

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE CHIRIQUÍ
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y EXACTAS
ESCUELA DE BIOLOGÍA

**DIVERSIDAD DE BRIOFITOS CORTICÍCOLAS RELACIONADA CON LA
ESTRUCTURA VERTICAL Y MICROCLIMA EN EL PARQUE
INTERNACIONAL LA AMISTAD**

IRIS LISSETH FOSSATTI ADAMES

4-755-1192

**Trabajo de graduación presentado a la Facultad de
Ciencias Naturales y Exactas como requisito parcial
para obtener el título de Maestría en Biología con
Especialización en Biología Vegetal**

DIRECTOR

Doctor: Ángel Raimundo Benítez Chávez

PROFESORES ASESORES

Doctora: Diana Carolina Gómez

Magister: Osiris Murcia

Magister: Pedro Caballero

DAVID, CHIRIQUÍ, REPÚBLICA DE PANAMÁ 2018

DEDICATORIA

A todas esas personas importantes en mi vida, que hicieron todo para que pudiera lograr mis sueños ¡Mi familia...!!

-No tendremos una sociedad si destruimos el medio ambiente. -Margaret

Mead.

PR35T402

AGRADECIMIENTOS

A mis asesores, Doctor Ángel Benítez, por compartir conocimiento, brindarme apoyo, voz de aliento y confianza de desarrollar esta investigación en conjunto.

A la Doctora Diana Gómez, Magister Osiris Murcia y Pedro Caballero por su ayuda y apoyo brindado para poder culminar este proceso.

A la Secretaria Nacional de Ciencia, Tecnología e Innovación (SENACYT) por financiar mis estudios en el Programa de Maestría en Biología con Especialización en Biología Vegetal.

Al coordinador, asistentes y docentes que participaron en el Programa de Maestría en Biología con Especialización en Biología Vegetal que ofrecieron su apoyo, conocimiento y sugerencias para el desarrollo de esta investigación.

A los encargados del Herbario UCH de la Universidad Autónoma de Chiriquí, por las instalaciones y equipo para el procesamiento de las muestras.

A la profesora Clotilde Arrocha por sus consejos, apoyo en los momentos difíciles y por facilitar la literatura necesaria para realizar esta investigación.

A Calixto Rodríguez por su apoyo, ayuda y conocimiento en escalada de árboles, que sin la misma no hubiera podido realizar esta investigación

A la Autoridad Nacional del Ambiente (ANAM) y a los guarda parques del PILA por todo el apoyo brindado.

A aquellos compañeros y amigos, que me brindaron esas palabras de aliento y apoyo en los momentos que lo necesité.

A todas esas personas que prestaron su carro, hicieron de chofer, fueron asistentes de campo, dieron palabras de apoyo cuando las cosas estaban mal en campo, dieron ideas para solucionar los problemas y por todo, entre ellas, Juan Alberto Tapia, Deiris Fossatti, Calixto Rodríguez y su padre Antonio Rodríguez.

A la Dra. Elena Reiner-Drhewald, Doctor Robert Gradstein, investigadores extranjeros que colaboraron con la investigación, proporcionando literatura, identificando o confirmando algunas muestras.

A aquellas personas que son mi fuerza para seguir adelante, mi familia, Jorge Fossatti, Albertina Adames, Eilyn Fossatti y Edwin Fossatti, quienes han estado conmigo en las altas y bajas durante todo este proceso, por ser el pilar fundamental en todo lo que soy, en toda mi educación, tanto académica, como de la vida, por su incondicional apoyo perfectamente mantenido a través del tiempo.

Y a Dios, ya que sin él nada de esto había sido, por darme las fuerzas para seguir en momentos difíciles

ÍNDICE GENERAL

I. RESUMEN	1
II. INTRODUCCIÓN	3
III. FUNDAMENTACIÓN TEÓRICA	6
1. Parque Internacional La Amistad (PILA)	6
1.1 Amenazas para el PILA	10
2. Diversidad de Briofitos	11
2.2 Importancia de los briofitos en el ecosistema	12
3. Distribución Vertical	14
4. Efectos del microclima sobre los briofitos	16
IV. MATERIALES Y MÉTODOS	20
1. Descripción del área de estudio	20
2. Diseño y recolección de datos	21
3. Trabajo en el laboratorio	23
4. Análisis estadístico	23
V. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	25
VI. CONCLUSIONES	41
VII. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	44

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación del Parque Internacional La Amistad, Las Nubes, Cerro Punta, Tierras Altas.....	21
Figura 2. Zonificación del forófito.....	22
Figura 3. Riqueza total de especies de musgos y hepáticas.....	25
Figura 4. Riqueza total especies en los 16 cuadrantes por zonas en el árbol.....	26
Figura 5. Riqueza de especies de cada (Musgos y hepáticas) por cada zona en el árbol y el total de cada una.....	27
Figura 6. Boxplot del índice de Simpson para cada zona en el árbol.....	31
Figura 7. Boxplot del índice de Shanon para cada zona en el árbol.....	32
Figura 8. Estimador de Chao 1 para las cinco zonas.....	33
Figura 9. Análisis de escalamiento multidimensional no métrico NMDS de la composición de especies encontradas en el PILA	36

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Valores de los índices diversidad Shannon y Simpson para cada zona en el árbol y el total de cada uno para el área total de estudio.....	31
Tabla 2. Resumen del modelo lineal generalizado GLM, a nivel de Zona que examinó los efectos de los factores ambientales en la diversidad y abundancia de las comunidades de briofitos.....	34
Tabla 3. Resultados del PERMANOVA.....	38
Tabla 4. Valor indicador de las especies i para las diferentes zonas en el árbol.....	40

I. RESUMEN

Los bosques montanos albergan una alta biodiversidad, uno de los grupos más abundantes y diversos son los briofitos, las cuales contribuyen en el balance hídrico y el ciclo de nutrientes. Los briofitos epífitos son los más sensibles a las variaciones del ambiente debido a que carecen de mecanismos para regular el contenido hídrico. Se analizó el efecto del microclima en la diversidad y distribución vertical de briofitos del Parque Internacional La Amistad (PILA), región pacífico panameño. Se establecieron cuatro parcelas con dos árboles por parcela. Se colectaron muestras en cinco zonas del árbol en orientación norte y sur. Los factores microclimáticos de temperatura y humedad relativa se registraron utilizando tres data logger por cada árbol, y para medir la apertura del dosel en la parcela, se utilizó un densiómetro. Se analizó la diversidad alfa mediante la riqueza específica, índices de diversidad, curvas de acumulación y estimadores de riqueza. Los efectos del microclima y la zona del árbol sobre la diversidad alfa se analizaron con modelos lineales generalizados (GLM). La diversidad beta se analizó con NMDS y PERMANOVA. Se registraron 179 especies (37 musgos y 142 hepáticas), distribuidos en 32 familias (17 musgos, 15 hepáticas) y 62 géneros (28 musgos, 34 hepáticas). Las familias de hepáticas más diversas fueron Lejeuneaceae, Plagiochilaceae y Frullaniaceae y para musgos Sematophyllaceae y Pilotrichaceae. La diversidad alfa disminuye a medida que se avanza verticalmente en las zonas a partir del suelo hacia el dosel. Las comunidades entre las diferentes zonas del árbol y su estructura vertical, reflejó un claro patrón bidimensional, mostrando una separación clara entre las comunidades de las zonas del sotobosque (briofitos de sombra) y del dosel (briofitos de sol). En los bosques nubosos de altura los briofitos presentaron una gran diversidad y diferentes comunidades en las zonas del sotobosque en comparación con el dosel. Los resultados obtenidos reafirman la gran importancia de los bosques montanos para la conservación de briofitos en Panamá.

ABSTRACT

The mountain forests are home to a high biodiversity, one of the most abundant and diverse groups are the bryophytes, they contribute to the water balance and the nutrient cycle. The epiphytic bryophytes are the most sensitive to variations in the environment because they lack mechanisms to regulate the water content. The effect of the microclimate on the diversity and vertical distribution of bryophytes from Parque Internacional La Amistad (PILA), a Panamanian Pacific region, was analyzed. Four plots were established with two trees per plot. Samples were collected in five areas of the tree in north and south orientation. The microclimatic factors of temperature and relative humidity were recorded using three data loggers for each tree, and to measure the opening of the canopy in the plot, a densiometer was used. Alpha diversity was analyzed through specific wealth diversity indices, accumulation curves and wealth estimators. The effects of the microclimate and the tree zone on alpha diversity were analyzed with generalized linear models (GLM). The beta diversity was analyzed with NMDS and PERMANOVA. 179 species were recorded (37 mosses and 142 hepatics), distributed in 32 families (17 mosses, 15 hepatics) and 62 genera (28 mosses, 34 hepatics). The most diverse liver families were Lejeuneaceae, Plagiochilaceae and Frullaniaceae and for mosses Sematophyllaceae and Pilotrichaceae. Alpha diversity decreases as it moves vertically in areas from the ground to the canopy. The communities between the different zones of the tree and its vertical structure reflected a clear two-dimensional pattern, showing a clear separation between the communities of the understory zones (bryophytes of shade) and the canopy (bryophytes of the sun). In the cloud forests, the bryophytes had a great diversity and different communities in the understory areas compared to the canopy. The results obtained reaffirm the great importance of mountain forests for the conservation of bryophytes in Panama.

II. INTRODUCCIÓN

El Parque Internacional La Amistad PILA, posee diferentes ecosistemas y una gran diversidad de especies por lo cual se considera Patrimonio Mundial (Herramientas por el manejo del Parque Internacional La Amistad de la Iniciativa Darwin del Reino Unido, 2010). Los principales valores de esta área protegida se asocian con sus funciones ecológicas o servicios ambientales (Jaén, 2006; Herramientas por el manejo del Parque Internacional La Amistad de la Iniciativa Darwin del Reino Unido, 2010).

Uno de los grupos más abundantes en los bosques montanos son los briofitos; es muy común encontrarlos en zonas con alta humedad, como los bosques del Parque Internacional La Amistad, donde son componentes importantes para el funcionamiento de estos ecosistemas, su biomasa y biodiversidad contribuyen en el mantenimiento de la humedad de los bosques y desempeñan un valioso papel en el balance hídrico y el ciclo de nutrientes (Gradstein *et al.*, 2001; Holz y Gradstein, 2005a). Sin embargo, la mayor parte de estudios en bosques montanos se han realizado en el sotobosque (Frahm, 1987; Kürschner, 1990; Parolly y Kürschner, 1998a; Gradstein y Culmsee, 2010) de allí que hay un vacío en el conocimiento de la ecología de las comunidades de briofitos de más arriba de 1.3 m del suelo (Cornelissen y Ter Steege, 1989; Wolf, 1994; Gil y Morales, 2003; Shaw, 2004; Mota *et al.*, 2009).

En los últimos años se ha incrementado el número de investigaciones sobre briofitos epífitos, en las cuales, se profundiza sobre las características de la corteza del hospedero, que junto con el microclima pueden definir la distribución de estas plantas (Cornelissen y Ter Steege, 1989; Wolf, 1993; Gradstein *et al.*, 2001; Holz *et al.*, 2002; Acebey *et al.*, 2003; Romanski *et al.*, 2011; Gil y Morales, 2014). A pesar de ello, la distribución vertical de briofitos en bosques tropicales no sigue siempre el mismo patrón. Algunos estudios han demostrado que la composición y riqueza de las especies es variable y su distribución depende de los factores ambientales de las diferentes zonas del árbol, independientemente del tipo de bosque o la especie de forófito (Cornelissen y ter Steege, 1989; Montfoort y Ek, 1990; Wolf, 1993a, b; Gradstein *et al.*, 2001a; Holz *et al.*, 2002; Acebey *et al.*, 2003; Mota *et al.*, 2009; Sporn *et al.*, 2010).

De manera general, los cambios en la estructura del bosque producen alteraciones microclimáticas, que conllevan una variación en la estructura, intensidad y dirección de la luz, humedad y temperatura (Gradstein *et al.*, 2003; Krömer y Gradstein, 2003; Cardelus y Chazdon, 2005; Zimmerman y Kormos, 2012). Estos cambios influyen en la disminución de briofitos de sombra, que son sensibles a las alteraciones de su ambiente (Acebey *et al.*, 2003; Gradstein, 2008; Gradstein y Sporn, 2010; Benítez *et al.*, 2015), mientras que hay taxones xerofíticos que colonizan el dosel que se han adaptado a condiciones de alta intensidad lumínica (Alvarenga *et al.*, 2010). Dicha zonificación en la distribución

de briofitas epífitas conduce a comunidades bien demarcadas (Cornelissen y ter Steege, 1989; Leerdam y Veneklaas, 1990; Alvarenga *et al.*, 2010).

Hay briofitos intolerantes al sol que prefieren lugares sombreados y húmedos en la base del árbol. Debido a que las bases de árboles se consideran la zona de transición entre el suelo del bosque y el tronco del árbol, existe mayor humedad y la incidencia de luz es menor, por todo esto muestra una mayor diversidad en comparación al resto del árbol (Holz *et al.*, 2002; Parolly y Kürschner, 2005). Diversos estudios han reafirmado que el sotobosque (específicamente base del tronco) presenta mayor riqueza de especies y que menos riqueza de especies en las zonas del dosel (Holz *et al.*, 2002; Holz y Gradstein, 2005a).

Es así que la presente investigación se analizaron los efectos de la distribución vertical y el microclima sobre la riqueza y composición de briofitos con la finalidad de establecer especies indicadoras de zonas en el árbol.

III. FUNDAMENTACIÓN TEÓRICA

1. Parque Internacional La Amistad (PILA)

El Parque Internacional La Amistad, conocido popularmente como PILA, fue creado en 1988 por iniciativa de los gobiernos de Panamá y Costa Rica. Se encuentra ubicado en el occidente de la República de Panamá, en las provincias de Chiriquí y Bocas del Toro, dista 480 kilómetros por carretera de la ciudad de Panamá (Stark, 2014; MiAMBIENTE, 2017).

Este parque es considerado como la primera Reserva de la Biósfera Binacional del mundo porque se localiza entre Panamá y Costa Rica. El lado panameño del parque es parte de la cadena montañosa "Cordillera de Talamanca" y corresponde a 207 000 hectáreas de bosque nuboso, el 95% está localizado en la provincia de Bocas del Toro y el resto en la provincia de Chiriquí. Se estima que alberga un 4% de todas las especies terrestres del planeta (Palmeri *et al.*, 1999; Clark *et al.*, 2006; Duke *et al.*, 2014). De acuerdo a Jaén (2006), los principales valores del PILA se asocian con sus funciones ecológicas o servicios ambientales, ya que el sector es uno de los más diversos de todo Panamá y Centroamérica. Su importancia biológica motivó que, en el año 1990 la UNESCO lo declarara Sitio de Patrimonio Mundial (Autoridad Nacional del Ambiente, 2004).

El PILA posee un clima que varía notablemente de unas zonas a otras del área protegida, esto debido a sus diferentes altitudes. La temperatura media anual en las partes más elevadas oscila en los 5 °C, y en las planicies de la vertiente

caribeña alcanza los 24 °C. La precipitación media anual oscila entre los 2 500 mm y los 5 500 mm, lo que convierte a esta zona protegida en una de las regiones más húmedas del territorio nacional. La topografía quebrada, los patrones climáticos, las diferencias en la composición biótica, entre otros grupos de factores, contribuye a crear la diversidad de ambientes que presenta esta cordillera (Autoridad Nacional del Ambiente, 2004; Consorcio Asociación Nacional para la Conservación de la Naturaleza Consultores Ecológicos Panameños S.A., 2004; Hijmans *et al.*, 2005).

Según el proyecto “Herramientas básicas para el manejo del Parque Internacional la Amistad” de la Iniciativa Darwin del Reino Unido (2010) el PILA posee tres grandes zonas climáticas: zonas altas de tierras frías (>2500 m s.n.m.) caracterizadas por bajas temperaturas y clima pluvial, zona intermedia (1000-2500 m s.n.m.) comprende la mayor extensión, frecuentemente con bosques nubosos y las tierras bajas calientes muy lluviosas (100-1000 m s.n.m.) con su mayor área en la cuenca del río Changuinola. Aproximadamente el 85% de PILA se encuentra a una elevación de 1000 m s.n.m, con un 32% a una altura de 2000 m s.n.m superior y un 1,1% a una elevación superior a 3000 m s.n.m (Monro *et al.*, 2017a, b; Ortiz *et al.*, 2018).

