



Diversidad y distribución de briófitos epífilos en *Beilschmiedia costaricensis* (Mez & Pittier) C.K.Allen (Lauraceae)

Diversity and distribution of epiphyllous bryophytes in *Beilschmiedia costaricensis* (Mez & Pittier) C.K.Allen (Lauraceae)

Nikelly Guerra-Batista¹, Clotilde Arrocha¹, Eyvar Rodríguez-Quiel¹ y Ángel Benítez²

Recepción: 30 de julio de 2019

Aprobación: 21 de mayo de 2020

Guerra-Batista, N., Arrocha, C., Rodríguez-Quiel, E. y Benítez, A. (2020). Diversidad y distribución de briófitos epífilos en *Beilschmiedia costaricensis* (Mez & Pittier) C.K.Allen (Lauraceae). *Colombia Forestal*, 23(2), 47-58.

Resumen

En los bosques montanos tropicales los briófitos son importantes en términos de diversidad y funcionamiento; allí, los briófitos que crecen sobre hojas son particularmente abundantes. El objetivo fue evaluar la riqueza y composición de comunidades epífilas en tres zonas del dosel de un árbol hospedador en el Parque Internacional La Amistad, Panamá. En cada árbol fueron colectadas seis hojas al azar, dos por zona de la copa (baja, media y alta). Se registró en total 48 especies, 89 % pertenecen a Marchantiophyta y 11 % a Bryophyta. La familia Lejeuneaceae representó el 70 % de las especies. La riqueza de especies disminuye desde la zona baja del dosel hacia la parte alta; sin embargo, las comunidades son similares entre zonas. Condiciones microclimáticas específicas del sotobosque podrían favorecer una mayor riqueza en la zona baja del dosel. Realizar investigaciones teniendo en cuenta factores ambientales y estructurales del bosque permitirá una mejor comprensión de estos cambios en diversidad.

Palabras clave: bosque montano, Lejeuneaceae, riqueza, Panamá.

Abstract

In tropical montane forests, bryophytes are important in terms of diversity and functioning, in which epiphyllous species grow on tree leaves of trees and shrubs, and they are particularly abundant. The objective of this article was to evaluate epiphyllous bryophyte species richness and community composition in three canopy zones (low, medium, high) of a host tree in “La Amistad” International Park, Panama. From each sampled tree, six random leaves were randomly collected, two per canopy zone. A total of 48 species were recorded, of which 89% belong to Marchantiophyta and 11% to Bryophyta. The Lejeuneaceae family accounted for 70% of the species. Species richness decreased from the lowest to the highest canopy zone, however, species communities were similar between zones. Microclimatic conditions characteristic of the forest understory might have favoured greater species richness in the lower canopy zone. Further research is needed, for taking into account environmental factors and forest structure may lead to a better understanding of the observed changes in diversity.

Keywords: Montane forests, diversity, Lejeuneaceae, Panama.

1 Herbario UCH, Universidad Autónoma de Chiriquí. David, Panamá. nikelly.guerra@unachi.ac.pa; clotilde.arrocha1@unachi.ac.pa; eyvar.rodriguez@unachi.ac.pa

2 Bietrop, Departamento de Ciencias Biológicas, Herbario HUTPL, Universidad Técnica Particular de Loja. Loja, Ecuador. arbenitez@utpl.edu.ec
Autor para correspondencia

INTRODUCCIÓN

Los bosques neotropicales montanos son considerados puntos calientes de biodiversidad (Myers *et al.*, 2000). Estos ecosistemas son característicos de la zona denominada El PILA, considerada una de las áreas protegidas más importante y extensa de Panamá abarcando 207 000 ha (Brenes *et al.*, 2004). Presenta una alta diversidad de flora y fauna debido a la presencia de nueve de las doce zonas de vida reconocidas para Panamá, y según el mapa de vegetación de Panamá es el área protegida con mayor variación de vegetación natural del país (Autoridad Nacional del Ambiente [Anam], 2004). Sin embargo, la construcción de proyectos hidroeléctricos y las malas prácticas en el ecoturismo se han convertido en las principales amenazas de pérdida de biodiversidad en áreas adyacentes al PILA (Anam, 2010).

La mayor diversidad y abundancia de briófitos se encuentra en estos bosques montanos (Salazar-Allen, 2001), donde cumplen funciones ecológicas relacionadas con mantener la productividad y acumulación de biomasa, forman parte del ciclo hidrológico (Pócs, 1980; Wolf, 1993a; Ah-Peng *et al.*, 2017) y también son indicadores de condiciones ambientales o zonas de intervención (Holz y Gradstein, 2005; Slack, 2011; Benítez *et al.*, 2015). En Panamá actualmente se registran alrededor de 1252 especies de briofitos, incluyendo 751 de musgos, 488 de hepáticas y 13 de antocerotes (Dauphin *et al.*, 2006; Schäfer-Verwimp, 2014; Dauphin *et al.*, 2015).

Dentro de la gran diversidad de briófitos en los bosques montanos, los briófitos epífilos (aquellos que crecen sobre las hojas) son un grupo importante. Estos junto con líquenes, hongos, algas verdes y cianobacterias, forman un entorno especial denominado filósfera (Coley y Kursar, 1996). Los briófitos epífilos son de importancia porque al igual que las especies que colonizan otros sustratos, contribuyen a retener la humedad en los bosques, mantienen la biodiversidad tropical y participan en procesos fisiológicos del ecosistema

(Lücking y Lücking, 1996; Freiberg, 1998). Estas especies presentan variedad de adaptaciones morfológicas a la filósfera (Zhu y So, 2001) y la mayoría pertenecen a las hepáticas de la familia Lejeuneaceae (Gradstein, 1997; Zartman, 2003). Los briófitos epífilos se encuentran limitados por variables microclimáticas, estructura del bosque y características del sustrato donde se desarrollan (Lücking y Lücking, 1996), por ello se han utilizado como indicadores de fragmentación y cambios en el microclima (Malombe *et al.*, 2016). Estas plantas son más vulnerables a perturbaciones que incluyan modificación de hábitat (Pócs, 1996; Zhu y So, 2001), por lo que cambios en condiciones microclimáticas como temperatura, humedad relativa y disponibilidad de luz influyen en la diversidad y establecimiento de estas especies (Coley y Kursar, 1996; Sonnleitner *et al.*, 2009; Kraichak, 2014).

