

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

**EFFECTO DE LA ELEVACIÓN Y EL MICROCLIMA EN LA DIVERSIDAD DE
BRIÓFITOS EPÍFILOS EN EL PARQUE INTERNACIONAL LA AMISTAD
(PILA), PANAMÁ.**

NIKELLY ELEANOR GUERRA BATISTA

4-765-273

ASESORES PRINCIPALES:

Ph. D. ANGEL BENITEZ

M. Sc. CLOTILDE ARROCHA

COASESORES:

Ph. D. NORIS SALAZAR ALLEN

Ph. D. DIANA GÓMEZ GONZÁLEZ

Trabajo de graduación presentado a la
Escuela de Biología como requisito
parcial para optar al título de Maestría en
Biología con especialización en Biología
Vegetal

DAVID, CHIRIQUÍ, REPÚBLICA DE PANAMÁ

2018

DEDICATORIA

A mi madre Eleanor Batista y a mi abuelo Natividad Batista (QEPD) y a todas esas personas que siempre me apoyan.

AGRADECIMIENTOS

A la Secretaria Nacional de Ciencia, Tecnología e Innovación (SENACYT) por otorgarme la beca para estudiar la Maestría en Biología con Especialización en Biología Vegetal, además de proporcionar el apoyo financiero para esta investigación a través del programa nuevos investigadores.

Al Ministerio de Ambiente por el permiso de colecta y al Director del PILA el Sr. José Araúz y a su equipo de guarda parques por la colaboración.

A mis asesores de tesis, los profesores Angel Benítez, Clotilde Arrocha, Noris Salazar y Diana Gómez por su compromiso, paciencia y apoyo en el desarrollo de la investigación.

A los docentes que forman parte de la comisión el Programa de Maestría en Biología con Especialización en Biología Vegetal por sus consejos para el desarrollo de esta investigación.

Al director y personal del Herbario de la Universidad Autónoma de Chiriquí (UCH), por permitirme utilizar las instalaciones, el equipo y la literatura.

Al Sr. Abelardo Pitty, guarda parque del PILA y a mis amigos Omar Quintero y Roger Morales por su apoyo, asistencia y guía incondicional en campo.

A Omar Quintero por su apoyo y paciencia en todo este proceso.

Agradezco a mi familia por su ayuda, especialmente a mi madre Eleanor y hermano Brayan que siempre han estado conmigo.

ÍNDICE GENERAL

CONTENIDO

DEDICATORIA	II
AGRADECIMIENTOS.....	III
ÍNDICE GENERAL	IV
ÍNDICE DE TABLAS.....	VI
ÍNDICE DE FIGURAS.....	VII
I. RESUMEN	1
II. INTRODUCCIÓN	3
III. FUNDAMENTACIÓN TEÓRICA.....	7
1. Bosques nubosos.....	7
2. Diversidad de briófitos.....	10
2.1. Briófitos epífilos	12
3. Gradiente de elevación y microclima	14
IV. MATERIALES Y MÉTODOS	17
1. Área de estudio	17
2. Diseño y recolección de datos	18
2.1. Muestreo de briófitos epífilos	18
2.2. Identificación de las muestras	20

3.	Análisis de los datos	22
3.1.	Riqueza de briófitos epífilos.....	22
3.2.	Composición de las comunidades de briófitos epífilos	23
4.	Confección de guías visuales	24
V.	RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	25
1.	Riqueza y diversidad de briófitos epífilos	25
1.2.	Efecto del microclima sobre la riqueza de briófitos epífilos	39
2.	Composición de las comunidades de briófitos epífilos.....	41
VI.	CONCLUSIONES.....	46
VII.	RECOMENDACIONES	47
VIII.	BIBLIOGRAFÍA	48
IX.	ANEXOS	63

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Valores promedio de las condiciones micro ambientales y del sitio por cada gradiente de elevación.	19
Tabla 2. Especies de hepáticas epífilas identificadas a lo largo del gradiente de elevación (2200-2800 m s. n. m.) en el Parque Internacional La Amistad, Las Nubes, Cerro Punta, Chiriquí, Panamá.....	26
Tabla 3. Especies de musgos epífilos identificados a lo largo del gradiente de elevación (2200-2800 m s. n. m.) en el Parque Internacional La Amistad, Las Nubes, Cerro Punta, Chiriquí, Panamá.....	29
Tabla 4. Estimadores de riqueza por gradiente de elevación.....	38
Tabla 5. Resultados de los modelos lineales generalizados mixtos en la riqueza de las comunidades.	39
Tabla 6. Resultados de Permanova en la composición de las comunidades	45

ÍNDICE DE FIGURAS

- Fig. 1. Ubicación del Parque Internacional La Amistad, poblado de las Nubes, Cerro Punta, Chiriquí, Panamá. 17
- Fig. 2. Ubicación de los senderos y sitios de muestreo (Retoño, Cascada y Picacho) en el Parque Internacional La Amistad, en el poblado de las Nubes, Cerro Punta, Chiriquí, Panamá. 18
- Fig. 3. Diagrama del establecimiento de las parcelas en cada gradiente de elevación. 20
- Fig. 4. Área delimitada para el cálculo del porcentaje de cobertura de los briófitos epífilos. 22
- Fig. 5. Número de familias, géneros y especies de briófitos epífilos, de 2200 a 2800 m s. n. m., Parque Internacional La Amistad, Las Nubes, Cerro Punta, Chiriquí, Panamá. (G1= 2200 m s. n. m, G2= 2400 m s. n. m, G3= 2600 m s. n. m, G4=2800 m s. n. m.)..... 31
- Fig. 6. Cantidad de especies de hepáticas y musgos por cada elevación, Parque Internacional La Amistad, Las Nubes, Cerro Punta, Chiriquí, Panamá. (Gradientes: G1= 2200 m s. n. m., G2= 2400 m s. n. m., G3= 2600 m s. n. m., G4= 2800 m s. n. m.) 31
- Fig. 7. Riqueza de especies de briófitos epífilos de un gradiente de 2000 a 2800 m s. n. m., Parque Internacional La Amistad, Las Nubes, Cerro Punta, Chiriquí, Panamá. (Gradientes: G1= 2200 m s. n. m., G2= 2400 m s. n. m., G3= 2600 m s. n. m., G4= 2800 m s. n. m.)..... 36
- Fig. 8. Índices de diversidad alfa. A. Diversidad de briófitos epífilos a lo largo del gradiente altitudinal, basado en el índice de Shannon-Weaver. B. Dominancia briófitos epífilos a lo largo del gradiente altitudinal, basado en el índice de

Simpson. (Gradientes: G1= 2200 m s. n. m., G2= 2400 m s. n. m., G3= 2600 m s. n. m., G4= 2800 m s. n. m.).....	37
Fig. 9. Curva de acumulación de especies y estimadores de riqueza Chao 2 para los briófitos epífilos, de 2200 a 2800 m s. n. m., Parque Internacional La Amistad, Las Nubes, Cerro Punta, Chiriquí, Panamá. (Gradientes: G1= 2200 m s. n. m., G2= 2400 m s. n. m., G3= 2600 m s. n. m., G4= 2800 m s. n. m.)	38
Figura 10. Diagrama NMDS de ordenamiento de las comunidades de briófitos epífilos en el gradiente de elevación de 2200 a 2800 m s. n. m. en Parque Internacional La Amistad, Las Nubes, Cerro Punta, Chiriquí, Panamá. (Gradientes: G1= 2200 m s. n. m., G2= 2400 m s. n. m., G3= 2600 m s. n. m., G4= 2800 m s. n. m.)	41
Fig. 11. Distribución altitudinal de los briófitos epífilos. Especies totales (barra superior negra), especies únicas (círculos superiores gris) y especies compartidas (círculos inferiores azules) en diferentes altitudes. (Gradientes: G1= 2200 m s. n. m., G2= 2400 m s. n. m., G3= 2600 m s. n. m., G4= 2800 m s. n. m.)	43
Fig. 12. Lejeuneaceae a. <i>Anoplolejeunea</i> . b. <i>Cheilolejeunea</i> . c. <i>Odontolejeunea</i> . d. <i>Cololejeunea</i> . e. <i>Diplasiolejeunea</i> . f. <i>Lejeunea</i> . g. <i>Drepanolejeunea</i> . (Figs. g y d observadas en 400x, Figs. a, b, c, g, y f observadas en 100x).	64
Fig. 13. Lejeuneaceae a. <i>Dicranolejeunea</i> . b. <i>Metalejeunea</i> . Lophocoleaceae c. <i>Chiloscyphus</i> . Radulaceae d. <i>Radula</i> . Frullaniaceae e. <i>Frullania</i> . Plagiochilaceae f. <i>Plagiochila</i> . Metzgeriaceae g. <i>Metzgeria</i> . (Figs. b y c observadas en 400x, Figs. a, d-g observadas en 100x).....	65
Fig. 14. a. Vista del PILA. b. Parcela a 2400 m s. n. m. c. Hoja cubierta de briófitos. d. Vista de briófitos al estereoscopio. e. Vista de hepáticas al estereoscopio. f. Vista de un musgo al estereoscopio. g. Anfigastro. h. Lóbulo ventral y papilas en el margen del filoide. i. Perianto. j. Esporofito. k. Cuerpos oleosos. l. Ocelo. m. Trígonos. (Fig. d-f observadas en 10x, Figs. g-m observadas en 400x). 66	
Fig. 15. Trabajo de campo. a. Establecimiento de las parcelas. b. Medición del DAP (diámetro a la altura del pecho). c. Datalogger de luz. d. Datalogger de humedad relativa y temperatura. e. Medición de cobertura arbórea (densiómetro). f. Descarga de datos ambientales. g. Recolección de muestras.	67

RESUMEN

Los briófitos epífilos son característicos de los bosques montanos, ecosistemas frágiles y con una alta diversidad de especies. Estas plantas no vasculares son sensibles a los cambios ambientales del microhábitat de la hoja y, por lo general la mayor diversidad de especies se encuentra en áreas de alta humedad. Cuando se altera la estructura del bosque, la diversidad de briófitos cambia y algunas especies desaparecen, ya que están condicionadas por el microclima. Para determinar el efecto de las variables microclimáticas sobre la diversidad de briófitos epífilos en un gradiente de elevación en el PILA-Pacífico, se establecieron 6 parcelas de 5 x 5 m² cada 200 m desde 2200- 2800 m s. n. m. En total, se recolectaron al azar 144 hojas de plantas vasculares en las 24 parcelas, se estimó la riqueza y cobertura de briófitos epífilos, se identificaron las especies y se calcularon los índices de diversidad de Shannon y Simpson. Para determinar los efectos de las variables altitud, cobertura arbolada, luz, diámetro a la altura del pecho (DAP), textura, humedad y temperatura, sobre la riqueza se realizaron modelos lineales generalizados mixtos. Se comparó las diferentes altitudes con respecto a los cambios en la composición de las comunidades con el análisis de escalamiento multidimensional no-métrico. El efecto sobre la composición de las comunidades se realizó mediante un análisis multivariado basado en permutaciones. Se identificaron 147 especies de briófitos, distribuidos en 49 géneros y 21 familias. De estas especies 116 son hepáticas con 27 géneros y seis familias, en cuanto a los musgos se registran 31 especies, 22 géneros y 14 familias. La familia y el género más diverso es Lejeuneaceae y *Lejeunea* respectivamente. La riqueza y diversidad fue mayor a los 2200 m de altitud y fue disminuyendo a gradientes altos. Las especies más comunes fueron *Odontolejeunea lunulata*, *Drepanolejeunea inchoata*, *Metzgeria ciliata*, y *Diplasiolejeunea cavifolia*. En cuanto a la influencia del microclima sobre la riqueza de especies en las comunidades solo el gradiente de elevación tuvo un efecto significativo, mientras que en la composición de las comunidades principalmente influye la luz, la temperatura y la humedad. Esto muestra que las diferencias entre las comunidades se explican en gran medida por la influencia de las variaciones en el microclima. Dado que las hepáticas son el grupo más representativo de los briófitos epífilos en el área estudiada, las especies del presente trabajo podrían ser útiles como indicadores de cambios microclimáticos en los bosques montanos neotropicales.

SUMMARY

Epiphyllous bryophytes are characteristic of fragile ecosystems with a high diversity of species, such as neotropical montane forests. These nonvascular plants are sensitive to environmental changes of the leaf microhabitat and, in general, are most species-rich in areas of high humidity. When the forest structure is altered, the diversity of bryophytes changes and some species disappear, since they are conditioned by the microclimate. To determine the effect of the microclimatic variables on the diversity of epiphyllous bryophytes in a gradient of elevation in the International Park La Amistad (PILA-Pacific), 6 plots of 5 x 5 m² were established every 200 m from 2200 to 2800 m above sea level. In total 144 vascular plant leaves were randomly collected in the 24 plots, the richness and coverage of epiphyllous bryophytes were estimated, associated bryophyte species were identified, and diversity indices of Shannon and Simpson were calculated. To determine the effects of the variables altitude, tree cover, light, diameter at breast height (DBH), texture, humidity and temperature, mixed generalized linear models were performed on species richness. The different altitudes were compared with respect to the changes in the composition of the bryophyte communities with non-metric multidimensional scaling analysis. The effect on the composition of the communities was made through a multivariate analysis based on permutations. We identified 147 species of bryophytes, distributed in 49 genera and 21 families. Of these species, 116 are being hepatics with 27 genera and six families, as for the mosses there are 31 species, 22 genera, and 14 families. The most species-rich family and genus are Lejeuneaceae and *Lejeunea* respectively. Bryophyte richness and diversity were most elevated at 2200 m and decreased at higher altitudes. The most common bryophyte species were *Odontolejeunea lunulata*, *Drepanolejeunea inchoata*, *Metzgeria ciliata*, and *Diplasiolejeunea cavifolia*. Regarding the influence of the microclimate on the richness of species in the bryophyte communities, only the elevation gradient had a significant effect, while the composition of the communities is mainly influenced by light, temperature, and humidity. This shows that differences between bryophyte communities are largely explained by the influence of variations in the microclimate. Since hepatics are the most representative group of epiphyllous bryophytes in the studied area, selected species from the present work could be useful as indicators of microclimatic changes in neotropical montane forests.

I. INTRODUCCIÓN

La mayor diversidad de briófitos se encuentra en los bosques nubosos que son considerados centros de alta diversidad (Myers *et al.*, 2000). El bosque nuboso de la Cordillera de Talamanca cuenta con la mayor extensión de bosques nubosos de Centroamérica (Aldrich *et al.*, 1997). A nivel local, la mayor parte de estos bosques en Panamá se encuentran en áreas protegidas, sitios de gran endemismo que brindan un valor ecológico al ecosistema (Brown & Kappelle, 2001). El PILA es considerado el área natural más importante y biológicamente diversa dentro del país, con la mayor extensión de bosque virgen en Panamá (ANAM, 2010). Posee una gran diversidad de hábitats lo que propicia una alta riqueza de especies, sobre todo en el área montana. En esta, se puede encontrar la máxima abundancia de epífitas como orquídeas, helechos y briófitos (Samudio, 2001).

Los briófitos son plantas con un tejido vascular diferente al de plantas vasculares (e.g., los Polytrichales) y comprenden tres taxones los musgos, las hepáticas y los antocerotes. Desempeñan funciones importantes en los bosques relacionados con el ciclo de agua y de nutrientes (Vanderpoorten, Papp & Gradstein, 2010). Poseen características fisiológicas y morfológicas que les permiten responder rápidamente a variaciones microclimáticas, siendo buenos indicadores de

contaminación, microclima y zonación altitudinal de las selvas tropicales (Frahm *et al.*, 2003). Este grupo de plantas coloniza y crecen en diversos sustratos como suelo, hojas, rocas, troncos, ramas de árboles, arbustos, troncos en descomposición o cualquier superficie disponible excepto en el mar (Survey, Hallingbäck & Hodgetts, 2000). Los que crecen sobre las hojas son llamados epífilos y forman parte de la filósfera que es un hábitat que comparten con líquenes, algas y cianobacterias (Coley & Kursar, 1996).

Los briófitos epífilos crecen principalmente en los estratos bajos de los bosques húmedos, tropicales y subtropicales (Morales & Moreno, 2010) y alcanzan su mayor diversidad en bosques montanos y pre montanos (Pócs & Tóthmérész, 1997; Benavides & Sastre-De Jesús, 2011). La familia Lejeuneaceae es predominante entre los briófitos epífilos (Pócs, 1978; But & Gao, 1991; Marino & Salazar Allen, 1992; Pócs & Podani, 2015; Singh & Singh, 2016).