En el PILA se han identificado nueve de las doce zonas de vida reconocidas en el sistema de clasificación de Holdridge para Panamá: en su mayoría es bosque pluvial montano; de allí se encuentran, bosque muy húmedo montano, bosque

pluvial montano bajo, bosque muy húmedo montano bajo, bosque húmedo montano bajo, bosque pluvial premontano, bosque muy húmedo premontano, bosque muy húmedo tropical y bosque húmedo tropical (Autoridad Nacional del Ambiente, 2004; Ortiz *et al.*, 2017).

Sí se considera toda la superficie de Centroamérica, la zona es una de las más diversas y ricas ecológicamente, considerándose en gran parte un bosque virgen. Por ello, tiene una diversidad de flora y fauna, quizás sin igual a cualquiera otra reserva de tamaño equivalente en el mundo (Fournier, 1969; Gómez, 1986; Samudio, 2001). Sus variaciones altitudinales, tipos de suelo, clima y topografía, en las que sobresalen hábitats tales como páramos, bosques mixtos de altura y robledales con sus troncos y ramas cargados de epífitas, lo que es favorable para el desarrollo de una gran diversidad de especies de plantas, animales, hongos y otros organismos. Se registra una gran diversidad de organismos y altos índices de endemismo, por debajo de los 1500 m (Herramientas por el manejo del Parque Internacional La Amistad de la Iniciativa Darwin del Reino Unido, 2010).

El área incluye el remanente más grande de bosque natural en Panamá, junto con la parte costarricense, comprende la mayor unidad de bosque natural de Centro América, comprende 401 000 ha de vegetación natural continua y a nivel regional, el PILA representa el segundo parque más grande controlado por el estado y constituye el núcleo de la tercera reserva de biosfera más grande de América Central (Monro *et al.*, 2017a,b; Ortiz *et al.*, 2018). Es también conocida por contar

con plantas endémicas que están restringidas a las provincias de Bocas del Toro y Chiriquí (Herramientas por el manejo del Parque Internacional La Amistad de la Iniciativa Darwin del Reino Unido, 2010). Samudio (2001), expone que las montañas del PILA muestran una alta diversidad florística reflejada en la gran variedad de orquídeas, helechos y musgos, los cuales encuentran sus valores máximos de abundancia y diversidad por encima de los 600 m s.n.m. Proponen que a elevaciones medias de 800 a 1500 m s.n.m en la vertiente Pacífica y entre 500 y 1500 m s.n.m en la vertiente Caribe existe una banda rica en especies de plantas (Fournier, 1969; Gómez, 1986). Según Monro *et al.*, (2017b), el PILA contiene 3,046 especies de plantas, haciendo de ésta una de las áreas de mayor diversidad en el Neotrópico (Gradstein *et al.*, 2001) y los bosques de altura se consideran “hot spots” por su gran diversidad y abundancia de especies (Myers, 1990; Salazar-Allen, 2001; Myers *et al.*, 2000; Benítez *et al.*, 2015).

Según, Rodríguez *et al.*, (2011), dentro del PILA se han realizado muchas colecciones, lo que ha permitido la descripción de un número significativo de especies de plantas para la ciencia (Soto y Monro, 2008; Monro, 2009; Santamaría-Aguilar *et al.*, 2014, 2015; Ortiz y Croat., 2017; Ortiz *et al.*, 2018). Todo esto como parte de una colaboración financiada por la Iniciativa Darwin entre el Instituto Nacional de Biodiversidad de Costa Rica (INBio), la Universidad de Panamá (Herbario PMA), Ministerio de Ambiente de Panamá (MiAmbiente), el Sistema Nacional de Áreas de Conservación de Costa Rica (SINAC) y el Museo de Historia Natural, Londres (BM). También, en las montañas del PILA se han

realizado numerosos trabajos de tesis basados en estudios florísticos (González, 1998; Pineda, 1999; Charles, 2001).

1.1 Amenazas para el PILA

Desde su creación El PILA se ha visto amenazado por muchos factores como la tala ilegal en sus zonas aledañas, el desarrollo de proyectos de gran envergadura como las represas, cacería ilegal, incendios forestales, la extracción de restos arqueológicos, la deforestación a causa del avance de la frontera agrícola, el acaparamiento de tierras en áreas boscosas por parte de los grupos étnicos para construir viviendas y la agricultura desmedida no sostenible (Autoridad Nacional del Ambiente, 2004; Jaén, 2006; Instituto Nacional de Biodiversidad, 2008). Con el incremento de la población y la demanda de servicios que ésta requiere, ha aumentado la presión externa por el uso de los recursos naturales, lo que pone en riesgo la estabilidad de los ecosistemas del PILA y los servicios que estos brindan a la sociedad (Autoridad Nacional del Ambiente, 2004; Borge, 2004; Monro *et al.*, 2017a).

Los bosques del PILA, se encuentran amenazados principalmente por daños de tipo antropogénico, lo que lleva a la pérdida de la cobertura boscosa debido a las actividades agropecuarias que al deforestar los bosques para agricultura provocan cambios en las condiciones ecológicas del área y con ello a plantas sensibles como los briofitos, que con el tiempo varían su distribución (Gradstein, 1992). Por otra parte, la amenaza de la contaminación por agroquímicos utilizados

(Autoridad Nacional del Ambiente, 2004; Instituto Nacional de Biodiversidad, 2008).

Todas estas amenazas ponen en peligro los ecosistemas, sus componentes y su funcionamiento y por ende el equilibrio ecológico del PILA (Instituto de Biodiversidad y Sociedad Mastozoológica Panameña, 2005; Duke *et al.*, 2014; Monro *et al.*, 2017).

2. Diversidad de Briofitos

Los briofitos se clasifican actualmente en tres divisiones: Bryophyta (musgos), Marchantiophyta (hepáticas) y Anthocerotophyta (antocerotes) (Gradstein *et al.*, 2001), poseen gran diversidad morfológica y hábitos de crecimiento, las cuales se encuentran en una gran variedad de sustratos como el suelo, epífitas sobre corteza de árboles, ramas, raíces, hojas, troncos en descomposición, rocas y algunas otras superficies como vidrios, telas o carrocería, muchas de ellas con menos de 2 cm de longitud que sólo excepcionalmente pueden alcanzar los 25 cm y que a menudo viven en el suelo y abundan en lugares relativamente húmedos, donde a veces es posible encontrar una gran variedad de especies (Vanderpoorten y Goffinet, 2009).

Una característica muy propia, es que son poiquilohídricos, es decir que pierden y ganan agua a través de las membranas celulares, equilibrando rápidamente la cantidad de agua que presentan sus células con la cantidad disponible en el medio, lo que quiere decir que el balance hídrico de estas plantas está regulado

por la humedad ambiental (Frahm, 2003). A nivel mundial, se estiman cifras totales para musgos alrededor de 12 800-13 000 (Crosby *et al.*, 2010; Cox *et al.*, 2010), para las hepáticas se conocen entre 7 000-9 000 especies (Crandall-Stotler y Stotler, 2000; Delgadillo-Moya, 2014) y antocerotes 200–250 especies (Villarreal *et al.*, 2010).

En nuestro país se observa el incremento considerable de las especies en relación al recuento realizado por Salazar-Allen (2001) donde se reconocían 500 especies de musgos y 290 de hepáticas y antocerotes, actualmente se registran alrededor de 751 especies de musgos, 470 de hepáticas y antocerotes (Dauphin *et al.*, 2015). En estudios anteriores basados en inventarios florísticos, en el PILA, se han registrado un total de 227 especies de musgos y 66 especies de hepáticas, pero los trabajos se han orientado únicamente a briofitos del sotobosque (Rodríguez Quiel, 2011; Fossatti, 2014; Guerra, 2016 y Caballero, 2016).

2.2 Importancia de los briofitos en el ecosistema

Los briofitos, son parte esencial de la biodiversidad del planeta y juegan un papel importante en diferentes ecosistemas terrestres y acuáticos; algunas especies incluso llegan a dominar en humedales y otros ecosistemas fluviales o incluso en aquellos periódicamente inundados (Hallingbäck y Hodgetts, 2000; Gradstein *et al.*, 2001).

Constituyen una fracción importante de la biomasa fotosintética, fijan carbono atmosférico y liberan oxígeno (Schofield, 1985). En bosques montanos tropicales se ha estimado que la biomasa o peso seco del material de las epífitas es de 44 ton/ha y de éstas el 90% corresponde a briofitos, de allí que son determinantes en las funciones hidrológicas, químicas y de los ciclos de la materia orgánica (Hofstede *et al.*, 1993).

Retienen y absorben minerales disueltos en las aguas de lluvia y posteriormente los incorporan al ecosistema y también regulan el ciclo del agua en los bosques. Por lo anteriormente dicho, los briofitos juegan un rol vital en los bosques (Rieley *et al.*, 1979; van Breemen, 1995; Hallinbäck y Hodgetts, 2000; Van Seters y Price, 2001).

Gracias a su característica de ser poiquilohídricos, tienen la capacidad de obtener rápidamente el agua del ambiente y liberarla lentamente en el medio circundante. De esta forma contribuyen a la conservación de microclimas y a la regulación del flujo de agua de los bosques (Proctor, 2009). Colonizan sustratos desnudos ya son las primeras plantas en establecer el suelo superficial tanto en ambientes de reciente creación como en los ya existentes. Este rol de estabilización del sustrato también ocurre al crecer en el tronco y dosel de los árboles, acumulando humus y permitiendo el establecimiento de epífitas vasculares (Hallinbäck y Hodgetts, 2000; Proctor, 2009).

También son capaces de formar extensas masas sobre rocas secas y expuestas, en las cuales se pueden alcanzar temperaturas muy altas (Glime, 2007). Los briofitos, grupo de plantas más diverso, exceptuando las plantas con flor pueden permanecer vivos durante años, siendo capaces de recuperarse rápidamente al tener contacto con el agua; existen algunos acuáticos, los cuales mueren si se separan de este medio por mucho tiempo (Fernández y Collado, 2003; Glime, 2007; Vanderpoorten y Goffinet, 2009).

El revestimiento que forman preserva al suelo de un enfriamiento superficial y de una desecación exagerada, además retienen y almacenan una parte del agua caída de tal forma que actúan moderando la acción diluvial, así mismo son capaces de absorber o de retener una parte importante de la humedad proporcionada por las nieblas, elemento éste muy importante en el crecimiento y desarrollo de los briofitos (Fernández y Collado, 2003).

3. Distribución Vertical

En los bosques tropicales, las epífitas son plantas que han sido poco estudiadas, esto causado principalmente por el difícil acceso al dosel del bosque (Gradstein, 1996). La composición de estas plantas está determinada por factores abióticos y bióticos presentes (Johansson, 1974; ter Steege y Cornelissen, 1989; Gradstein *et al.*, 2001). Se ven afectadas por el microclima, el cual se compone de factores abióticos como, gradiente de luz, humedad, temperatura, también influyen factores bióticos como las características de la especie hospedera, en los

que se cuentan, tipo de corteza y arquitectura de la misma (ter Steege y Cornelissen, 1989).

Las epifitas son plantas vasculares y no vasculares (musgos, hepáticas y antocerotes), según Holz y Gradstein (2005), Nöske *et al.*, (2007); Mota *et al.*, (2009), en los bosques tropicales, estas plantas, no siguen un único patrón, en cuanto a su distribución vertical debido que son influenciados por los factores ambientales. Existen especies que prefieren el dosel (zonas altas), las mismas están expuestas a sequías pronunciadas, fuertes vientos, escasez de nutrientes, irradiación intensa y una lucha constante contra la fuerza de gravedad, sin importar la especie del árbol hospedero (forófito) (Gullison y Nissan, 1999; Zotz y Andrade, 2002). Mientras que los briofitos de sombra, que se encuentran en el sotobosque necesitan menos iluminación y son más susceptibles a los cambios de humedad (Richards, 1954; Schofield, 1985; Cornelissen y Ter Steege, 1989; Gradstein *et al.*, 2001; Motito Marín y Rivera Queralta, 2017).

Tomando en cuenta el gradiente vertical del bosque, existe una variación diversos factores, tales como, la intensidad de la luz, la velocidad del viento, la tasa de acumulación de polvo, humedad relativa, el incremento de la temperatura y la evaporación, lo que influye para que las epifitas puedan fijarse en diversas zonas de los árboles hospederos (Zotz y Andrade, 2002).

A lo largo del árbol y en cada una de sus zonas, existen combinaciones de diversos factores que producen heterogeneidad en los hábitats, lo que permite la

coexistencia de un gran número de especies, a través de la partición de recursos en los diferentes estratos y zonas del árbol (Johansson, 1974; ter Steege y Cornelissen, 1989; Bøgh, 1992). Cada unidad ecológica (zona), determina un microclima, lo cual se ha planteado como uno de los factores que influyen en la distribución en el árbol (ter Steege y Cornelissen, 1989).

A pesar de la importancia de los briofitos para el ecosistema, los estudios sobre la distribución vertical de estas plantas en los bosques han sido orientados al sotobosque y poco se sabe de las que se encuentran más arriba de 1.3 m del suelo (Cornelissen y Ter Steege, 1989; Wolf, 1994; Gil y Morales, 2003; Shaw, 2004; Mota *et al.*, 2009). Panamá no escapa de esta realidad; donde los estudios de la distribución vertical de las especies de briofitos desde el sotobosque hasta el dosel de los árboles y la influencia del microclima son muy limitados. Es importante determinar la influencia de los factores microclimáticos y la distribución vertical sobre la diversidad de briofitos epífitos, como método para crear programas de monitoreo y establecer medidas de conservación en bosques montanos.

4. Efectos del microclima sobre los briofitos

La diversidad y la distribución de los briofitos se encuentra determinada por la complejidad del ambiente y el grado de perturbación en los sitios. Son especialmente sensibles a la contaminación atmosférica, sobre todo al dióxido de azufre, y normalmente en las áreas muy contaminadas están ausentes o

representados tan sólo por muy pocas especies (Vilas y Passos, 1998; Pinzón y Linares, 2006; García *et al.*, 2016). Son considerados un grupo indicador de áreas conservadas, ya que, brindan información valiosa para conocer las condiciones en un área de estudio, dadas por sus características morfológicas que implican amplios requerimientos de humedad, disponibilidad de agua, sombra, entre otros (García *et al.*, 2016).

El microclima y la estructura del bosque se han identificado como factores limitantes de la diversidad y distribución de briofitos, tales como aquellos relacionados con la cobertura arbolada, edad y diámetro del árbol, la estructura de la corteza y sus características químicas o físicas (Alzate y Cardona, 2000; Gil y Morales, 2003; Mota *et al.*, 2009; Benítez *et al.*, 2015). Adicionalmente, la alteración del dosel causada por la tala del bosque puede afectar la humedad, la temperatura y las condiciones de luz dentro de los bosques, haciéndolos sitios inadecuados para las especies adaptadas a la sombra, influyendo sobre la diversidad y abundancia de briofitos y determinando su variación a lo largo de un gradiente desde la base del árbol hasta el dosel (Gradstein, 2008).

Varios autores sugieren que la distribución vertical a lo largo de los briofitos podría ser un parámetro útil para determinar la vulnerabilidad de las especies de epífitas en relación con los cambios en el hábitat y pueden ser utilizados como indicadores de la perturbación antropogénica y cambio climático (Acebey *et al.*, 2003; Noske *et al.*, 2008; Sporn *et al.*, 2009; Alvarenga *et al.*, 2010).

Según, Richards (1952, 1984), Cornelissen y Ter Steege (1989) y Wolf (1994), en un estudio de distribución vertical de un bosque tropical, se puede distinguir dos categorías de especies epífitas, y que existe una diferenciación entre los epífitos de sol y de sombra lo que está relacionado con los factores microclimáticos, donde los briofitos en los sitios húmedos de los bosques tropicales, principalmente los que se encuentran en el sotobosque son altamente sensibles a la desecación y a las perturbaciones del bosque.

Por otra parte los briofitos de sol están adaptadas a sitios hostiles (secos) y pueden persistir en fragmentos perturbados, requieren de una mayor iluminación y son más tolerantes a la desecación, baja humedad y fuertes vientos, por lo que su forma de crecimiento es pegada completamente a la corteza y son de colores rojizos, amarillentos, casi nunca verdes (Gil y Morales, 2003; Ruiz y Aguirre, 2004; Mota *et al.*, 2009; Alvarenga *et al.*, 2010; Pardow y Lakatos, 2013; Motito Marín y Rivera Queralta, 2017).

