. Conclusiones y recomendaciones

5.1. Conclusiones

En la primera parte de este estudio se presenta el inventario de musgos y hepáticas que crecen sobre troncos en descomposición en la reserva el Zafire, contribuyendo al enriquecimiento de los inventarios florísticos, locales, departamentales y del país, de este modo se registran cinco nuevas especies de briofitos para Colombia, 28 para la amazonia Colombia y 22 para el departamento del Amazonas, en total se realizaron obtuvieron 729 incidencias de las especies, y un total de 120 especies, distribuidas en 55 géneros y 21 familias. El número de especies de hepáticas fue considerablemente mayor al de los musgos (81 y 39 respectivamente), siendo la familia Lejeuneaceae la que presentó la mayor representatividad de todo el muestreo. Las especies más fueron *Riccardia regnellii*, *Ceratolejeunea cornuta*, *Cololejeunea sicaefolia*, *Lejeunea tarapotensis*, *Xylolejeunea crenata*, *Micropterygium leiophyllum*, *Micropterygium parvistipulum*, *Telaranea diacantha*, *Zoopsidella integrifolia*, *Leucobryum martianum*, *Leucomuim strumosum*, *Octeblapharum albidum*, *Callicostella pallida*, *Acroporium pungens* y *Semathopyllum subsimplex*.

En la segunda parte se muestra que el efecto de bosque, dado por la diferenciación entre las variables microclimáticas de cada bosque, humedad relativa, intensidad lumínica y temperatura, permite una diferenciación estadística en términos de estructura en las comunidades de briofitos de la reserva el Zafire, mientras que las variables físicas, pH y estado de descomposición del sustrato permiten una diferenciación composicional, determinando la presencia o ausencia de especies en una zona u otra, dado los estrechos rangos de tolerancia a cambios ambientales de algunas especies.

El efecto de bosque, dado por la variación mesoclimática - humedad relativa, intensidad lumínica y temperatura- de los dos tipos de bosque, permite una diferenciación estadísticamente significativa en términos de estructura en las comunidades de briofitos de la reserva el Zafire.

El efecto de las variables físicas, pH y estado de descomposición del sustrato permiten una diferenciación en composición, determinando la presencia o ausencia de especies en una zona u otra, dado los estrechos rangos de tolerancia a esas condiciones.

5.2. Recomendaciones

Realizar otros estudios donde se evalúe la estructura y composición de las comunidades de briófitos epixícolas, en otras regiones del país.

Evaluar la variación de factores microclimáticos y su impacto sobre las comunidades de briófitos de troncos caídos.

A. Anexo: Lista de Especies

| Especie | Bosque | |
|--------------------------------------|--------------|----------|
| | Tierra Firme | Varillal |
| <i>Tylimanthus laxus</i> | X | |
| <i>Riccardia regnellii</i> | X | X |
| <i>Calypogeia miquelii</i> | | X |
| <i>Calypogeia tenax</i> | X | X |
| <i>Mnioloma nephrostipum</i> | | X |
| <i>Mnioloma parallelogramum</i> | | X |
| <i>Odontonchismas portoricensis</i> | | X |
| <i>Odontonchismas soratamum</i> | | X |
| <i>Odontonchismas variavile</i> | X | X |
| <i>Archilejeunea badia</i> | | X |
| <i>Archilejeunea crispistipula</i> | | X |
| <i>Archilejeunea fuscescens</i> | X | X |
| <i>Archilejeunea porelloides</i> | | X |
| <i>Ceratolejeunea ceratantha</i> | X | |
| <i>Ceratolejeunea cornuta</i> | X | X |
| <i>Ceratolejeunea coarina</i> | X | X |
| <i>Ceratolejeunea cubensis</i> | X | |
| <i>Ceratolejeunea guianensis</i> | X | |
| <i>Ceratolejeunea laetefusca</i> | X | X |
| <i>Cheilolejeunea adnata</i> | X | |
| <i>Cheilolejeunea aneogyna</i> | X | X |
| <i>Cheilolejeunea holostipa</i> | | X |
| <i>Cheilolejeunea neblinensis</i> | X | X |
| <i>Cheilolejeunea rigidula</i> | X | X |
| <i>Cololejeunea clavatopapillata</i> | X | |
| <i>Cololejeunea microscopica</i> | X | X |
| <i>Cololejeunea papillosa</i> | X | |
| <i>Cololejeunea sicaefolia</i> | X | X |
| <i>Colura sagittistipula</i> | | X |
| <i>Cyclolejeunea luteola</i> | X | X |