La diversidad y composición de las comunidades se ve influenciada principalmente por cambios en las condiciones del microclima como temperatura, humedad, luz y precipitación (Sonnleitner *et al.*, 2009; Kraichak, 2014; Jiang *et al.*, 2014, 2016). En este contexto se ha evaluado el efecto de la colonización de los briófitos epífilos en los bosques y sobre el hospedero (Coley & Kursar, 1996), los efectos de la fragmentación de los bosques y la pérdida de hábitat sobre las especies de estos briófitos (Zartman, 2003; Alvarenga *et al.*, 2009; Malombe *et al.*, 2016); el potencial de dispersión y las estrategias de reproducción para el establecimiento de las especies y las comunidades (Kraichak, 2012;

Zartman *et al.*, 2015; Alvarenga *et al.*, 2016; Sierra *et al.*, 2018); la diversidad de briófitos epífilos en un gradiente altitudinal por debajo de los 500 m hasta los 3000 m de elevación (Eggers, 2001).

En Panamá se han realizado cuatro estudios sobre los briófitos epífilos, los de Coley, Kursar & Machado (1993) donde determina el efecto del sitio y el hospedero sobre la colonización de los epífilos en la isla de Barro Colorado (tierras bajas) y Fortuna (bosque premontano); Marino & Salazar Allen (1992) estudian la influencia de la luz y el micrositio sobre las comunidades de hepáticas epífilas sobre *Hybanthus prunifolius* y *Psychotria horizontalis* en la isla de Barro Colorado (tierras bajas); Guerra *et al.* (2017) estudian la riqueza y composición de las comunidades en un árbol del subdosel *Beilschmiedia* sp. en el PILA (bosque montano) y Sierra *et al.* (2018) investiga la importancia del potencial de dispersión para predecir el establecimiento de las especies en secuencia cronológica en un arbusto de sotobosque *Piper grande*, un arbusto del sotobosque en el Parque Omar Torrijos Herrera (bosque premontano). A pesar de ello, se desconocen los patrones de diversidad briófitos epífilos relacionados con la elevación y el microclima en los bosques montanos, que es donde se puede encontrar la mayor diversidad de especies.

Los patrones de riqueza y diversidad de las especies de los briófitos siguen tres patrones diferentes con la elevación. Varios estudios han documentado que la riqueza y diversidad de especies aumenta con la altitud (Frahm & Ohlemüller, 2001; Ah-Peng *et al.*, 2007), sin embargo, también se puede encontrar una

disminución de la diversidad excepto para las hepáticas talosas (Tusiime *et al.*, 2007). En otros casos se puede presentar un patrón en forma de campana donde la riqueza aumenta con la altitud, hasta cierta elevación ya que luego se inicia una disminución de las especies (Grau *et al.*, 2007). Además, la composición de las comunidades también cambia y estas variaciones en la riqueza y la estructura de los briófitos en muchos se han atribuido a factores como el clima y la apertura del dosel (Sun *et al.*, 2013). Se ha observado que los briófitos epífilos son más vulnerables que otras plantas a perturbaciones en la estructura del bosque (Alvarenga & Pôrto, 2007) y posiblemente a la elevación.

Este estudio está orientado a determinar el efecto de la elevación y las variables microambientales sobre la diversidad de briófitos epífilos. Se espera conocer cómo la riqueza y composición de especies de briófitos epífilos difiere entre gradientes de elevación, cuál de las variables ambientales tienen un mayor efecto sobre la riqueza y composición de las comunidades epífilas y si existen especies indicadoras de los cambios ambientales. La información que se derive de este estudio contribuirá al conocimiento de la diversidad de briófitos en este importante parque. Los estudios florísticos y ecológicos realizados comprenden solo sustratos terrestres, rupícolas y epífitos (sobre corteza de troncos y ramas de árboles y arbustos) y no han sido publicados. Esta investigación sobre la ecología de los briófitos epífilos contribuirá con los esfuerzos de conservación en el uso y manejo de los bosques.

III. FUNDAMENTACIÓN TEÓRICA

1. Bosques nubosos

Los bosques montanos neotropicales son uno de los ecosistemas considerados áreas importantes de biodiversidad (Myers *et al.*, 2000), sin embargo, son una las formaciones vegetales más amenazadas (Gentry, 2001). Se encuentran en una franja altitudinal donde hay una cobertura de nubes persistente o estacional, la que reduce la incidencia solar y el déficit de vapor (Brown & Kappelle, 2001). Se caracterizan por tener una alta proporción de biomasa representada por organismos epífitos (briófitos, líquenes, helechos, angiospermas). La biodiversidad en términos de especies arbóreas, arbustos y epífitas puede ser relativamente alta en comparación con la selva tropical de las tierras bajas (Brown & Kappelle, 2001).

Los bosques montanos siempre tienen una mayor diversidad, riqueza de especies y sustratos colonizados, muchas especies geográficamente limitadas y otras típicas del área, algunos estudios muestran que la similitud en la composición de las comunidades siempre es baja (Frahm & Gradstein, 1991). Los patrones de diversidad son valores altos en el recambio de especies producto de la heterogeneidad de los hábitats por los diferentes gradientes ambientales y altitudinales que presenta (Cuesta, Peralvo & Valarezo, 2009).

Se han realizado estudios que revelan que la diversidad de algunos grupos taxonómicos se ve afectada por la perturbación de estos bosques, además también influye el cambio en la composición de los hospedantes (Benitez *et al.*, 2012). Otro estudio realizado en un bosque nuboso en la cordillera de Talamanca muestra la importancia de la biomasa de briófitos epífitos, a pesar de que el porcentaje de intercepción de agua fue bajo, la capacidad de almacenamiento de estas especies es grande, porque la cantidad de agua que pueden retener puede llegar a ser cuatro veces más que su peso seco, contribuyendo al mantenimiento de otros ecosistemas (Hölscher *et al.*, 2004).

El papel que juegan los bosques nubosos es muy importante, protegen las cuencas hidrográficas, evitando la erosión y proporcionan agua a las comunidades que albergan (Aldrich *et al.*, 1997). A pesar de esto, son uno de los ecosistemas más frágiles debido a procesos de degradación por el uso excesivo de los sistemas agrícolas y de pastoreo (Brown & Kappelle, 2001). Panamá cuenta con aproximadamente 2 265 500 ha. de bosques nubosos y solo 566 400 ha. se encuentran en áreas protegidas (Brown & Kappelle, 2001). El PILA es considerada como el área natural más importante y biológicamente diversa dentro del país, con la mayor extensión de bosque virgen en Panamá (ANAM, 2010). La diversidad y composición florística son los atributos más importantes para diferenciar o caracterizar cada complejo o comunidad vegetal (Loza *et al.*, 2010).

El PILA es una propiedad binacional, dividido en partes iguales entre Panamá y Costa Rica, el territorio panameño abarca 207 000 ha, ubicadas entre los macizos

de la Cordillera Central de las provincias de Chiriquí y Bocas del Toro. A nivel regional, representa el segundo parque más grande bajo áreas protegidas y es el núcleo de la tercera reserva de biosfera más grande de Centroamérica (Monro *et al.*, 2017).

La biodiversidad del parque se atribuye principalmente a la presencia de nueve de las doce zonas de vida reconocidas para Panamá: bosque pluvial montano, 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, bosque húmedo tropical y la de páramo pluvial (ANAM-Plan de Manejo PILA-Panamá, 2004b).

El relieve del área presenta montañas y picos de cimas de montañas altas, así como valles intermontanos (ANAM-Plan de Manejo PILA-Panamá, 2004b). Sin embargo, el PILA se encuentra vulnerable principalmente por la gran cantidad de hidroeléctricas, invasión de asentamientos y ganadería; y por amenazas secundarias: caza furtiva, contaminación y ecoturismo (ANAM-CBMAP, 2004a; Brenes *et al.*, 2014; Monro *et al.*, 2017).

Otra problemática de estos ecosistemas se debe a la falta de información, producto de los pocos estudios ecológicos, socioculturales y económicos que existen en Panamá (Samudio, 2001). Una amenaza reciente era la creación de la Comarca Naso Tjer Di, donde sus delimitaciones abarcaban un 60 % de los terrenos que pertenecen al PILA y al Bosque Protector Palo Seco, ambas áreas protegidas (Arcia, 2018).

2. Diversidad de briófitos

De acuerdo a la escala de paisaje podemos encontrar tres tipos de diversidad: la diversidad alfa es la riqueza de especies de una comunidad particular a la que generalmente se considera homogénea, la diversidad beta es el grado de reemplazo en la composición de especies entre diferentes comunidades en un paisaje, y la diversidad gamma es la riqueza de especies del conjunto de comunidades que integran un paisaje, resultante tanto de las diversidades alfa como de las diversidades beta (Whittaker, 1972).

La diversidad y composición de las especies es importante para caracterizar e identificar las comunidades (Loza, Moraes & Jørgensen, 2010). La disminución de la diversidad de las comunidades de los briófitos en los bosques es producto de procesos naturales y de la intervención antropogénica (Zhu & So, 2001).

La alta diversidad de briófitos es un elemento característico de los bosques con una alta humedad y temperaturas cálidas (Salazar Allen, 2001; Zhu & So, 2001; Vanderpoorten, Papp & Gradstein, 2010). Este grupo de plantas comprende tres linajes, las hepáticas (Marchantiophyta), los musgos (Bryophyta) y los antocerotes (Anthocerotophyta) (Goffinet *et al.*, 2009). En el mundo existen más de 15 000 especies de briófitos, de los cuales 1000 se encuentran en América Central y 3980 en América Tropical (Gradstein *et al.*, 2001). En Panamá actualmente se registran alrededor de 751 especies de musgos, 470 de hepáticas (Dauphin *et al.*, 2015).

El hábitat de los briófitos epífilos es muy variable, juegan un papel importante en el almacenamiento de agua, absorción de nutrientes de la lluvia y otras interacciones ecológicas (Frahm *et al.*, 2003; Glime, 2007; Vanderpoorten, Papp & Gradstein, 2010; Slack, 2011). A pesar de ser plantas pequeñas, sus comunidades logran cubrir áreas extensas en ciertos ecosistemas (*e.g.*, turberas, páramos) (Calzadilla *et al.*, 2010). Los briófitos son organismos poiquilohídricos, ya que la planta al carecer de mecanismos de regulación interna de agua, con excepciones de algunas especies que poseen hidroides y leptoides (*e.g.*, Polytrichales) que realizan funciones de transporte, estas dependen de las condiciones hídricas disponibles en el exterior (Gradstein *et al.*, 2001). Por ello se hidratan o se secan rápidamente y bajo condiciones de deshidratación extrema disminuyen sus funciones metabólicas y entran en un estado latente del cual se recuperan una vez son rehidratadas (Salazar Allen & Chung, 2005; Pérez *et al.*, 2011).

La brioflora de los bosques en Panamá es abundante (Salazar Allen, 2001; Dauphin *et al.*, 2006; Dauphin, 2007; Dauphin *et al.*, 2015), sin embargo, la mayoría de los estudios son pocos comparados con otros países o continentes, ya que están orientados a inventarios florísticos o colectas al azar (Salazar Allen & Chung, 2005, Schäfer-Verwimp, 2014) entre otros y los estudios ecológicos son muy limitados en especial para los briófitos epífilos (Coley & Kursar, 1996; Coley, Kursar & Machado, 1993; Marino & Salazar Allen, 1992; Guerra *et al.*, 2017; Sierra *et al.*, 2018). En el PILA solo se han realizado dos estudios uno con musgos

indicadores de contaminación (Rodríguez-Quiel *et al.*, 2010) y sobre comunidades de briófitos epífilos en arbustos del subdosel (Guerra *et al.*, 2017).

2.1. Briófitos epífilos

Los briófitos epífilos crecen sobre las hojas de bosques húmedos, tropicales y subtropicales (Pócs, 1996; Morales & Moreno, 2010; Jiang *et al.*, 2014). La mayoría de las especies epífilas son más pequeñas que aquellas presentes en otros sustratos como suelo o roca. Se encuentran firmemente adheridas al sustrato por rizoides en forma de disco y debido al carácter efímero de su espacio vital, algunas especies invierten su energía en la reproducción asexual mediante la producción de propágulos (Gradstein, 1997; Zhu & So, 2001; Sierra *et al.*, 2018). Generalmente son de color pálido: verde caña o amarillento; con excepciones tales como *Ceratolejeunea* o *Frullania* que tienen una pigmentación más oscura, marrón o inclusive rojiza.

Las comunidades de briófitos epífilos están compuestas principalmente por hepáticas y en menos cantidad por musgos (Gradstein, 1997). La mayoría de las especies de hepáticas son de la familia Lejeuneaceae. Estas especies han desarrollado adaptaciones morfológicas y fisiológicas para crecer sobre las hojas (Pócs, 1996; Gradstein, 1997; Zhu & So, 2001). Las hepáticas comprenden ca. 6500 especies (Söderstrom *et al.*, 2016), y la familia Lejeuneaceae es la más grande, con 1000 especies en 68 géneros, actualmente con base en estudios morfológicos, moleculares y filogenéticos este número se está reduciendo (Gradstein, 2013). Pócs (1996) estima que existen unas 1000 especies de briófitos

epífilos mientras que Gradstein (1997) muestra que el número de especies epífilas puede ser menor ya que en su mayoría son especies facultativas.

Las especies epífilas crecen principalmente en el sotobosque húmedo, su composición dependerá principalmente del microclima, donde la mayor diversidad podrá encontrarse por lo general en áreas donde entra poca luz (Gradstein *et al.*, 1996). Los briófitos epífilos son ideales para predecir la fragmentación de un ecosistema a través de la composición de sus comunidades ya que la pérdida de especies y reemplazo de las mismas puede ser una reacción a la afectación causada a su hábitat (Zartman & Nascimento, 2006).

Los briófitos epífilos pueden realizar interacciones con el forofito; estudios indican que producto de los terpenoides que están presentes en las hepáticas, estas pueden proteger a las hojas de los herbívoros (Coley *et al.*, 1993) y la asociación entre cianobacterias y briófitos epífilos puede contribuir a la fijación de nitrógeno en la planta huésped (Wanek & Pörtl, 2005). También existen algunas hipótesis y pruebas de que la cubierta de epífilos podría disminuir la incidencia de luz que reciben los hospederos, además al mantener húmeda la superficie de la hoja esta es más susceptible a la infección por patógenos (Berrie & Eze, 1975; Toomey *et al.*, 2009). Sin embargo, solo existe una especie *Radula flaccida* la cual se ha comprobado que penetra la cutícula del hospedero provocando pérdida de agua y daños en la célula dando paso a la entrada de otros organismos que pueden llegar a perjudicar a la planta (Berrie & Eze, 1975).

Para determinar que las especies epífilas son típicas o facultativas de un sustrato se requiere de múltiples observaciones ecológicas, muchos de los estudios florísticos sobre briófitos epífilos son realizados a nivel del sotobosque ya que en esta zona es más común su colonización, además de las características que se presentan como menor entrada de luz (Gradstein, 1997).

3. Gradiente de elevación y microclima

Para evaluar la dinámica de los bosques dentro de un rango altitudinal es importante tener en cuenta el grupo taxonómico y el tipo de especies (Morales, Zamora & Herrera, 2007). En cuanto a los briófitos según Malombe *et al.* (2016) cuando la estructura forestal se altera, se reduce significativamente la diversidad de los briófitos ya que están condicionados por el microclima. Específicamente los briófitos epífilos son más vulnerables a perturbaciones que incluyan modificación del hábitat (Gradstein, 1997).

Las condiciones microclimáticas como temperatura, humedad relativa y disponibilidad de luz son los factores que influyen en el establecimiento de estas especies (Wolf, 1993; Coley & Kursar, 1996; Sonnleitner *et al.*, 2009; Kraichak, 2014). En los bosques nubosos de otras partes del mundo, se encuentra el mayor número de especies (Zhu & So, 2001). La diversidad de estas especies va a depender principalmente de la escala del estudio y del método utilizado para cuantificar la diversidad (Pócs & Tóthmérész, 1997).

La composición florística cambia con la elevación y generalmente los estudios que se basan en gradientes de elevación se enfocan en la diversidad y composición de briófitos epífitos y de suelo (Wolf, 1993; Frahm & Ohlemüller, 2001; Ah-Peng *et al.*, 2007; Tusiime *et al.*, 2007; dos Santos y da Costa, 2010; Stehn *et al.*, 2010; Silva & Pôrto, 2012; Sun *et al.*, 2013, Spitale, 2016). Actualmente no se cuenta con referencias de sí los briófitos epífilos reaccionan de igual forma que los epífitos. Solamente dos Santos & da Costa (2010), aseguran que las Lejeuneaceae representan la mayor riqueza de especies en diversas formaciones y que las hepáticas presentan características diagnosticas de los rangos altitudinales.