Las principales variables ambientales a las que responden las especies son la posición dentro del árbol huésped y la altitud (Johansson, 1974; Gradstein y Frahm, 1987; Frahm, 1987 b; Cornelissen y ter Steege, 1989; 1990; Wolf, 1993 a, b). Los gradientes ambientales involucrados son complejos, reflejando cambios de factores ecológicos como la disponibilidad de humedad, la temperatura y la intensidad de la luz. Además, las características de la corteza aparentemente ejercen una influencia en el establecimiento de epífitas (Wolf, 1994).

Los estudios ecofisiológicos en briofitos corticícolas muestran que la disponibilidad de humedad y las intensidades de radiación pueden determinar la distribución vertical de las especies dentro del árbol (Hosakawa *et al.*, 1964; Tobiessen *et al.*, 1977; Acebey *et al.*, 2003; Alvarenga *et al.*, 2010; Benítez *et al.*, 2015; Motito Marín y Rivera Queralta, 2017). La importancia del factor luz también se puede deducir de la fuerte correlación entre la altura en el árbol y el factor de sitio difuso (cobertura arbórea) (Wolf, 1994). Las diferencias sutiles en el suministro de agua, los nutrientes, la luz y la inclinación del sustrato afectan la capacidad de los briofitos para establecerse, por lo tanto, las bases de los troncos y el dosel tienen diferentes especies, lo que influye en la composición y abundancia de la comunidad epífita (Ingram y Nadkarni, 1993).

IV. MATERIALES Y MÉTODOS

1. Descripción del área de estudio

El estudio se realizó en El Parque Internacional La Amistad (PILA), localizado en el Corregimiento de Cerro Punta, Distrito de Tierras Altas, Provincia de Chiriquí, República de Panamá (Fig. 1), fue creado en 1988 por iniciativa de los gobiernos de Panamá y Costa Rica. Se encuentra ubicado en el occidente de la República de Panamá, en las provincias de Chiriquí y Bocas del Toro, dista 480 kilómetros por carretera de la ciudad de Panamá (Stark, 2014; Monro *et al.*, 2017a).

El PILA posee un clima que varía notablemente de unas zonas a otras del área protegida, la temperatura media anual 5°C hasta los 25°C. La precipitación media anual oscila entre los 2500 mm y los 5500 mm, lo que convierte a esta zona protegida en una de las regiones más húmedas del territorio nacional. La topografía quebrada, los patrones climáticos, las diferencias en la composición biótica, entre otros grupos de factores, contribuye a crear la diversidad de ambientes que presenta esta cordillera (Autoridad Nacional del Ambiente ANAM, 2011).

Debido a las variaciones de precipitación, temperatura, altura y suelos en el PILA se han identificado 6 de las 12 zonas de vida que tiene el país; de las cuales la dominante en el área de estudio corresponde a vegetación de Bosques Mixtos Montanos, estos bosques se dan en elevaciones de 1600-2100 m s.n.m., alberga

un 4% de las especies del planeta (Autoridad Nacional del Ambiente, 2004; Monro *et al.*, 2017a, b).



Figura 1. Ubicación del Parque Internacional La Amistad, Las Nubes, Cerro Punta, Tierras Altas. (Fuente: SIG Chiriquí, 2017)

2. Diseño y recolección de datos

Se establecieron 4 parcelas de 5 x 5 m y se eligieron dos árboles por parcela, en total se realizó el inventario en 8 árboles maduros basados en el protocolo de muestreo de briofitos epífitos en bosques tropicales (Gradstein *et al.*, 2003). El forófito se dividió en seis zonas según Johansson (1974) desde la base hasta el dosel (Fig. 2), tronco base (zona 1, Z1), se extiende desde 0,25 m hasta 3,0 m; (zona 2, Z2a y Z2b) desde 3 m sobre el suelo hasta la primera rama principal tronco superior a primera ramificación; (Zona 3, Z3) comprende ramas mayores >

12 cm de diámetro (corona interna), (zona 4, Z4) ramas 12- 5 cm de diámetro (corona media) y (zona 5, Z5) ramas <5 cm de diámetro (corona exterior) (Fig. 2). Para subir al dosel se utilizó la técnica de una sola cuerda (Ter Steege y Cornelissen, 1988). Se registró la cobertura de briofitos epífitos utilizando un cuadrante de 20 x 30 cm para la Z1 y Z2 y de 10 x 60 cm para la Z3, Z4 y Z5 debido al diámetro de las ramas del dosel (Gradstein *et al.*, 2003). Los cuadrantes se ubicaron en orientación norte y sur, en cada una de las zonas. Se estimó la cobertura de manera visual, asignando porcentajes a cada especie en 96 cuadrantes. En cuanto a los factores microclimáticos, se tomó en cuenta la temperatura y humedad relativa, factores que se midieron utilizando data logger, ubicando tres en cada árbol (Zonas 1, 2 y 3), y para medir la incidencia de luz en la parcela se utilizó un densiómetro cóncavo (Cook, *et al.*, 1995; Acebey *et al.*, 2003).

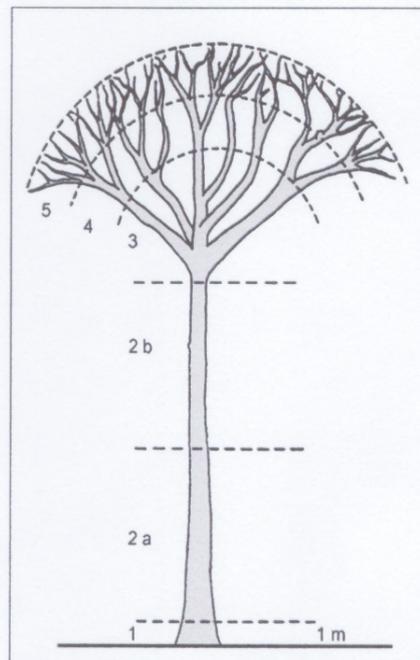


Figura 2. Zonificación del forófito de acuerdo a Johansson (1974)

3. Trabajo en el laboratorio

Las muestras frescas de briofitos se transportaron al laboratorio del Herbario de la Universidad Autónoma de Chiriquí (UCH) en bolsas de papel manila, se secaron al aire libre según los métodos tradicionales (Bridson y Forman, 1992) y se observaron las características morfológicas y anatómicas con un microscopio Zeiss-Primo Star y un estéreo microscopio Zeiss-Stemi DV-4.

Las identificaciones taxonómicas se realizaron usando las claves de Churchill *et al.* (1995), Buck (1998), Allen (1994, 2002, 2010), Gradstein *et al.* (2001), Gradstein y Da Costa (2003) y Da Costa (2008). También se hicieron comparaciones con colecciones del Herbario de la Universidad Autónoma de Chiriquí (UCH). Cada muestra identificada fue registrada en la base de datos e incorporada a la colección de referencia del Herbario de la UNACHI (UCH).

4. Análisis estadístico

Se determinó la diversidad alfa en base a la riqueza específica, el índice de diversidad de Simpson que combina los datos sobre la riqueza de especies y la abundancia relativa (Moreno, 2001; Gorelick, 2006) y el índice de Shannon-Weaver que refleja la heterogeneidad de una comunidad basado en el número de especies presentes y su abundancia relativa (Shannon y Weaver, 1949). El esfuerzo de muestreo en este estudio fue medido con las curvas de acumulación de especies (Gotelli y Colwell, 2001) y el estimador no paramétrico Chao 1 (Colwell,

2004) que calcula el número de especies esperadas considerando la relación entre el número de especies representadas por un individuo (singletons) y el número de especies representadas por dos individuos en las muestras (doubletons) (Colwell y Coddington, 1994; Villarreal *et al.*, 2004).

Los efectos de las variables ambientales (cobertura de dosel, temperatura, humedad y altura del árbol) sobre la riqueza de briofitos se analizaron con modelos lineales generalizados (GLM) a nivel de árbol y cuadrante. El GLM fueron realizados en el programa estadístico R con el paquete "nlme" (Pinheiro *et al.*, 2008). En cuanto a la diversidad beta, para ver qué tan similares son las comunidades entre las diferentes zonas del árbol, se realizó un análisis de escalamiento multidimensional no-métrico (NMDS), con los valores de cobertura de las especies que fueron transformados a $\log_{10}(x+1)$ y se utilizó la medida de distancia Bray–Curtis para determinar la similitud en la composición de especies entre las diferentes zonas del árbol.

Adicionalmente se realizó un análisis multivariado basado en permutaciones (PERMANOVA), para ver que variable explica los mayores cambios en las comunidades de briofitos epífitos en las diferentes zonas. Finalmente, un análisis de especies indicadoras (ISA) permitió determinar que especies son las mejores indicadoras en cada una de las zonas del árbol (Dufrêne y Legendre, 1997; Legendre y Legendre; 1998). Todos los análisis se realizaron utilizando el programa Rstudio con el paquete 'vegan' (Oksanen *et al.*, 2013).

V. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Diversidad Alfa

Se recolectaron en total 610 muestras en ocho árboles, lo que corresponde a 139 musgos y 471 hepáticas. Siendo 179 especies (37 musgos y 142 hepáticas), distribuidas en 32 familias (17 musgos, 15 hepáticas) y 62 géneros (28 musgos, 34 hepáticas) (Fig. 3). Las familias de hepáticas más diversas fueron Lejeuneaceae, Plagiochilaceae y Frullaniaceae. El género de hepática más diverso fue *Plagiochila*, seguido por *Frullania*. Las familias de musgos más diversas fueron Sematophyllaceae y Pilotrichaceae. En los musgos los géneros más diversos fueron *Cyclodictyon* y *Semathophyllum*.

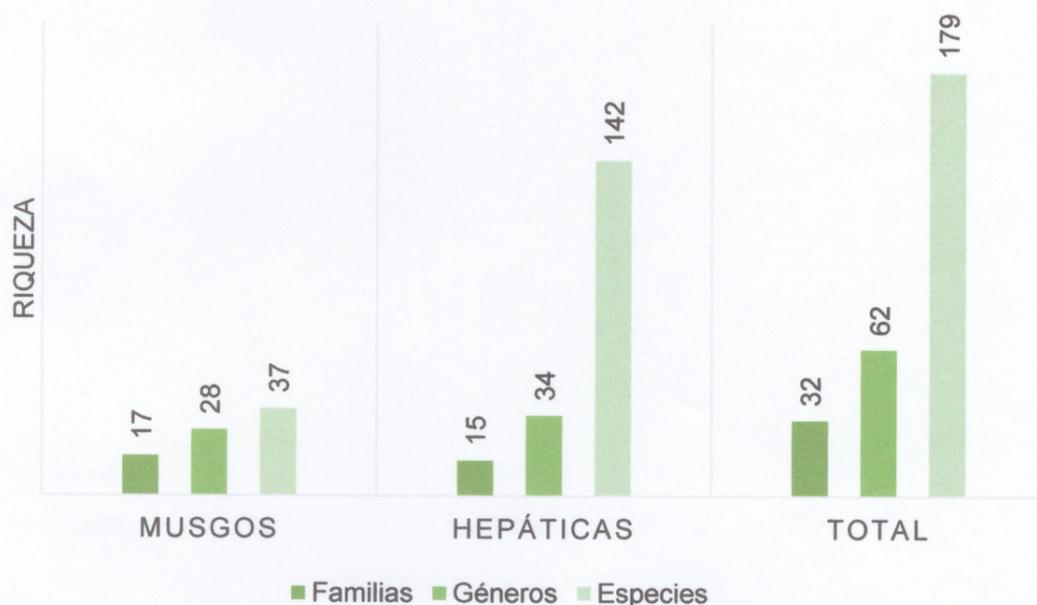


Figura 3. Riqueza total de especies de musgos y hepáticas.

La cifra obtenida representa la alta diversidad de briofitos en este tipo de bosques, al comparar con los resultados de diversos estudios, pero con más árboles muestreados, en los que han obtenido resultados similares, por ejemplo en un estudio de riqueza, composición de comunidades y ecología de epífitas criptogámicas en bosques de robles, primarios y en recuperación montano en Costa Rica, en total encontraron 168 especies (60 de macrolíquenes, 67 hepáticas, 41 musgos) eso en 15 árboles (Holz y Gradstein, 2005a). Acebey *et al.*, (2003), en 24 árboles obtuvieron 80 especies (48 de hepáticas, 32 de musgos) y Nöske *et al.*, (2008), 92 especies en 30 árboles. Otro estudio realizado por Holz y Gradstein (2005b) en la región de la Cordillera del Talamanca, Costa Rica en el cual hicieron una comparación entre la brioflora en páramos y bosques de *Quercus*, ellos obtuvieron en total 401 especies (191 hepáticas y 209 musgos).

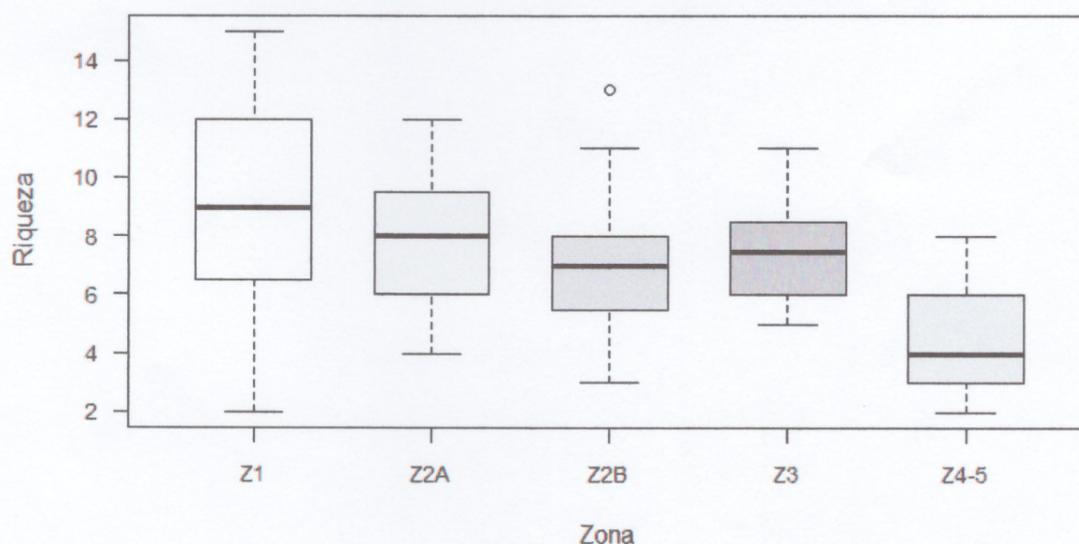


Figura 4. Riqueza total especies en los 16 cuadrantes por zonas en el árbol

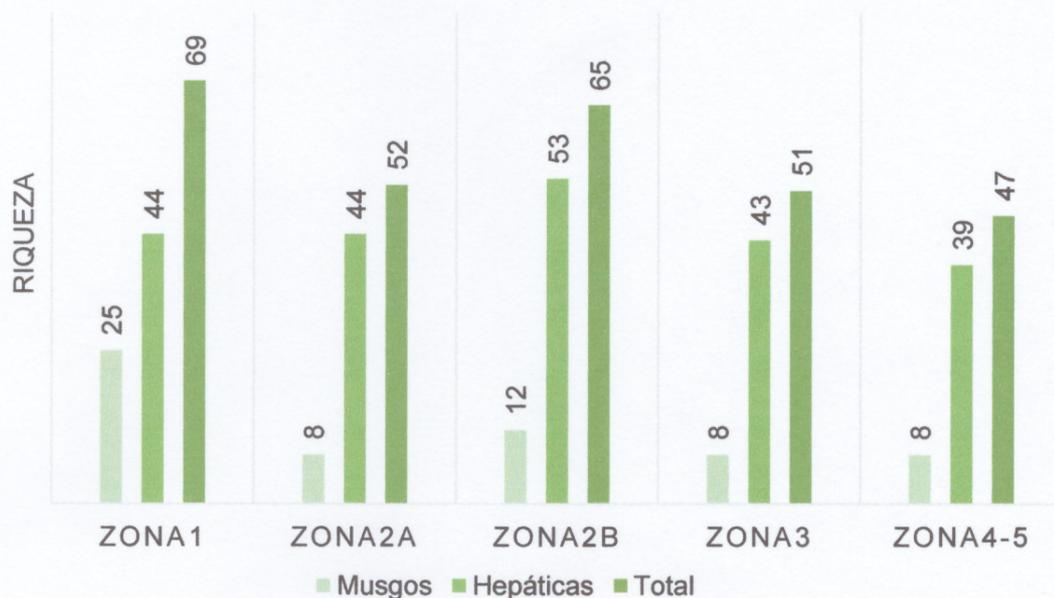


Figura 5. Riqueza de especies de musgos y hepáticas en cada zona del árbol y el total de cada una.