| | | |
|--|---|---|
| <i>Drepanolejeunea fragilis</i> | X | |
| <i>Drepanolejeunea palmifolia</i> | X | |
| <i>Drepanolejeunea lichenicola</i> | | X |
| <i>Drepanolejeunea polyrhiza</i> | X | |
| <i>Harpolejeunea stricta</i> | | X |
| <i>Lejeunea adpressa</i> | X | |
| <i>Lejeunea asperrima</i> | X | |
| <i>Lejeunea laeta</i> | | X |
| <i>Lejeunea laetevirens</i> | | X |
| <i>Lejeunea sp.</i> | | X |
| <i>Lejeunea phyllobola</i> | X | |
| <i>Lejeunea tarapotensis</i> | X | X |
| <i>Lopholejeunea eulopha</i> | | X |
| <i>Lopholejeunea nigricans</i> | | X |
| <i>Metalejeunea cucullata</i> | X | X |
| <i>Microlejeunea acutifolia</i> | X | |
| <i>Otigoniolejeunea huctumalcensis</i> | X | X |
| <i>Pictolejeunea sprucei</i> | X | X |
| <i>Prionolejeunea scaberula</i> | X | |
| <i>Prionolejeunea muricatoserrulata</i> | X | X |
| <i>Pycnolejeunea contigua</i> | X | |
| <i>Pycnolejeunea macroloba</i> | | X |
| <i>Symbiezidium transversale</i> | X | X |
| <i>Xylolejeunea crenata</i> | X | X |
| <i>Bazzania aurescens</i> | X | X |
| <i>Bazzania hookeri</i> | X | X |
| <i>Bazzania longistipula</i> | | X |
| <i>Micropterygium bolivarense</i> | | X |
| <i>Micropterygium leiophyllum</i> | X | X |
| <i>Micropterygium parvistipulum</i> | X | X |
| <i>Micropterygium pterygophyllum</i> | X | X |
| <i>Micropterygium trachyphyllum</i> | X | |
| <i>Pteropsiella serrulata</i> | | X |
| <i>Telaranea diacantha</i> | X | X |
| <i>Telaranea sejuncta</i> | X | X |
| <i>Telaranea pectem</i> | | X |
| <i>Zoopsidella integrifolia</i> | X | X |
| <i>Cryptolophocolea martiana var. martiana</i> | X | |
| <i>Cryptolophocolea martiana var. perissodonta</i> | X | |
| <i>Lophocolea bidentata</i> | | X |
| <i>Lophocolea liebmanniana</i> | | X |

| | | |
|------------------------------------|---|---|
| <i>pallavicinia lyellii</i> | X | |
| <i>Symphyogyna podophylla</i> | X | X |
| <i>Plagiochila aerea</i> | X | X |
| <i>Plagiochila bifaria</i> | X | |
| <i>Plagiochila dominicensis</i> | X | X |
| <i>Plagiochila gymnocalycina</i> | | X |
| <i>Plagiochila montagnei</i> | X | X |
| <i>Plagiochila patula</i> | X | X |
| <i>Plagiochila rutilans</i> | | X |
| <i>Plagiochila subplana</i> | X | |
| <i>Calymperes erosum</i> | X | |
| <i>Calymperes lonchophyllum</i> | X | |
| <i>Calymperes rubiginosum</i> | | X |
| <i>Syrrhopodon annontinnus</i> | X | X |
| <i>Syrrhopodon fimbriatus</i> | X | X |
| <i>Syrrhopodon graminicola</i> | | X |
| <i>Syrrhopodon gaudichaudii</i> | | X |
| <i>Syrrhopodon hellycophyllus</i> | | X |
| <i>Syrrhopodon leprieurii</i> | X | X |
| <i>Syrrhopodon ligulatus</i> | X | |
| <i>Syrrhopodon simmondsii</i> | X | X |
| <i>Syrrhopodon tortolis</i> | | X |
| <i>Fissidens inaequalis</i> | | X |
| <i>Fissidens diplodus</i> | | X |
| <i>Fissidens steerei</i> | | X |
| <i>Ectropothecium leptochaeton</i> | X | |
| <i>Isopterygium tenerum</i> | X | X |
| <i>Vesicularia vesicularis</i> | | X |
| <i>Leucobryum martianum</i> | X | X |
| <i>Leucobryum subobtusifolium</i> | X | X |
| <i>Leucomium strumosum</i> | X | X |
| <i>Neckeropsis undulata</i> | | X |
| <i>Octoblepharum albidum</i> | X | X |
| <i>Octoblepharum cocuensis</i> | | X |
| <i>Octoblepharum pulvinatum</i> | | X |
| <i>Brymela acuminata</i> | X | |
| <i>Callicostella merkelli</i> | X | |
| <i>Callicostella pallida</i> | X | X |
| <i>Crossomitrium patrisiae</i> | X | |
| <i>Cyclodictyon albicans</i> | X | |
| <i>Lepidopilum arcuatum</i> | X | |