En las investigaciones antes mencionadas se presentan diversas inferencias, unos concluyen que la riqueza y diversidad de especies de briófitos aumenta con la altitud y en altitudes menores a los 200 m el porcentaje de hepáticas es menor, en general la cubierta de briófitos aumenta a mayor elevación, pero también dependerá del sustrato y de las otras especies con que compite (Frahm & Ohlemüller, 2001). Ah-Peng *et al.* (2007) también encuentra una influencia significativa de la altitud sobre la riqueza de especies donde hay una mayor riqueza de especies de hepáticas foliosas en el gradiente de 250 a 850 m y en este caso también el microhábitat fue fundamental para la distribución de las especies ya que la riqueza y composición siempre es diferente entre gradiente.

Por otro lado, Tusiime *et al.* (2007) indica que valores bajos en la diversidad indica la dominancia de varias especies y encuentra una correlación negativa de los

briófitos y la altitud, excepto para las hepáticas talosas. La altitud, aunque sea importante su influencia es pequeña en los cambios de la diversidad y riqueza, dependiendo del tipo de bosque, ya que la altitud afecta el clima.

Mientras Grau *et al.* (2007) encuentra en un rango de 2001 a 4021 m s. n. m. que la riqueza aumenta con la altitud, hasta los 3650 m ya que luego inicia una disminución de la riqueza de especies. Estas variaciones en la riqueza y la estructura de las comunidades de los briófitos son atribuidas a factores como el clima y la apertura del dosel debido a que con el aumento de la elevación la vegetación también cambia (Sun *et al.*, 2013).

La elevación afecta de forma diferente a las especies de acuerdo al sustrato en el que se encuentra. El conjunto de características del microhábitat es importante para el crecimiento rápido de las especies (Acebey, Gradstein, & Krömer, 2003; Maciel-Silva, Válio & Rydin, 2012) y las condiciones microclimáticas del sustrato es uno de los factores más importante que influye en la riqueza de las especies a lo largo de los gradientes de elevación; hay estudios que demuestran que la temperatura es la que más se relaciona con la elevación; por ejemplo, en los musgos la riqueza de especies en el suelo disminuye cuando con elevaciones por arriba de los 2000 m s. n. m., al contrario de las hepáticas que aumenta y son buenas indicadores de humedad, estos patrones sirven de modelo para predecir el efecto que tiene el calentamiento global sobre las comunidades de plantas (Frahm, 2002; Spitale, 2016).

IV. MATERIALES Y MÉTODOS

1. Área de estudio

El estudio se realizó en PILA-Pacífico, un bosque nuboso con temperaturas ca. 5 °C a 19 °C, una humedad relativa de 80 a 99 %, elevaciones de 2200 hasta 2900 m s. n. m y una precipitación media anual que oscila de 2388 mm a 5486 mm en la estación seca o lluviosa respectivamente (ANAM, 2004a; datos de la estación meteorológica del PILA 2017-2018 y datos obtenidos a través de dataloggers).

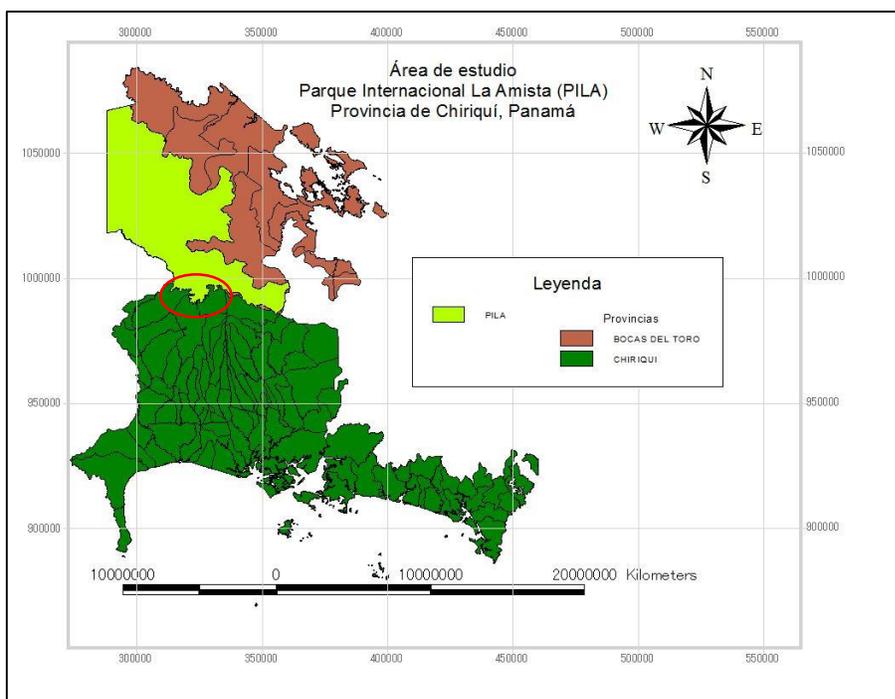


Fig. 1. Ubicación del Parque Internacional La Amistad, poblado de las Nubes, Cerro Punta, Chiriquí, Panamá.

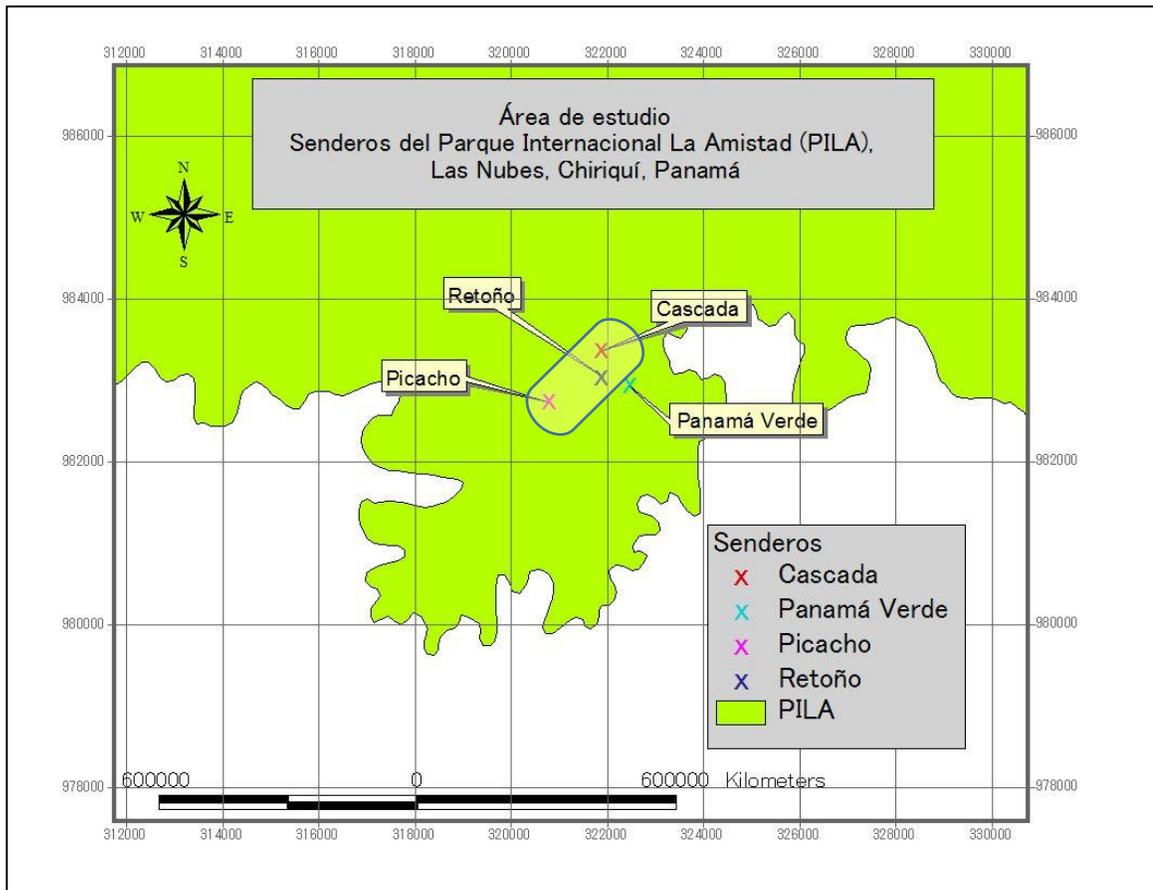


Fig. 2. Ubicación de los senderos y sitios de muestreo (Retoño, Cascada y Picacho) en el Parque Internacional La Amistad, en el poblado de las Nubes, Cerro Punta, Chiriquí, Panamá.

2. Diseño y recolección de datos

2.1. Muestreo de briófitos epífilos

Se establecieron dos bloques de tres parcelas cada una de 5 m², en un gradiente de elevación de 2200 m s. n. m. (G1), 2400 m s. n. m. (G2), 2600 m s. n. m. (G3) y 2800 m s. n. m. (G4) cada 200 m de altitud, se recolectaron aleatoriamente 6

hojas maduras de diferentes especies de hospederos, de 1 a 3 m de altura que estuvieran cubiertas de briófitos, con el fin de incluir la mayor variabilidad de la diversidad de briófitos epífilos (Fig. 3).

A nivel de parcela se midió el diámetro a la altura del pecho (DAP) de todos los arbustos y árboles mayores de 5 cm. Se instalaron medidores digitales (dataloggers temp/RH) marca Onset HOBO U23-001 Pro V2 y HOBO UA-002-08 Pendant, para registrar los datos del microclima (temperatura, humedad relativa y luz) y se midió la cobertura arbórea con un densímetro modelo Convexo A (Tabla 1), y se registró la textura adaxial de las hojas. Adicionalmente se reconocieron algunos hospederos dentro de las parcelas. La recolección del material se realizó bajo el permiso de colecta SE/P-4-17, otorgado por la Dirección de Áreas Protegidas del Ministerio de ambiente.

Tabla 1. Valores promedio de las condiciones micro ambientales y del sitio por cada gradiente de elevación.

Altitud (m s. n. m)	Luz (lux)	Temperatura (°C)	Humedad relativa porcentual	Cobertura arbórea %
2200	1110.32	12.83	99.34	92.36
2400	1115.01	11.45	99.49	93.36
2600	1131.08	10.77	98.25	88.92
2800	1741.72	10.15	99.97	89.15

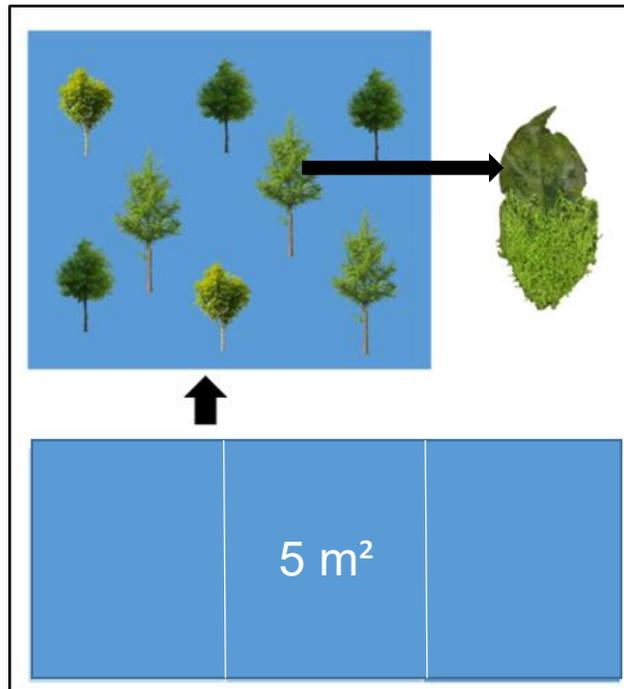


Fig. 3. Diagrama del establecimiento de las parcelas en cada gradiente de elevación.

2.2. Identificación de las muestras

Las hojas una vez guardadas en bolsas de papel manila se trasladaron al laboratorio del herbario de la Universidad Autónoma de Chiriquí (UCH), para ser secadas y prensadas según los métodos tradicionales de herborización (Bridson & Forman, 1992) con algunas modificaciones (Gradstein *et al.*, 1996; Vanderpoorten, Papp & Gradstein, 2010).

Se estimó la cobertura de briófitos epífilos colocando en cada hoja una cuadrícula transparente de 10 x 5 cm y asignándole un porcentaje de representación a cada especie (Fig.4). La asignación de cobertura se realizó bajo el estereoscopio Leica M125 y al microscopio Zeiss-PrimoStar.

La identificación de los especímenes se hizo con claves taxonómicas generales y específicas, tales como: Gradstein (1989); Gradstein *et al.* (2001); Gradstein & da Costa (2003); Gradstein & Ilkiu-Borges (2009); da Costa (2008); Bischler-Causses (1967); Bischler-Causses *et al.* (2005); Dauphin *et al.* (2008); Reyes, (1982); Reiner-Drehwald (1993, 1994, 1995a, 1995b, 1995c, 1998 & 2000) y Allen (2002, 2010); sitios web especializados, comparaciones con material de herbario (UCH, PMA y SCZ), y con expertos científicos internacionales.

La clasificación taxonómica está basada en Goffinet *et al.* (2009) para los musgos y en Crandall *et al.* (2009), Ye *et al.* (2015) y Pócs *et al.* (2014); Bastos (2012); Singh & Pócs (2016) para las hepáticas. Con respecto a la nomenclatura de las especies se toma como referencia la base de datos del sitio web The Plant List (<http://www.theplantlist.org>) y sitios web especializados como el de Michaela Sonnleitner y Manfred Schmucker (<http://homepage.univie.ac.at/michaela.sonnleitner/>).

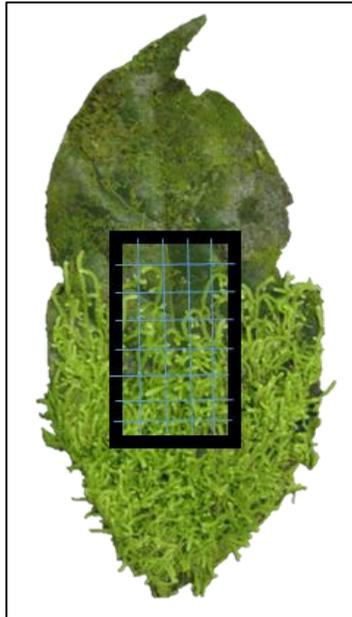


Fig. 4. Área delimitada para el cálculo del porcentaje de cobertura de los briófitos epífilos.

3. Análisis de los datos

3.1. Riqueza de briófitos epífilos

La riqueza de especies se determinó como la riqueza específica y la diversidad mediante los índices de diversidad de Shannon-Waener y Simpson en cada elevación. Se realizó una curva de acumulación de especies para cada gradiente y determinar el esfuerzo de muestreo. La curva de acumulación es un indicador fiable de la calidad de los inventarios (Jiménez-Valverde & Hortal, 2003), para la riqueza observada se aplicaron estimadores de riqueza no paramétricos (Chao 1, Jack 1, Jack 2, Bootstrap) para estimar una aproximación de la riqueza esperada en cada gradiente.

Para determinar los efectos de las variables altitud, cobertura arbolada, DAP, humedad, temperatura, luz y textura de la hoja sobre la riqueza de especies se realizaron modelos lineales generalizados mixtos (GLMMS) (McCullagh & Nelder, 1989), con el programa estadístico R. Como el análisis de los datos se realizaron a escala de hoja y parcela se utilizaron estos modelos para incluir el efecto aleatorio de la parcela. Todos los análisis se realizaron en el programa R y el paquete lmer y vegan.

3.2. Composición de las comunidades de briófitos epífilos

Para analizar los cambios en la composición de las comunidades de briófitos epífilos en las diferentes altitudes se realizó un análisis de escalamiento multidimensional no-métrico (NMDS), utilizando los valores de cobertura de las especies que fueron transformados a $\log_{10}(x+1)$ y para la medida de distancia se utilizó la distancia Euclídea para determinar la similitud en la composición de especies entre los diferentes gradientes.

Los efectos de las variables microclimáticas en la composición de las comunidades, se analizaron mediante un análisis multivariado basado en permutaciones (PERMANOVA), con 999 permutaciones con la función adonis (Anderson, 2001). Para los análisis de diversidad y los análisis multivariados se realizaron en el programa estadístico R (R Core Team, 2014) con el paquete estadístico vegan (Oksanen *et al.*, 2016).

4. Confección de guías visuales

Los especímenes se documentaron con microfotografías con una cámara (modelo Sony A5000), se elaboró una guía visual para ilustrar algunos caracteres de los géneros. Las guías serán entregadas a la administración del PILA Pacífico para contribuir a la educación ambiental de los visitantes y como material de referencia sobre los briófitos epífilos identificados en el parque.

V. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

1. Riqueza y diversidad de briófitos epífilos

A lo largo del gradiente de elevación se identificaron 445 especímenes, representando un total de 147 especies de briófitos, distribuidos en 49 géneros y 21 familias. De estas especies, 116 son hepáticas en 27 géneros y seis familias, en cuanto a los musgos se registran 31 especies, 22 géneros y 14 familias (Tabla 2 y 3).

El número de especies registradas es alto en nuestra zona de estudio en comparación con un estudio realizado por Benavides & Sastre-De Jesús (2011) en un bosque superhúmedo del Chocó en Colombia, quienes registraron 72 especies en 240 hojas. Así mismo, Zartman (2003) en Amazonia central reporta 65 especies en más de 718 hojas; Alvarenga & Pôrto (2007) en un bosque atlántico de Brasil 60 especies y Sonnleitner *et al.* (2009) en Costa Rica 60 especies en 114 hojas. Cabe señalar que los estudios corresponden a bosques de tierras bajas y la diferencia notable es la variación en la precipitación, donde el estudio donde se encuentra la mayor riqueza es el que cuenta con la mayor precipitación de 10000 mm anuales, en comparación con los otros reportes que solo muestran un listado como en México Equihua & Pócs (1999) reporta 27 especies.

Por otra parte, el número de especies en bosques montanos bajos presenta patrones similares o con un aumento en la riqueza de especies, así, Lücking (1996) reportó 86 especies en Costa Rica; Alvarenga, Pôrto & Silva (2009) en Brasil 61 especies; Müller & Pócs (2007) 57 especies en una Isla de Guinea ecuatorial; Hylander, Nemomissa & Enkosa (2013) 46 especies y Malombe *et al.* (2016) en Kenia encuentra 95 especies en 1387 hojas. A nivel local, Marino & Salazar Allen (1992) reportan 15 especies de 200 hojas en un bosque de tierras bajas y Sierra *et al.* (2018), 55 especies en un bosque pre montano.

Tabla 2. Especies de hepáticas epífilas identificadas a lo largo del gradiente de elevación (2200-2800 m s. n. m.) en el Parque Internacional La Amistad, Las Nubes, Cerro Punta, Chiriquí, Panamá.

Familias	Especies	Elevación (m s. n. m.)			
		2200	2400	2600	2800
Frullaniaceae	<i>Frullania apiculata</i> (Reinw., Blume & Nees) Dumort.		x	x	
	<i>Frullania atrata</i> (Sw.) Dumort.		x	x	x
	<i>Frullania convoluta</i> Lindenb. & Hampe			x	
	<i>Frullania brasiliensis</i> Raddi			x	
	<i>Frullania</i> sp. B			x	
	<i>Frullania</i> sp. C	x			
	<i>Frullania</i> sp. D		x		
	<i>Frullania</i> sp. E	x			x
	<i>Frullania</i> sp. F				x
Lejeuneaceae	<i>Acanthocoleus aberrans</i> (Lindenb. & Gottsche) Kruijt	x			
	<i>Acrolejeunea emergens</i> (Mitt.) Steph.	x			
	<i>Amblyolejeunea</i> sp.			x	
	<i>Anoplolejeunea conferta</i> (C. F. W. Meissn. ex Spreng.) A. Evans		x	x	
	<i>Aphanolejeunea</i> sp.		x	x	
	<i>Ceratolejeunea cornuta</i> (Lindenb.) Schiffner	x	x		
	<i>Cheilolejeunea acutangula</i> (Nees) Grolle	x			
	<i>Cheilolejeunea filiformis</i> (Sw.) W.Ye, R.L.Zhu & Gradst.		x		x
	<i>Cheilolejeunea insecta</i> Grolle & Gradst.		x		

<i>Cheilolejeunea ovalis</i> (Lindenb. et Gottsche) W. Ye, R.L. Zhu et Gradst.	x	x	x	
<i>Cheilolejeunea</i> sp. 1	x			
<i>Cheilolejeunea</i> sp. N				x
<i>Cheilolejeunea holostipa</i> (Spruce) Grolle & R.L. Zhu		x		
<i>Cololejeunea linopteroides</i> H. Rob.				x
<i>Cololejeunea</i> sp.	x	x	x	
<i>Cololejeunea tamasii</i> Schäf.-Verw.	x			
<i>Cololejeunea yelitzae</i> Pócs et Bernecker	x		x	
<i>Cololejeunea diaphana</i> A. Evans	x		x	x
<i>Cololejeunea microscopica</i> (Taylor) Schiffner				x
<i>Cololejeunea obliqua</i> (Nees & Mont.) Schiffner	x			
<i>Cololejeunea</i> sp. 1				x
<i>Cololejeunea verrucosa</i> Stephani		x		
<i>Cyclolejeunea peruviana</i> (Lehm. & Lindenb.) A. Evans		x		
<i>Dicranolejeunea</i> sp.	x			
<i>Diplasiolejeunea cavifolia</i> Stephani		x	x	x
<i>Diplasiolejeunea brunnea</i> Stephani		x		
<i>Diplasiolejeunea pocsii</i> Reyes		x		
<i>Diplasiolejeunea</i> sp. A	x			
<i>Diplasiolejeunea</i> cf. <i>replicata</i> (Spruce) Stephani		x		
<i>Drepanolejeunea bidens</i> Stephani	x	x	x	x
<i>Drepanolejeunea</i> cf. <i>spinosa</i> Herzog			x	
<i>Drepanolejeunea fragilis</i> Bischl.	x	x	x	x
<i>Drepanolejeunea inchoata</i> (C.F.W. Meissn.) Stephani	x	x	x	x
<i>Drepanolejeunea ramentiflora</i> Steph.		x	x	
<i>Drepanolejeunea</i> sp.	x			
<i>Drepanolejeunea</i> sp. 1			x	x
<i>Drepanolejeunea campanulata</i> (Spruce) Stephani		x	x	
<i>Drepanolejeunea</i> cf. <i>anoplantha</i> (Spruce) Steph.		x		
<i>Drepanolejeunea</i> cf. <i>subdissitifolia</i> Herz.		x		
<i>Drepanolejeunea infundibulata</i> (Spruce) A. Evans		x		
<i>Drepanolejeunea lichenicola</i> (Spruce) Stephani		x	x	
<i>Drepanolejeunea mosenii</i> Bischl.	x	x		
<i>Drepanolejeunea</i> sp. 2			x	
<i>Harpalejeunea stricta</i> (Lindenb. & Gottsche) Stephani	x	x	x	
<i>Lejeunea</i> cf. <i>corynantha</i> Spruce	x			
<i>Lejeunea debilis</i> (Lehm. & Lindenb.) Stephani	x			
<i>Lejeunea</i> cf. <i>dictyocalyx</i> Spruce				x
<i>Lejeunea filipes</i> Spruce	x			
<i>Lejeunea</i> cf. <i>intricata</i> J.B. Jack & Stephani				x
<i>Lejeunea isocalycina</i> (Nees) Stephani	x			

	<i>Metzgeria</i> sp. 3	x			
	<i>Metzgeria</i> sp. 4	x			
	<i>Metzgeria</i> sp. 5	x			
	<i>Metzgeria uncigera</i> A. Evans			x	
	<i>Metzgeria</i> sp.	x	x	x	
Plagiochilaceae	<i>Plagiochila rutilans</i> Lindenb.	x			
	<i>Plagiochila simplex</i> (Sw.) Lindenb.	x			x
	<i>Plagiochila</i> sp. A			x	
	<i>Plagiochila</i> sp. B			x	
	<i>Plagiochila</i> sp. D	x			
	<i>Plagiochila</i> sp. E	x			x
	<i>Plagiochila</i> sp. F	x	x		
	<i>Plagiochila</i> sp. G	x			
	<i>Plagiochila</i> sp. C	x			
Radulaceae	<i>Radula javanica</i> Gottsche	x			x
	<i>Radula stenocalyx</i> Mont.				x

Tabla 3. Especies de musgos epífilos identificados a lo largo del gradiente de elevación (2200-2800 m s. n. m.) en el Parque Internacional La Amistad, Las Nubes, Cerro Punta, Chiriquí, Panamá.

Familias	Especies	Elevación (m s. n. m.)			
		2200	2400	2600	2800
Brachytheciaceae	<i>Brachythecium occidentale</i> (Hampe) A. Jaeger	x			
	<i>Brachytecium</i> sp. 1	x			
	<i>Brachythecium conostomum</i> (Taylor) A. Jaeger	x			
	<i>Brachythecium</i> sp.				x
	<i>Meteoridium remotifolium</i> (Müll. Hal.) Manuel				x
	<i>Squamidium leucotrichum</i> (Taylor) Broth.				x
	<i>Squamidium</i> sp.				x
Cryphaeaceae	<i>Cryphaea</i> sp. A			x	
	<i>Dendropogonella rufescens</i> (Schimp.) E. Britton			x	
Daltoniaceae	<i>Daltonia</i> cf. <i>pulvinata</i> Mitt.	x			
	<i>Daltonia</i> cf. <i>stenophylla</i> Mitt.				x
	<i>Daltonia longifolia</i> Taylor				x
	<i>Daltonia</i> sp.	x			
	<i>Daltonia tenuifolia</i> Mitt.	x			
Hylocomiaceae	<i>Ctenidium</i> sp.				x
Leucobryaceae	<i>Campylopus</i> sp.			x	

Leucomiaceae	<i>Rhynchostegiopsis</i> sp.			x
Meteoriaceae	<i>Meteorium deppei</i> (Hornsch. ex Müll. Hal.) Mitt.	x		
Neckeraceae	<i>Thamnobryum</i> sp.	x		
	<i>Porotrichum</i> sp.			x
Sematophyllaceae	<i>Acroporium</i> sp.	x		
	<i>Sematophyllum subsimplex</i> (Hedw.) Mitt.	x	x	
	<i>Sematophyllum</i> sp.	x		x
Stereophyllaceae	<i>Eulacophyllum</i> sp.	x		x
Pilotrichaceae	<i>Hookeriopsis</i> sp.	x		
	<i>Hypnella diversifolia</i> (Mitt.) A. Jaeger	x		
	<i>Lepidopilum</i> sp.	x		
	<i>Trachyxiphium</i> sp.	x		
Phyllogoniaceae	<i>Phyllogonium viscosum</i> (P. Beauv.) Mitt.		x	
Prionodontaceae	<i>Prionodon</i> sp.	x		
Pylaisiadelphaceae	<i>Isopterygium tenerum</i> (Sw.) Mitt.	x	x	

Los briófitos epífilos en general presentaron una mayor riqueza en el G1 y va disminuyendo conforme aumenta la elevación (Fig. 5, Fig. 6). La cantidad de hepáticas siempre es mayor en todos los gradientes (Fig. 6), similar a otros estudios que en cumplen el mismo patrón (Marino & Salazar Allen, 1992; Pócs, 1996; Gradstein, 1997; Zartman, 2003; Pócs & Podani, 2015; Sierra *et al.*, 2018).

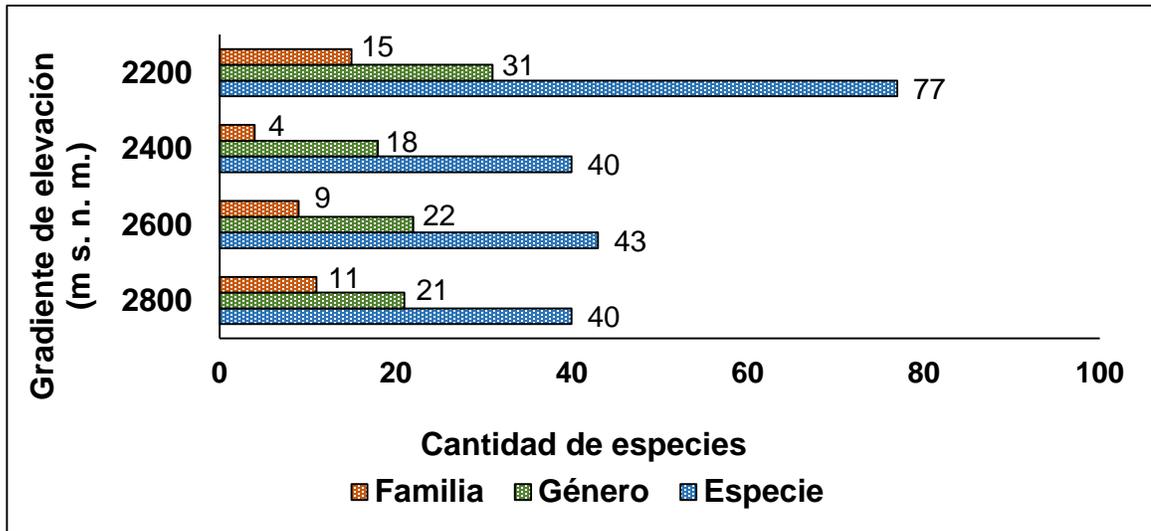


Fig. 5. Número de familias, géneros y especies de briófitos epífilos, de 2000 a 2800 m s. n. m., Parque Internacional La Amistad, Las Nubes, Cerro Punta, Chiriquí, Panamá. (G1= 2200 m s. n. m, G2= 2400 m s. n. m, G3= 2600 m s. n. m, G4= 2800 m s. n. m).

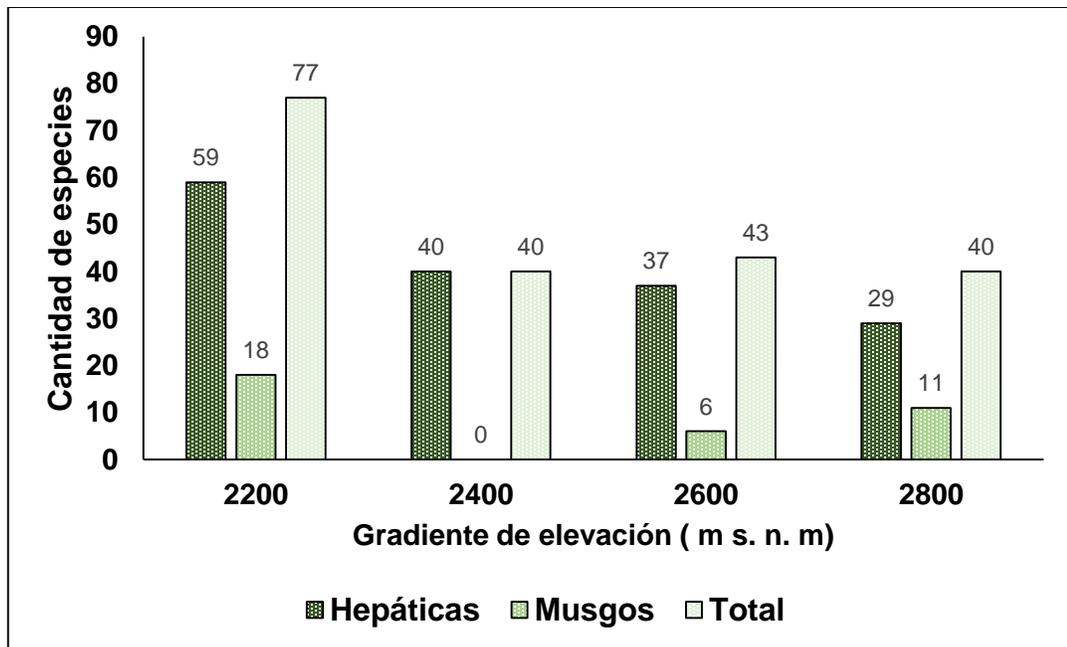


Fig. 6. Cantidad de especies de hepáticas y musgos por cada elevación, Parque Internacional La Amistad, Las Nubes, Cerro Punta, Chiriquí, Panamá. (Gradientes: G1= 2200 m s. n. m., G2= 2400 m s. n. m., G3= 2600 m s. n. m., G4= 2800 m s. n. m.)

Los estudios que se han realizado contemplando gradientes de elevación han sido en briófitos epífitos, donde los patrones de riqueza varían, por ejemplo, en bosques montanos de China que comprende un gradiente de 800 a 3800 m s. n. m. con registros cada 200 m; la riqueza de especies toma forma de campana encontrando en las áreas sub-montanas y sub-alpinas una riqueza baja en relación con el bosque montano a 2600 m s. n. m. donde está la máxima riqueza de especies. La diversidad en este punto se atribuye a los altos niveles de humedad en comparación con los otros sitios (Song *et al.*, 2015). Por otro lado, en la Cordillera Central de Colombia a lo largo de un transepto altitudinal entre 1000 y 4130 m s. n. m. específicamente la riqueza de hepáticas alcanzó un máximo de 100 taxones por altitud en un rango de 2550 a 3190 m s. n. m. (Wolf, 1993), rango similar al de nuestro estudio.

