



**BRIÓFITOS Y LÍQUENES: UNA CONTRIBUCIÓN A
LA BIOTA DEL BOSQUE SECO TROPICAL,
SUBREGIÓN MONTES DE MARÍA (SUCRE-
COLOMBIA)**

STEVENS GARCÍA MARTÍNEZ

**UNIVERSIDAD DE SUCRE
FACULTAD DE EDUCACIÓN Y CIENCIAS
SINCELEJO
2016**



**BRIÓFITOS Y LÍQUENES: UNA CONTRIBUCIÓN A
LA BIOTA DEL BOSQUE SECO TROPICAL,
SUBREGIÓN MONTES DE MARÍA (SUCRE-
COLOMBIA)**

STEVENS GARCÍA MARTÍNEZ

Trabajo de grado para optar al título de:

Magíster en Biología

Grupo de Investigación:

Evolución y Sistemática Tropical

Director:

JORGE D. MERCADO GÓMEZ

M.Sc. Ph.D(c)

**UNIVERSIDAD DE SUCRE
FACULTAD DE EDUCACIÓN Y CIENCIAS
SINCELEJO
2016**

Notas de aceptación:

Firma de presidente del jurado

Firma del jurado 2

Firma del jurado 3

Sincelejo, Sucre (26/08/2016)

DEDICATORIA

Este logro, está dedicado especialmente a Dios por brindarme la Fe y la fortaleza para terminar esta investigación. A mi familia (en especial a mi madre y a mi abuelo), por haber fomentado en mí el deseo de superación y el anhelo de triunfo en la vida.

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad de Sucre, por brindarme la oportunidad de estudiar y por ofrecer las herramientas necesarias para mi formación como Magister.

A Jorge D. Mercado Gómez, que por su esfuerzo, paciencia y dedicación supo cómo guiarme en tan arduo estudio; deseo expresar mi gratitud, deseándole éxito y el mayor de los augurios en su trayectoria profesional.

A los jurados María E. Morales y Jenny P. Corredor, por sus sabios consejos en las correcciones y redacciones del manuscrito.

A los docentes e investigadores Edgar Linares y Bibiana Moncada, quienes con sus enseñanzas, apoyo, confianza y respaldo ayudaron en la realización de esta investigación.

A mis buenos amigos Fran, Yarlenis y Pedro que de una u otra forma, me brindaron esa mano ayuda en los momentos difíciles que afrontó esta investigación. A todos ellos, muchas gracias.

Y particularmente a Marysol Hernández, porque siempre que necesité de apoyo, siempre estuvo ahí.

CONTENIDO

Págs.

LISTA DE FIGURAS.....	8
LISTA DE TABLAS.....	11
LISTA DE ANEXOS	12
RESUMEN	13
ABSTRACT.....	15
1. INTRODUCCIÓN	16
2. MARCO REFERENCIAL.....	19
2.1. Marco teórico.....	19
2.1.1. ¿Qué es un briófito?.....	19
2.1.2. ¿Qué es un líquen?.....	22
2.2. Antecedentes.....	28
3. OBJETIVOS.....	29
3.1. Objetivo general.....	29
3.2. Objetivos específicos	29
4. METODOLOGÍA.....	30
4.1. Área de estudio	30
4.2. Muestreos y recolectas biológicas	33
5. RESULTADOS	37

5.1.	Composición y riqueza taxonómica.....	37
5.2.	Diversidad.....	45
6.	DISCUSIÓN	59
7.	CONCLUSIONES	64
8.	RECOMENDACIONES	67
9.	REFERENCIAS.....	68
10.	ANEXOS.....	79

LISTA DE FIGURAS

Pág.

Figura 1. Morfología de un musgo (tomado de Calzadilla y Churchill, 2014).....	20
Figura 2. Morfología de una hepática foliosa (A) y talosa (B) (tomado de Gradstein, Churchill y Allen, 2001)	21
Figura 3. Formas de crecimiento. A: Crustáceo; B: Fruticoso; C: Folioso (tomado de Weerakoon, 2015).....	23
Figura 4. Morfología (A) y anatomía de una apotecio (B) (modificado de Weerakoon, 2015)...	24
Figura 5. Morfología (A) y anatomía de una lirela (B). E: excípulo; H: himenio; T: talo; A: ascos (modificado de Staiger, 2002).....	25
Figura 6. Morfología (A) y anatomía de un peritecio (B) (tomado de Bungartz, 2013).	26
Figura 7. Esquema de un soredio (modificado de Spielmann, 2006; Weerakoon, 2015).	27
Figura 8. Esquema de un isidio (Barreno y Pérez, 2003; Spielmann, 2006).	27
Figura 9. Localización geográfica del área de estudio y puntos de muestreos.....	32
Figura 10. Número de géneros y especies por familia de briófitos (musgos y hepáticas) encontrados en las áreas de muestreos en los Montes de María-Sucre.....	44
Figura 11. Número de géneros y especies por familias de líquenes registrados en las áreas de muestreos en los Montes de María-Sucre.	44
Figura 12. Diversidad alfa (0D , 1D y 2D) de briófitos en los sitios de muestreos en los Montes de María-Sucre.....	45
Figura 13. Dendrograma de clasificación (cluster) de briófitos basado en la matriz de similitud de Bray-Curtis entre localidades de muestreos en los Montes de María-Sucre. Cl = Colosó, Ch = Chalán, Tv = Toluviejo, Mr = Morroa, Ov = Ovejas y So = San Onofre.....	46