En los bosques montanos todas las investigaciones en diversidad y comunidades de briófitos epífilos se han focalizado en el sotobosque de varias regiones (Winkler, 1966; Lücking, 1997; Pócs, 1996). Además, todas las investigaciones se han restringido a los briófitos epífilos desde la base hasta el dosel (Wolf, 1993b; Holz *et al.*, 2002; Acebey *et al.*, 2003; Holz y Gradstein, 2005). A pesar que varios estudios se han enfocado en briófitos epífilos del dosel en bosques de tierras bajas (Coley y Kursar, 1996; Eggers, 2001; Gradstein y Ilkiu-Borges, 2009), son ausentes los estudios enfocados a los epífilos en el dosel de los bosques montanos. Estudios enfocados en analizar la relación de las comunidades de briófitos epífilos y diferentes hospedadores documentaron que no hay preferencias de las especies por el sustrato, y que cambios en el microclima (e. g. zonas verticales en un árbol hospedero) podrían modificar la estructura y composición de estas comunidades (Marino y Salazar-Allen, 1992; Benavides y Sastre-De Jesús, 2011). Por esta razón el presente trabajo evalúa por primera vez los cambios en la riqueza y composición de las comunidades de briófitos epífilos en las diferentes zonas del estrato arbóreo de *Beilschmiedia costaricensis* (Mez & Pittier) C.K. Allen

(Lauraceae) en el bosque montano del Parque Internacional La Amistad, Tierras Altas, Chiriquí, Panamá.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se realizó al oeste de la República de Panamá, específicamente en un bosque montano a 2218 m de altitud (figura 1), dentro del sendero Panamá Verde en la región Pacífica del Pila-Pacífico (8°53'37.4" latitud N-82°38'52.5" longitud W). En este sitio se registra una temperatura media anual de 20°C y precipitación media anual de 5486 mm (datos obtenidos de la estación meteorológica del Pila). El dosel del bosque está caracterizado por

arboles de más de 30 m de altura como *Alnus acuminata* y *Wercklea woodsonii*, mientras que *Beilschmiedia costaricensis* es característico del subdosel del bosque. El resto de las especies son arbustos del sotobosque pertenecientes a las familias Piperaceae, Melastomataceae, Rubiaceae, Ericaceae, Solanaceae y, además, helechos arborescentes. El hospedero seleccionado en el estudio fue *B. costaricensis*, ya que era el único hospedero dentro del subdosel que sus hojas estaban cubiertas de briófitos, es uno de los géneros pantropicales ubicado dentro de la familia con gran diversidad (Lauraceae) y presentan un crecimiento arbóreo o arbustivo (Nishida, 1999). En la zona neotropical las especies de este género se distribuyen desde México hasta Brasil y el centro de Chile, desde bosques húmedos premontanos hasta bosques monta-