Se encontró que la familia más diversa de hepáticas es Lejeuneaceae (80 especies), seguida de Metzgeriaceae (14 especies), Plagiochilaceae y Frullaniaceae (nueve especies cada una) y el resto con menos de cinco especies (Tabla 2). La familia Lejeuneaceae en todos los estudios casi siempre reporta más del 95 % de las especies (Pócs, 1996; Gradstein, 1997; Equihua & Pócs, 1999; Marino & Salazar-Allen, 1992; Zhu & So, 2001; Morales y Moreno, 2010; Malombe *et al.*, 2016; Sierra *et al.*, 2018). Esta familia es muy abundante en áreas de alta humedad y habitan un gran número de nichos, pero su diversidad es mayor en corteza de los árboles, ramas y la superficie de las hojas (Gradstein, Reiner-Drehwald & Schneider, 2003). Gran parte de las especies de estas familias han

desarrollado estrategias adaptativas que le han permitido colonizar y establecerse en las hojas, e.g., su diminuto tamaño y el desarrollo de rizoides en forma de disco que les ha permitido adherirse al sustrato y alcanzar una gran diversificación en todas las áreas de tropicales y subtropicales (Gradstein, 1997).

En la familia Lejeuneaceae el género *Cololejeunea* es el que cuenta con el mayor número de especies y ocupa el tercer lugar entre las hepáticas después de *Plagiochila* y *Frullania* (Söderström *et al.*, 2016). Sin embargo, en nuestro estudio los géneros de hepáticas con mayor número de especies son *Lejeunea*, *Drepanolejeunea* y *Metzgeria* y los géneros que presentan más del 80 % de cobertura son *Odontolejeunea*, *Drepanolejeunea* y *Metzgeria*.

En nuestro estudio el elevado número de especies del género *Lejeunea* puede atribuirse no solo a la diversidad, sino al hecho de que se han realizado cambios recientes en la taxonomía de las especies, algunas consideradas antes como *Taxilejeunea* han recibido nuevas combinaciones de nombres y han pasado al género *Lejeunea*, así incrementando el número de especies en este género al igual que el género *Cheilolejeunea* (Bastos, 2012; Bastos *et al.*, 2017; Singh & Pócs, 2016; Lee, Bechteler & Heinrichs, 2018).

A lo largo del gradiente de elevación predominó la familia Lejeuneaceae, situación similar en un bosque lluvioso de tierras bajas, aunque en otro sustrato (Ah-Peng, 2007; dos Santos & da Costa, 2010) sin embargo, los géneros que dominaban por su riqueza de especies son distintos, en el G1 dominaba el género *Lejeunea*, en el G2 y G3 *Drepanolejeunea* y en el G4. *Metzgeria*. Son géneros con distribución

panropical; *Lejeunea* en nuestro estudio presenta la mayor riqueza de especies, pero según Gradstein *et al.* (2001) es considerado que por lo general ocurre en elevaciones por debajo de 2000 m s. n. m. sin embargo en el estudio de Sierra *et al.* (2018) en un bosque montano bajo de Panamá encuentra también *Lejeunea* con la mayor representación. En cuanto a la presencia marcada del género *Drepanolejeunea* en dos de las cuatro elevaciones puede deberse a que particularmente las especies de ese género habitan en bosques montanos de América tropical, al igual que *Metzgeria* que, aunque se pueda encontrar a bajas elevaciones, la mayoría se encuentra en elevaciones de montaña (Gradstein *et al.*, 2001).

En cuanto a los musgos se encuentran 14 familias en todo el gradiente de elevación, siendo las más representativas Brachytheciaceae (siete especies) y Daltoniaceae (cinco especies), las demás familias representan menos de cinco especies (Tabla 3). Similar a nuestras observaciones Silva & Pôrto, (2007) encuentran un número mayor de familias de musgos (16) en relación con las hepáticas (10), estos resultados se deben a que existen más familias de musgos que de hepáticas a nivel global.

Los géneros *Brachythecium* y *Daltonia* tienen el mayor número de especies y la especie *Hypnella diversifolia* cubre más del 50 %. *Brachythecium* es un género que se extiende desde regiones árticas hasta los trópicos, ca. de 600-4600 m s. n. m. (Gradstein *et al.*, 2001) y aunque presente el mayor número de especies realmente es una especie accidental en el sustrato epífilos ya que crece

en suelo, hojarasca y base de los árboles (Gradstein *et al.*, 2001). De igual forma las especies del género *Daltonia* son particularmente de bosques montanos (Gradstein *et al.*, 2001) y también han sido reportadas creciendo como epífilas (Müller & Pócs, 2007). Otras especies encontradas en el estudio y que también se han reportado creciendo sobre hojas son *Meteoridium remotifolium* y *Squamidium leucotrichum* las que típicamente no crecen sobre hojas, sino que se encuentran principalmente en troncos, ramas y pecíolos foliares (León-Vargas, Engwald & Proctor, 2006; Alvarenga, Pôrto & Silva, 2009).

El diagrama de cajas señaló un mayor número de especies de briófitos epífilos en el gradiente G1, encontrando de una hasta 12 especies en las hojas, mientras que, en el G2, se estiman de una a ocho especies, G3 de una a siete y en el G4 de una a cinco especies por hoja (Fig. 7). Pócs & Tóthmérés (1997), encuentran que la riqueza por hoja en las comunidades más diversas es de ocho a nueve, e infieren que el número de especies por hoja puede estar correlacionado con la degradación del hábitat encontrando de tres a cuatro especies en estos últimos.

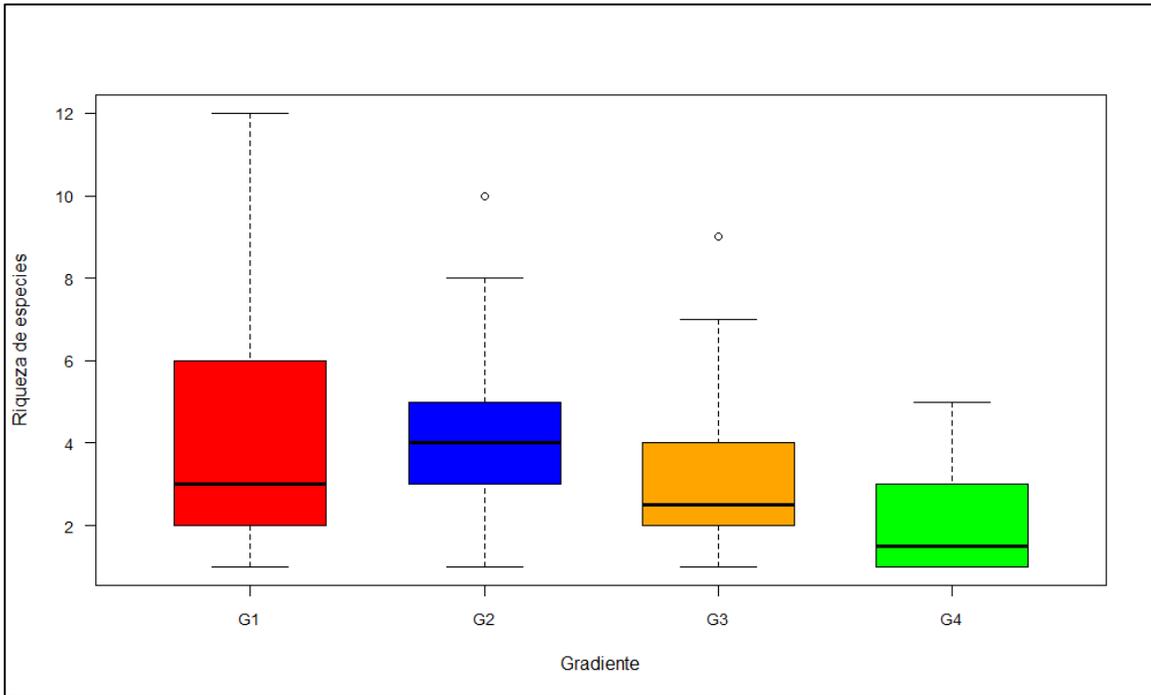


Fig. 7. Riqueza de especies de briófitos epífilos de un gradiente de 2000 a 2800 m s. n. m., Parque Internacional La Amistad, Las Nubes, Cerro Punta, Chiriquí, Panamá. (Gradientes: G1= 2200 m s. n. m., G2= 2400 m s. n. m., G3= 2600 m s. n. m., G4= 2800 m s. n. m.)

Los índices de Shannon-Weaver y Simpson disminuyen a medida que aumenta la elevación (Fig. 8). Otras investigaciones infieren que los cambios en la diversidad se deben a las condiciones microclimáticas y de la vegetación (Bernecker & Lucking, 2000). Binkowski & Nowak (2008), en un estudio sobre un solo forofito indica que la diversidad aumenta en un rango de elevación de 1150 a 1500 m s. n. m. y que esta diversidad también esta correlacionado con el grado de humedad de los sitios. En contraste con nuestro estudio se podría inferir que si se integran los patrones de diversidad en diferentes sitios la mayor diversidad

de las especies de briófitos epífilos podría registrarse de los 1500 a los 2400 m dependiendo también de las condiciones del microclima.

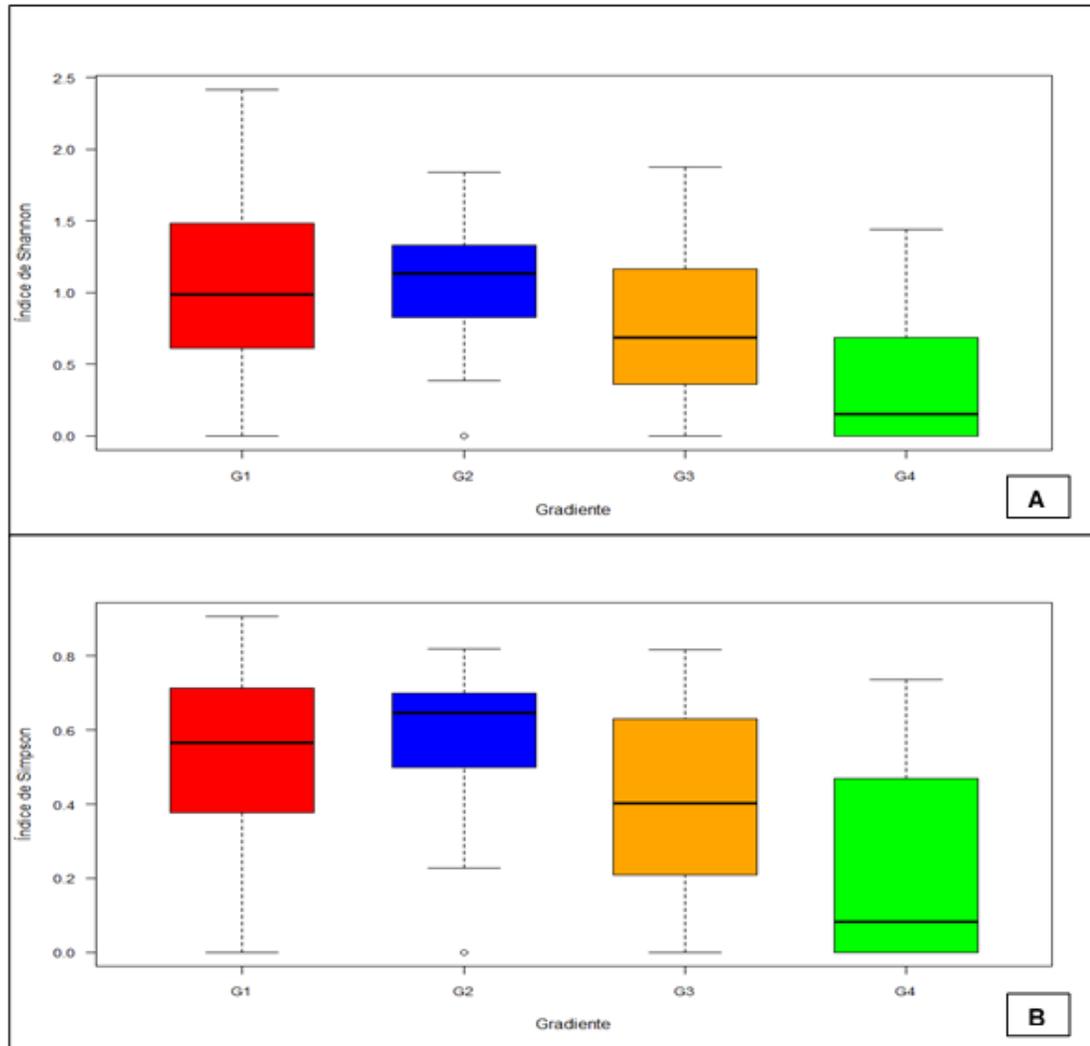


Fig. 8. Índices de diversidad alfa. A. Diversidad de briófitos epífilos a lo largo del gradiente altitudinal, basado en el índice de Shannon-Weaver. B. Dominancia briófitos epífilos a lo largo del gradiente altitudinal, basado en el índice de Simpson. (Gradientes: G1= 2200 m s. n. m., G2= 2400 m s. n. m., G3= 2600 m s. n. m., G4= 2800 m s. n. m.)

La curva de acumulación de especies indica que aún no se llega a una asíntota en el G1 (Fig. 9).

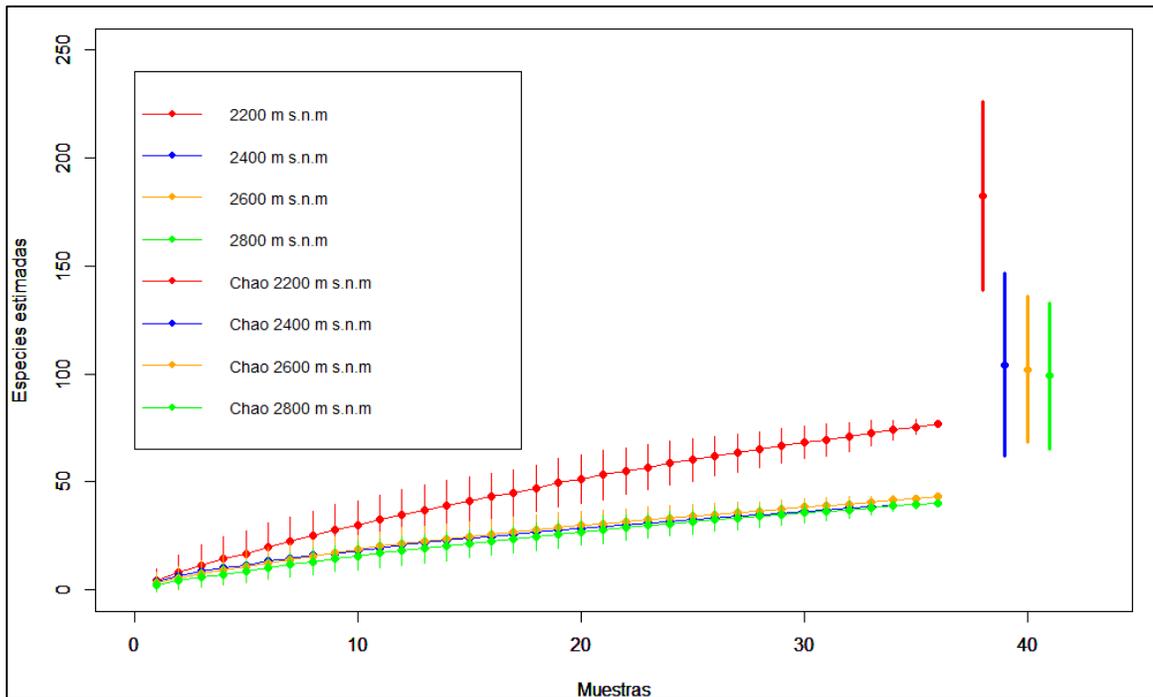


Fig. 9. Curva de acumulación de especies y estimadores de riqueza Chao 2 para los briófitos epífilos, de 2200 a 2800 m s. n. m., Parque Internacional La Amistad, Las Nubes, Cerro Punta, Chiriquí, Panamá. (Gradientes: G1= 2200 m s. n. m., G2= 2400 m s. n. m., G3= 2600 m s. n. m., G4= 2800 m s. n. m.)

La riqueza de especies disminuye con la elevación y las curvas de acumulación de las especies de los G2 al G4, se aproximan a estabilizarse. Sin embargo, alguno de los estimadores calculados sugieren que ampliando el muestreo se podrían llegar a encontrar más especies, aunque el estimador Bootstrap es uno de los que se aproxima a nuestros resultados (Tabla 4).

Tabla 4. Estimadores de riqueza por gradiente de elevación.