Figura 14. Ordenación multidimensional (MDS) de briófitos basado en la matriz de similitud de Bray-Curtis entre localidades de muestreos en los Montes de María-Sucre. Cl = Colosó, Ch = Chalán, Tv = Toluviejo, Mr = Morroa, Ov = Ovejas y So = San Onofre. Las distancias representan los rangos de las similitudes entre las localidades en dos dimensiones y los números las agrupaciones. 47

Figura 15. Distinción taxonómica promedio (A) y variación taxonómica (B) de briófitos en las localidades de muestreo en los Montes de María-Sucre. La línea horizontal segmentada representa la media esperada y la línea continua representa los límites de confianza (95%). Los puntos simbolizan los valores observados para cada sitio. Convenciones: Cl = Colosó, Ch = Chalán, Tv = Toluviejo, Mr = Morroa, Ov = Ovejas y So = San Onofre. 51

Figura 16. Diversidad de líquenes (0D , 1D y 2D) en los sitios de muestreos en los Montes de María-Sucre. 52

Figura 17. Dendrograma de clasificación (cluster) de líquenes basado en la matriz de similitud de Bray-Curtis entre localidades de muestreos en los Montes de María-Sucre. Convenciones: Cl = Colosó, Ch = Chalán, Tv = Toluviejo, Mr = Morroa, Ov = Ovejas y So = San Onofre. 54

Figura 18. Ordenación multidimensional (MDS) de líquenes basado en la matriz de similitud de Bray-Curtis entre localidades de muestreos en los Montes de María-Sucre. Convenciones: Cl = Colosó, Ch = Chalán, Tv = Toluviejo, Mr = Morroa, Ov = Ovejas y So = San Onofre. Las distancias representan los rangos de las similitudes entre las localidades en dos dimensiones y los números las agrupaciones. 54

Figura 19. Distinción (A) y variación (B) de líquenes en los sitios de muestreo. La línea horizontal representa la media esperada y la línea continua representa el rango probabilísticos

(95%). Los puntos simbolizan los valores observados para cada sitio. Convenciones: Cl = Colosó, Ch = Chalán, Tv = Toluviejo, Mr = Morroa, Ov = Ovejas y So = San Onofre.**58**

LISTA DE TABLAS

Pág.

- Tabla 1.** Listado de especies de briófitos y líquenes y su distribución en áreas de muestreos en los Montes de María-Sucre.*nuevo registro para Sucre, **nuevo registro para Colombia. Convenciones: Cl = Colosó, Ch = Chalán, Tv = Tolviejo, Mr = Morroa, Ov = Ovejas y So = San Onofre. **37**
- Tabla 2.** Resultados obtenidos con el análisis SIMPER. Se presentan los porcentajes de disimilitud (en paréntesis) y porcentajes de contribución (% contrib.) de las especies briofíticas que más contribuyen a los ensambles entre localidades de muestreos en los Montes de María-Sucre. Convenciones: Cl = Colosó, Ch = Chalán, Tv = Tolviejo, Mr = Morroa, Ov = Ovejas y So = San Onofre..... **48**
- Tabla 3.** Distinción y variación taxonómica de briófitos en los sitios de muestreos en los Montes de María-Sucre. S= riqueza de especies, Δ^+ =distinción taxonómica promedio, Λ^+ = variación de la distinción taxonómica. **50**
- Tabla 4.** Resultados obtenidos con el análisis SIMPER. Se presentan los porcentajes de disimilitud (en paréntesis) y porcentajes de contribución (% contrib.) de las especies liquénicas que más contribuyen a los ensambles entre localidades en los Montes de María-Sucre. Convenciones: Cl = Colosó, Ch = Chalán, Tv = Tolviejo, Mr = Morroa, Ov = Ovejas y So = San Onofre. **55**
- Tabla 5.** Distinción y variación taxonómica de líquenes en los puntos de muestreo en los Montes de María-Sucre. S= riqueza, Δ^+ = distinción taxonómica promedio, Λ^+ = variación de la distinción taxonómica. **57**

LISTA DE ANEXOS

	Pág.
Anexo 1. Paisaje montañoso del área de estudio. A: Toluviejo; B:Colosó.	79
Anexo 2. Montaña escarpada (A) y afloramientos rocosos (B: Colosó; C: Morroa).	80
Anexo 3. Arroyo (A: Colosó) y Reservorio u ojo de agua (B: Toluviejo; C:Chalán).....	81
Anexo 4. Actividades antrópicas observadas en el área de estudio. A: deforestación (San Onofre); B: ganadería extensiva (Morroa); C-D: intensidad agrícola (Colosó-Toluviejo).	83
Anexo 5. Bancos de nieblas durante el amanecer. A: San Onofre; B: Chalán.	84
Anexo 6. Forma de uso de la plantilla.	85