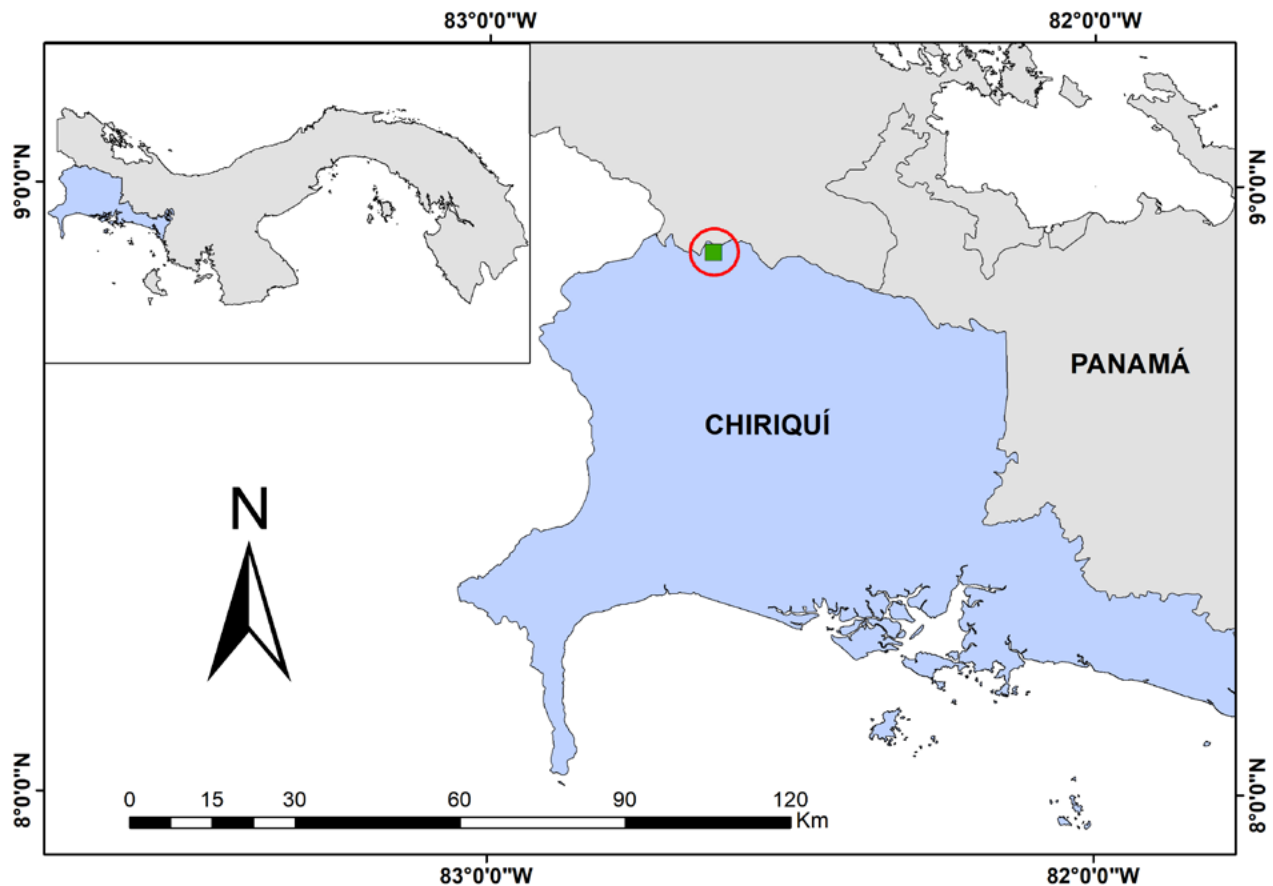


Figura 1. Área de estudio, Parque Internacional La Amistad, Las Nubes, Tierras altas, Chiriquí, Panamá.

Diseño y recolección de datos

Los árboles hospederos se seleccionaron al azar a ambos lados del sendero, ubicando en total seis árboles. El muestreo se efectuó entre los meses de septiembre de 2015 a julio del 2016. Para la colecta se consideraron tres zonas dentro del gradiente vertical siguiendo el protocolo de [Johansson \(1974\)](#), a 11 m (zona 3, parte interna de la copa del árbol), 13 m (zona 4, parte media de la copa del árbol), y 15 m (zona 5, parte externa de la copa del árbol). A partir de ahora en todo el documento vamos a considerar a la zona 1 como A, la zona 2 como B y la zona 3 como C. Por cada árbol con ayuda de una podadora aérea y en cada una de las tres zonas, se recolectaron dos hojas al azar (seis hojas en total por cada árbol). En cada hoja se registró la presencia/ausencia de todos los briófitos epífilos presentes. Las muestras se recolectaron bajo el permiso de colecta SE/P-11-15 otorgado por la Dirección de Áreas Protegidas del Ministerio de Ambiente de Panamá y, luego, fueron depositadas en el laboratorio del herbario (UCH) de la Universidad Autónoma de Chiriquí en Panamá.

Para la identificación de los especímenes se observaron sus características morfológicas usando estereoscopio (Zeiss-Stemi DV-4), microscopio (Zeiss-PrimoStar) y posteriormente diversas claves taxonómicas ([Reyes, 1982](#); [Gradstein et al., 2001](#); [Gradstein y da Costa, 2003](#); [da Costa, 2008](#); [Dauphin et al., 2008](#); [Gradstein y Ilkiu-Borges, 2009](#); [Allen, 2002, 2010](#)). La clasificación taxonómica está basada en [Goffinet et al. \(2009\)](#) para los musgos y en [Crandall et al. \(2009\)](#); [Pócs, et al. \(2014\)](#) y [Ye et al. \(2015\)](#) para las hepáticas.

Análisis de datos

La riqueza específica por hoja se comparó mediante estimadores de riqueza no paramétricos (Chao 1, Chao 2, Jack 1 y Jack 2) para cada una de las tres zonas. Los estimadores se calcularon

con EstimateS 8.2 ([Colwell, 2013](#)). Los cambios en la riqueza de especies entre las diferentes zonas se determinaron con un análisis de varianza de una vía (Anova). Previo al Anova se verificó la normalidad de los datos con la prueba de Shapiro-Wilk (p-valor= 0.3). Se realizó un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) con los valores de presencia de las especies, para visualizar la similitud de las comunidades epífilas en las tres zonas. Para estos análisis se utilizó la distancia euclídea como medida de similitud. Para determinar los cambios en las comunidades de las tres zonas se realizó un análisis de similitud Anosim ([Oporto et al., 2015](#)). El nivel de significancia se determinó con la prueba de Monte Carlo (1000 permutaciones). Todos los análisis se realizaron con el programa R ([R Development Core Team, 2008](#)) con el paquete estadístico “vegan” ([Oksanen et al., 2016](#)).

RESULTADOS

Se registró un total de 48 especies de briófitos epífilos ([anexo 1](#)), distribuidas en cinco familias, 19 géneros, 41 especies de hepáticas y, por otra parte, seis familias, siete géneros y siete especies de musgos. En las hepáticas foliosas la familia con mayor diversidad fue Lejeuneaceae, representando el 70 % de las especies, seguido de las hepáticas talosas de la familia Metzgeriaceae con el 19 %. La división Bryophyta representa un 11 % del total de especies, donde se encuentran familias como Meteoriaceae, Pilotrichaceae, Daltoniaceae, Sematophyllaceae, Leucomiaceae y Prionodontaceae.

En función de los estimadores de riqueza la zona A presentó un mayor número de especies y los valores más altos de especies estimadas en comparación con las otras zonas ([tabla 1](#)). El diagrama de cajas señaló un mayor número de especies por hoja para la zona A con un máximo de 15 especies, en comparación con las otras zonas ([figura 2](#)).