Nuestros resultados muestran que la riqueza de briofitos corticícolas fue mayor en las zonas del sotobosque en comparación con el dosel (Fig. 4). La base de los árboles (Z1), tiene la mayor riqueza de especies, tanto en musgos como hepáticas en comparación con las zonas del dosel (Z3, Z4 y Z5). La zona más diversa ha sido la Zona 1 y la 2B y la menos diversa la 4-5 (Fig. 4 y 5). En resultados de Holz *et al.* (2002), Holz y Gradstein (2005a), también obtuvieron las zonas del sotobosque como las de mayor riqueza de especies. Esto debido a que las bases proporcionan las condiciones favorables de humedad para los briofitos y esta se considera la zona de transición entre el suelo del bosque y el tronco del árbol, y

puede mostrar una mayor diversidad de musgos en comparación al resto del árbol (Holz *et al.*, 2002; Parolly y Kürschner, 2005).

Las hepáticas son el grupo más rico en todas las zonas, los musgos estuvieron mayormente presentes en las zonas 1 y 2B y en el dosel dominaron las hepáticas, similar a los resultados de Holz y Gradstein (2004), en un estudio en el que compararon tres tipos de bosques en Costa Rica y las hepáticas fueron el grupo más rico en todas las zonas y en todos los tipos de bosques. El dominio absoluto de las hepáticas sobre los musgos en el sitio de estudio en términos de número de especies es característico de estos bosques húmedos neotropicales (Holz *et al.*, 2002; Holz y Gradstein, 2005a y Holz; Gradstein, 2005b). Este patrón es característico y se ha observado en distintos bosques tropicales (Acebey *et al.*, 2003, Gradstein y Culmsee, 2010).

En la división Marchantiophyta la familia Lejeuneaceae fue las más abundante, seguido de Plagiochilaceae y en tercer lugar Frullaniaceae. Nuestros resultados son reafirmados por estudios realizados por Holz *et al.*, (2002); Holz y Gradstein (2005a); Holz y Gradstein (2005b). En los tres estudios, Lejeuneaceae y Plagiochilaceae fueron las familias más ricas en especies. La predominancia en riqueza de la familia Lejeuneaceae, es comparable con otros trabajos en donde se observó que también las Lejeuneaceae fueron las más dominantes en corteza (Acebey *et al.*, 2003; Holz y Gradstein, 2005a; Holz y Gradstein, 2005b; Gradstein y Culmsee, 2010; Campos *et al.*, 2015).

Al contrastar nuestros resultados con los de ellos, se muestran la importancia de esta familia en la flora de los bosques (Schuster, 1983; Richards, 1984). Lo que puede relacionarse con la consideración de que Lejeuneaceae es la familia más avanzada y más especializada entre las hepáticas foliosas (Heinrichs *et al.*, 2007; Wilson *et al.*, 2007). Adicionalmente en estudios sobre áreas de bosque lluvioso de tierras bajas, realizados por Gradstein (1995) con 70% y Gradstein (2006) con 75% y Mota de Oliveira y ter Steege (2013) con 47%, también han obtenido esta familia como la más dominante.

En la división Bryophyta las familias más diversas, fueron Sematophyllaceae y Pilotrichaceae. Estos resultados se comparan con estudios realizados por Silva y Pôrto, 2007, en el cual ellos obtuvieron resultados similares, tomando en cuenta que ambos estudios fueron hechos en sitios con temperatura y precipitación similares. Mientras que estudios realizados en Panamá en bosques tierras bajas esta familia es la menos representativa debido a que las especies de esta familia prefieren habitats húmedos (Salazar-Allen y Chung, 2005).

El 34% de las especies se establecen en el dosel y 42% en zonas intermedias del dosel y el sotobosque. El 24% en los sectores bajos de los árboles (base de tronco), el alto porcentaje de especies restringidas al dosel y dosel medio, está corroborado por otros estudios en los bosques húmedos de tierras bajas y montañas de las Guayanas y Costa Rica (Cornelissen y Gradstein, 1990; Gradstein *et al.*, 1989, 2001b). Similar a los resultados de un estudio en un bosque

colombiano de gran elevación, donde tampoco se pudieron detectar grandes diferencias en la riqueza de especies entre las zonas (Wolf 1993b). Ya antes se ha demostrado que las briófitas no están distribuidas uniformemente dentro del bosque y que el dosel del bosque puede tener muchas más especies que el subsuelo (Cornelissen y ter Steee, 1989; Wolf, 1993a, b; Acebey *et al.*, 2003).

Al comparar con estudios en bosques nubosos, los resultados de diversidad vertical obtenidos por Holz *et al.*, (2002) en bosque de *Quercus* Costa Rica, Holz y Gradstein (2005a) y Holz y Gradstein (2005b) también en bosques de Costa Rica, se observan similitudes, el mismo patrón de diversidad vertical que se ha expuesto anteriormente. Algo más del 50% de la diversidad de briofitos, de los bosques comparados, se encuentra en el dosel o en zonas inmediatamente inferiores. También concuerdan con los expuestos por Cornelissen y Steege (1989), Gradstein *et al.*, (1989), Cornelissen y Gradstein (1990), Gradstein (1995) y Gradstein *et al.* (2001) en donde obtuvieron que la mayor diversidad y número de especies se presenta en el dosel, principalmente en ramas altas.

De manera similar los índices de diversidad señalaron una disminución a medida que se avanza verticalmente en las zonas a partir del suelo hacia el dosel (Tabla 1) (Fig. 6 y 7). Las observaciones sobre la diversidad alfa concuerdan con las de Wolf (1995), quienes encontraron que la diversidad alfa de los briofitos en los bosques nubosos montanos de Colombia disminuyó hacia las ramas individuales

Tabla 1. Valores de los índices diversidad Shannon y Simpson para cada zona en el árbol y el total de cada uno para el área total de estudio.

Zona	Índice de Simpson	Índice de Shannon
1	0.7735	1.7963
2a	0.7528	1.6802
2b	0.7155	1.6007
3	0.7682	1.7525
4-5	0.6727	1.3276
Total	0.7365	1.6314

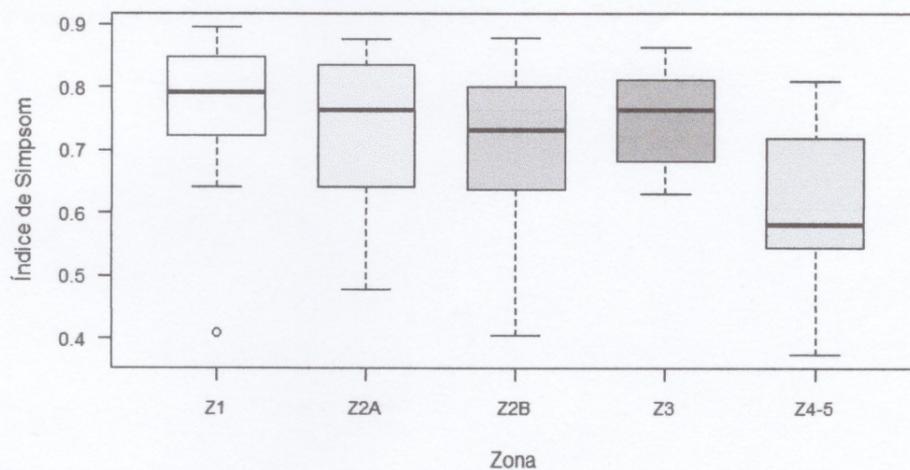


Figura 6. Boxplot del índice de Simpson para cada zona en el árbol

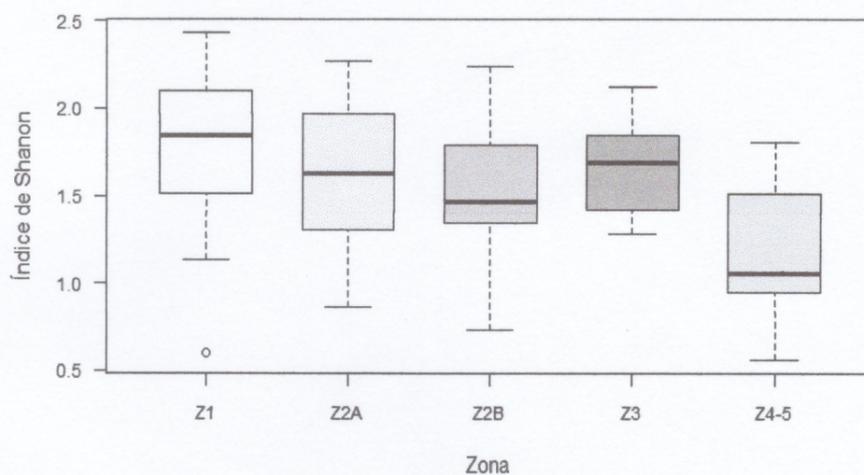


Figura 7. Boxplot del índice de Shannon para cada zona en el árbol

Las curvas de acumulación y el estimador de riqueza Chao 1, señalaron que las zonas 1, 2A, 2B son las zonas con mayor número de especies estimadas; que para las zonas 3 y 4-5 son las más cercanas al total de especies observadas. Estas diferencias, se deben generalmente que en las zonas con mayor número de especies estimadas dominan las especies raras, por lo tanto, es muy posible que, si se aumenta el esfuerzo de muestreo, se obtenga un mayor número de especies (Colwell y Coddington, 1994; Villarreal *et al.*, 2004).

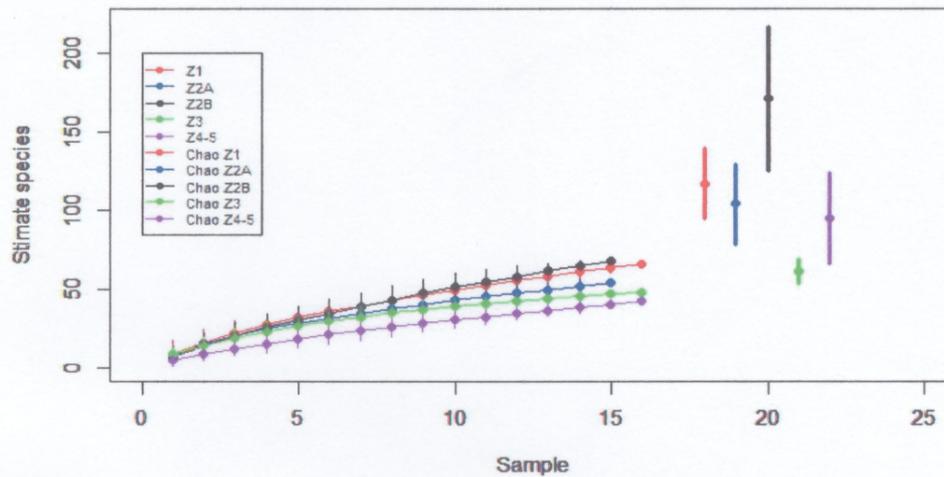


Figura 8. Estimador de Chao 1 para las cinco zonas

El hábitat corticícola generalmente es muy heterogéneo (Benzing, 1990). Según Gradstein *et al.*, (1989) y Wolf (1993c), las curvas de especies para epífitas no vasculares en los trópicos indican que se estudia la diversidad de briofitos solo en árboles (excluyendo arbustos, troncos en descomposición), generalmente se obtiene mediante el análisis el muestreo de 4-8 árboles maduros. En nuestro caso se observa un patrón similar con una estabilidad para la zona de dosel y con mayor heterogeneidad en la zona del sotobosque, que pueden estar relacionadas con el tipo de bosque y rasgo del árbol hospedante (Gradstein *et al.*, 2001; Gradstein *et al.*, 2008).

Los modelos lineales generalizados señalaron que la Zonas 4-5 afectaron la riqueza de especies y el resto de variables (ambientales) no fueron significativas (Tabla 2).

Tabla. 2. Resumen del modelo lineal generalizado GLM, a nivel de Zona que examinó los efectos de los factores ambientales en la diversidad y abundancia de las comunidades de briofitos. SE: Desviación Estándar.

	Estimador	SE	Z valor	P-valor
(intercepto)	0.233	1.276	0.183	0.855
Zona 2a	-0.149	0.169	-0.884	0.377
Zona 2b	-0.198	0.167	-1.186	0.236
Zona 3	-0.304	0.190	-1.596	0.111
Zona 4-5	-0.740	0.201	-3.683	0.000*
Árbol	-0.021	0.021	-1.001	0.317
Luz	0.006	0.004	1.521	0.128
Humedad	0.009	0.009	1.093	0.274
Temperatura	0.080	0.051	1.568	0.117

* Los valores que son estadísticamente significativos ($P < 0.05$)

En el bosque del PILA, existe una gran variedad de microhábitats y microclimas que están casi permanentemente húmedos lo que favorece el crecimiento de briofitas y de otros organismos, lo que resulta en una alta diversidad de especies y biomasa en la zona del sotobosque en comparación con el dosel. Es decir, en la zona del sotobosque se registró un mayor número de especies de sombra (*Bazzania*, *Plagiochila*, *Campylopus*, *Lepidozia*, *Cyrto-hypnum*, *Sematophyllum* y *Cyclodictyon*), en comparación con las zonas del dosel dominadas por epífitas de

sol como *Frullania*, *Anoplolejeunea* y *Lejeunea*. Similar resultado se encontró en un estudio de riqueza, composición de comunidades y ecología de epífitas criptogámicas en bosques de robles, primarios y en recuperación montano en Costa Rica, en donde los troncos y las bases de los árboles tuvieron una composición de (42%), seguidos de troncos y ramas (39%), es decir la mayoría de especies encontradas fueron de sombra (Holz *et al.*, 2002). Así mismo Alvarenga *et al.*, (2010), Gradstein *et al.*, (2005a), encontraron que las especies de sombra alcanzaron los valores más altos en la base, tronco inferior y tronco medio; y las especies de sol fueron menos a medida que se avanzaba hacia las ramas.

Diversidad Beta: Composición y estructura de la comunidad

Estudios varios han permitido categorizar las epífitas en grupos de acuerdo a su preferencia de zona en el árbol. Según su ocurrencia en las zonas de Johansson pueden ser especialistas en hábitat (que ocurren solo en una o dos zonas, o en tres continuas) o generalistas de hábitat (que ocurren en tres o más zonas). A su vez las especialistas pueden subdividirse en "epífitas de sol" (que ocurren en las zonas 3 a 5 de Johansson) y en "epífitas de sombra" restringidas a la parte inferior; zonas 1 a 2 de Johansson (Acebey *et al.*, 2003).

El análisis de escalamiento multidimensional no-métrico (NMDS), reflejó un patrón bidimensional, con un estrés promedio de 0.18 y una separación clara entre los briofitos de sol y de sombra (Fig. 9).