RESUMEN

Se analizó la diversidad de briófitos y líquenes en fragmentos de bosque seco tropical en los Montes de María (Sucre – Colombia). Un total de seis localidades fueron muestreadas a través de tres transectos lineales de 100 x 10 m. Con base en los conteos y determinación de los individuos se estableció un listado de especies y se calcularon índices para estimar la diversidad biológica (alfa y beta) y taxonómica (distinción y variación taxonómica). Se registraron un total de 1712 muestras pertenecientes a 179 especies, 75 géneros y 42 familias. De todas las especies, 114 son nuevos reportes para el departamento de Sucre y 30 para Colombia. En musgos, las familias más importantes con respecto a la riqueza fueron Sematophyllaceae, Fissidentaceae, Pottiaceae, y Neckeraceae. Los géneros de musgos más sobresalientes son *Fissidens*, *Sematophyllum*, *Neckeropsis* y *Trichosteleum*. En hepáticas, Lejeuneaceae y Plagiochilaceae fueron las más representativas con sus géneros *Lejeunea* y *Plagiochila*. En Líquenes, las familias más importantes fueron Graphidaceae, Roccellaceae, Malmideaceae, Ramalinaceae, Physciaceae, Trypetheliaceae, Parmeliaceae y Thelotremaaceae. Los géneros más ricos en especies son *Graphis*, *Malmidea*, *Opegrapha*, *Phaeographis*, *Parmotrema*, *Herpothallon*, *Pyrenula*, *Ramalina* y *Trypethelium*. Los análisis de diversidad indicaron que Colosó y Morroa fueron las localidades de mayor diversidad. Por el contrario, las de menor diversidad fueron Chalán y San Onofre. Los resultados sugieren que la diversidad de estos grupos, es influenciada por factores ambientales; sin embargo, factores antrópicos (la fragmentación y destrucción del bosque) también afectan la diversidad y reducen las condiciones mínimas para el establecimiento y crecimiento de especies de briófitos y líquenes. La información recabada, constituye un aporte para comprender los patrones de diversidad de briófitos y líquenes; así

como también sus implicaciones para conocer cómo se estructuran los ensamblajes de las especies en bosques secos neotropicales.

Palabras claves: Caribe, comunidades, líquen, musgos, hepáticas.

ABSTRACT

We analyze the bryophyte diversity in a tropical dry forest in the Montes de María (Sucre-Colombia). Six areas were sampled across three linear transects of 100 x 10 m. With determination and individuals count we made a list of species and were calculated biological (alpha and beta) and taxonomic diversity and taxonomic (taxonomic distinction and variation of taxonomic distinction) index. We registered a total of 1712 samples belonging to 179 species, 75 genera and 42 families. Of all the species 114 are new reports for the department of Sucre and 30 for Colombia. In mosses the most important families were Sematophyllaceae, Fissidentaceae, Pottiaceae and Neckeraceae, while in genera *Fissidens*, *Sematophyllum*, *Neckeropsis* y *Trichosteleum* are important. In the case of liverworts Lejeuneaceae and Plagiochilaceae were the most representative taxa in genera. In the case of genera *Lejeunea* and *Plagiochila*. In lichens the most important families were Graphidaceae, Roccellaceae, Malmideaceae, Ramalinaceae, Physciaceae, Trypetheliaceae, Parmeliaceae y Thelotremataceae. The richest genera in species are *Graphis*, *Malmidea*, *Opegrapha*, *Phaeographis*, *Parmotrema*, *Herpothallon*, *Pyrenula*, *Ramalina* y *Trypethelium*. The diversity analysis indicated that Colosó and Morroa were more diverse locations. By contrast, lower diversity were Chalán and San Onofre. The results suggest that the diversity of these groups is influenced by environmental factors; however, anthropogenic factors (fragmentation and destruction of the forest) also affect diversity and reduce the minimum conditions for the establishment and growth of species of bryophytes and lichens. The information collected is a contribution to understand the diversity patterns of bryophytes. As well as their implications to learn how to structure of species assemblages in tropical dry forest.

Key words: Caribbean, communities, lichen, moss, liverwort

1. INTRODUCCIÓN

El Neotrópico cuenta con una gran diversidad florística producto de la orografía Andina y biomas que han llevado al surgimiento de un gran número de especies (Cayuela y Granzow, 2012; Gradstein, Churchill y Allen, 2001). Dentro de los biomas establecidos en los bosques Neotropicales, el bosque seco tropical (Bs-T) es uno de los sistemas boscosos con suelos más ricos y clima relativamente estable, lo cual los ha llevado a ser focos de concentración humana para el desarrollo de la ganadería y agricultura. Lo anterior ha llevado a una degradación continua de su diversidad, de tal forma que actualmente es considerado dentro de los ecosistemas más amenazados, degradados y fragmentados (Marulanda et al., 2003; Pizano y García, 2014; Rodríguez, Banda, Reyes, y Estupiñán, 2012).