Tabla 1. Estimadores de la riqueza de especies de briófitos epífilos y desviación estándar por cada zona del gradiente vertical en el árbol hospedero. Zona A= 11 m; zona B = 13 m; zona C = 15 m

	Zona A	Zona B	Zona C
Riqueza	37	26	13
Estimadores			
Chao 1	61 (13.97)	30 (4.05)	27 (12.13)
Chao 2	59 (14.69)	30 (3.81)	26 (11.83)
Jack 1	54 (4.46)	34 (3.85)	22 (5.56)
Jack 2	65 (5.05)	36 (3.80)	28 (4.03)

El anterior resultado fue comprobado mediante la prueba Anova, la cual señaló que existen diferencias significativas ($F=12.86$; $p < 0.0001$) en la riqueza de briófitos epífilos en cada uno de las tres zonas. El NMDS nos permitió visualizar que no hay diferencia en la composición de las comunidades de epífilas de las tres zonas (figura 3). Corroborando este patrón, el análisis de similitud (Anosim) señaló que no hay diferencias significativas en la composición de briófitos de las tres zonas ($R= 0.0436$; $p > 0.05$). Además, existe similitud en la composición de briófitos epífilos al comparar las tres zonas (tabla 2).

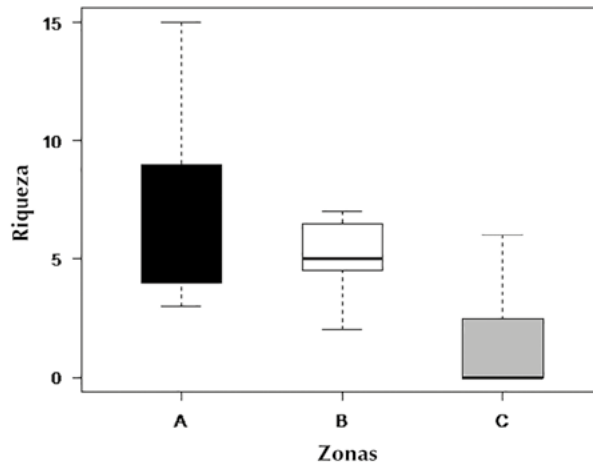


Figura 2. Diagrama de cajas con la riqueza de especies de briófitos epífilos por cada zona del gradiente vertical en el árbol hospedero.

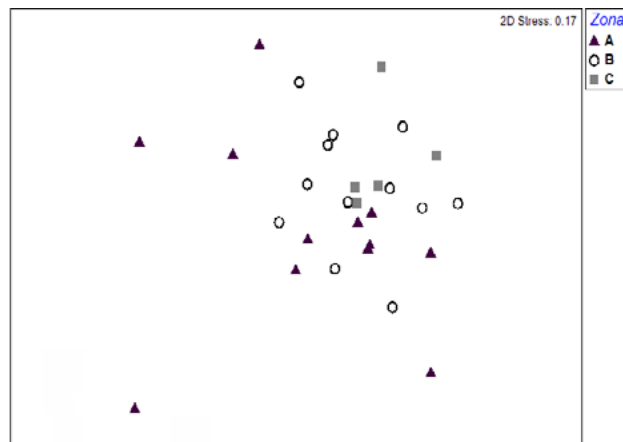


Figura 3. Análisis de escalamiento multidimensional no métrico para la composición de las comunidades por hoja en cada uno de las tres zonas de los árboles hospederos. Zona A (11 m) = triángulos negros; zona B (13 m) = círculos blancos y zona C (15 m) = cuadrados grises.

Tabla 2. Especies en común entre las zonas

Zonas	Especies en común dentro de las comunidades
A-B	<i>Cheilolejeunea</i> cf. <i>tonduzana</i> , <i>Cheilolejeunea filiformis</i> , <i>Cololejeunea</i> sp. 1, <i>Diplasiolejeunea brunnea</i> , <i>Diplasiolejeunea cavifolia</i> , <i>Drepanolejeunea inchoata</i> , <i>Drepanolejeunea infundibulata</i> , <i>Lejeunea filipes</i> , <i>Lejeunea</i> sp., <i>Lepidopilum longifolium</i> , <i>Cheilolejeunea oncophylla</i> , <i>Metzgeria uncigera</i> , <i>Odontolejeunea lunulata</i> y <i>Plagiochila montagnei</i> .
B-C	<i>Drepanolejeunea inchoata</i> , <i>Drepanolejeunea mosenii</i> , <i>Frullania</i> subgen. <i>Chonanthelia</i> , <i>Lejeunea</i> sp., <i>Cheilolejeunea oncophylla</i> , <i>Metzgeria ciliata</i> y <i>Odontolejeunea lunulata</i> .
A-C	<i>Acanthocoleus aberrans</i> , <i>Drepanolejeunea inchoata</i> , <i>Cheilolejeunea oncophylla</i> , <i>Metzgeria ciliata</i> , <i>Metzgeria scyphigera</i> , <i>Metzgeria</i> sp., <i>Odontolejeunea lunulata</i> y <i>Plagiochila simplex</i> .

DISCUSIÓN

Los resultados indicaron que la riqueza de especies de briófitos epífilos cambia a lo largo de las tres zonas del hospedador *B. costaricensis*. Sin embargo, la composición de las comunidades fue similares en las tres zonas. Se ha documentado que la familia Lejeuneaceae forma el 90 % de las comunidades de hepáticas epífilas en la mayoría de los bosques tropicales (Cornelissen y Ter Steege, 1989; Marino y Salazar-Allen, 1992; Dauphin, 1995; Pócs, 1996; Zhu y So, 2001; Mota de Oliveira et al., 2009; Sierra et al., 2018). De manera similar, en el Sendero Panamá Verde la familia Lejeuneaceae representó el 70 % de la diversidad. Además, registramos que especies de musgos pertenecientes a las familias Brachytheciaceae, Calymperaceae, Daltoniaceae, Leucomiaceae, Meteoriaceae, Pilotrichaceae, Prionodontaceae y Sematophyllaceae están presentes en el sustrato epífilo, aunque varias de estas no se encuentran estrictamente en este hábitat (de Almeida, 2005; Müller y Pócs, 2007; Morales y Moreno, 2010).