| | | |
|---------------------------------|---|---|
| <i>Mniomalia viridis</i> | X | |
| <i>Acroporium pungens</i> | X | X |
| <i>Sematophyllum subsimplex</i> | X | X |
| <i>Taxithelium planum</i> | X | |
| <i>Trichosteleum fluviale</i> | X | X |
| <i>Trichosteleum papillosum</i> | X | X |
| <i>Pilosium chlorophyllum</i> | X | X |
| <i>Thuidium involvens</i> | X | |

6. Bibliografía

Bates, J. W. (2000). Mineral nutrition, substratum ecology, and pollution. En a. J. Shaw, & b. Goffinet (edits.), *bryophyte biology* (vol. 1, pp. 248-311). United Kingdom: university cambridge press.

Benavides, J. C., Idarraga, A., & Álvarez, E. (2004). Bryophyte diversity patterns in flooded and tierra firme forests in the Araracuara region, Colombian Amazonia. *Tropical bryology*, (25), 117-126.

Benavides, J. C., Duque M., A. J., Duivenvoorden, J. F., & Cleef, A. M. (2006). Species richness and distribution of understory bryophytes in different forest types in Colombian Amazonia. *Journal of bryology*, (28), 182-189.

Bernal, R., S.R. Gradstein & M. Celis. (2016). *Catálogo de Plantas y Líquenes de Colombia*. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. Catalogoplantascolumbia.unal.edu.co

Bragagnolo, C. & Pinto da Rocha. (2003). Diversidade de Opiliones do Parque Nacional da Serra dos Órgãos. Rio de Janeiro. Brasil (Arachnida: Opiliones). *Biota Neotropica*, 3(1).

Bordin, J. (2009). Briófitas. São Paulo: Instituto de Botânica: Núcleo de Pesquisa em Biologia. Pp. 1-20.

Calzadilla, E. & Churchill, S. (2014). *Glosario Ilustrado para Musgos Neotropicales*. Missouri Botanical Garden. St. Louis, Missouri, U.S.A.

Campos, L. V., Uribe-M, J., & Aguirre-C, J. (2008). Santa María, Líquenes, Hepáticas y Musgos. Serie de Guías de Campo del Instituto de Ciencias Naturales, (3).

Campos, L. V., Gradstein R., Uribe, J. & Ter Steege, H. (2014). Additions to the Catalogue of Hepaticae of Colombia II. *Cryptogamie, Bryologie*, 35(1), 77-92.

Campos, L. V., Ter Steege, H., & Uribe, J. (2015). The Epiphytic Bryophyte Flora of the Colombian Amazon. *Caldasia*, 37(1), 47-59.

Cataño-D., E., Uribe, J., & Campos, L. V. (2014). Diversidad de Hepáticas y Musgos en Turberas del Nevado del Tolima, Colombia. *Caldasia*, 36(2), 217.

Churchill, S. P. & Linares, E. (1997). *Prodromus Bryologidae Novo-Granatensis: Introduccion a la Flora de Musgos de Colombia*. Instituto de Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional, Colombia.

Churchill, S. P. (1994). *The Mosses of Amazonian Ecuador*. Aarhus University Press.