En cuanto a su distribución, en el neotrópico su cobertura se representa en un 67% (Dirzo, Young, Mooney y Ceballos, 2011), abarcando áreas comprendidas desde el noroccidente de México hasta el norte de Argentina (Pizano y García, 2014). En Colombia, el Bs-T se distribuía con una mayor cobertura sobre el Caribe y los valles interandinos de los ríos Cauca y Magdalena (entre los 0 y 1000 m altitud), exactamente en los departamentos del Valle del Cauca, Tolima, Huila, Cundinamarca, Antioquía, Sucre, Bolívar, Cesar, Magdalena, Atlántico y sur de la Guajira (IAVH, 1998); de los cuales, Sucre (Montes de María) conservó la mayor extensión y exuberancia de este ecosistema (Pizano y García, 2014).

No obstante, esta cobertura se ha deteriorado crecientemente a causa de la deforestación y fragmentación, alcanzando niveles muy alarmantes y no retorno de sus condiciones iniciales

(Aguirre y Rangel, 2007); en este sentido, se genera una pérdida de diversidad que produce una rápida desaparición de especies y por consiguiente daños irreversibles (Morales y Moreno, 2010). Si bien, ante esta problemática, muchos esfuerzos de investigación se han realizado en los últimos años sobre el bosque seco (Alvarado y Otero, 2015; Díaz, 2012; IAVH, 1998; Marulanda et al., 2003; Morales y Sarmiento, 2008; Pizano y García, 2014; Portillo y Sánchez, 2010; Rodríguez et al., 2012; Ruiz y Fandiño, 2009; Yepes y Villa, 2010) con el fin de aumentar el conocimiento de su biodiversidad; pero aun así, se desconoce cuántas especies poseen muchos grupos taxonómicos, entre estos briófitos, líquenes y pteridófitos, de los cuales existe poca información taxonómica, ecológica y biogeográfica.

Con respecto a los estudios de diversidad realizados en estos grupos, independiente de los ecosistemas donde habitan, los patrones de diversidad han sido estudiado con base en los índices ecológicos: Simpson, Gini-Simpson y Shannon (Lou y González, 2012); los cuales según Jost (2006) solo miden el grado de entropía y no la diversidad de una comunidad. De tal forma, que los estudios que han analizado los patrones de diversidad, más que establecer esta medida, solo han estudiado el grado de entropía.

Como una medida para mejorar el análisis de diversidad, varios autores han propuesto diferentes índices que en teoría analizan la diversidad y no la entropía, tal es el caso de los índices de diversidad verdadera (Jost, 2006) y distinción taxonómica (Clarke y Warwick, 1995). Además, han sido muy útiles al momento de fijar áreas prioritarias para la conservación y para el manejo de los recursos naturales (García, Moreno, y Bello, 2011; Moreno, Barragán, Pineda, y

Pavón, 2011), debido a que son sumamente susceptibles a los cambios de la biodiversidad ante las presiones antropogénicas (Moreno et al. 2011; Warwick y Clarke, 1995).

En este sentido, el presente estudio tiene como objetivo analizar la diversidad de briófitos y líquenes en seis localidades que abarcan fragmentos de bosque secos en la subregión Montes de María (Sucre). Asimismo, esta investigación pretende resolver algunos aspectos puntuales que puedan mejorar nuestra comprensión sobre la diversidad de los bosques secos, respondiendo a la siguiente pregunta ¿existen diferencias en la composición y diversidad de briófitos y líquenes entre los fragmentos de bosques en el área de estudio? Finalmente, esta investigación se presenta para Colombia como el primer estudio que analiza la diversidad verdadera, la distinción y variación taxonómica para briófitos y líquenes en la región Caribe colombiana.

2. MARCO REFERENCIAL

2.1. Marco teórico

2.1.1. ¿Qué es un briófito?

El término “briófito” tiene su origen en la lengua griega, en referencia a las plantas que crecen con la hidratación, y es un nombre genérico para las plantas que se caracterizan por un ciclo de vida con alternancia de generaciones haploide y diploide con un gametófito dominante (Vanderpoorten y Goffinet, 2009).

Estos organismos son uno de los grupos más antiguos de las plantas terrestres, debido a los fósiles de esporas y gametófitos con caracteres morfológicos similares a las especies actuales de briófitos, encontrándose hace aproximadamente 400 ma o más; sin embargo, estos restos están muy fragmentados y dispersos, de modo que se ha hecho imposible identificar plenamente sus orígenes con confianza (Hallingbäck y Hodgetts, 2000). De hecho, los briófitos son plantas que poseen un gametofito dominante que exhibe una gran variación en la morfología sin precedentes en las traqueófitas (Vanderpoorten y Goffinet, 2009).