La riqueza de especies en *B. costaricensis* disminuye a medida que se acerca a la parte superior de la copa de los árboles (zona C). En concordancia con lo que de Almeida (2005) y Gradstein y Ilkiu-Borges (2009) documentan sobre que en el sotobosque de los bosques húmedos tropicales de tierras bajas existe una mayor riqueza de especies epífilas en comparación con el dosel, patrón que está relacionado con una mayor humedad y

menos intensidad de luz, las cuales son características distintivas de este estrato del bosque. De igual forma, en nuestra área de estudio el mayor número de especies se registró en la parte baja de la copa (zona A) aproximándose a las condiciones que propicia el sotobosque donde existe mayor humedad y menor cantidad de luz en comparación con las zonas B y C.

Las comunidades de briófitos epífilos en *B. costaricensis* no reflejaron cambios entre las diferentes zonas. En este contexto Sonnleitner et al. (2009) señala que no hay correlación entre las comunidades de briófitos epífilos y las hojas de las plantas hospedadoras, y que factores relacionados con el microclima influyen directamente en estas comunidades. Marino y Salazar-Allen (1992), en un bosque semihúmedo de tierras bajas de la Isla de Barro Colorado, documentaron que el microclima (luz y humedad) limita las comunidades epífilas que crecen sobre los arbustos hospedadores *Hybanthus prunifolius* (Violaceae) y *Psychotria horizontalis* (Rubiaceae). Sin embargo, en este caso la elevación y diferencias en condiciones climáticas como la temperatura y humedad ambiental podrían ser factores que inciten variaciones en la composición de las comunidades de briófitos epífilos. Por consiguiente, recomendamos que en futuros estudios de análisis de comunidades de briófitos epífilos se comparen patrones de composición considerando bosques de bajas y altas elevaciones.

Además, las diferentes condiciones microclimáticas de luz, humedad y temperatura entre

los estratos se han identificado como factores limitantes en las comunidades de briófitos epífilos (Sonnleitner *et al.* 2009; Malombe *et al.*, 2016). Por ejemplo, Kraichak (2014) señala que la diversidad beta de briófitos epífilos sigue un patrón en función del microclima. En nuestro caso, *B. costaricensis* es un árbol que crece cerca y entre el dosel dominado por *A. acuminata* y *W. woodsonii*, por lo que se podría esperar que las condiciones de microclima sean similares entre las tres zonas. Futuros análisis considerando mayor distancia entre las zonas en estudios y descripción del microclima por zona, podrían proporcionar mayor información al respecto. En nuestro estudio las comunidades están compuestas principalmente en la zona A por *Odontolejeunea lunulata* (16 %), *Cheilolejeunea oncophylla* (11 %) y *Drepanolejeunea mosenii* (11 %). La zona B por *Odontolejeunea lunulata* (13 %), *Cheilolejeunea oncophylla* (6 %), *Plagiochila montagnei* (6 %) y la zona C por *Odontolejeunea lunulata* (11 %) y *Cheilolejeunea filiformis* (5 %). El resto de las especies en cada zona está representado de menos del 5 %.

Por otra parte, otras variables no registradas en este estudio relacionado con los rasgos del hospedador son importantes limitantes en la comunidad de briófitos epífilos. Por ejemplo, varios estudios han documentado que las características de las hojas del hospedador relacionados con la forma, tamaño, textura influyen en la composición de las comunidades de briófitos epífilos (Lücking y Lücking, 1996; Sonnleitner *et al.*, 2009). Así, mismo Müller y Riederer (2005) señalan que las hojas de las plantas vasculares difieren en sus propiedades físicas y químicas. Por ejemplo, las hojas de *B. costaricensis* son grandes (hasta 17 x 9 m), su superficie es lisa en comparación con los árboles a su alrededor como es el caso de *W. woodsonii* que es de hoja ancha, pero con gran cantidad de tricomas, mientras que *A. acuminata* sus hojas tienen la superficie lisa, pero su área foliar es más reducida, lo que convierte a *B. costaricensis* en un hospedero apto para la colonización, aparte de su ubicación con relación a las otras dos especies dominantes

del dosel. También pudimos evidenciar que los árboles de *B. costaricensis* albergan comunidades de briófitos epífilos accidentales, por ejemplo, briófitos epífilos de la corteza u otros sustratos que lograron establecerse y adaptarse al sustrato de las hojas. En otro contexto, Sierra *et al.* (2018) indican que la composición de especies en las comunidades epífilas no depende de la secuencia cronológica en el hospedador y proponen que los cambios no siguen una dinámica de sucesión, sino que es un proceso al azar. Como en nuestro caso la distancia entre las zonas era de aproximadamente dos metros, la composición de las comunidades también puede atribuirse a la capacidad de dispersión de los briófitos (Zartman *et al.*, 2015).

CONCLUSIONES

Podemos concluir que la riqueza de especies de briófitos epífilos de *B. costaricensis* en el bosque montano del Parque Internacional La Amistad, Tierras Altas, Chiriquí, Panamá, fue mayor en las zonas cercanas al sotobosque que corresponde a la zona A, dicha zona presenta mayor humedad y menor incidencia de luz en comparación a las zonas próximas al dosel del bosque (zonas B y C). Sin embargo, la composición de las comunidades de briófitos es similar entre las zonas consideradas, por ello análisis comparativos entre las condiciones microclimáticas y rasgos de la hoja por zona podrían brindar mayor información en los estudios de patrones de distribución de la riqueza y composición de briófitos epífilos en un gradiente vertical.

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Autónoma de Chiriquí por el financiamiento parcial de la investigación. Al Herbario UCH por el uso del equipo y literatura. Al Ministerio de Ambiente de Panamá por el permiso de colecta otorgado. A Y. Aguirre, C. Caballero y J. Rodríguez por su apoyo en el trabajo de campo.

CONFLICTO DE INTERESES

Los autores declaran no tener ningún conflicto de interés con el manuscrito.

CONTRIBUCIÓN POR AUTOR

Todos los autores planearon y diseñaron la investigación, coordinaron y llevaron a cabo el trabajo en campo y laboratorio, analizaron los datos y redactaron el manuscrito.