Gradiente	Chao 1	Jack 1	Jack 2	Bootstrap
2200	182.3646 ± (43.60306)	126.5833 ± (12.91577)	163.7405	97.4441 ± (6.330942)
2400	104.2882 ± (42.61818)	62.36111± (6.107006)	80.41349	49.0711 ± (3.015893)
2600	102.0625 ± (34.01846)	69.25 ± (6.409086)	89.24524	53.74929 ± (3.401236)
2800	99.0625 ± (34.01846)	66.25 ± (7.262441)	86.24524	50.74857 ± (3.528901)

1.2. Efecto del microclima sobre la riqueza de briófitos epífilos

El modelo lineal generalizado mixto (GLMM) determinó que el gradiente influye de manera negativa en la riqueza de los briófitos epífilos (Tabla 5), los mismos que están relacionados con cambios en el microclima.

Tabla 5. Resultados de los modelos lineales generalizados mixtos en la riqueza de las comunidades.

Variables	Estimador	Error	z valor	p valor
Gradiente	-0.60548	0.28261	-2.142	*0.0322
Temperatura	-0.41479	0.31112	-1.333	0.1825
Humedad	-0.05205	0.1168	-0.446	0.6559
Cobertura arbórea	0.01928	0.01456	1.324	0.1856
DAP	0.01365	0.01206	1.131	0.2579
Textura	-0.11951	0.15535	-0.769	0.4417

Ah-Peng (2007), indica que en bosques lluviosos de tierras bajas la diversidad de briófitos de suelo y los que crecen sobre los raquis de helechos está influenciada significativamente por la altitud, en este caso un gradiente de 250 a 850 m s. n. m., encuentra que la diversidad aumenta con la altitud, y en especial las hepáticas tienen la mayor riqueza que los musgos en cada altitud, aumentando en cada gradiente. En nuestro estudio los briófitos epífilos alcanzan la mayor diversidad y riqueza en el G1, la riqueza de hepáticas va disminuyendo (Fig.6), esto puede

deberse a que en las zonas del PILA el patrón de riqueza y diversidad cambia, el cual está relacionado con las condiciones de microhábitat y de elevación.

En Panamá Gradstein & Salazar Allen (1992) determinaron la diversidad de briófitos epífitos en el parque Nacional Darién, donde las elevaciones van de 50 a 1200 m s. n. m. en este rango de elevación, la biomasa de hepáticas es mucho mayor en las altas elevaciones, sin embargo, no es la familia Lejeuneaceae la más importante, sino familias como Herbertaceae, Lepidoziaceae, Plagiochilaceae. En cuanto a algunas epífilas registradas al igual que en nuestro estudio se encuentran *Drepanolejeunea inchoata*, *Drepanolejeunea lichenicola*, *Odontolejeunea lunulata* y *Prionolejeunea aemula*.

En los gradientes de elevación sin tomar en cuenta el sustrato siempre en los bosques montanos habrá la mayor riqueza de especies de briófitos, esto se puede explicar por la baja temperatura y la alta humedad, permitiendo una mayor variedad de microclimas y microhábitats (Ah-Peng, 2007; Kessler, 2000; dos Santos & da Costa, 2010).

Uno de los estudios más abarcadores a nivel de gradiente altitudinal es el realizado en el Himalaya donde el rango de elevación es muy amplio. En este caso el gradiente abarca desde los 1000 a 8000 m s. n. m., y la riqueza de musgos y hepáticas presenta un patrón de campana con respecto a la altitud. A 2500 m s. n. m los musgos alcanzan la mayor riqueza y las hepáticas a 2700 m. s. n. m. (Grau *et al.*, 2007). A diferencia en nuestro estudio en el G4 (2800 m. s. n. m.), se encuentra el pico máximo de elevación con menor riqueza de especies.

2. Composición de las comunidades de briófitos epífilos

Existieron diferencias significativas ($R^2= 0.342$ $P= 0.0001$) en la composición de las comunidades de briófitos epífilos a lo largo del gradiente de elevación. El análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS), permitió observar la agrupación de las comunidades, las cuales en el G3 y G4 se encuentran más agrupadas en comparación con las alturas inferiores (Fig.10). En este contexto varios estudios han documentado que las variables microclimáticas influyen en la composición de las comunidades de briófitos en los gradientes altitudinales (Wolf, 1993; Kessler, 2000; Ah-Peng *et al.*, 2007). La estrategia de dispersión de las especies también puede influir (Zartman, 2003; Mota de Oliveira & Ter Steege, 2015; Sierra *et al.*, 2018).

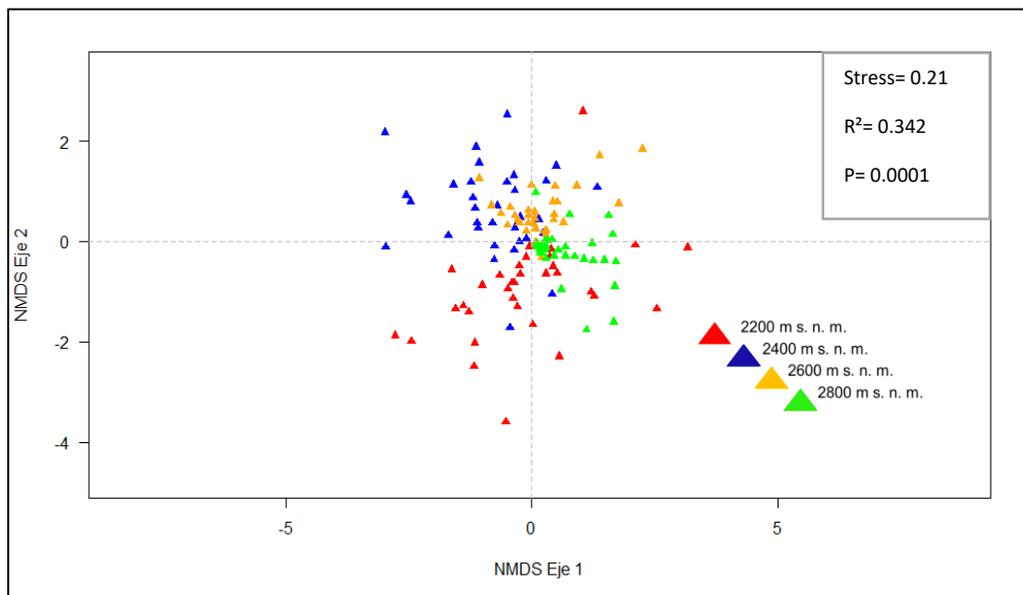


Fig. 10. Diagrama NMDS de ordenamiento de las comunidades de briófitos epífilos en el gradiente de elevación de 2200 a 2800 m s. n. m. en Parque Internacional La Amistad, Las Nubes, Cerro Punta, Chiriquí, Panamá. (Gradientes: G1= 2200 m s. n. m., G2= 2400 m s. n. m., G3= 2600 m s. n. m., G4= 2800 m s. n. m.)

En los briófitos factores climáticos y edáficos podrían explicar la diferencia en la composición de las especies a gran escala, especialmente la humedad que es un factor importante para la reproducción (Linares & Churchill, 1997; Austrheim, Hassel & Mysterud, 2005). Para los briófitos epífitos la similitud entre las comunidades se ve afectada por la estructura, y la relación con el huésped particularmente la corteza (Mota de Oliveira *et al.*, 2009). En cuanto a los briófitos epífilos hay estudios que señalan que la composición de comunidades también puede depender de la composición o características de las plantas superiores, y puede ser que algunas comunidades que no presentan epífilos es a consecuencia de la intervención antropogénica (Ruiz-Agudelo & Aguirre-Ceballos, 2004).

Los microhábitats son importantes para la composición de las comunidades de suelo, dosel, tronco, hojas, además que la composición en cada hábitat se puede ver influenciada de acuerdo por la elevación en que se encuentra. Algunas veces hay similitudes entre los microhábitats con excepción del de los epífilos que son muy distintos con otros hábitats epífitos (Holz *et al.*, 2002).

La composición de las especies en nuestro estudio varía en cada uno de los gradientes (Fig.11). Las especies *Drepanolejeunea bidens*, *D. inchoata* y *D. fragilis* se encuentran desde el G1 al G4, también es característico encontrarlas con estructuras como periantos además de que el género crece en zonas de alta humedad (Gradstein, 2003). Algunas de las especies exclusivas que podemos mencionar es *Cololejeunea tamasii* y el musgo *Hypnella diversitifolia* en el G1, la

Drepanolejeunea mosenni y *Diplasiolejeunea brunnea* (que se encontró en todas las parcelas y 23 de las 36 hojas revisadas) en el G2., *Metzgeria uncigera* en el G3. y *Chylosciphus muricata* en el G4. También hay casos particulares como *Diplasiolejeunea cavifolia* que presenta un alto porcentaje de cobertura y se encuentra del G2 al G4., el resto de las especies se pueden observar en la Tabla 2 y 3.

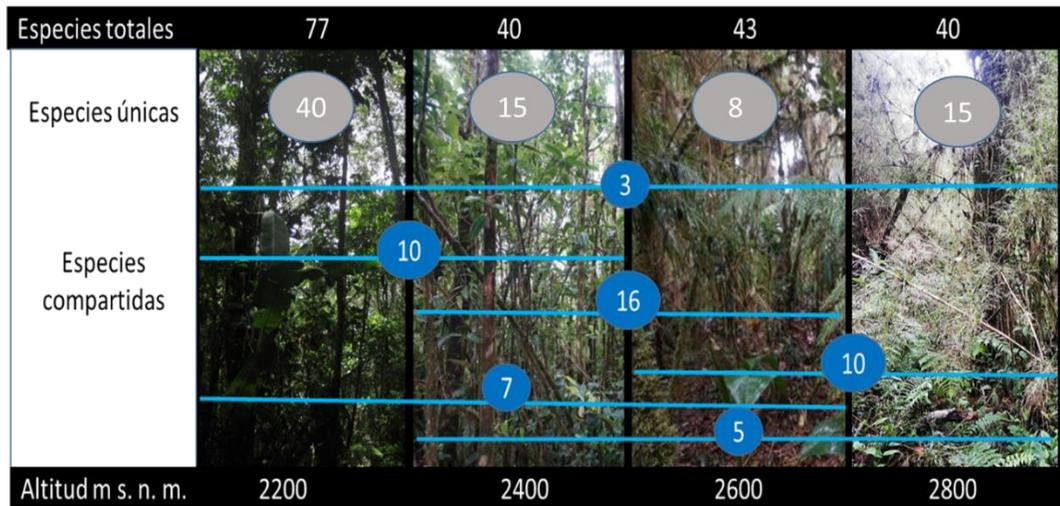


Fig. 11. Distribución altitudinal de los briófitos epífilos. Especies totales (barra superior negra), especies únicas (círculos superiores gris) y especies compartidas (círculos inferiores azules) en diferentes altitudes. (Gradientes: G1= 2200 m s. n. m., G2= 2400 m s. n. m., G3= 2600 m s. n. m., G4= 2800 m s. n. m.)

Esto es corroborado por el PERMANOVA donde indicó que la composición de especies de briófitos epífilos se ve principalmente influenciada por la luz con el 5 % de la varianza explicada, seguido de la temperatura con el 4 % y la humedad con el 3 %, en comparación con el DAP y cobertura arbolada que explican muy poca variabilidad con menos del 1 % de la varianza explicada en las comunidades.

Mientras que la textura de la hoja no muestra ninguna influencia sobre la composición de las comunidades (Tabla 6). Factores como temperatura, luz y humedad son atribuidos principalmente a la distribución de los briófitos y en especial a los epífilos que también dependen del ambiente creado por las plantas vasculares (Zhu & So, 2001; Kraichak, 2014; Tang *et al.*, 2018).

En la mayoría de los estudios, las pequeñas variaciones en la humedad relativa influyen en establecimiento local de las especies y la composición de las comunidades (Coley, Kursar & Machado, 1993; Gradstein, 2003; Sonnleitner *et al.*, 2009; Kraichak, 2014). En nuestro estudio la luz es el primer factor en influir en la composición de las comunidades, a medida que aumenta elevación la intensidad lumínica también (Tabla 1). Este factor puede estar influyendo en el recambio de las especies en cada gradiente. El estudio de Marino & Salazar Allen (1992), en Barro Colorado, también señala que la luz y el micrositio influyen fuertemente en la estructura y composición de las comunidades epífilas. Además indican que el forofito tuvo poca influencia, en nuestro caso la textura de la hoja tampoco tuvo un efecto significativo en la composición.

Otros estudios hacen la misma referencia, Monge (1989) indica que la intensidad de luz que llega a las hojas puede ser variable y se ha observado que las cubiertas de epífilas muchas veces son mayores en claros y que las hepáticas epífilas pueden establecerse en superficies rugosa, hay una preferencia por texturas más suaves y lisas o en algunos casos, la textura no tiene una gran influencia en el establecimiento (But & Gao, 1991; Monge-Najera & Blanco, 1995). Por lo general,

en hojas jóvenes se encuentran especies obligadas que por su morfología, tipo de reproducción y quizás también, por su distribución en la vegetación adyacente pueden adaptarse fácilmente como *Drepanolejeunea*, *Cololejeunea*, *Aphanolejeunea* y *Diplasiolejeunea*, pero de igual forma más tarde la hoja puede ser colonizada por otras especies facultativas (Pócs, 1996).

Jian *et al.* (2018) indica que por medio de modelos predictivos, evaluando las condiciones climáticas y registros históricos de briófitos epífilos se comprobó que la distribución de las especies cambia con el clima y el hábitat, por ello las zonas con clima húmedo y cálido favorecen el crecimiento de los epífilos; por lo que, las especies de epífilos pueden ser consideradas como indicadores de degradación a escalas de paisaje, ayudando a evaluar las perturbaciones antropogénicas y los cambios producto del cambio climático (Jian *et al.*, 2014, 2016 & 2018).

Tabla 6. Resultados de Permanova en la composición de las comunidades

	Df	SS	MS	F-modelo	R ²	P-valor	
Temperatura	1	2.678	2.678	6.6405	0.04064	0.001	***
Humedad	1	2.59	2.5901	6.4226	0.03931	0.001	***
Luz	1	3.585	3.5846	8.8887	0.0544	0.001	***
Cobertura arbórea	1	0.747	0.7474	1.8533	0.01134	0.003	**
DAP	1	0.63	0.6305	1.5634	0.00957	0.029	*
Textura	1	0.414	0.4136	1.0255	0.00628	0.409	

VI. CONCLUSIONES

- Se registró un total de 147 especies de briófitos creciendo sobre las hojas, distribuidos en 49 géneros y 21 familias.
- Los briófitos epífilos presentan una mayor riqueza de familia géneros y especies a los 2200 m s. n. m. y la que va disminuyendo conforme aumenta la elevación.
- Las hepáticas representan el mayor número de especies, con más del 80 % perteneciente a la familia Lejeuneaceae.
- La ausencia de musgos a 2400 m s. n. m puede estar influenciado por alguna variable del microhábitat, que favorece su establecimiento en otro tipo de sustrato.
- La riqueza de especies en el PILA se encuentra influenciada por factores climáticos presentes en el gradiente de elevación.
- Existen diferencias significativas en la composición de las comunidades, las cuales se ven influenciadas principalmente por la luz, seguida por la temperatura y humedad.

VII. RECOMENDACIONES

- Realizar las identificaciones con el material lo más fresco posible.
- Registrar el tipo de crecimiento de los hospederos.
- Siempre realizar comparaciones con muestras de herbario.
- Realizar una caracterización más detallada de la composición de las parcelas.
- Crear una base de datos con imágenes sobre los briófitos epífilos de los bosques montanos de Panamá.
- Tomar en consideración características funcionales de las especies.

VIII. BIBLIOGRAFÍA

- Acebey, A., Gradstein, S. R. & Krömer, T. (2003). Species richness and habitat diversification of bryophytes in submontane rain forest and fallows of Bolivia. *Journal of Tropical Ecology*, 19(1), 9-18.
- Ah-Peng, C., Chuah-Petiot, M., Descamps-Julien, B., Bardat, J., Stamenoff, P. & Strasberg, D. (2007). Bryophyte diversity and distribution along an altitudinal gradient on a lava flow in La Réunion. *Diversity and Distributions*, 13(5), 654–662.
- Aldrich, M., Billington, C., Edwards, M. & Laidlaw, R. (1997). Tropical montane cloud forests: an urgent priority for conservation. *Notes*, 2(2), 17.
- Allen, B.H. (2002). Moss Flora of Central America, Part 2. Encalyptaceae - Orthotrichaceae. *Monographs in systematic botany from the Missouri Botanical Garden*, 90, 1-699.
- Allen, B.H. (2010). Moss Flora of Central America, Part 3. Anomodontaceae-Symphodontaceae. *Monographs in systematic botany from the Missouri Botanical Garden*, 117, 1-729.
- Alvarenga, L. D. P. & Pôrto, K. C. (2007). Patch size and isolation effects on epiphytic and epiphyllous bryophytes in the fragmented Brazilian Atlantic forest. *Biological Conservation*, 134(3), 415-427.
- Alvarenga, L. D. P., Pôrto, K. C. & Silva, M. P. P. (2009). Relations between regional-local habitat loss and metapopulation properties of epiphyllous bryophytes in the Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica*, 41(6), 682-691.