2.1.1.1. Morfología de briófitos

Los musgos (Bryophyta) se caracterizan por presentar un cuerpo vegetativo compuesto por hojas dispuestas en espiral; además, su estructura en estado maduro corresponde a un tallo, erecto o postrado y ramificado; las hojas son de márgenes enteros, a veces con finos dientes o proyecciones, uniestratificadas a excepción del nervio medio o costa. En la mayoría de los

musgos, la cápsula y el opérculo están protegidos por la caliptra, y en sus paredes pueden existir estomas que por lo general están ausentes en la seta. La columela se extiende más allá de la capa esporógena y en la mayoría de los taxones el saco de esporas rodea una columela axial (Vanderpoorten y Goffinet, 2009) (Fig. 1).

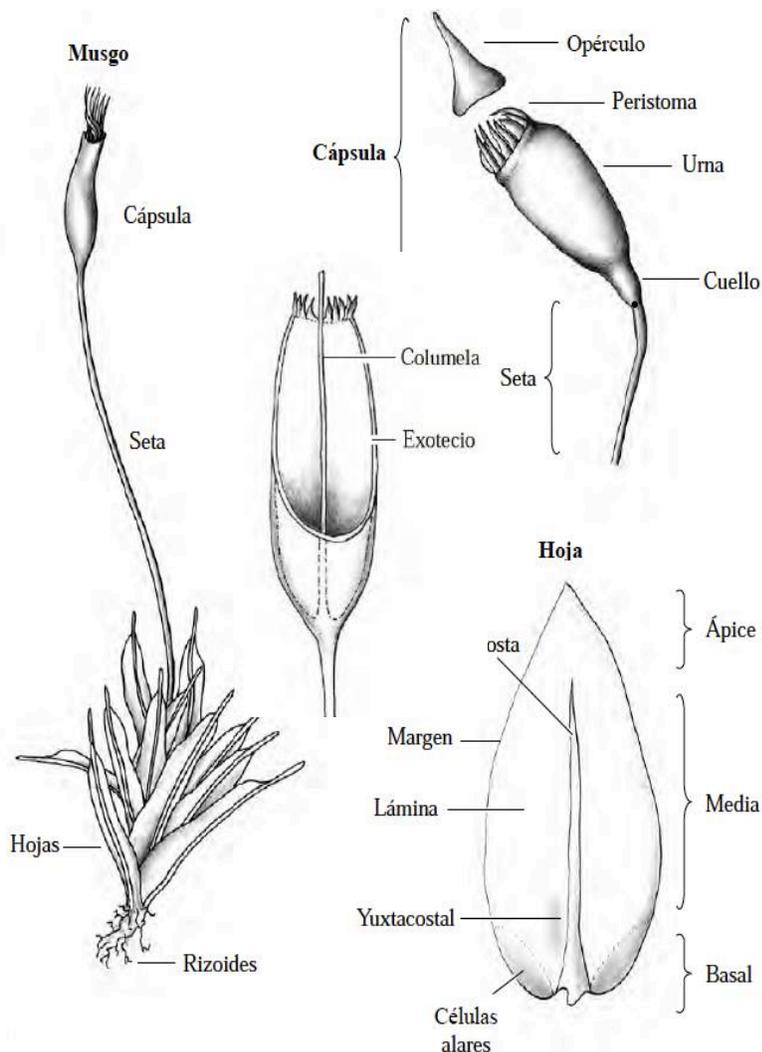


Figura 1. Morfología de un musgo (tomado de Calzadilla y Churchill, 2014)

En hepáticas (Marchantiophyta) el gametófito vegetativo puede ser taloide (hépaticas talosas) o folioso. En las hepáticas foliosas, el tallo se compone de hojas dispuestas en dos o tres filas paralelas, dispuestas en un plano, casi siempre uniestratos, sin nervio y con células en

general uniformes e isodiamétricas (Fig. 2A); en cambio, en hepáticas talosas el cuerpo vegetativo presenta módulos lobulares, sin estructuras foliosas, complanado, con ramificaciones dicótomas, diferenciados a partir de una célula apical tetraédrica. En su cara ventral, los lóbulos presentan escamas y rizoides de paredes lisas; y en su cara dorsal es muy frecuente observar los conceptáculos y también arquegonióforos y anteridióforos, estructuras portadoras de gametangios masculinos y femeninos respectivamente (Estébanez, Díaz, y Medina, 2011) (Fig. 2B). Por otra parte, el esporangio presenta un modo de dehiscencia que por lo general varía en la pared de la cápsula que se divide en cuatro líneas verticales.