REFERENCIAS

- Acebey, C., Gradstein, S. R. y Krömer, T. (2003). Species richness and habitat diversification of corticolous bryophytes in submontane rainforest and fallows of Bolivia. *Journal of Tropical Ecology*, 19, 9-18.
- Ah-Peng, C., Cardoso, A. W., Flores, O., West, A., Wilding, N., Strasberg, D. y Hedderson, T. A. (2017). The role of epiphytic bryophytes in interception, storage, and the regulated release of atmospheric moisture in a tropical montane cloud forest. *Journal of Hydrology*, 548, 665-673.
<https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2017.03.043>
- Allen, B. (2002). Moss Flora of Central America, Part 2. Encalyptaceae - Orthotrichaceae. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*, 90, 1-699.
<https://doi.org/10.21829/abm63.2003.1129>
- Allen, B. (2010). Moss Flora of Central America, Part 3. Anomodontaceae-Symphodontaceae *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*, 117, 1-729.
<https://doi.org/10.21829/abm63.2003.1129>
- Autoridad Nacional del Ambiente (2004). Elaboración del plan de manejo del Parque Internacional La Amistad. Diagnóstico biológico y sociocultural del Parque Internacional La Amistad. Panamá.
<https://doi.org/10.4067/s0718-686x2015000100005>
- Autoridad Nacional del Ambiente (2010). *Atlas ambiental de la República de Panamá*. Panamá: Editora Novo Art, S. A.
https://www.somaspa.org/noticias/Atlas_Ambiental.pdf
- Benavides, J. C. y Sastre-De Jesús, I. (2011). Diversity and rarity of epiphyllous bryophytes in a super-humid tropical lowland forest of Chocó-Colombia. *Cryptogamie Bryologie*, 32(2), 119-134.
<https://doi.org/10.7872/cryb.v32.iss1.2011.119>
- Benítez, Á., Prieto, M. y Aragón, G. (2015). Large trees and dense canopies: key factors for maintaining high epiphytic diversity on trunk bases (bryophytes and lichens) in tropical montane forests. *Forestry*, 88(5), 521-527.
<https://doi.org/10.1093/forestry/cpv022>
- Brenes, O., Jiménez, K., Mejía, V., Mora, A., Ebert, A. W., Ebert, C. y 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.
- Coley, P. D. y Kursar, T. A. (1996). Causes and Consequences of epiphyll colonization. En S. Mulkey, R. Chazdon, y A. Smith (eds), *Tropical forest plant ecophysiology* (pp. 337-362). Nueva York, EE. UU. Chapman and Hall.
https://doi.org/10.1007/978-1-4613-1163-8_12
- Colwell, R. K. (2013). EstimateS: Statistical estimation of species richness and share species from samples. Version 9 and earlier. User's Guide and application. Storrs, CT: Published by the author.
<http://purl.oclc.org/estimates>
- Cornelissen, J. T. y 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.
<https://doi.org/10.1017/s0266467400003400>
- Crandall, B., Stotler, R. y Long, G. (2009). Morphology and classification of the Marchantiophyta. En B. Goffinet y A. J. Shaw (eds.), *Bryophyte Biology* (pp. 1-55). Cambridge: Cambridge University Press.
<https://doi.org/10.1017/cbo9780511754807.002>

- da Costa, D.** (2008). Metzgeriaceae (Hepaticae). *Flora Neotropica Monograph*, 102, 1-169.
- Dauphin, G.** (1995). Briófitos de la Isla de Cocos: diversidad y ecología. (trabajo de pregrado, Licenciatura en Biología con énfasis en Botánica). Universidad de Costa Rica, Costa Rica.
<https://doi.org/10.15517/rmu.v7i1.9999>
- Dauphin, G., Pócs, T., Villarreal, J. C. y Salazar-Allen, N.** (2006). Nuevos registros de Hepáticas y Anthocerotófitas para Panamá. *Tropical Bryology*, 27, 73-85.
<https://doi.org/10.11646/bde.27.1.10>
- Dauphin, G., Morales, T. y Moreno, E.** (2008). Catalogo preliminar de las Lejeuneaceae (Hepaticae) de Venezuela. *Cryptogamie. Bryologie*, 29(3), 215-265.
- Dauphin, G., Salazar-Allen, N., Gudiño, J. L., Sierra, A. M. y Reyes, D.** (2015). Nuevas adiciones de especies de hepáticas (Marchantiophyta) para la flora de Panamá II. *Brenesia*, 83-84, 16-21.
- de Almeida Campelo, M. y Cavalcanti Pôrto, K.** (2005). Briófitas epífitas e epífilas de Floresta Atlântica, Pernambuco, Brasil (tesis de doctorado). Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Universidade Federal de Pernambuco, Brasil.
<https://doi.org/10.21474/ijar01/8348>
- Eggers, J.** (2001). Epiphyllous Lejeuneaceae in Costa Rica Contributions to the altitudinal distribution of selected species. *Bryophyte Diversity and Evolution*, 20(1), 109-115.
<https://doi.org/10.11646/bde.20.1.19>
- Freiberg, E.** (1998). Microclimatic parameters influencing nitrogen fixation in the phyllosphere in a Costa Rican premontane rain forest. *Oecologia*, 117, 9-18.
<https://doi.org/10.1007/s004420050625>
- Goffinet, B., Buck, W. R. y Shaw, A. J.** (2009). Morphology, anatomy, and classification of the Bryophyta. En B. Goffinet y A. J. Shaw, (eds.), *Bryophyte Biology, second edition* (pp. 53-138). Cambridge: Cambridge University Press.
<https://doi.org/10.1017/cbo9780511754807.003>
- Gradstein, S. R.** (1997). The taxonomic diversity of epiphyllous bryophytes. *Abstracta Botanica*, 21, 15-19.
- Gradstein, S. R., Churchill, S. P. y 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. y da Costa, D.** (2003). The Hepaticae and Anthocerotae of Brazil. *Memoirs of the New York Botanic Garden*, 87, 1-318.
- Gradstein, S. R. y 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.
- Holz, I., Gradstein, S. R., Heinrichs, J. y Kappelle, M.** (2002). Bryophyte diversity, microhabitat differentiation, and distribution of life forms in Costa Rican upper montane Quercus forest. *The Bryologist*, 105(3), 334-349.
[https://doi.org/10.1639/0007-2745\(2002\)105\[0334:bdmdad\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1639/0007-2745(2002)105[0334:bdmdad]2.0.co;2)
- Holz, I. y Gradstein, S. R.** (2005). Cryptogamic epiphytes in primary and recovering upper montane oak forests of Costa Rica—species richness, community composition and ecology. *Plant ecology*, 178(1), 89-109.
<https://doi.org/10.1007/s11258-004-2496-5>
- Johansson, D. R.** (1974). Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest. *Acta Phytogeogr Suecica*, 59, 1-136
- Kraichak, E.** (2014). Microclimate fluctuation correlated with beta diversity of epiphyllous bryophyte communities. *Biotropica*, 46(5), 575-582.
<https://doi.org/10.1111/btp.12140>
- Lücking, A.** (1997). Diversity and distribution of epiphyllous bryophytes in a tropical rainforest in Costa Rica. *Abstracta Botanica*, 21, 79-87.
- Lücking, R. y Lücking, A.** (1996). Follicolous lichens and bryophytes. En: S. R. Gradstein, P. Hietz, R. Lücking, A. Lücking, H. J. M. Sipman, H. F. M. Vester, J. H. D. Wolf y E. Gardette, How to sample the epiphytic diversity of tropical rain forests. *Ecotropica*, 2, 59-72.
- Malombe, I., Matheka, K. W., Pócs, T. y Patiño, J.** (2016). Edge effect on epiphyllous bryophytes in Taita Hills fragmented afro-montane forests. *Journal of Bryology*, 38(1), 33-46.
<https://doi.org/10.1179/1743282015y.0000000015>