Churchill, S. (2016). Musgos. En: Bernal, R., S.R. Gradstein & M. Celis. *Catálogo de Plantas y Líquenes de Colombia*. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. [Catalogoplantascolumbia.unal.edu.co](http://catalogoplantascolumbia.unal.edu.co)

Colwell, R. K. (2004). EstimateS. Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 7. User's Guide and application at: <http://vicerpy.eed.uconn.edu/estimates>.

Colwell, R. K. (2009). *Estimates 8.2 user's guide*. Department of ecology & evolutionary biology, University of Connecticut, Storrs.

Colwell, R. K. & Coddington (1994) Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Phil.Trans. Royal Soc.* 345, 101-118.

Frahm, J. P. & Gradstein, S. R. (1991). An Altitudinal Zonation of Tropical Rain Forests Using Bryophytes. *Journal of Biogeography*, 669-678.

Frahm, J. P. (2003). Manual of Tropical Bryology. *Tropical Bryology*, 23, 39-57.

Glime, J. M. (2007). Bryophyte Ecology. En J. M. Glime. Ebook Sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologist.

Gradstein, S. R. (2006). The lowland cloud forest of French Guiana: a liverwort hotspot. *Crytogamie. Bryologie*, 27(1), 141-152.

Gradstein, S. R., Churchill, S. P., & Salazar-A., N. (2001). Guide to the bryophytes of tropical america (vol. 86). New York: Board.

Gradstein, S. R. (1992). Vanishing tropical rain forest and environment for bryophytes and lichens. In *Bryophytes and Lichens in a Changing environment*, edited by Jeffrey W. Bates and Andrew M. Farmer.

Gradstein, S. R. & Uribe, J. (2016). Hepáticas. En: Bernal, R., S.R. Gradstein & M. Celis. *Catálogo de plantas y líquenes de Colombia*. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. Catalogoplantascolumbia.unal.edu.co

Gradstein, S. R. & Ilkiu-Borges, A. L. (2009). Guide to the Plants of Central French Guiana, Part IV. Liverworts.

Goffinet, B. & Shaw, A. J. (2009). *Bryophyte biology*. (Second edition ed.). New York, United States of America: Cambridge University Press.

Hammer, K. C. (2010). Past. Natural History Museum. University of Oslo.

Heinrichs, J. Hentschel, J. Wilson, R. Feldber, K. & Scheider, H. (2007). Evolution of leafy liverworts (Jungermanniide, Marchantiophyta): estimating divergence times from

chloroplast DNA sequences using penalized likelihood with integrate fossil evidence. *Taxon*, 31-44.

Jácome, J., Gradstein, S. R., & Kessler, M. (2011). Responses of a biological communities to simulated climated change in the tropics. En Z. Tuba, N. G. Slack, & L. R. Stark (edits.), *Change, Bryophytes Ecology and Climate* (págs. 191-210). New York: Cambridge University Press.

Krebs, c. (1999) *Ecological methodology* (2da. Edition), Adison wesley, Longman. United States of America.

León-V., Y., Engwald, S. & Proctor, M. (2006). Microclimate, Light Adaptation and desiccation tolerance of epiphytic bryophytes in two Venezuelan cloud forests. *Journal of biogeography*, 33, 901-913.

Mägdefrau, K. (1982). Life-forms of bryophytes. In *bryophyte ecology* (pp. 45-58). Springer Netherlands.

Magurran, A. E. (1989). *Diversidad ecológica y su medición*. Barcelona, España, Ediciones vedra.

Magurran, a. E. (2004). *Measuring biological diversity*. United kingdom: Blackwell.

Mattila, P., & Koponen, T. (1999). Diversity of bryophyte flora and vegetation on rotten wood in rain and montane forests of northeastern Tanzania. *Tropical bryology*, 16, 139-164.

Mota de Oliveira, S. & ter Steege. H. (2013), Floristic overview of the epiphytic bryophytes of terra firme forests across the Amazon basin. *Acta Botanica Brasilica*. SciELO Brasil.

Moreno, C. E. (2001). *Métodos para medir la biodiversidad* (vol. 1). Zaragoza: M&T-Manuales y tesis sea.

Pinzón, M., Linares, E. L., & Uribe-M, J. (2003). Hepáticas del medio Caquetá (Amazonia Colombiana). *Caldasia*, 297-311.

Pócs, t. (1982). Tropical forest bryophytes. En A. J. Smith (ed.), *Bryophyte ecology* (págs. 59-104). London: Chapman & Hall.