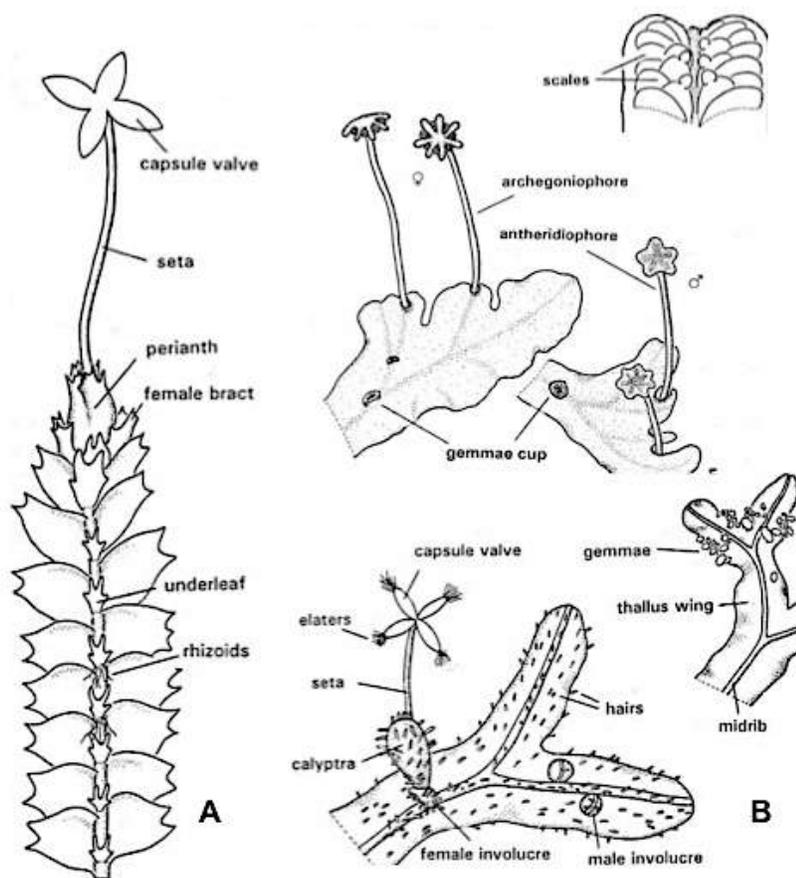


Figura 2. Morfología de una hepática foliosa (A) y talosa (B) (tomado de Gradstein, Churchill y Allen, 2001)

2.1.1.2. Reproducción en briófitos

Los briófitos presentan un ciclo de vida con alternancia de generaciones, dentro de la cual la fase gametofítica es la dominante. La transición de la generación haploide-diploide se caracteriza por la fusión de los gametos, produciendo un cigoto. En la fase gametofítica persisten los órganos sexuales y en la esporófito el esporangio (Vanderpoorten y Goffinet, 2009). El esporófito se encuentra conectado permanentemente al eje principal (eje madre) de la planta, el cual produce un solo esporangio, que se desarrolla en la primera etapa multicelular después de la germinación de las esporas (Vanderpoorten y Goffinet, 2009).

2.1.2. ¿Qué es un líquen?

Los líquenes no son organismos individuales sino asociaciones entre hongos (micobiontes) y algas (fotobiontes; Hawksworth et al. 2005). Los fotobiontes son cianobacterias de color verde azulado (procariotas) o algas verdes unicelulares (eucariotas). Los micobiontes comunes son hongos ascomicetos. De esta interacción, se originan talos liquénicos con morfologías y ecologías específicas (Barreno y Pérez, 2003).

2.1.2.1. Formas de crecimiento

Las formas de crecimiento, son distinguidas generalmente en tres tipos principales:

Crustáceo: carecen de córtex inferior y están en estrecho contacto con el sustrato, por lo que son difíciles de separarlos de él. Presentan talo homómero. El talo de la mayoría de estos líquenes está constituido de pequeñas escamas denominadas areola (Fig.3A).

Fruticoso: poseen formas de pequeños arbustos, son erectos o colgantes y con simetría radial, a veces dorsiventral. El tamaño es muy variado: desde menos de 1 cm, hasta los que tienen varios

metros de largo y dependen de la humedad relativa del aire para su hidratación (aereohipófilos; Fig.3B).

Foliáceo: presentan formas laminares, lobulados, con simetría dorsiventral y talo heterómero. Están parcialmente adheridos al sustrato, por lo que se les puede separar de él sin destruirlos (Fig.3C).