- Marino, P. C. y Salazar-Allen, N.** (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.
- Monro, A. K., Santamaría-Aguilar, D., González, F., Chacón, O., Solano, D., Rodríguez, A., Zamora, N. y Correa, M.** (2017). A first checklist to the vascular plants of La Amistad International Park (PILA), Costa Rica-Panama. *Phytotaxa*, 322(1), 1-283.
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.322.1.1>
- Morales, T. y 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. y Gradstein, S. R.** (2009). Niche assembly of epiphytic bryophyte communities in the Guianas: a regional approach. *Journal of Biogeography*, 36(11), 2076-2084.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2009.02144.x>
- Müller, C. y Riederer, M.** (2005). Plant surface properties in chemical ecology. *Journal of chemical ecology*, 31(11), 2621-2651.
<https://doi.org/10.1007/s10886-005-7617-7>
- Müller, F. y 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.
<https://doi.org/10.1179/174328207x186803>
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A. y Kent, J.** (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853.
<https://doi.org/10.1038/35002501>
- Nishida, S.** (1999). Revision of *Beilschmiedia* (Lauraceae) in the neotropics. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 657-701.
<https://doi.org/10.2307/2666150>
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solyomos, P., Stevens, M. H. H. y Wagner, H.** (2016). Vegan: community ecology package. *R package version 2.0-7*.
- Oporto, S., Arriaga-Weiss, S. L. y Castro-Luna, A. A.** (2015). Diversidad y composición de murciélagos frugívoros en bosques secundarios de Tabasco, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 86(2), 431-439.
<https://doi.org/10.1016/j.rmb.2015.04.009>
- Pócs, T.** (1980). The epiphytic biomass and its effect on the water balance of two rain forest types in the Uluguru Mountains (Tanzania, East Africa). *Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 26, 143-167.
- Pócs, T.** (1996). Epiphyllous liverwort diversity at world-wide level and its threat and conservation. *Anales del Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, Serie: Botanica*, 67(1), 109-127.
<https://doi.org/10.32800/abc.2016.39.0077>
- Pócs, T., Bernecker, A. y Tixier, P.** (2014). Synopsis and key to species of Neotropical Cololejeunea (Lejeuneaceae). *Acta Botanica Hungarica*, 56(1-2), 185-226.
<https://doi.org/10.1556/abot.56.2014.1-2.14>
- R Development Core Team** (2008). *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna: R Foundation for Statistical Computing.
<http://www.R-project.org>
- Reyes, D.** (1982). El género *Diplasiolejeunea* en Cuba. *Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 28, 145-180.
- Salazar-Allen, N.** (2001). Las briofitas o musgos de los bosques nubosos. En S. Heckadon-Moreno, *Puente biológico* (pp. 81-86). Panamá: Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales.
- Schäfer-Verwimp, A.** (2014). Towards a more complete knowledge of the liverwort flora of Panama. *Phytotaxa*, 172(3), 201-234.
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.172.3.3>
- Sierra, A. M., Toledo, J. J., Salazar-Allen, N. y Zartman, C. E.** (2018). Reproductive traits as predictors of assembly chronosequence patterns in epiphyllous bryophyte metacommunities. *Journal of Ecology*, 107(2), 875-886.
<https://doi.org/10.1111/1365-2745.13058>
- Slack, N. G.** (2011). The Ecological Value of Bryophytes as Indicators of Climate Change. En Z. Tuba, N. G.

Slack y L. Stark (eds.), *Bryophyte Ecology and Climate Change* (pp. 1-12). Cambridge: Cambridge University Press.

<https://doi.org/10.1017/cbo9780511779701.002>

Sonnleitner, M., Dullinger, S., Wanek, W. y 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(3), 321-330.