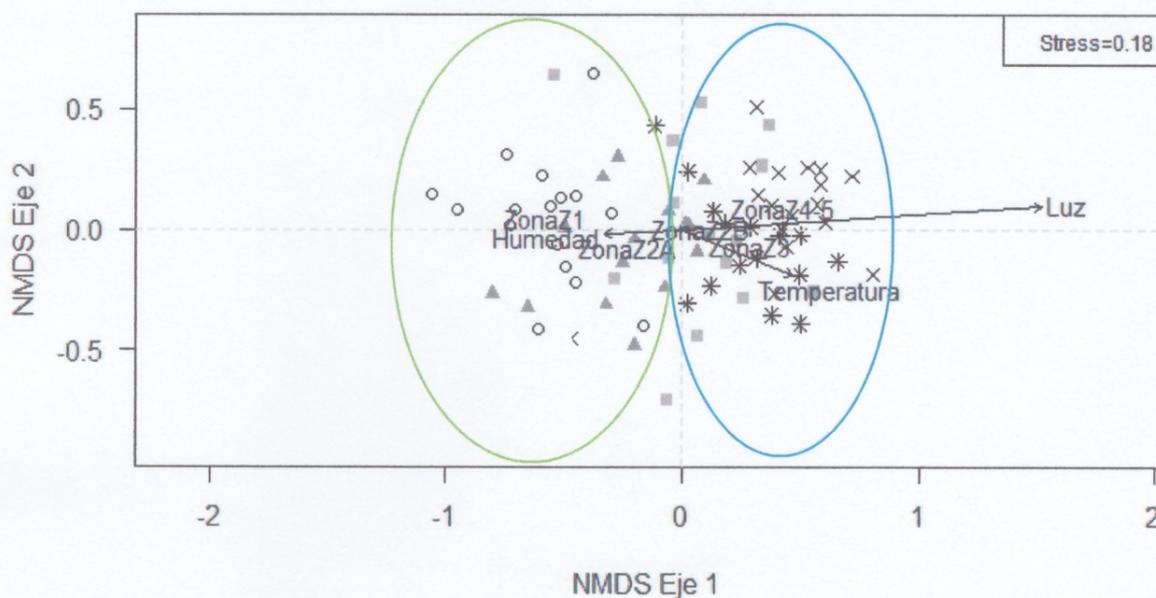


Figura 9. Análisis de escalamiento multidimensional no métrico NMDS de la composición de especies encontradas en el PILA. Las zonas corresponden (círculo) Z1, (triángulo) Z2A, (cuadrado) Z2B, (asterisco) Z3 y (equis) Z4-5.

Los briofitos del sotobosque resultaron ser muy diferentes a los del dosel. Las comunidades de sombra ocurrieron en las bases de los árboles y las comunidades del sol en la parte superior del tronco y en las ramas. En nuestro estudio, los géneros más frecuentes en el sotobosque fueron *Bazzania* y *Campylopus*. Por otra parte, en el dosel los géneros más frecuentes fueron *Frullania* y *Cheilolejeunea*, cabe resaltar que *Plagiochila* fue la más frecuente tanto en dosel como en el sotobosque. Esto coincide con los géneros encontrados en otros estudios, por ejemplo, *Frullania* está determinada como uno de los taxones xerofíticos que colonizan el dosel (Alvarenga *et al.*, 2010) y *Bazzania* común en el

sotobosque, lo que ha sido reafirmado por varios estudios (Holz *et al.*, 2002; Holz y Gradstein, 2005 a, b). Dicha zonificación en la distribución de briofitas epífitas conduce a comunidades bien demarcadas (Cornelissen y ter Steege, 1989; Leerdam y Veneklaas, 1990).

En cuanto a los géneros exclusivos de cada una de las categorías, se obtuvo que, los briofitos de sombra están compuestos por musgos como *Fissidens*, *Cyclodictyon* y *Cyrto-hypnum*, los géneros de hepáticas de sombra fueron *Bazzania*, *Lepidozia*, *Prionolejeunea*, *Trichocolea* y *Telaranea*. En cuanto a los briofitos de sol se encontraron géneros de hepáticas como *Frullania*, *Anoplolejeunea*, *Ceratolejeunea*, *Leucolejeunea*, *Mastigolejeunea* y *Syzygiella*. (Gradstein *et al.*, 2001; Holz y Gradstein, 2005a). Las especies en el dosel enfrentan alta temperatura y condiciones de alta incidencia de luz, lo que hace que sean sitios inadecuados para las especies adaptadas a la sombra (Gradstein, 2008; Gradstein y Sporn, 2010; Normann *et al.*, 2010). Estas especies de sol enfrentan otras condiciones, siendo que el dosel es generalmente abierto, más secos, cálidos y ventosos en comparación con la parte sombreada del bosque, donde el contenido de humedad es mayor (Gradstein, 2008). Los briofitos en los bosques húmedos, principalmente el sotobosque y las partes internas del dosel, son muy sensibles a la desecación (Pardow y Lakatos, 2013) y cuando se exponen a una elevación en radiación solar pueden experimentar una fotoinhibición (Sillett y Antoine, 2004; Proctor *et al.*, 2007; Green *et al.*, 2008; Pardow y Lakatos, 2013).

Los resultados de PERMANOVA señalaron que las variables de zona, humedad, temperatura y luz fueron influyentes en la composición de briofitos, donde el 17% de la varianza en la composición de especies fue explicada por zona del árbol (Tabla 3). Las zonas 1 y 2A dominados por briofitas de sombra se ven claramente influenciados por mayor humedad y los briofitos de sol de las zonas 3 y 4-5 por una mayor temperatura y luz (Tabla 3).

Tabla 3. Resultados del PERMANOVA

	df	ss	ms	f	r²	p
Zona	4	5.686	1.42154	4.028	0.1740	0.001*
Arbol	1	0.566	0.56583	1.6033	0.0173	0.039*
Luz	1	0.554	0.55415	1.5702	0.0169	0.037*
Humedad	1	0.571	0.57103	1.618	0.0174	0.025*
Temperatura	1	0.486	0.48619	1.3776	0.0148	0.088
Zona: árbol	4	1.875	0.46876	1.3282	0.0573	0.017*
Residuals	65	22.94	0.35292		0.7019	
Total	77	32.678			1	

* Los valores que son estadísticamente significativos ($P < 0.05$)

Los cambios importantes en la composición de especies fueron causados por cambios en la cobertura del dosel, humedad y temperatura, estos resultados son consistentes con otros estudios sobre la diversidad de epífitas en bosques

tropicales montanos (Acebey *et al.*, 2003; Wolf, 2005; Werner y Gradstein, 2009). Cambios en el microclima no necesariamente implican una disminución de la riqueza de especies, sino que ocurre un reemplazo en la composición de la comunidad (Holz y Gradstein, 2005; Nöske *et al.*, 2008). Los briofitos de sombra (especies esciófilas), son intolerantes a la desecación y a las condiciones del dosel, son reemplazados por especies que necesitan sol directo para su desarrollo (especies heliófilas y xerófilas) (Granados-Sánchez *et al.*, 2003; Ariyanti *et al.*, 2008; Gradstein, 2008; Gradstein y Sporn, 2010; Benítez *et al.*, 2015).

Las especies de briofitos pueden utilizarse como indicadoras de cambios ambientales ya que como se ha demostrado se encuentran altamente relacionadas con ciertas condiciones ambientales particulares, por lo que su presencia señala la existencia de dicha condición (Frahm y Gradstein, 1999; Isasi-Catalá, 2011). En nuestro estudio al realizar el análisis de especies indicadoras ISA, se encontraron especies que resultaron ser indicadoras de las zonas en la que se encontraban en el árbol (Tabla 4). Las especies indicadoras de la zona 1 fueron: *Cyrto-hypnum minutulum*, *Cyclodictyon albicans*, *Telaranea diacantha*, *Leucobryum crispum*, *Bazzania longistipula*, *Mnioloma cyclostipum* y *Lophocolea muricata*; para la zona 2 fueron: *Drepanolejeunea bidens*, *Lepidozia inaequalis* y *Plagiochila simplex*; para la Zona 4, *Prionodon luteovirens*, *Ceratolejeunea cornuta*, *Cheilolejeunea filiformis*, *Leptoscyphus intermedius* y *Oryzolejeunea saccatiloba* y para la zona 5 *Anoplolejeunea conferta* y *Frullania cf. dilatata*. Similares a los resultados de este estudio, Acebey *et al.*, (2003); Holz *et al.*, (2002);

Holz y Gradstein (2005a); encontraron a *Cyrto-hypnum*, *Trichocolea*, *Telaranea* y *Leucobryum*, géneros del sotobosque (indicadores de ser de sombra), por otra parte, especies como *Anoplolejeunea conferta*, *Ceratolejeunea cornuta*, géneros como *Frullania* y *Leptoscyphus*, restringidos a las zonas altas (indicadoras de ser especies de sol).

Tabla 4. Valor indicador de las especies para las diferentes zonas en el árbol. Se muestra el porcentaje de indicación y el p valor significativo

Especie	Valor de indicación (%)	P valor	Zona
<i>Cyrto-hypnum minutulum</i> (Hedw.) W.R. Buck & H.A. Crum	62.5	0.0002	1
<i>Cyclodictyon albicans</i> (Hedw.) Kuntze	37.5	0.0004	1
<i>Telaranea diacantha</i> (Mont.) J.J. Engel & G.L. Merr.	37.5	0.0006	1
<i>Leucobryum crispum</i> Müll. Hal.	32.9	0.0008	1
<i>Bazzania longistipula</i> (Lindenb.) Trevis.	22.9	0.0176	1
<i>Mnioloma cyclostipum</i> (Spruce) R.M. Schust.	21.8	0.0108	1
<i>Lophocolea muricata</i> (Lehm.) Nees	20.4	0.0328	1
<i>Drepanolejeunea bidens</i> (Prantl) A. Evans	28.3	0.0216	2
<i>Lepidozia inaequalis</i> (Lehm. & Lindenb.) Lehm. & Lindenb.	26.2	0.0198	2
<i>Plagiochila simplex</i> (Sw.) Lindenb.	23.1	0.0174	2
<i>Prionodon luteovirens</i> (Taylor) Mitt.	36.3	0.0008	4
<i>Ceratolejeunea cornuta</i> (Lindenb.) Steph.	34.3	0.0012	4
<i>Cheilolejeunea filiformis</i> (Sw.) W. Ye, R.L. Zhu & Gradst.	34	0.0046	4
<i>Leptoscyphus intermedius</i> Grolle	19.6	0.0682	4
<i>Oryzolejeunea saccatiloba</i> (Steph.) Gradst.	18.7	0.0358	4
<i>Anoplolejeunea conferta</i> (C.F.W. Meissn. ex Spreng.) A. Evans	39.3	0.0004	5
<i>Frullania dilata</i> (L.) Dumort.	25.2	0.0126	5

Los valores (P<0.05) son estadísticamente significativos

VI. CONCLUSIONES

La riqueza con 179 especies de briofitos es alta, y se atribuye a la influencia de factores como alta humedad, bajas temperaturas y la elevación del PILA que favorecen su gran desarrollo.

La zona con mayor riqueza fue la zona 1 y la de menor riqueza fue la zona 4-5.

Las Hepáticas son el grupo de mayor riqueza en todas las zonas, los musgos presentes en su mayoría en las zonas 1 y 2B y fueron escasos en las zonas del dosel.

La familia Lejeuneaceae presentó el mayor número de especies, seguido de Plagiochilaceae y Frullaniaceae. En cuanto a división Bryophyta las familias más diversas, fueron Sematophyllaceae y Pilotrichaceae.

La diversidad alfa disminuye a medida que se avanza verticalmente en las zonas a partir del suelo hacia el dosel.

Los briofitos del sotobosque son diferentes a los del dosel. Las comunidades de sombra ocurrieron en las bases de los árboles y las comunidades del sol en los lados superiores de las ramas del dosel.

Cambios en el microclima no conlleva a una disminución de la riqueza de especies, sino que ocurre un reemplazo en la composición de las comunidades, en el dosel las especies de sombra fueron reemplazadas por especies de sol.

La mayor influencia de los factores microclimáticos sobre la diversidad, estuvo determinado por cambios en la cobertura del dosel (luz) y la variable que mayor explicó las variaciones de las comunidades de briofitos fue la zona en el árbol, seguido de la humedad y demás variables respectivamente.

VII. RECOMENDACIONES

Continuar con estudios de monitoreo e inventario de la brioflora del dosel del bosque, involucrando gradientes altitudinales.

Estudiar el efecto que tiene la "deforestación" de briófitos para fines comerciales y evaluar el tiempo que tardan en recuperarse luego de muestrear la corteza.

Realizar investigaciones sobre las comunidades de briófitas de corteza que analicen las relaciones interespecíficas y con los microinvertebrados que las habitan.

Hacer inventarios en otras partes de la provincia para establecer los factores que favorecen directamente la abundancia y diversidad de especies.

Realizar estudios adicionales de monitoreo de la brioflora en otros sitios del país para determinar cómo los factores bióticos y abióticos pueden estar afectando la composición florística de las comunidades de briofitas en otras áreas del país.

VIII. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Acebey, C., Gradstein, S.R. y Krömer, T. (2003). Species richness and habitat diversification of bryophytes in submontane rain forest and fallows in Bolivia. *Tropical Ecology*, 19(01), 9-18.
- Adler, P. B. y Lauenroth, W. K. (2003). The power of time: spatiotemporal scaling of species diversity. *Ecology Letters*, 6(8), 749-756.
- Allen, B. H. (1994). *Moss Flora of Central America. Part 1. Sphagnaceae-Calymperaceae*. Estados Unidos: Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden.
- Allen, B. H. (2002). *Moss flora of Central America, Part 2. Encalyptaceae-Orthotrichaceae*. Estados Unidos: Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden.
- Allen, B. H. (2010). *Moss flora of Central America, Part 3. Anomodontaceae-Symphyodontaceae*. Estados Unidos: Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden.
- Alvarenga, L. D. P., Pôrto, K. C. y de Oliveira, J. R. (2009). Habitat loss effects on spatial distribution of non-vascular epiphytes in a Brazilian Atlantic forest. *Biodiversity and Conservation*, 19(3), 619-635.

- Ariyanti, N. S., Gradstein, S. R., Sporn, S. G., Angelika, R. y Tan, B. C. (2009). Catalogue of the Bryophytes of Sulawesi. *Blumea*, 1(54), 287-289.
- Autoridad Nacional del Ambiente ANAM. (2004). Elaboración del plan de manejo del Parque Internacional la Amistad-Diagnóstico biológico y sociocultural del Parque Internacional La Amistad. Panamá. 197 p.
- Benítez, A., Prieto, M. y Aragón, G. (2015). Large trees and dense canopies: key factors for maintaining high epiphytic diversity on trunk bases (bryophytes and lichens) in tropical montane forests. *Forestry*, 88(5), 521–527.
- Benzing, D. H. (1990). *Vascular epiphytes. General biology and related biota*. Cambridge University Press, Cambridge, 354 pages.
- Benzing, D.H. (1995). The physical mosaic and plant variety in forest canopies. *Selbyana*, 16(2), 159-168.
- Bogh, A. (1992). Composition and distribution of the vascular epiphyte flora an Ecuadorian montane rain forest. *Selbyana*, 13, 25- 34.
- Borge, C.C. (2004). *Plan de Manejo Parque Internacional La Amistad Talamanca- Versión Final- SEDEr*, The Nature Conservancy, Parks in Peril, USAID, Ministerio del Ambiente y Energía. Costa Rica.
- Bridson, D. y Forman, L. (1992). *The Herbarium Handbook*. Great Britain. Whitstable Litho Printers Ltd.

- Buck, W. (1998). *Pleurocarpous mosses of the West Indies*. Memoirs of the New York Botanical Garden.
- Campos, L. V., Steege, H. T. y Uribe, J. (2015). The epiphytic bryophyte flora of the Colombian Amazon. *Caldasia*, 37(1), 1-47.
- Cardelús, C.L. y Chazdon, R.L. (2005). Inner crown microenvironments of two emergent tree species in a lowland wet forest. *Biotropica*, 37(2), 238-244.
- Charles, B. 2001. Inventario florístico y aspectos de la ecología de los musgos sobre troncos en descomposición en el sendero El Retoño, Parque Internacional La Amistad, Las Nubes-Cerro Punta. Tesis de Licenciatura, Escuela de Biología-Universidad Autónoma de Chiriquí. 89 pág.
- Churchill, S. E. Linares y González, G. (1995). *Prodromus Bryologiae Novo-Granatensis: Introducción a la Flora de Musgos de Colombia*. Santa fé de Bogotá: Instituto de Ciencias Naturales--Museo de Historia Natural.
- Clark, T.W., Ashton, M.S. y Dixon, L. (2006). Innovation and appraisal of sustainability efforts in La Amistad, Bocas del Toro, Panama and Talamanca, Costa Rica Region a synthesis. *International Journal of Sustainable Future for Human Security*, 22 (1), 183.
- Colwell, R. K. y Coddington, J. A. (1994). Estimating Terrestrial Biodiversity through Extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 345(1311), 101-118.