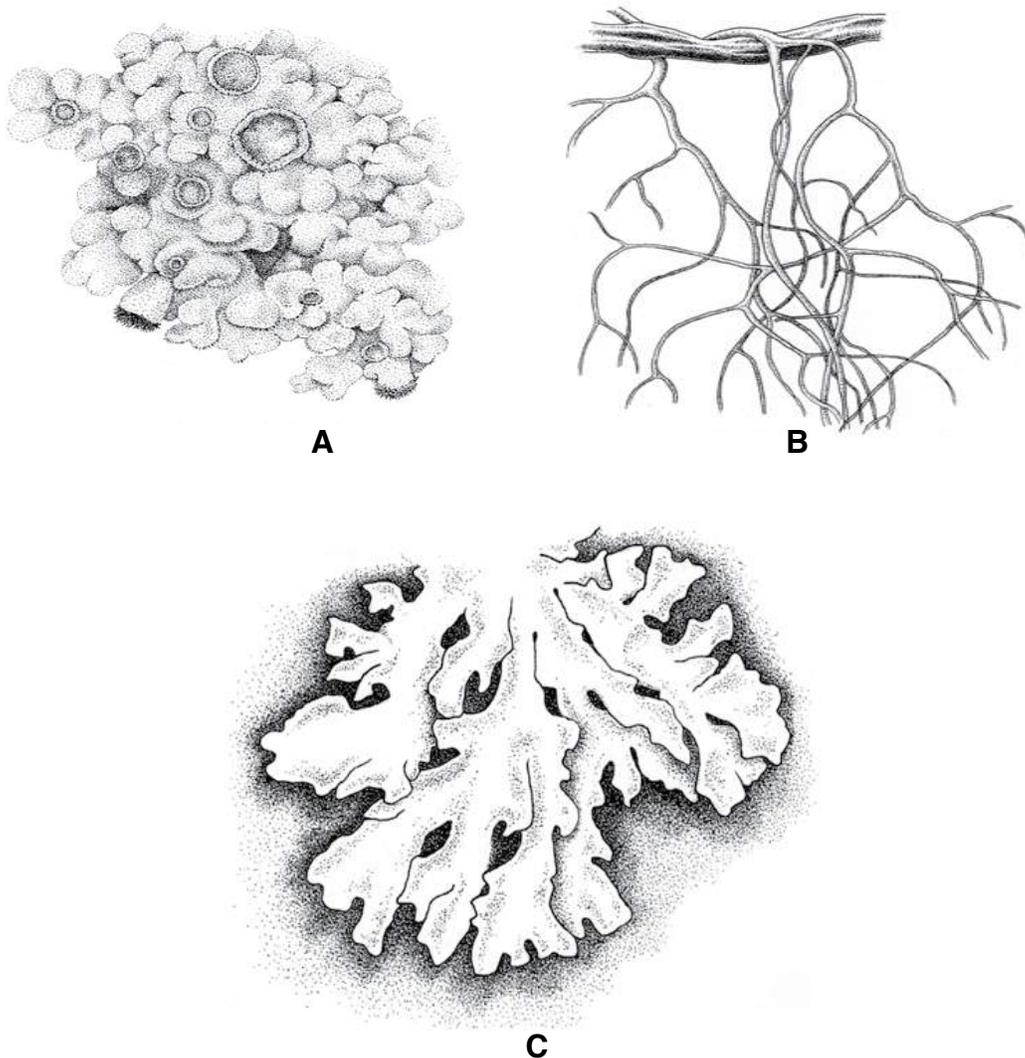


Figura 3. Formas de crecimiento. A: Crustácea; B: Fruticosa; C: Foliosa (tomado de Weerakoon, 2015).

2.1.2.2. Tipos de reproducción y estructuras

2.1.2.2.1. Reproducción sexual

Los líquenes producen cuerpos fructíferos, llamados ascomas, al igual que en los ascomicetes no liquenizados. En estas estructuras se encuentran contenido las ascas y las ascosporas. Según Barreno y Pérez (2003), los tipos de ascomas más frecuentes son:

Apotecios: su forma es similar a la de una copa abierta o de disco formando una superficie expuesta que encierra las ascas (Fig.4). Se distinguen tres tipos: lecanorino, biatorino y lecideino.

Lirelas: son estructuras pequeñas de forma alargada, con el himenio en forma de hendidura, a veces ramificados (Fig.5).

Peritecios: estas estructuras tienen la particularidad de encerrar los ascos siempre en una cavidad, de forma esférica a globosos, poseen un poro con el himenio contenido en la cavidad, que conecta al exterior por medio de un ostiolo, lo que permite la liberación de esporas (Fig.6).

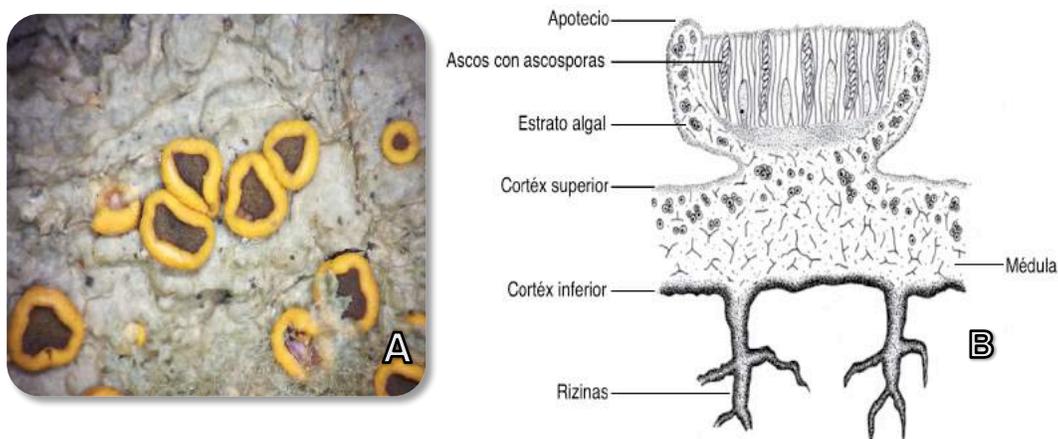


Figura 4. Morfología (A) y anatomía de una apotecio (B) (modificado de Weerakoon, 2015).