Richards, P. W. (1954). Notes on the bryophyte communities of lowland tropical rain forest, with special reference to moraballi creek, British Guiana. *Vegetatio*, 5(1), 319-328.

Richards, P. W. (1984). The ecology of tropical forest bryophytes. En R. M. Schuster (ed.), *New manual of bryology*. (págs. 1233-1270). Nichinan: Hattori Botanical Laboratory.

Ruiz A., C. A., & Aguirre-C., J. (2004). Distribución de la brioflora en el gradiente vertical (suelo-dosel) y la selectividad de hábitats en Tarapacá (Amazonas, Colombia). *Tropical bryology*, 25, 81-96.

Ruiz-A., C. A., & aguirre-C., J. (2004a). Las comunidades de briófitos y su relación con la vegetación fanerogámica (tipos de paisaje) en Tarapacá (Amazonas– Colombia). *Caldasia*, 1(26), 65-78.

Ruiz, C., Aguirre-C., J., & Rangel-CH., J. O. (2008). Un estudio de caso: La riqueza de musgos de Tarapacá (Amazonas-Colombia). (J. O. Rangel-CH., ED.) Colombia: diversidad biótica: riqueza y diversidad de los musgos y líquenes en Colombia., 6, 89-97.

Rydin, K. (2009). Population and community ecology of bryophytes. En B. Goffinet, & A. J. Shaw (edits.), *Bryophyte biology* (págs. 393-444). New York: cambridge university press.

Sastre-de Jesús, I. (1992). Estudios preliminares sobre comunidades de briofitas en troncos en descomposición en el bosque subtropical lluvioso de puerto rico. *Tropical bryology*, 6, 181-191.

SINCHI. (2007). Balance anual sobre el estado de los ecosistemas y el ambiente de la amazonia colombiana 2006. Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI. Bogotá.

SINCHI. (2010). Monitoreo de los bosques y otras coberturas de la Amazonia Colombia, periodo 2002. Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas

Sharp, A.J., Crum, H. & Eckel, P.M. 1994. The moss flora of Mexico. Part one: Sphagnales to bryales. Part two: Orthotrichales to polytrichales. Mem. New York bot. Gard. 69: 1-1113.

Sporn, S. G., Bos, M. M., Hoffstätter-müncheberg, M., Kessler, M., & Gradstein, S. R. (2009). Microclimate determines community composition but not richness of epiphytic understory bryophytes of rainforest and cacao agroforests in Indonesia. *Functional plant biology*, 36(2), 171-179

Sporn, S. G., bos, M. M., kessler, M., & Gradstein, S. R. (2010). Vertical distribution of epiphytic bryophytes in an Indonesian rainforest. *Biodiversity and conservation*, 19(3), 745-760.

Uribe, J. & Aguirre, J. (1997). Clave para los géneros de hepáticas de Colombia. *Caldasia*, 19(1-2), 13-27.

Uribe M., J. (2006). Type studies of *Frullania* subgenus *Meteoriosis* (Hepaticae). V. *Frullania dulimensis* sp. nov. from Colombia. *Crytogamie. Bryologie*, 27(3), 309-312.

Vanderpoorten, A., & Goffinet, B. (2009). Introduction to bryophytes. New York: Cambridge University press.

VanDunné, H. J. F. (2001). Establishment and development of epiphytes in secondary tropical rain forests. Amsterdam: Universiteit van Amsterdam, 123.

Vargas-R., D. L., & Morales-P., M. E. (2014). Hepaticae of the municipal natural park of "Robledales de Ripacoque" in Boyacá-Colombia. *Universitas Scientiarum*, 19(3), 201-211.

Vitt, D. H., & Wieder, R. K. (2009). The structure and function of bryophyte-dominated peatlands. En b. Goffinet, & j. Shaw (edits.), *bryophyte biology* (págs. 357-391). New York: Cambridge University press.

Wei, Y.-M., He, Q., Gradstein, S. R., Campos, L. V. & Zhu, R.-L. (2013). Notes on Early Land Plant Today. 46. Transfer of *Vitalianthus urubuensis* (Marchantiophyta, Lejeuneaceae) to *Cheilolejeunea*. *Phytotaxa*, 152(1), 50-52.