- Colwell, R; Mao, C. y Chang, J. (2005). Interpolando, extrapolando y comparando las curvas de acumulación de especies basadas en su incidencia. *Ecology*, 85(10), 2717-2727.
- Consorcio Asociación Nacional para la Conservación de la Naturaleza Consultores Ecológicos Panameños, S.A. (2004). *Plan de manejo Parque Internacional la Amistad*. Management plan.
- Cook, J. G., Stutzman, T. W., Bowers, C. W., Brenner, K. A. y Irwin, L. L. (1995). Spherical Densimeters Produce Biased Estimates of Forest Canopy Cover. *Wildlife Society Bulletin*, 23(4), 1973-2006.
- Cornelissen, J. H. C. y Ter Steege, H. (1989). Distribution and ecology of epiphytic bryophytes and lichens in dry evergreen forest of Guyana. *Tropical Ecology*, 5, 29-35.
- Cornelissen, J.H.C. y Gradstein, S.R. (1990) On the occurrence of bryophytes and macrolichens in different lowland rain forest types at Mabura Hill, Guyana. *Tropical Bryology*, 3(1), 29–35.
- Cox, A.J.; Goffinet, B., Wickett, N.J., Boles, S.B. y Shaw, A.J. (2010). Moss diversity: a molecular phylogenetic analysis of genera. *Phytotaxa*, 9(1), 175-195.

- Crandall-Stotler, B. y Stotler, R. (2000). Morphology and classification of the Marchantiophyta. In a. Shaw, J. y Goffinet, B. Eds., *Bryophyte biology*, pp. 21–70. Cambridge University Press, Cambridge.
- Crosby, M.R., R.E. Magill y Allen, S. B. (2010). *He a checklist of the mosses*. Missouri Botanical Garden, St. Louis, MO.
- Da Costa, D. (2008). *Metzgeriaceae (Hepaticae)*. Flora Neotropica Monograph 102.
- Dauphin, G., T. Pocs, J. Villarreal y Salazar-Allen, N. 2006. Nuevos registros de hepáticas y anthocerotófitas para Panamá. *Tropical Bryology*, 27, 73-85.
- De Oliveira, S. M. y ter Steege, H. (2015). Bryophyte communities in the Amazon forest are regulated by height on the host tree and site elevation. *Journal of Ecology*, 103(2), 441–450.
- Delgadillo-Moya, C. 2014. Biodiversidad de Bryophyta (musgos) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 100–105.
- Dufrêne, M. y Legendre, P. (1997). Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, 67(3), 345-36.
- Duke, E. A., Goldstein, J. H., Teel, T. L., Finchum, R., Huber-Stearns, H., Pitty, J, y Sánchez, L. O. (2014). Payments for ecosystem services and landowner

interest: Informing program design trade-offs in Western Panama. *Ecological Economics*, 103, 44–55.

Fernández M.C y Collado, M. A. (2003). *Briofitos de la Reserva Natural Integral de Muniellos*. Consejería de Medio Ambiente del Principado de Asturias. KRK ediciones.

Fournier, L.A. (1969). Observaciones preliminares sobre la variación altitudinal en el número de familias de árboles y de arbustos en la vertiente del Pacífico de Costa Rica. *Turrialba*, 19(4), 548-552.

Frahm J. (2003). Manual of Tropical Bryology. *Tropical Bryology*, 23: 89-90.

Frahm, J. (1987b). Which factors control the growth of epiphytic bryophytes in tropical rainforests? *Symposia Biologica Hungarica*, 35(1), 639-648.

Frahm, J. y Gradstein, S. R. (1991). An Altitudinal Zonation of Tropical Rain Forests Using Bryophytes. *Journal of Biogeography*, 18, 6-669.

Gil, J. E. y Morales, M. E. (2003). Estratificación vertical de briofitos epífitos encontrados en *Quercus humboldtii* (Fagaceae) de Boyacá, Colombia. *Tropical Biology*, 62(2), 719-727.

Glime, J. M. (2007). *Bryophyte Ecology: Physiological Ecology*. Ebook sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. Disponible en: <http://www.bryoecol.mtu.edu/>.

- Gómez, L.D. (1986). *Vegetación de Costa Rica*. San José, Costa Rica, UNED. Vol. 1.
- González, I. 1998. Inventario florístico de los musgos presentes en dos parcelas de estudios de sucesión ecológica en el Parque Internacional La Amistad, Las Nubes, Cerro Punta durante 1994-1996. Tesis de Licenciatura en Biología con especialización en Botánica. Universidad Autónoma de Chiriquí (UNACHI), David, Panamá. 129 pág.
- Gorelick, R. (2006). Combining richness and abundance into a single diversity index using matrix analogues of Shannon's and Simpson's indices. *Ecography*, 29(4), 525–530.
- Gotelli, N. J. y Colwell, R. K. (2001). Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, 4, 379-391.
- Gradstein, S.R. y Frahm, J. (1987). Die floristische Höhengliederung der Moose entlang des bryotrop Transektes in NO-Peru. *Nova Hedwigia Beihefte*, 88, 105-113.
- Gradstein, S. R. y Pócs, T. (1989). *Bryophytes*. In: H. Lieth y M. 1. A. Werger (eds.), *Tropical Rainforest Ecosystems*.

- Gradstein, S. R., Reenen, G. B. A. y Griffin, III. (1989). Species richness and origin of the bryophyte flora of the Colombian Andes. *Acta Botanica Neerlandica*, 38, 439-448.
- Gradstein, S.R. (1995) Diversity of Hepaticae and Anthocerotae in Montane Forests of the Tropical Andes. Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests. *Proc. symposium, New York Botanical Garden*, 321-334.
- Gradstein, S.R., Hietz, P.; Lücking, R.; Lücking, A.; Sipman, H.; Vester, H., Wolf, J. y Gardette, E. (1996). How to sample epiphytic diversity of tropical rain forest. *Ecotropica*, 2, 59-72.
- Gradstein S. R., D. Griffin, M. I. Morales y Nadkarni, N. M. (2001b). Diversity and habitat differentiation of mosses and liverworts in the cloud forest of Monteverde, Costa Rica. *Caldasia*, 23(1), 203-212.
- Gradstein, S. R. y Da Costa, P. (2003). *The Hepaticae and Anthocerotae of Brazil*. Memoirs of the New York Botanical Garden.
- Gradstein, S.R., N.M. Nadkarni, T. Krömer, I. Holz y Nöske, N. (2003). A protocol for rapid and representative sampling of vascular and non-vascular epiphyte diversity of tropical rain forest. *Selbyana*, 24(1), 105-111.
- Gradstein, S.R. (2006). The lowland cloud forest of French Guiana: a liverwort hotspot. *Cryptogamie. Bryologie*, 27(1), 141-152.

- Gradstein, S.R. (2008). *Epiphytes of tropical montane forests impact of deforestation and climate change*. In *The Tropical Mountain Forest. Patterns and Processes in a Biodiversity Hotspot*. University Press.
- Gradstein, S. R., Homeier, J. y Gansert, D. (2008). *The Tropical Mountain Forest Patterns and Processes in a Biodiversity Hotspot*. Universitätsverlag Göttingen.
- Gradstein, S.R. y Culmsee, H. (2010). Bryophyte diversity on tree trunks in montane forests of Central Sulawesi, Indonesia. *Tropical Bryology*, 31, 95-105.
- Gradstein, S.R. y Sporn, S.G. (2010) Land use change and epiphytic bryophyte diversity in the Tropics. *Nova Hedwigia*, 138, 309–321.
- Granados-Sánchez, D., López-Ríos, F., Hernández-García, M. Á. y Sánchez-González, A. (2003). Ecología de Las Plantas Epífitas. *Revista Chapingo*, 9(2), 101-111.
- Gullison, R. y Nissan, S. 1999. *Evaluación de la factibilidad del modelado de los impactos del manejo forestal sobre la biodiversidad en la concesión Taruma*. Documento técnico. USAID, Gobierno de Bolivia y Chemonics Internacional. Santa Cruz, Bolivia.

- Hallinbäck, T. y Hodgetts, N. (2000). *Status Survey and Conservation action plan for Bryophytes. Mosses, Liverworts and Hornworts*. Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- Heinrichs, J., Hentschel, J., Wilson, R., Feldberg, K. y Schneider, H. (2007). Evolution of leafy liverworts (Jungermanniidae, Marchantiophyta): Estimating divergence times from chloroplast DNA sequences using penalized likelihood with integrated fossil evidence. *Taxon*, 56, 31-44.
- Herramientas por el manejo del Parque Internacional La Amistad de la Iniciativa Darwin del Reino Unido. (2010). Herramientas básicas para el manejo del Parque Internacional La Amistad. Disponible en: <http://www.inbio.ac.cr/pila-darwin/index.html>.
- Hietz, P., Buchberger, G. y Winkler, M. (2006). Effect of forest disturbance on abundance and distribution of epiphytic bromeliads and orchids. *Ecotropica*, 12, 103-112.
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G. y Jarvis, A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25, 1965–1978.
- Hofstede, R. J. M., Wolf, J. H. D. y Benzing, D. H. (1993). Epiphytic mass and nutrient status of the Upper Montane Rain Forest. *Selbyana*, 14, 37-45.

- Holz, I., Gradstein, S.R., Heinrichs, J. y Kappelle, M. (2002). Bryophyte diversity, microhabitat differentiation and distribution of life forms in Costa Rican upper montane Quercus forest. *Bryologist*, 105, 334–48.
- Holz, I., y Gradstein, R. S. (2005a). Cryptogamic epiphytes in primary and recovering upper montane oak forests of Costa Rica species richness, community composition and ecology. *Plant Ecology*, 178(1), 89–109.
- Holz, I., y Gradstein, R. S. (2005b). Phytogeography of the bryophyte floras of oak forests and páramo of the Cordillera de Talamanca, Costa Rica. *Journal of Biogeography*, 32(9), 1591–1609.
- Hosokawa, T., Odani, N. y Tagawa, H. (1964). Casuality of the distribution of corticolous species in forests with special reference to the physio-ecological approach. *Bryologist*, 67, 396–411.
- Ingram, S. W., y Nadkarni, N. M. (1993). Composition and distribution of epiphytic organic matter in a neotropical cloud forest, Costa Rica. *Biotropica*, 25, 370–383.
- Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio) y Sociedad Mastozoológica de Panamá (SOMASPA). (2005). Biota Panamá: Informe de la biodiversidad del Parque Internacional La Amistad Costa Rica Panamá. Disponible en: <http://biota.wordpress.com/2007/08/12/informe-de-la-biodiversidad-del-parque-internacional-la-amistad-costa-rica-panama/>.

Instituto Nacional de Biodiversidad. (2008). Parque Internacional La Amistad - PILA. Disponible en: <http://www.inbio.ac.cr/pila/>.

Isasi Catalá, E. (2011). Los conceptos de especies indicadoras, paraguas, banderas y claves: su uso y abuso en ecología de la conservación. *Interciencia*, 36 (1), 31-38.

Jaén E. (2006). *P.I.L.A.: un pilar para la biodiversidad global*. Ecological Methodology. Benjamin Cummings, Mendo Park California.

Jeglum, J.K. (1971). Plant indicators of pH and water level in peatlands at Candle Lake, Saskatchewan. *Canadian Journal of Botany*, 49: 1661-1676. Johansson, D. (1974). Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest. *Acta Phytogeographica Suecica*, 59, 1-136.

Krömer, T. y Gradstein S.R. (2003). Species richness of vascular epiphytes in two primary forest and fallows in the Bolivian Andes. *Selbyana*, 24, 190-195.

Kürschner, H. (1990). Die epiphytischen Moosgesellschaften am Mt. Kinabalu (Nord-Borneo, Sabah, Malaysia). *Nova Hedwigia*, 51, 1-75.

Leerdam, A., Zagt, R. J. y Veneklaas, E. J. (1990). The distribution of epiphyte growth-forms in the canopy of a Colombian cloud-forest. *Vegetatio*, 87(1), 59-71.

- Legendre, P. y Legendre, L. (1998). *Numerical ecology*. Ámsterdam, Holanda: Elsevier Science B.V.
- McCune, B., Dey, J. P., Peck, J. E., Cassell, D., Heiman, K., Will-Wolf, S. y Neitlich, P. N. (1997). Repeatability of Community Data: Species Richness versus Gradient Scores in Large-Scale Lichen Studies. *The Bryologist*, 100(1), 40.
- Medina, R., Lara, F., Albertos, B., Draper, I., Garilleti, R., y Mazimpaka, V. (2010). Epiphytic bryophytes in harsh environments: the *Juniperus thurifera* forests. *Journal of Bryology*, 32(1), 23–31.
- MiAMBIENTE (2017). Sistemas Productivos Sostenibles y Conservación de la Biodiversidad. Disponible en: <http://produccionsostenibleybiodiversidad.org/areas-protegidas/parque-internacional-la-amistad/>.
- Monro, A.K. (2009). A new species of *Pilea* (Urticaceae) from the Talamanca Mountains, Costa Rica. *Phytotaxa*, 2, 24–28.
- Monro, A.K., Bystriakova, N. y González, F. (2017a) Are landscape attributes a useful shortcut for classifying vegetation in the tropics? A case study of La Amistad International Park. *Biotropica*, 49, 848–855.
- Monro, A.K., Santamaría-Aguilar, D., González, F., Chacón, O., Solano, D., Rodríguez, A., Zamora, N., Fedele, E. y Correa, M. (2017b). A first checklist

to the vascular plants of La Amistad International Park (PILA), Costa Rica-Panama. *Phytotaxa*, 322, 1–283.

Montfoort, D. y Ek, R.C. (1990). Vertical distribution and ecology of epiphytic bryophytes and lichens in a lowland rain forest in French Guiana. MSc thesis, University of Utrecht.

Moreno, C. E. (2001). Métodos para medir la biodiversidad. M y T Manuales y Tesis SEA, Zaragoza, 1.

Mota, S., Ter Steege, H., Cornelissen, J. C. y Gradstein, S. R. (2009). Niche assembly of epiphytic bryophyte communities in the Guianas: a regional approach. *Biogeography*, 36, 2076-2084.

Motito Marín, A. y Rivera Queralta, Y. (2017). Briofitas. En: C. A. Mancina y D. D. Cruz, Eds. *Diversidad biológica de Cuba: métodos de inventario, monitoreo y colecciones biológicas*. Pp. 118-133. Cuba, Editorial AMA.

Myers, N. (1990). The Biodiversity Challenge: Expanded Hot-Spots Analysis. *Tropical forests*. 10, 243-256.

Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., da Fonseca, G. A. B. y Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403 (6772), 853–858.

- Nöske, N., Hilt N., Werner, F., Brehm, G., Fiedler, K., Sipman, H.J. y Gradstein, S.R. (2008). Disturbance effects on diversity of epiphytes and moths in a montane forest in Ecuador. *Basic and Applied Ecology*, 9, 4–12.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B. y Oksanen, M. J. (2013). Package 'vegan'. Community ecology package, version, 2(9).
- Ortiz, O.O. y Croat, T.B. (2017). Five new species of *Anthurium* (Araceae) from the Caribbean Forests of Panama. *Webbia*, 72, 71–81.
- Ortiz, O. O., Croat, T. B., y Baldini, R. M. (2018). A New *Anthurium* from La Amistad International Park (PILA), Panama-Costa Rica Border. *Phytotaxa*, 350(2), 167-171.
- Palminteri, S; Powell, G.; Fernández, A. y Tovar, D. (1999). *Talamanca Montane-Isthmian Pacific Ecoregion Based conservation plan: Preliminary reconnaissance phase*. San José, Costa Rica. Tropical Science Center.
- Pardow, A., y Lakatos, M. (2013). Desiccation Tolerance and Global Change: Implications for Tropical Bryophytes in Lowland Forests. *Biotropica*, 45(1), 27–36.
- Parolly, G. y Kürschner, H. (2005). Syntaxonomy, life forms, life strategies and ecomorphology of the subandean woodlands and Polylepis forests in Central Ecuador. *Botanische Jahrbücher für Systematik*, 126, 211–252.

- Pineda, D. 1999. Inventario Florístico de los Musgos Terrestres y Saxicolos del Sendero El Retoño, Parque Internacional La Amistad, Las Nubes-Cerro Punta. Tesis de Licenciatura, Escuela de Biología-Universidad Autónoma de Chiriquí.
- Pinheiro, J. C., Bates, D. M., DebRoy, S. y Sarkar, D. (2008). nlme: Linear and nonlinear mixed effects models. R package version 3.1.
- Pinzón, M. y Linares, E. (2006). Diversidad de líquenes y briofitos en la región subxerofítica de la Herrera, Mosquera (Cundinamarca-Colombia). *Caldasia*, 28, 243-257.
- Pócs, T. (1980). The epiphytic biomass and its effects on the water balance of two rainforest types in the Uluguru Mountains. *Acta botanica academicae scientiarum Hungaricae*, 26, 143-167.
- Pospisil, V. (1975). Die Bedeutung der Moose Pterogoneurum subsessile. *Acta Musei Moraviae. Scientiae Naturales*, 60, 125-146.
- Pretell, O. (1985). Apuntes sobre algunas especies forestales nativas de la sierra peruana. Lima-Perú. Proyecto FAO – Holanda.
- Proctor M. (2009). *Bryophyte Biology: Physiological ecology*. Cambridge University.