- Alvarenga, L. D. P., Pôrto, K. C., Coelho, M. L. P. & Zartman, C. E. (2016). How does reproductive strategy influence demography? A case study in the tropical, unisexual epiphyllous moss *Crossomitrium patrisiae*. *American Journal of Botany*, 103,11, 1921-1927.
- Anderson, M. J. (2001). A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, 26(1), 32-46.
- Arcia, O. (14 de diciembre del 2018). Por afectar áreas protegidas el presidente Varela veta proyecto de ley para crear la comarca Naso. La Prensa. Disponible en: https://www.prensa.com/videos/Proyecto-comarca-afectaria-PILA_2_5151254825.html
- Austrheim, G., Hassel, K. & Mysterud, A. (2005). The role of life history traits for bryophyte community patterns in two contrasting alpine regions. *Bryologist*, 259-271.
- Autoridad Nacional del Ambiente, ANAM - Proyecto Corredor Biológico Mesoamericano del Atlántico Panameño, CBMAP. (2004). Plan de manejo Parque Internacional La Amistad: Bocas Del Toro y Chiriquí. 264 pág. Recuperado de http://www.inbio.ac.cr/pila/pdf/plan_manejo_pila_panama.pdf.
- Autoridad Nacional del Ambiente, ANAM. (2004b). Elaboración del plan de manejo del Parque Internacional la Amistad -Diagnóstico biológico y sociocultural del Parque Internacional La Amistad. Panamá. 197 pág.
- Autoridad Nacional del Ambiente, ANAM. (2010). Atlas ambiental de la República de Panamá. Recuperado de <http://www.miambiente.gob.pa/images/stories/BibliotecaVirtual/mg/AtlasAmbiental.pdf>.
- Bastos, C. J. P. (2012). New combinations and synonyms in *Cheilolejeunea* (Spruce) Schiffn. (Lejeuneaceae, Marchantiophyta). *Journal of bryology*, 34(4), 312-315.

- Bastos, C. J. P., Reiner-Drehwald, M. E., & Schäfer-Verwimp, A. (2017). A new species of the genus *Lejeunea* Lib. (Marchantiophyta, Lejeuneaceae) from Brazil. *Phytotaxa*, 326(1), 71-76.
- Benavides, J. C. & Sastre-De Jesús, I. (2011). Diversity and rarity of epiphyllous bryophytes in a superhumid tropical lowland forest of Chocó-Colombia. *Cryptogamie Bryologie*, 32(2), 119-133.
- Benítez, Á., Prieto, M., González, Y., & Aragón, G. (2012). Effects of tropical montane forest disturbance on epiphytic macrolichens. *Science of The Total Environment*, 441, 169-175.
- Bernecker, A., & R. Lücking. (2000). Epiphyllous bryophytes from Cocos Island, Costa Rica. A floristic and phytogeographical study. *Ecotropica*, 6(1), 55-69.
- Berrie, G. K. & Eze, J. M. O. (1975). The relationship between an epiphyllous liverwort and host leaves. *Annals of Botany*, 39(4), 955-963.
- Binkowski, Ł. & Nowak, A. (2008). Epiphyll cover on *Asplundia* leaves in the tropical cloud forest. Tropical biology course Jagiellonian Univeristy.
- Bischler-Causses, H. (1967). Le genre *Drepanolejeunea* Steph. en Amérique Centrale et Meridionale. II. *Nova Hedwigia*, 1, 95-133.
- Bischler-Causses, H., S. Gradstein, Jovet-Ast, S. Long, D. & Salazar Allen, N (2005). *Marchantiidae*. *Flora Neotropica*, 97, 1-262.
- Brenes, O., Jiménez, K., Mejía, V., Mora, A., Ebert, A. W., Ebert, C. & Vásquez, W. (2004). Determinación de la capacidad de carga turística del Parque Internacional La Amistad. Centro Científico Tropical. Elaborado para TNC y ACLAP-MINAE. San José, Costa Rica.
- Bridson, D. & Forman, L. (Eds). (1992). The herbarium handbook. Revised edition. Royal Botanic Gardens. Kew, England. 303 pp.

- Brown, A. D. & Kappelle, M. (2001). Introducción a los bosques nublados del neotrópico: una síntesis regional. En: Kappelle, M & A. Brown, (Eds.), *Bosques nublados del Neotrópico* (pp. 25-40). San José. Costa Rica: Instituto Nacional de Biodiversidad.
- But, P. P. H. & Gao, C. H. (1991). Epiphyllous Hepaticae of Kowloon Peninsula (Hong Kong). *Tropical Bryology*, 4, 17-22.
- Calzadilla, E., Aldana, C. & Churchill, S. (2010). Bolivia Ecológica. Las Briofitas, (59). Centro de Ecología Difusión, Simón I. Patiño. 28 pp.
- Coley, P. D., Kursar, T. A. & Machado, J. L. (1993). Colonization of tropical rain forest leaves by epiphylls: effects of site and host plant leaf lifetime. *Ecology*, 74(2), 619-623.
- Coley, P. D. & Kursar, T. A. (1996). Causes and consequences of epiphyll colonization. In *Tropical Forest Plant Ecophysiology* (pp. 337-362). Boston, MA: Springer US.
- Cornelissen, J. H. C. & Ter Steege, H. (1989). Distribution and ecology of epiphytic bryophytes and lichens in dry evergreen forest of Guyana. *Journal of Tropical Ecology*, 5(2), 131-150.
- Crandall, B., Stotler, R & Long, G (2009). Morphology and classification of the Marchantiophyta. Edition 2, 1- 55. In: Goffinet, B. & A. J. Shaw (Eds). *Bryophyte Biology*. Cambridge University Press. 565 pp.
- Cuesta F, Peralvo M & Valarezo N. (2009). Los bosques montanos de los Andes Tropicales. Una evaluación regional de su estado de conservación y de su vulnerabilidad a efectos del cambio climático. Serie investigación y sistematización #5. Programa Regional ECOBONA – INTERCOOPERATION, Quito, Ecuador.
- da Costa, D. P. (2008). Metzgeriaceae (Hepaticae). *Flora Neotropica* (pp. 1–170).

- Dauphin, G., Pócs, T., Villarreal, J.C. & Salazar Allen, N. (2006). Nuevos registros de hepáticas y antocerotófitas para Panamá. *Tropical Bryology*, 27, 73-85.
- Dauphin, G. (2007). Nuevas adiciones de especies de hepáticas para la flora de Panamá. *Candollea*, 62(1), 45-51.
- Dauphin, G., Morales, T. & Moreno, E. (2008). Catalogo preliminar de las Lejeuneaceae (Hepaticae) de Venezuela. *Cryptogamie Bryologie*, 29(3), 1-134
- Dauphin, G., Salazar Allen, N., Gudiño, J. L., Sierra, A. & Reyes, D. (2015). Nuevas adiciones de especies de hepáticas (Marchantiophyta) para la flora de Panamá II. *Brenesia*, 83(84), 16-21.
- dos Santos, N. D., & da Costa, D. P. (2010). Altitudinal zonation of liverworts in the Atlantic Forest, Southeastern Brazil. *The Bryologist*, 113(3), 631–645.
- Eggers, J. (2001). Epiphyllous Lejeuneaceae in Costa Rica. Contributions to the altitudinal distribution of selected species. *Tropical Bryology*, 109-116.
- Equihua, C., & Pocs, T. (1999). Epiphyllous bryophytes from the Lacandon Forest, Chiapas, Mexico. *Bryologist*, 102:4, 747-752.
- Frahm, J. P. (1990). The effect of light and temperature on the growth of the bryophytes of tropical rain forests. *Nova Hedwigia*, 51(1-2), 151-164.
- Frahm, J. P. & Gradstein, S. R. (1991). An altitudinal zonation of tropical rain forests using bryophytes. *Journal of Biogeography*, 669-678.
- Frahm, J. P. & Ohlemüller, R. (2001). Ecology of bryophytes along altitudinal and latitudinal gradients in New Zealand. Studies in austral temperate rain forest bryophytes. *Tropical Bryology*, 20, 117-137.
- Frahm, J. P. (2002). Ecology of bryophytes along altitudinal and latitudinal gradients in Chile. *Tropical Bryology*, 21, 67-79.

- Frahm, J. P. (2003). Ecology of tropical bryophytes. (pp. 44) In: Frahm, J. P., W.R. Buck (Eds). *Manual of Tropical Bryology*, 23,195.
- Gentry, A. H. (2001). Patrones de diversidad y composición florística en los bosques de las montañas neotropicales. En: Kappelle, M & A. Brown, (Eds.), *Bosques nublados del Neotrópico*. (pp. 85-123). San José, Costa Rica: Instituto Nacional de Biodiversidad.
- Glime, J. M. (2007). Economic and ethnic uses of bryophytes. in: flora of North America Editorial Committee, eds. 1993. *Flora of North America North of Mexico*. New York & Oxford, 27(15), 14-41.
- Goffinet, B., Buck, W. R. & Shaw, A. J. (2008). Morphology, anatomy, and classification of the Bryophyta. In *Bryophyte Biology, Second Edition* (pp. 55–138). Cambridge University
- Gradstein, S. R. (1989). A key to the Hepaticae and Anthocerotae of Puerto Rico and the Virgin Islands. *The Bryologist*, 92, 329-348.
- Gradstein, S. R. & Salazar Allen, N. (1992). Bryophyte diversity along an altitudinal gradient in Darién National Park, Panama. *Tropical Bryology*, 5, 61-71.
- Gradstein, S. R., Lücking, R., Lücking, A., Hietz, P., Sipman, H. J., Vester, H. F. M., Gardette., E. (1996). How to sample the epiphytic diversity of tropical rain forest? In *Follicolous bryophytes and lichens* (pp. 67-72).
- Gradstein, S. R. (1997). The taxonomic diversity of epiphyllous bryophytes. *Abstracta Botanica*, 21(1), 15-19.
- Gradstein, S. R., Churchill, S. P. & Salazar Allen, N. (2001). A guide to the bryophytes of tropical America. *Memoirs of the New York Botanical Garden*. 86, 1-577.
- Gradstein, S. R., & da Costa, D. (2003). The Hepaticae and Anthocerotae of Brazil. *Mem. New York Bot. Gard.* 87, 1-318.

- Gradstein, S. R., Reiner-Drehwald, M. E. & Schneider, H. (2003). A phylogenetic analysis of the genera of Lejeuneaceae (Hepaticae). *Botanical journal of the Linnean society*, 143(4), 391-410.
- Gradstein, S. R. & Ilkiu-Borges, A. L. (2009). Guide to the plants of Central French Guiana. Part IV. Liverworts and hornworts. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 76(4), 1-140.
- Gradstein, S. R. (2013). A classification of Lejeuneaceae (Marchantiophyta) based on molecular and morphological evidence. *Phytotaxa*, 100(1), 6-20.
- Grau, O., Grytnes, J. A. & Birks, H. J. B. (2007). A comparison of altitudinal species richness patterns of bryophytes with other plant groups in Nepal, Central Himalaya. *Journal of Biogeography*, 34(11), 1907-1915.
- Guerra, N., Arrocha, C., Rodriguez-Quiel, E & Benitez, A. (2017). Riqueza y composición de briófitos epífilos del estrato arbóreo en el Parque Internacional La Amistad-Pacífico, Panamá. *Ciencia en Desarrollo*, (Suplemento Especial) Memorias IX Congreso Colombiano de Botánica. pp. 345.
- Hölscher, D., Köhler, L., van Dijk, A. I. J. M. & Bruijnzeel, L. A. (2004). The importance of epiphytes to total rainfall interception by a tropical montane rain forest in Costa Rica. *Journal of Hydrology*, 292(1-4), 308-322.
- Holz, I., Gradstein, S. R., Heinrichs, J. & Kappelle, M. (2002). Bryophyte diversity, microhabitat differentiation, and distribution of life forms in Costa Rican upper montane Quercus forest. *Bryologist*, 334-348.
- Hylander, K., Nemomissa, S. & Enkosa, W. (2013). Edge effects on understory epiphytic ferns and epiphyllous bryophytes in moist afro-montane forests of Ethiopia. *Polish Botanical Journal*, 58(2), 555-563.

- Jiang, Y., Wang, T., De Bie, C. A. J. M., Skidmore, A. K., Liu, X., Song, S. & Shao, X. (2014). Satellite-derived vegetation indices contribute significantly to the prediction of epiphyllous liverworts. *Ecological Indicators*, 38, 72-80.
- Jiang, Y. & Shao, X. M. (2016). Diversity and distribution pattern of epiphyllous liverworts and its ecological determinants. *Chinese Journal of Plant Ecology* 40, 523-532.
- Jiang, Y., Wang, T., Wu, Y., Hu, R., Huang, K., & Shao, X. (2018). Past distribution of epiphyllous liverworts in China: The usability of historical data. *Ecology and Evolution*, 8(15), 7436-7450.
- Jiménez-Valverde, A. & Hortal, J. (2003). Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista ibérica de aracnología*, 8, 151-161.
- Kessler, M. (2000). Altitudinal zonation of Andean cryptogam communities. *Journal of Biogeography*, 27(2), 275-282.
- Kraichak, E. (2012). Asexual propagules as an adaptive trait for epiphyllous in tropical leafy liverworts (Lejeuneaceae). *American Journal of Botany*, 99(9), 1436-1444.
- Kraichak, E. (2014). Microclimate fluctuation correlated with beta diversity of epiphyllous bryophyte communities. *Biotropica*, 46(5), 575-582.
- Lee, G. E., Bechteler, J. & Heinrichs, J. (2018). A revision of unrevised taxon names in the former genus *Taxilejeunea* (Marchantiophyta: Lejeuneaceae) from Asia. *Phytotaxa*, 358(1), 26-48.
- León-Vargas, Y., Engwald, S. & Proctor, M. C. F. (2006). Microclimate, light adaptation and desiccation tolerance of epiphytic bryophytes in two Venezuelan cloud forests. *Journal of Biogeography*, 33(5), 901-913.

- Linares, E. L. & Churchill, S. P. (1997). Comunidades de briófitos reofílicos en un caño de montaña, en San Francisco, Cundinamarca, Colombia. *Caldasia*, 19(12), 323-329.
- Loza, I., Moraes, M. & Jørgensen, P. (2010). Variación de la diversidad y composición florística en relación a la elevación en un bosque montano boliviano (PNANMI Madidi). *Ecología En Bolivia*, 45(2), 87-100.
- Maciel-Silva, A. S., Válio, I. F. M. & Rydin, H. (2012). Diaspore bank of bryophytes in tropical rain forests: the importance of breeding system, phylum and microhabitat. *Oecologia*, 168(2), 321-333.
- Malombe, I., Matheka, K. W., Pócs, T. & Patiño, J. (2016). Edge effect on epiphyllous bryophytes in Taita Hills fragmented afro-montane forests. *Journal of Bryology*, 38(1).
- Marino, P. C. & Allen, N. S. (1992). Tropical epiphyllous hepatic communities growing on two species of shrub in Barro Colorado Island, Panama: The influence of light and microsite. *Lindbergia*, 17(4-6), 91-95.
- McCullagh, P. & Nelder, J. A. (1989). Generalized linear models, no. 37. In *Monograph on Statistics and Applied Probability*.
- Monge-Nájera, J. (1989). The relationship of epiphyllous liverworts with leaf characteristics and light in Monte Verde, Costa Rica. *Cryptogamie, Bryologie*, 10(4), 345-352.
- Monge-Najera, J. & Blanco, M. A. (1995). The influence of leaf characteristics on epiphyllous cover: a test of hypotheses with artificial leaves. *Tropical Bryology*, 11, 5-9.
- Monro, A. K., Santamaría-Aguilar, D., González, F., Chacón, O., Solano, D., Rodríguez, A., ... Correa, M. (2017). A first checklist to the vascular plants of La Amistad international park (PILA), Costa Rica-Panama. *Phytotaxa*, 322(1), 1-283.