<https://doi.org/10.1017/s0266467409006002>

Winkler, S. (1967). Die epiphyllen Moose der Nebelwälder von El Salvador C. A. *Revue Bryologique et Lichénologique*, 35, 303-369.

Wolf, J. H. D. (1993a). *Ecology of epiphytes and epiphytic communities in montane rainforests, Colombia* (tesis de PhD). University of Amsterdam, Amsterdam.

Wolf, J. (1993b). Diversity patterns and biomass of epiphytic bryophytes and lichens along an altitudinal gradient in the northern Andes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 80, 928-960.

Ye, W., Gradstein, S. R., Shaw, A. J., Shaw, B., Ho, B. C., Schäfer-Verwimp, A. y 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.

<https://doi.org/10.7872/cryb/v36.iss4.2015.313>

Zartman, C. E. (2003). Habitat fragmentation impacts on epiphyllous bryophytes communities in Central Amazonia. *Ecology*, 84(4), 948-954.

[https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2003\)084\[0948:hfoeb\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[0948:hfoeb]2.0.co;2)

Zartman, C. E., Amaral, J. A., Figueiredo, J. N. y Sales Dambros, C. (2015). Drought Impacts Survivorship and Reproductive Strategies of Epiphyllous Leafy Liverwort in Central Amazonia. *Biotropica*, 47(2), 172-178.

<https://doi.org/10.1111/btp.12201>

Zhu, R. L. y So, M. L. (2001). Epiphyllous Liverworts of China. *Nova Hedwigia, Beiheft*, 121, 1- 418.



ANEXO

Anexo 1. Especies de Briófitos epífilos en cada una de las tres zonas del Sendero Panamá Verde, Parque Internacional La Amistad, Las Nubes, Tierras altas, Chiriquí, Panamá.

Especies	Zona A	Zona B	Zona C
Hepáticas			
<i>Acanthocoleus aberrans</i> (Lindenb. & Gottsche) Kruijt	1	0	1
<i>Anoplolejeuna conferta</i> (C. F. W. Meissn. ex Spreng.) A. Evans	0	3	0
<i>Brachiolejeunea laxifolia</i> (Taylor) Schiffn.	0	0	1
<i>Cheilelejeunea cf. tonduzana</i> (Steph.) W. Ye, R.L. Zhu & Gradst.	5	3	0
<i>Cheilelejeunea clausa</i> (Nees & Mont.) Steph.	0	1	0
<i>Cheilelejeunea filiformis</i> (Sw.) W. Ye, R.L. Zhu & Gradst.	4	1	0
<i>Cheilelejeunea</i> sp.	1	0	0
<i>Cheilelejeunea oncophylla</i> (Ångstr.) Grolle & M.E. Reiner	3	4	1
<i>Cololejeunea</i> sp. 1	3	2	0
<i>Cololejeunea</i> sp. 2	2	0	0
<i>Diplasiolejeunea brunnea</i> Steph.	2	3	0
<i>Diplasiolejeunea cavifolia</i> Steph.	1	2	0
<i>Diplasiolejeunea jonhsonii</i> A. Evans	0	1	0
<i>Diplasiolejeunea pellucida</i> (C. F. W. Meissn. ex Spreng.) Schiffn.	2	0	0
<i>Diplasiolejeunea</i> sp.	1	0	0
<i>Drepanolejeunea cf. fragilis</i> Bischl.	2	0	0
<i>Drepanolejeunea inchoata</i> (C.F.W. Meissn.) Steph.	1	2	1
<i>Drepanolejeunea lichenicola</i> (Spruce) Stephani	1	0	0
<i>Drepanolejeunea mosenii</i> Bischl.	0	2	2
<i>Drepanolejeunea</i> sp.	1	2	0
<i>Frullania</i> subgen. <i>Chonanthelia</i>	0	1	0
<i>Frullania</i> subgen. <i>Diastaloba</i>	0	1	0
<i>Harpalejeunea stricta</i> (Lindenb. & Gottsche) Steph.	0	0	1
<i>Lejeunea filipes</i> Spruce	1	3	1
<i>Lejeunea flava</i> (Sw.) Nees	4	3	1
<i>Lejeunea grossitexta</i> (Stephani) Reiner & Goda	1	0	0
<i>Lejeunea herminieri</i> Steph.	1	0	0
<i>Lejeunea isocalycina</i> (Nees) Spruce	2	0	0
<i>Lejeunea obtusangula</i> Spruce	2	0	0
<i>Lejeunea</i> sp.	0	2	0
<i>Metzgeria</i> aff. <i>conjugata</i> Lindb.	1	0	0
<i>Metzgeria ciliata</i> Raddi	1	3	1
<i>Metzgeria furcata</i> (L.) Corda	0	1	0
<i>Metzgeria scyphigera</i> A. Evans	2	0	1
<i>Metzgeria</i> sp.	1	0	2
<i>Metzgeria uncigera</i> A. Evans	6	5	0
<i>Odontolejeunea lunulata</i> (F. Weber) Schiffner	9	9	3
<i>Plagiochila montagnei</i> Nees	3	4	0
<i>Plagiochila simplex</i> (Sw.) Lindenb.	3	0	1
<i>Plagiochila</i> sp.	1	1	0
<i>Trichocolea</i> sp.	0	1	0
Musgos			
<i>Daltonia</i> sp.	1	0	0
<i>Lepidopilum longifolium</i> Hampe	4	1	0
<i>Meteoridium remotifolium</i> (Müll. Hal.) Manuel	3	2	0
<i>Meteorium deppei</i> (Hornsch. ex Müll. Hal.) Mitt.	1	0	0
<i>Prionodon densus</i> (Sw. ex Hedw.) Müll. Hal.	1	0	0
<i>Rhynchostegiopsis costaricensis</i> H. Rob. & D.G. Griffin	1	0	0
<i>Sematophyllum adnatum</i> (Michx.) E. Britton	1	0	0