- Proctor, M., Oliver, M.J., Wood, A.J., Alpert, P., Stark, L.R., Cleavitt, N.L. y Mishler, B.D. (2007). Desiccation tolerance in bryophytes: a review. *Bryologist*, 110, 595-621.
- Reynel, C. y Marcelo, J. (2009). *Árboles de los ecosistemas forestales andinos. Manual de indentificación de especies. Lima*. Intercooperation Fundación Suiza para el Desarrollo y la Cooperación Internacional.
- Richards, P. W. (1952). *The Tropical Rain Forest*. Cambridge University press. Cambridge, UK.
- Richards, P. W. (1984). The ecology of tropical forest bryophytes. *New Manual of Bryology*, 2, 1233-1270
- Rodríguez Quiel, E. (2011). Brioflora y biomonitoreo de la contaminación por agroquímicos en el Parque Internacional la Amistad, Chiriquí. Panamá. Tesis de Maestría en Biología con especialización en Biología Vegetal. Universidad Autónoma de Chiriquí (UNACHI).
- Rodríguez, R., Monro, A.K., Chacón, O., Solano, D., Santamaría, D., Zamora, N. y Correa, M.D. (2011) Regional and global conservation assessments for 200 vascular plant species from Costa Rica and Panama. *Phytotaxa*, 21, 1-216.
- Romanski, J., Pharo, E. J. y Kirkpatrick, J. B. (2011). Epiphytic bryophytes and habitat variation in montane rainforest, Peru. *Bryologist*, 114 (4), 720-731

- Ruiz, C. y Aguirre, J. (2004). Las comunidades de briofitos y su relación con la vegetación fanerogámica (tipos de paisaje) en Tarapacá (Amazonas-Colombia). *Caldasia*, 26, 65-78.
- Salazar-Allen, N. (2001). Las briofitas o musgos de los bosques nubosos. Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales. *Puente Biológico*, 81-86.
- Salazar-Allen, N. y Chung C. (2005). "Briofitas (Antocerontes, Hepáticas y Musgos) De La Región De Bahía Honda (Veraguas, Panamá). Consejo Superior de Investigaciones Científicas: 95.
- Samudio, R. Jr. (2001). Bosques nublados del Neotrópico. Heredia, Costa Rica, INBio.
- Santamaría-Aguilar, D., Jiménez-Madriral, Q. y Monro, A.K. (2015) A new species of *Ternstroemia* (Pentaphragaceae) from La Amistad Binational Park and World Heritage Property, Costa Rica and Panama. *Phytotaxa*, 217, 87-091.
- Santamaría-Aguilar, D., Monro, A.K., Jiménez-Madriral, Q. y Lagomarsino, L.P. (2014) Two New Species of *Freziera* (Pentaphragaceae) from Costa Rica. *Harvard Papers in Botany*, 19, 219-225.
- Schofield, W. C. (1981). Ecological significance of morphological characters in the moss gametophyte. *The Bryologist*, 84, 149-165.

- Schuster, R.M. (1983). Phytogeography of bryophyte. *New Manual of bryology*. 1, 463-626.
- Shannon, C.E. y Weaver, W. (1949). The mathematical theory of communication. University of Illinois Press. Urbana, IL, EEUU.
- Shaw, D.C. (2004) Vertical organization of canopy biota: Forest canopies. *Elsevier*, 2, 73-101.
- Shaw, D.C. (2004). Vertical organization of canopy biota, p. 73-101. In M.D. Lowman y H.B. Rinker (eds.). *Forest canopies (second edition)*. Elsevier Academic, San Diego, California, EEUU.
- Silva, M.P.P. y Pôrto, K.C. (2007). Composição y riqueza de briófitas epíxilas en fragmentos florestais de la Estación Ecológica de Murici, Alagoas. *Revista Brasileira de Biologia*, 5, 243-245.
- Soto, A.D. y Monro, A.K. (2008) Una nueva especie de Cuatresia (Solanaceae) de Costa Rica y Panamá. *Journal of the Botanical Research Institute of Texas*, 2, 41-44.
- Sporn, S.G., Bos, M.M., Keßler, M. y Gradstein, S.R. (2010). Vertical distribution of epiphytic bryophytes in an Indonesian rainforest. *Biodiversity and Conservation*, 19, 745-60.

- Stark, J. (2014). "Trail Degradation in Parque Internacional la Amistad: An intersection of Design, Management and Use" Independent Study Project (ISP). Disponible en: https://digitalcollections.sit.edu/isp_collection/1872.
- Tobiessen, P.L, Mott K.A. y Slack, N.G. 1977. A comparative study of photosynthesis, respiration and water relations in four species of epiphytic mosses in relation to their vertical distribution. *Bryophytorum Bibliotheca*, 13, 253-277.
- Van Breemen, N. (1995). How Sphagnum Bogs Down Other Plants. *Trends in Ecology and Evolution*, 10, 270-275.
- Van Seters, T. E. y Price, J. S. (2001). The impact of peat harvesting and natural regeneration on the water balance of an abandoned cutover bog. *Hydrological Processes*, 15(2), 233–248.
- Vanderpoorten, A. y Goffinet, B. (2009). *Introduction to Bryophytes*. United Kingdom. Cambridge University Press. Cambridge.
- Vilas, S. y Passos, J. (1998). Briófitas de uma área de Cerrado no município de Alagoinhas, Bahia, Brasil. *Tropical Bryology*, 15, 101-110.
- Villarreal H., Álvarez, M., Córdoba, S., Escobar, F., Fagua G., Gast, F., Mendoza, H., Ospina M. y Umaña, A.M. (2004). Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá-Colombia.

- Villarreal, J.C., D.C. Cargill, A. Hagborg, L. Söderström y Renzaglia, K.S. (2010). A synthesis of hornwort diversity: Patterns, causes and future work. *Phytotaxa*, 9, 150-166
- Werner, F.A. y Gradstein, S.R. (2009). Diversity of dry forest epiphytes along a gradient of human disturbance in the tropical Andes. *Journal of Vegetation Science*, 20, 59-68.
- Wilson, R., Gradstein, S. R., Schneider, H. y Heinrichs, J. (2007). Unravelling the phylogeny of Lejeuneaceae (Jungermanniopsida): Evidence for four main lineages. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 43, 270–282.
- Wolf, I. H. W. (1993). Diversity patterns and biomass of epiphytic bryophytes and lichens along an altitudinal gradient in the northern Andes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 80, 928-960.
- Wolf, J.H.D. (1994). Non-vascular epiphyte diversity patterns in the canopy of an upper montane rain forest (2550–3670 m), Central Cordillera, Colombia. *Selbyana*, 16, 185–95.
- Wolf, J. H. D. (1995). Non-vascular epiphyte diversity patterns in the canopy of an upper montane rain forest (2550-3670 m), Central cordillera, Colombia. *Selbyana*, 16(2), 185-195.
- Zimmerman, B. y Kormos, C. (2012). Prospects for sustainable logging in tropical forests. *BioScience*, 62, 479–487.

Zotz, G. y Andrade, J. L. (2002). *Ecología y conservación de bosques neotropicales: La ecología y fisiología de las epífitas y las hemiepífitas*. San Juan, Costa Rica. Editorial Libro Universitario Regional.

VIII. ANEXOS

Anexo 1. Listado de especies y las zonas en el árbol en la cual se encontraban.

Especie	Z1	Z2A	Z2B	Z3	Z4-5
<i>Adelanthus decipiens</i> (Hook.) Mitt.	x				
<i>Anoplolejeunea conferta</i> (C.F.W. Meissn. ex Spreng.) A. Evans		x	x	x	x
<i>Bazzania aurescens</i> Spruce	x	x	x	x	
<i>Bazzania bidens</i> (Gottsche & Lindenb.) Trevis.	x	x	x	x	
<i>Bazzania longistipula</i> (Lindenb.) Trevis.	x	x	x		
<i>Calypogeia peruviana</i> Nees & Mont.	x				
<i>Campylopus</i> _sp1	x	x	x	x	x
<i>Ceratolejeunea</i> cf. <i>cubensis</i> (Mont.) Schiffn.			x		x
<i>Ceratolejeunea coarina</i> Nees & Mont.				x	
<i>Ceratolejeunea cornuta</i> (Lindenb.) Steph.			x	x	x
<i>Ceratolejeunea fallax</i> (Lehm. & Lindenb.) Bonner			x	x	x
<i>Cheilolejeunea adnate</i> (Kunze ex Lehm.) Grolle	x				
<i>Cheilolejeunea discoidea</i> (Lehm. & Lindenb.) Kachroo & R.M. Schust.		x			
<i>Cheilolejeunea filiformis</i> (Sw.) W. Ye, R.L. Zhu & Gradst.		x	x	x	x
<i>Cheilolejeunea</i> _sp2					x
<i>Cheilolejeunea rigidula</i> (Nees ex Mont.) R.M. Schust.			x		
<i>Cheilolejeunea tonduzana</i> (Steph.) W. Ye, R.L. Zhu & Gradst.			x	x	x
<i>Cheilolejeunea</i> _sp1			x		
<i>Chryso-hypnum elegantulum</i> (Hook.) Hampe	x				
<i>Cyclodictyon albicans</i> (Hedw.) Kuntze	x				
<i>Cyclodictyon erubescens</i> E.B. Bartram	x				
<i>Cyclodictyon roridum</i> (Hampe) Kuntze	x				
<i>Cyrto-hypnum minutulum</i> (Hedw.) W.R. Buck & H.A. Crum	x				
<i>Diplasiolejeunea johnsonii</i> A. Evans					x
<i>Drepanolejeunea</i> _sp1					x
<i>Drepanolejeunea</i> _sp2			x		x
<i>Drepanolejeunea appalachiana</i> R.M. Schust.					x
<i>Drepanolejeunea bidens</i> (Prantl) A. Evans	x	x	x	x	x
<i>Drepanolejeunea fragilis</i> Bischl.				x	x
<i>Drepanolejeunea inchoate</i> (C.F.W. Meissn. ex Lehm.) Steph.				x	
<i>Drepanolejeunea proboscidea</i> (Gottsche) Steph.					x
<i>Drepanolejeunea subdissitifolia</i> Herzog		x			

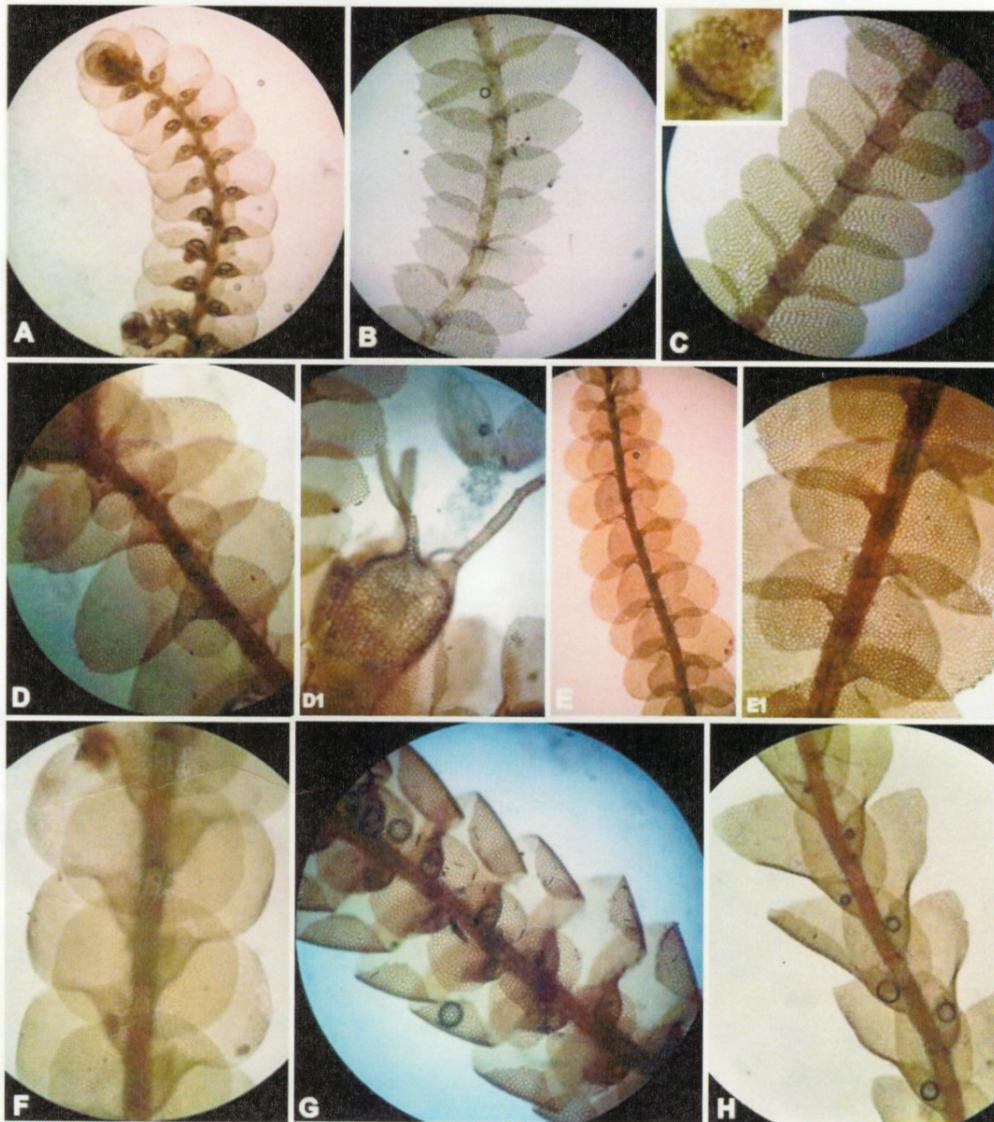
<i>Fissidens platyphyllus</i> Broth.	x			
<i>Frullania</i> _sp1				x
<i>Frullania</i> _sp2				x
<i>Frullania</i> _sp3		x		
<i>Frullania</i> _sp3			x	
<i>Frullania</i> _sp4		x		
<i>Frullania</i> _sp5	x			
<i>Frullania</i> _sp6		x		
<i>Frullania</i> _sp7			x	
<i>Frullania</i> _sp8		x		x
<i>Frullania</i> _sp9		x		
<i>Frullania</i> _sp10		x	x	
<i>Frullania</i> _sp12				x
<i>Frullania</i> _sp15		x		
<i>Frullania</i> _sp16		x		
<i>Frullania apiculata</i> (Reinw., Blume & Nees) Nees			x	x
<i>Frullania atrata</i> (Sw.) Nees ex Mont.			x	
<i>Frullania brasiliensis</i> Raddi		x	x	x
<i>Frullania</i> cf. <i>aculeata</i> Taylor		x		
<i>Frullania</i> cf. <i>caulisequa</i> (Nees) Mont.			x	
<i>Frullania clandestine</i> (Nees & Mont.) Nees			x	
<i>Frullania convolute</i> Lindenb. & Hampe			x	x
<i>Frullania crispiloba</i> Steph.	x			
<i>Frullania</i> cf. <i>dilatata</i> (L.) Dumort.			x	x
<i>Frullania intumescens</i> (Lehm. & Lindenb.) Lehm. & Lindenb.				x
<i>Harpalejeunea</i> _sp1	x			
<i>Harpalejeunea</i> _sp2		x	x	
<i>Harpalejeunea</i> _sp4				
<i>Harpalejeunea stricta</i> (Lindenb. & Gottsche) Steph.	x	x	x	x
<i>Herbertus</i> _sp1		x		
<i>Herbertus</i> _sp2		x		
<i>Herbertus</i> _sp3		x		
<i>Herbertus</i> _sp4		x		
<i>Herbertus</i> _sp5		x		
<i>Herbertus acanthelius</i> Spruce		x		
<i>Herbertus angustevittatus</i> (Steph.) Fulford			x	
<i>Herbertus divergens</i> (Steph.) Herzog	x			
<i>Herbertus grossispinus</i> (Steph.) Fulford	x	x		
<i>Herbertus juniperoides</i> (Sw.) Grolle		x	x	
<i>Herbertus pensilis</i> (Taylor) Trevis.	x	x	x	