- Morales, J. F., Zamora, N. & Herrera, B. (2007). Análisis de la vegetación en la franja altitudinal de 800-1500 m.s.n.m en la vertiente pacífica del Parque Internacional La Amistad (PILA), Costa Rica. *Brenesia*, 68, 1-15.
- Morales, T. & Moreno, E. (2010). Contribución al conocimiento de los Briófitos epífilos de Venezuela. *Ernstia*, 20, 47-79.
- Mota de Oliveira, S., Ter Steege, H., Cornelissen, J. H. & Gradstein, S. R. (2009). Niche assembly of epiphytic bryophyte communities in the Guianas: a regional approach. *Journal of Biogeography*, 36(11), 2076-2084.
- Mota de Oliveira, S. & 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.
- Müller, F. & Pócs, T. (2007). A contribution to the knowledge of epiphyllous bryophytes of Bioko Island (Equatorial Guinea), including additional remarks on nonepiphyllous species. *Journal of Bryology*, 29(2), 81-9
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'hara, R. B., ... & Wagner, H. (2016). *vegan: community ecology package*. R package version 2.0–7. 2013.
- Pérez, B. E., Draper, I., de Atauri, D. & Bujalance, R. M. (2011). Briófitos: una aproximación a las plantas terrestres más sencillas. En J. L. Viejo Montesinos (Ed.), *Biodiversidad: Aproximación a la diversidad botánica y zoológica de España*. (pp.19-74). Madrid, España.
- Pócs, T. (1978). Epiphyllous communities and their distribution in East Africa. *Bryophytorum bibliotheca*, 13, 681-713.

- Pócs, T. (1996). Epiphyllous liverwort diversity at worldwide level and its threat and conservation. *Anales del Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, Serie: Botanica* 67(1), 109-127.
- Pócs, T. & Tóthmérész, B. (1997). Foliicolous bryophyte diversity in tropical rainforests. *Abstracta Botanica*, 21(1), 135-144
- Pócs, T. & Podani, J. (2015). Southern Thailand bryophytes II: Epiphylls from the Phang-Nga area. *Acta Botanica Hungarica*, 57(1-2), 183-198.
- Reiner-Drehwald, M. E. (1993). Las Lejeuneaceae (Hepaticae) de Misiones, Argentina – I. Las especies holostipas. *Tropical Bryology* 7,13-45
- Reiner-Drehwald, M. E. (1994). Las Lejeuneaceae (Hepaticae) de Misiones, Argentina – II. Cololejeunea. *Tropical Bryology* 9,79-88
- Reiner-Drehwald, M. E. (1995a). La familia Lejeuneaceae (Hepaticae) en Misiones, Argentina: estudio taxonómico-florístico (Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires). 237 pág.
- Reiner-Drehwald, M. E. (1995b). Las Lejeuneaceae (Hepaticae) de Misiones, Argentina – III. *Drepanolejeunea* y *Leptolejeunea*. *Tropical Bryology* 10,21-27
- Reiner-Drehwald, M. E. (1995c). Las Lejeuneaceae (Hepaticae) de Misiones, Argentina – IV. *Aphanolejeunea*. *Tropical Bryology* 10,29-39
- Reiner-Drehwald, M. E. (1998). Las Lejeuneaceae (Hepaticae) de Misiones, Argentina – V. *Cheilolejeunea* y *Lepidolejeunea*. *Tropical Bryology* 14, 53-68
- Reiner-Drehwald, M. E. (2000). Las Lejeuneaceae (Hepaticae) de Misiones, Argentina VI. *Leujenea* y *Taxilejeunea*1. *Tropical Bryology* 19, 81-131
- Reyes, D. (1982). El género *Diplasiolejeunea* en Cuba. *Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 28,145-180.

- Rodríguez-Quiel, E., Arrocha, C & Salazar Allen, N. (2010). Utilización de *Thuidium delicatulum* (Hedw.) Mitt. como bioindicador de contaminación ambiental por zinc, cobre y plomo en Boquete, provincia de Chiriquí, Panamá. *Tropical Bryology*, 32, 14-18.
- Ruiz-Agudelo, C. A. & Aguirre-Ceballos, J. (2004). Las comunidades de briófitos y su relación con la vegetación fanerogámica en Tarapacá (Amazonas-Colombia). *Caldasia*, 65-78.
- Salazar Allen, N. & Chung, C. (2005). Bryophytes (Hornworts, Liverworts and Mosses) of the Bahía Honda region (Veraguas, Panamá). In Castroviejo, S & Ibáñez, A (Eds.), *Studies on the Biodiversity of the Bahía Honda Region (Veraguas, Panama)*. (pp. 95-175). Panamá, Panamá.
- Salazar Allen, N. (2001). Las briofitas o musgos de los bosques nubosos. Pág. 85-86 En: Heckadon-Moreno, Stanley. Panamá: Puente biológico. 228 Pág.
- Samudio, R. (2001). Panamá. Bosques nublados del neotrópico. En: M. Kappelle & A. Brown, (Eds.), San José, Costa Rica: Instituto Nacional de Biodiversidad. (pp. 397-442).
- Schäfer-Verwimp, A. (2014). Towards a more complete knowledge of the liverwort flora of Panama. *Phytotaxa* 172(3), 201-234
- Sierra, A.M., Toledo, J. J., Salazar Allen, N. & Zartman, C. E. (2018). Reproductive traits as predictors of assembly chronosequence patterns in epiphyllous bryophyte metacommunities. *Journal of Ecology*, 1-12
- Silva, M. P. P. & Pôrto, K. C. (2007). Composição e riqueza de briófitas epíxilas em fragmentos florestais da Estação Ecológica de Murici, Alagoas. *Revista Brasileira de Biociências*, 5(S2), 243-245.

- Silva, M. P. & Pôrto, K. C. (2012). Bryophyte communities along horizontal and vertical gradients in a human-modified Atlantic Forest remnant. *Botany*, 91(3), 155-166.
- Singh, D. K. & Singh, D. (2016). Epiphyllous liverworts of India: An overview. *Plant Science Today*, 3(2), 157-174.
- Singh, S. K. & Pócs, T. (2016). Present status of the genus *Taxilejeunea* [Lejeuneaceae: Marchantiophyta] in India. *Phytotaxa*, 263(1), 73-76.
- Slack, N.G (2011). The Ecological Value of Bryophytes as Indicators of Climate Change (pp. 1-12) In: Tuba, Z., N.G Slack & L. Stark (Eds) *Bryophyte Ecology and Climate Change*, Cambridge University Press. 506 pp.
- Söderstorm, L. & During, H. (2005). Bryophyte rarity viewed from the perspectives of life history strategy and metapopulation dynamics. *Journal of Bryology*, 27, 261-268.
- Söderström, L., Hagborg, A., von Konrat, M. *et al.* (2016). World checklist of hornworts and liverworts. *PhytoKeys*, 59, 1–828.
- Song, L., Ma, W. Z., Yao, Y. L., Liu, W. Y., Li, S., Chen, K., Lu, H.Z., Cao, M., Sun Z.H., Tan, Z.H. & Nakamura, A. (2015). Bole bryophyte diversity and distribution patterns along three altitudinal gradients in Yunnan, China. *Journal of vegetation science*, 26(3), 576-587.
- Sonnleitner, M.; Dullinger, S.; Wanek, W. & Zechmeister, H. (2009). Microclimatic patterns correlate with the distribution of epiphyllous bryophytes in a tropical lowland rain forest in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 25,321–330.
- Spitale, D. (2016). The interaction between elevational gradient and substratum reveals how bryophytes respond to the climate. *Journal of Vegetation Science*, 27(4), 844-853.
- Stehn, S. E., Webster, C. R., Glime, J. M. & Jenkins, M. A. (2010). Elevational gradients of bryophyte diversity, life forms, and community assemblage in

- the southern Appalachian Mountains. *Canadian journal of forest research*, 40(11), 2164-2174.
- Sun, S. Q., Wu, Y. H., Wang, G. X., Zhou, J., Yu, D., Bing, H. J. & Luo, J. (2013). Bryophyte species richness and composition along an altitudinal gradient in Gongga Mountain, China. *PloS one*, 8(3).
- Survey, S., Hallingbäck, T. & Hodgetts, N. (2000). Mosses, Liverworts, and Hornworts. Status Survey and Conservation Action Plan for Bryophytes. The changing wildlife of Great Britain and Ireland (pp. 106).
- Tang, X., Gradstein, S. R., Sun, L. W., Zhu, M. J., Shi, R. P., Wei, Q. Q., ... & Wang, J. (2018). A contribution to the knowledge of epiphyllous bryophytes in Tianmushan National Nature Reserve (Zhejiang, China), with remarks on climate warming and nature conservation. *Lindbergia*, 41(1), 01103.
- The Plant List (2013). Version 1.1. Published on the Internet; <http://www.theplantlist.org/> (accessed 1st January).
- Toomey, M., Roberts, D., & Nelson, B. (2009). The influence of epiphylls on remote sensing of humid forests. *Remote Sensing of Environment*, 113(8), 1787-1798.
- Tusiime, F. M., Byarujali, S. M. & Bates, J. W. (2007). Diversity and distribution of bryophytes in three forest types of Bwindi Impenetrable National Park, Uganda. *African. Journal of Ecology*, 45(3), 79-87.
- Vanderpoorten, A., Papp, B., & Gradstein, S. R. (2010). Sampling of bryophytes. Manual on field recording techniques and protocols for all taxa biodiversity inventories and monitoring, 340-354 pp.
- Wanek, W. & Pörtl, K. (2005). Phyllosphere nitrogen relations: reciprocal transfer of nitrogen between epiphyllous liverworts and host plants in the understorey of a lowland tropical wet forest in Costa Rica. *New Phytologist*, 166, 577-588

- Webside of Michaela Sonnleitner & Manfred Schmucker. (2015). Epiphyllous Liverworts of the Esquinas Rainforest, Costa Rica. Disponible en: http://homepage.univie.ac.at/michaela.sonnleitner/Epiphyllie/epiphyllie_star.htm
- Whittaker, R. H. (1972). Evolution and Measurement of Species Diversity. *Taxon*, 21(2-3), 213.
- Wolf, J. H. (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(4), 928-960.
- Ye, W., Gradstein, S. R., Shaw, A. J., Shaw, B., Ho, B. C., Schäfer-Verwimp, A. & Zhu, R. L. (2015). Phylogeny and classification of Lejeuneaceae subtribe Cheilolejeuneinae (Marchantiophyta) based on nuclear and plastid molecular markers. *Cryptogamie, Bryologie*, 36(4), 313-333.
- Zartman, C. E. (2003). Habitat fragmentation impacts on epiphyllous bryophytes communities in Central Amazonia. *Ecology*, 84(4), 948-954
- Zartman, C. E. & Nascimento, H. E. (2006). Are habitat-tracking metacommunities dispersal limited? Inferences from abundance-occupancy patterns of epiphylls in Amazonian forest fragments. *Biological Conservation*, 127(1), 46-54.
- Zartman, C. E., Amaral, J. A., Figueiredo, J. N. & Sales Dambros, C. (2015). Drought Impacts Survivorship and Reproductive Strategies of Epiphyllous Leafy Liverwort in Central Amazonia. *Biotropica*, 47(2), 172-178.
- Zhu, R.L., & So, M. L. (2001). Epiphyllous Liverworts of China. *Nova Hedwigia*, 73, 1-418.

IX. ANEXOS

Brioflora epífila del Parque Internacional la Amistad, Chiriquí, Panamá



Fig. 12. Lejeuneaceae a. *Anoplolejeunea*. b. *Cheilolejeunea*. c. *Odontolejeunea* d. *Cololejeunea*. e. *Diplasiolejeunea*. f. *Lejeunea* g. *Drepanolejeunea*. (Figs. g y d observadas en 400x, Figs. a, b, c, g, y f observadas en 100x).

Brioflora epífila del Parque Internacional la Amistad, Chiriquí, Panamá

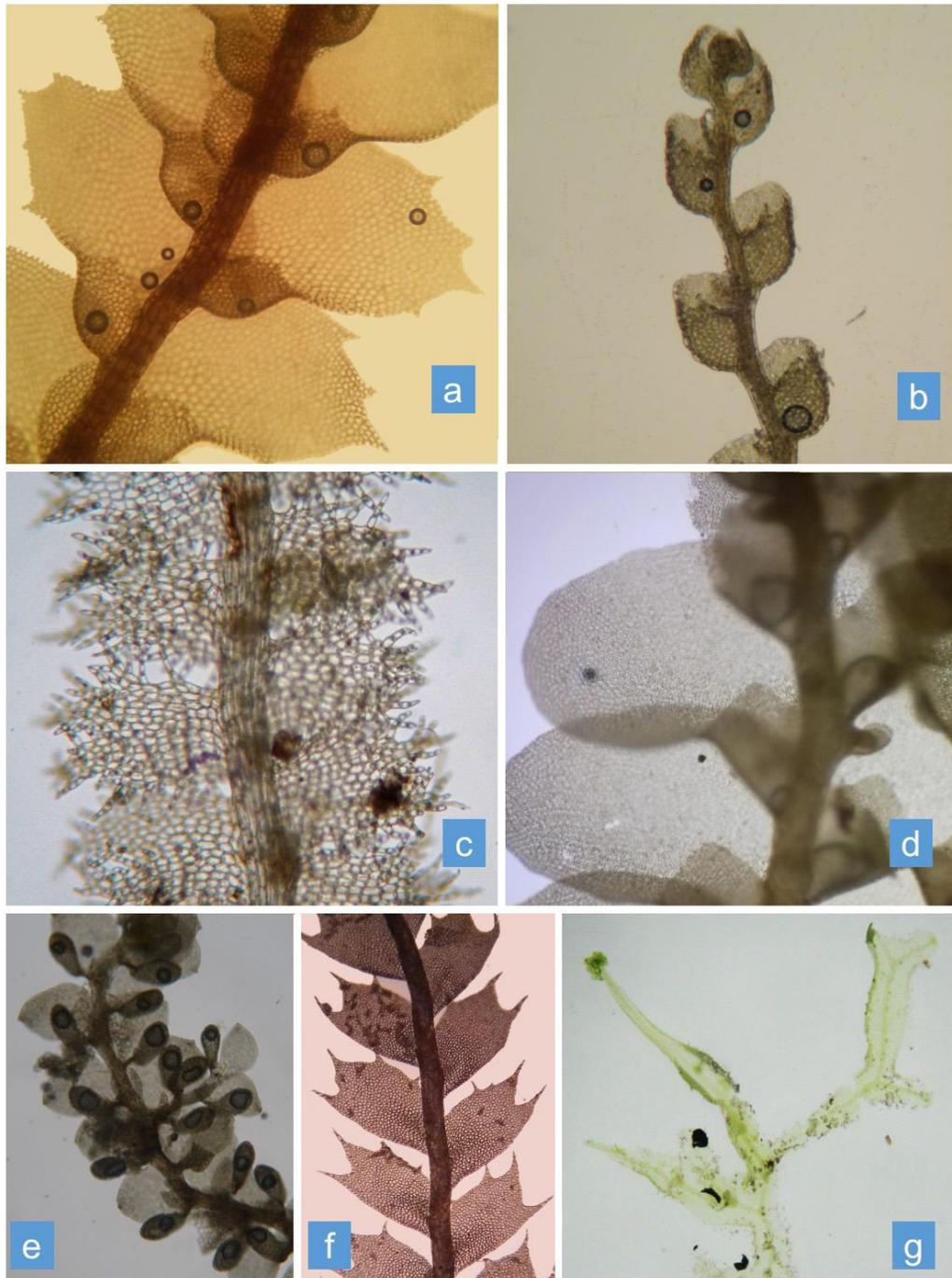


Fig. 13. Lejeuneaceae a. *Dicranolejeunea*. b. *Metalejeunea*. Lophocoleaceae c. *Chiloscypus*. Radulaceae d. *Radula*. Frullaniaceae. e. *Frullania*. Plagiochilaceae. f. *Plagiochila*. Metzgeriaceae g. *Metzgeria*. (Figs. b y c observadas en 400x, Figs. a, d-g observadas en 100x).



Fig. 14. a. Vista del PILA. b. Parcela a 2400 m s. n. m. c. Hoja cubierta de briófitos. d. Vista de briófitos al estereoscopio. e. Vista de hepáticas al estereoscopio f. Vista de un musgo al estereoscopio. g. Anfigastro. h. Lóbulo ventral y papilas en el margen del filoide. i. Perianto. j. Esporofito. k. Cuerpos oleosos. l. Ocelo. m. Trígonos. (Fig. d-f observadas en 10x, Figs. g-m observadas en 400x).



Fig. 15. Trabajo de campo. a. Establecimiento de las parcelas. b. Medición del DAP. c. Datalogger de luz. d. Datalogger de humedad relativa y temperatura. e. Medición de cobertura arbórea (densiómetro). f. Descarga de datos ambientales. g. Recolección de muestras.