<i>Heterocysphus</i> _sp1	x				
<i>Heterocysphus</i> _sp2	x	x			
<i>Hypnella leptorrhyncha</i> (Hook. & Grev.) A. Jaeger	x				
<i>Hypnella pilifera</i> (Hook. f. & Wilson) A. Jaeger	x				
<i>Syzygiella rubricaulis</i> (Nees) Steph.		x	x	x	x
<i>Lejeunea</i> _sp2	x				
<i>Lejeunea</i> _sp3			x		
<i>Lejeunea</i> _sp5					x
<i>Lejeunea</i> _sp10	x				
<i>Lejeunea</i> _sp12	x				
<i>Lejeunea</i> _sp13		x			
<i>Lejeunea</i> _sp14		x			
<i>Lejeunea</i> _sp15				x	
<i>Lejeunea</i> cf. <i>filipes</i> Spruce	x				
<i>Lejeunea flava</i> (Sw.) Nees		x			x
<i>Lejeunea laetevirens</i> Nees & Mont.			x		
<i>Lejeunea monimiae</i> (Steph.) Steph.		x			
<i>Lepicolea loriana</i> Steph.			x		x
<i>Lepidolejeunea</i> _sp1		x			
<i>Lepidozia inaequalis</i> (Lehm. & Lindenb.) Lehm. & Lindenb.	x	x	x		
<i>Leptoscyphus amphibolius</i> (Nees) Grolle			x		
<i>Leptoscyphus intermedius</i> Grolle	x	x	x	x	x
<i>Leptoscyphus porphirius</i> (Nees) Grolle			x	x	
<i>Leptotheca</i> _sp1			x	x	
<i>Leskeodon andicola</i> (Spruce ex Mitt.) Broth.	x				
<i>Leskeodon cubensis</i> (Mitt.) Thér.	x				
<i>Leucobryum crispum</i> Müll. Hal.	x	x	x		
<i>Leucolejeunea conchifolia</i> (A. Evans) A. Evans			x		
<i>Leucolejeunea uncioba</i> (Lindenb.) A. Evans					x
<i>Leucolejeunea xanthocarpa</i> (Lehm. & Lindenb.) A. Evans					x
<i>Lindigia debilis</i> (Mitt.) A. Jaeger			x		x
<i>Lophocolea atra</i> Gola	x				
<i>Lophocolea muricata</i> (Lehm.) Nees	x	x	x		
<i>Lophocolea quadridentata</i> Spruce			x		
<i>Mastigolejeunea auriculate</i> (Wilson & Hook.) Steph.					x
<i>Mastigolejeunea innovans</i> (Spruce) Steph.					x
<i>Mnioloma caespitosum</i> (Spruce) R.M. Schust.		x			
<i>Mnioloma cyclostipum</i> (Spruce) R.M. Schust.	x	x	x		
<i>Morfo</i> _sp1	x				
<i>Morfo</i> _sp2		x			x

<i>Morfo_sp3</i>		X	X	X	
<i>Morfo_sp4</i>		X	X	X	X
<i>Morfo_sp5</i>	X				
<i>Morfo_sp6</i>				X	X
<i>Morfo_sp7</i>	X				
<i>Musgo_sp9</i>		X			
<i>Morfo_sp10</i>			X		
<i>Morfo_sp11</i>			X		
<i>Oryzolejeunea saccatiloba</i> (Steph.) Gradst.				X	
<i>Phyllogonium viride</i> Brid.					X
<i>Pilotrichella flexilis</i> (Hedw.) Ångstr.			X		
<i>Plagiochila_sp2</i>	X	X	X		X
<i>Plagiochila_sp3</i>		X			
<i>Plagiochila_sp4</i>				X	
<i>Plagiochila_sp5</i>		X	X	X	
<i>Plagiochila_sp6</i>				X	
<i>Plagiochila_sp7</i>			X	X	X
<i>Plagiochila_sp8</i>					X
<i>Plagiochila_sp9</i>	X		X	X	
<i>Plagiochila_sp10</i>	X	X			
<i>Plagiochila_sp11</i>	X				
<i>Plagiochila_sp12</i>			X	X	
<i>Plagiochila_sp13</i>			X		
<i>Plagiochila_sp14</i>	X				
<i>Plagiochila_sp15</i>	X	X			
<i>Plagiochila_sp16</i>				X	
<i>Plagiochila_sp17</i>	X	X			
<i>Plagiochila_sp18</i>					X
<i>Plagiochila_sp19</i>			X		
<i>Plagiochila_sp20</i>	X				
<i>Plagiochila_sp22</i>		X			
<i>Plagiochila_sp23</i>	X				
<i>Plagiochila_sp24</i>	X				
<i>Plagiochila_sp25</i>		X			
<i>Plagiochila aerea</i> Taylor		X			
<i>Plagiochila cristata</i> (Sw.) Lindenb.			X		
<i>Plagiochila rutilans</i> Lindenb.	X				
<i>Plagiochila simplex</i> (Sw.) Lindenb.	X	X	X	X	X
<i>Plagiomnium rostratum</i> (Schrad.) T.J. Kop.	X				
<i>Platygyrium_sp1</i>	X				

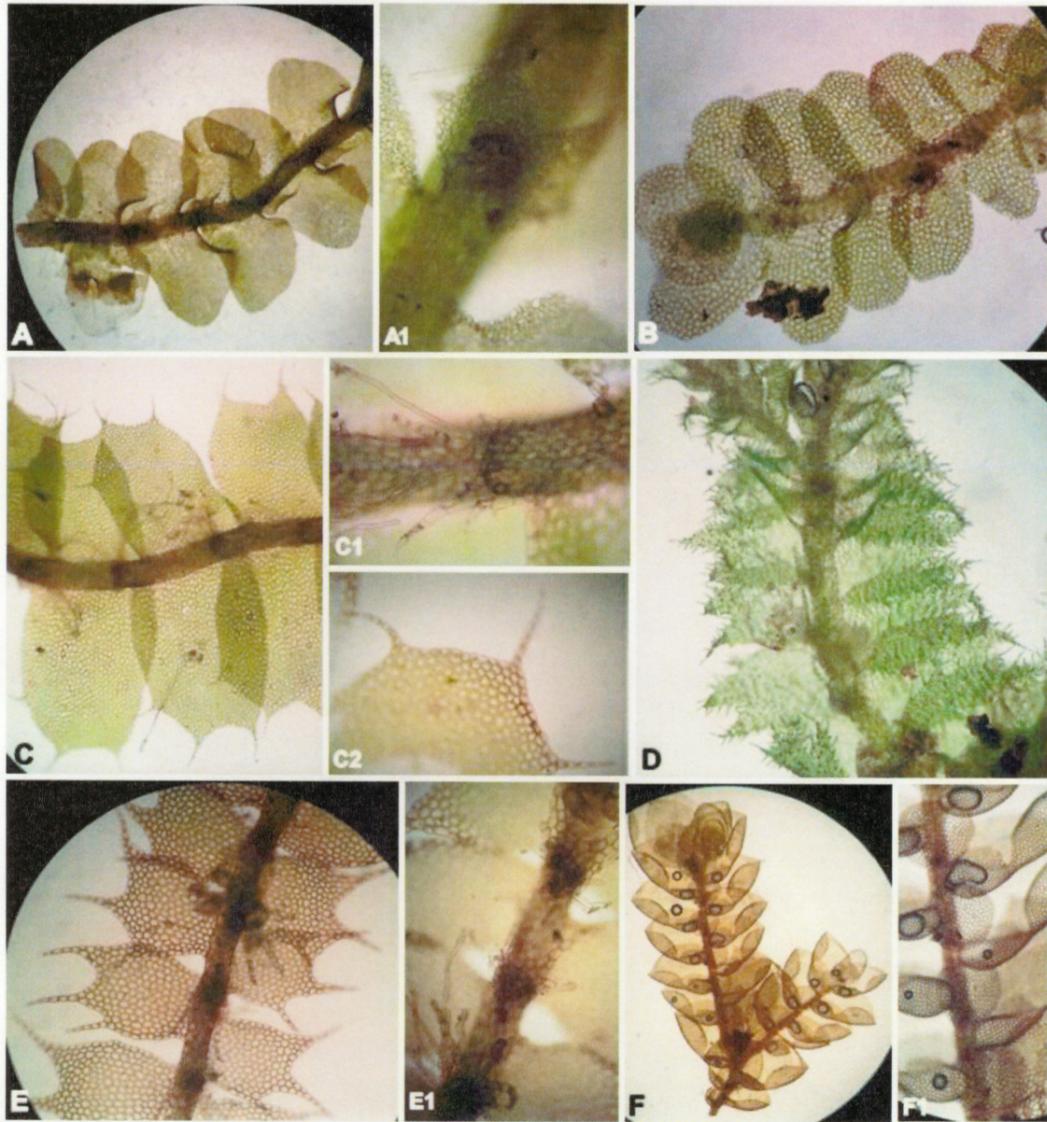
<i>Porotrichum</i> _sp1	X				
<i>Porotrichum lindigii</i> (Hampe) Mitt.	X				
<i>Prionodon luteovirens</i> (Taylor) Mitt.		X	X	X	X
<i>Prionolejeunea</i> _sp1	X				
<i>Prionolejeunea</i> _sp2	X				
<i>Prionolejeunea</i> _sp3	X				
<i>Prionolejeunea</i> _sp4	X				
<i>Prionolejeunea</i> cf. <i>microdonta</i> (Gottsche) Steph.		X			
<i>Prionolejeunea mucronata</i> (Sande Lac.) Steph.			X		
<i>Prionolejeunea muricatoserrulata</i> (Spruce) Steph.	X				
<i>Prionolejeunea scaberula</i> (Spruce) Steph.		X			
<i>Radula voluta</i> Taylor ex Gottsche, Lindenb. & Nees	X	X	X		
<i>Scapania portoricensis</i> Hampe & Gottsche		X			
<i>Sematophyllum</i> _sp1	X	X	X	X	X
<i>Sematophyllum adnatum</i> (Michx.) E. Britton	X				
<i>Sematophyllum subsimplex</i> (Hedw.) Mitt.			X		
<i>Sematophyllum swartzii</i> (Schwägr.) W.H. Welch & H.A. Crum	X				
<i>Squamidium livens</i> (Schwägr.) Broth.					X
<i>Stictolejeunea squamata</i> (Willd. ex F. Weber) Schiffn.	X				
<i>Syrrhopodon</i> _sp1	X				
<i>Taxilejeunea</i> _sp2				X	
<i>Taxilejeunea isocalycina</i> (Nees) Steph.	X				
<i>Taxilejeunea obtusangula</i> (Spruce) A. Evans				X	X
<i>Telaranea diacantha</i> (Mont.) J.J. Engel & G.L. Merr.	X				
<i>Thamniopsis undata</i> (Hedw.) W.R. Buck	X				
<i>Trachyxiphium repens</i> (Hook. & Grev.) B.H. Allen	X				
<i>Trichocolea tomentosa</i> (Sw.) Gottsche	X	X			

Anexo 2



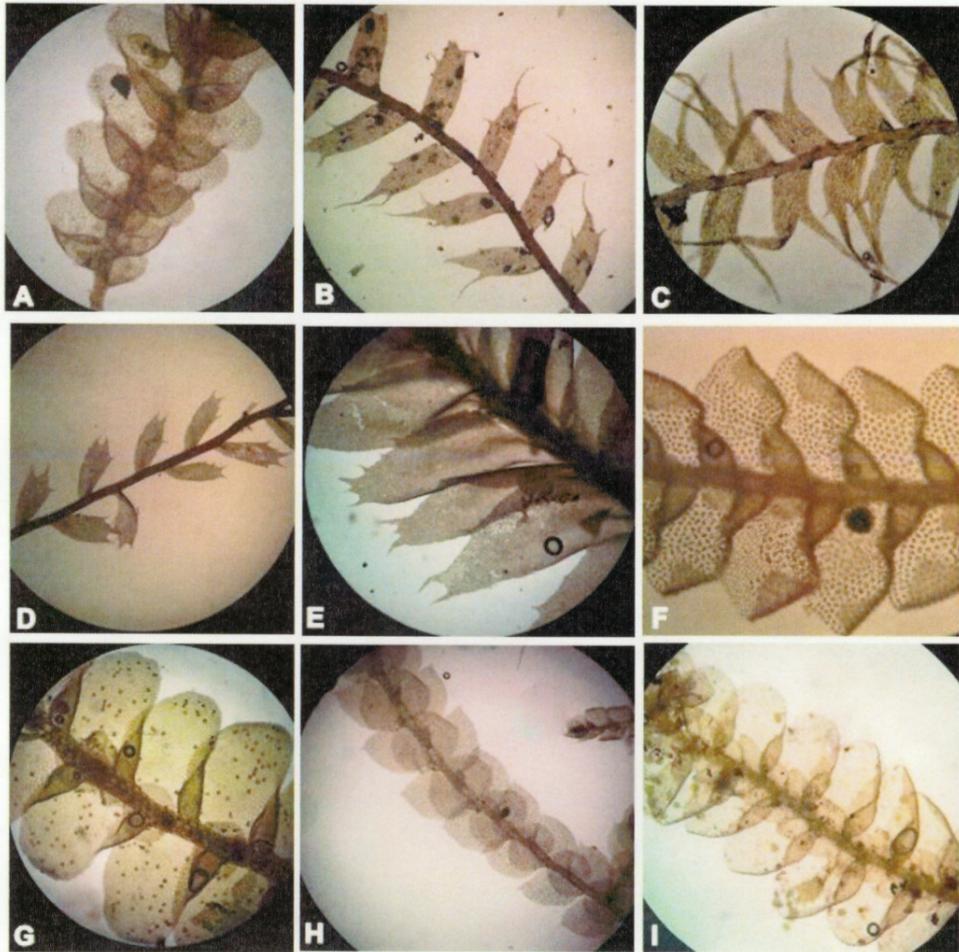
Anexo 1. A. *Anoplolejeunea conferta*. B. *Calypogeia peruviana*. C. *Mnioloma cyclostipum*. D. *Ceratolejeunea cornuta* (D1. Perianto con cuernos). E. *Ceratolejeunea fallax*; (E1. Anfigastros). F. *Cheilolejeunea filiformis*. G. *Cheilolejeunea* sp2. H. *Omphalantus ovalis*.

Anexo 3



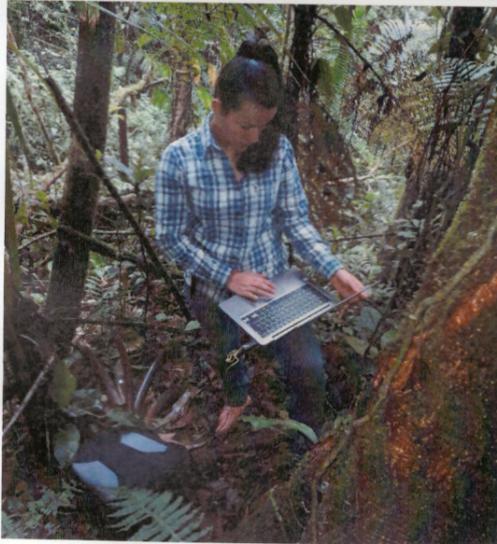
A. *Leptoscyphus amphibolus*, (A1. Anfigastro). B. *Mnioloma caespitosum*. C. *Lophocolea atra*, (C1. Anfigastro con rizoides. C2. Borde del filoide). D. *Lophocolea muricata*. E. *Lophocolea quadridentata*; (E1. Anfigastros con rizoides). F. *Mastigolejeunea auriculata*, (F1. Anfigastros y lobulos dorsales).

Anexo 4



A. *Oryzolejeunea saccatiloba*. B. *Plagiochila simplex*. C. *Plagiochila aerea*.
D. *Plagiochila rutilans*. E. *Plagiochila cristata*. F. *Prionolejeunea mucronate*.
G. *Stictolejeunea squamata*. H. *Taxilejeunea obtusangula*. I. *Diplasiolejeunea jonhsonii*.

Anexo 7



Trabajo de campo: A. Colecta de muestras en el dosel. B. Descargando datos microclimáticos. C. Colecta de muestras en la base del árbol (Z2B).