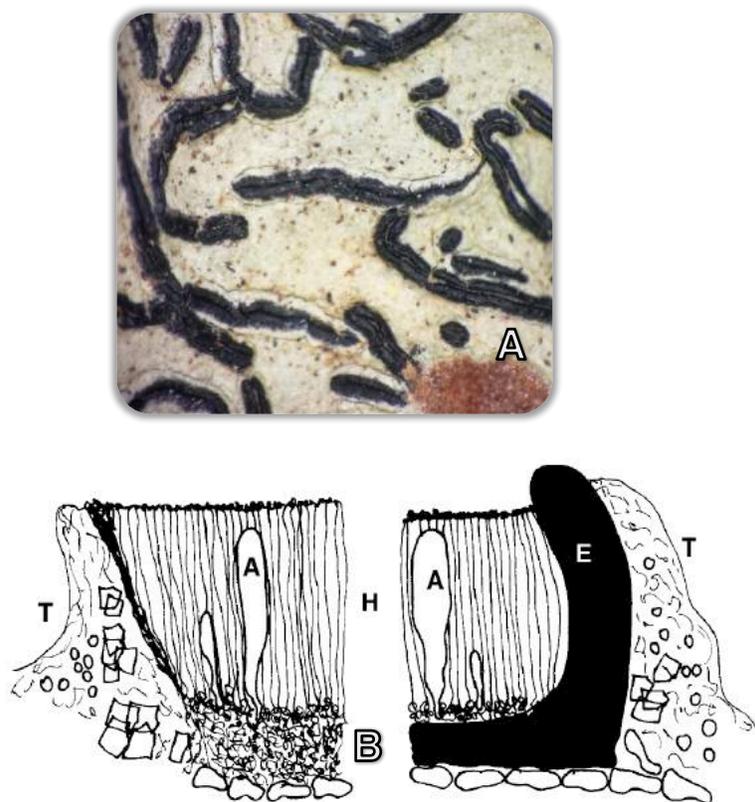


Figura 5. Morfología (A) y anatomía de una lirela (B). E: excípulo; H: himenio; T: talo; A: ascos
(modificado de Staiger, 2002).



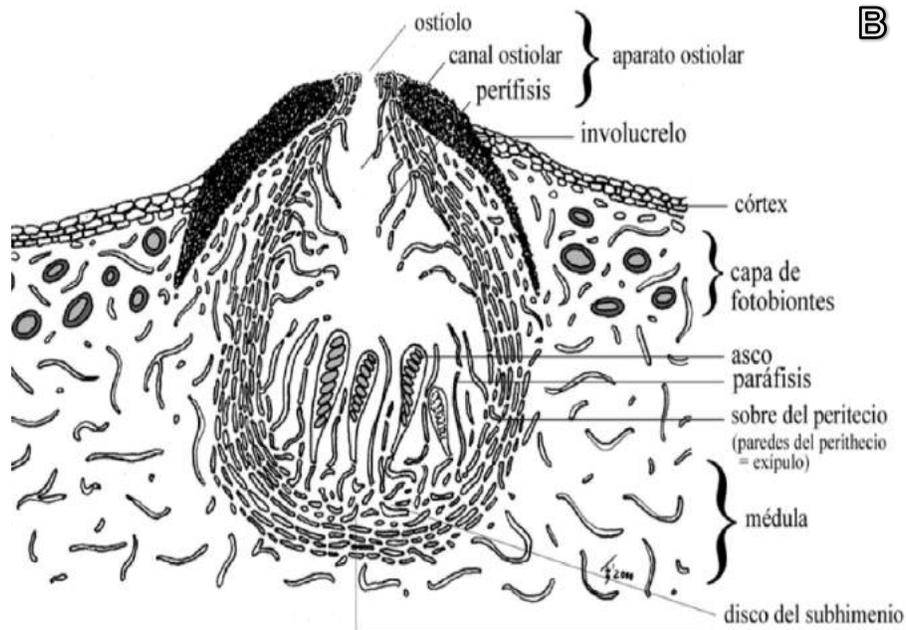


Figura 6. Morfología (A) y anatomía de un peritecio (B) (tomado de Bungartz, 2013).

2.1.2.2.2. Reproducción asexual

Les permite a los líquenes poder propagarse mediante la formación de unas estructuras llamadas soredios e isidios (Fig. 7-8). Los soredios se observan como masas pulverulentas que surgen de los soralios en el talo (Barreno y Pérez, 2003). En cambio los isidios son excrecencias que crecen sobre el talo de morfología variada (coraloide, escamosa o verrucosa), generalmente erguidas (Cubas, Núñez, Crespo, y Divakar, 2010).

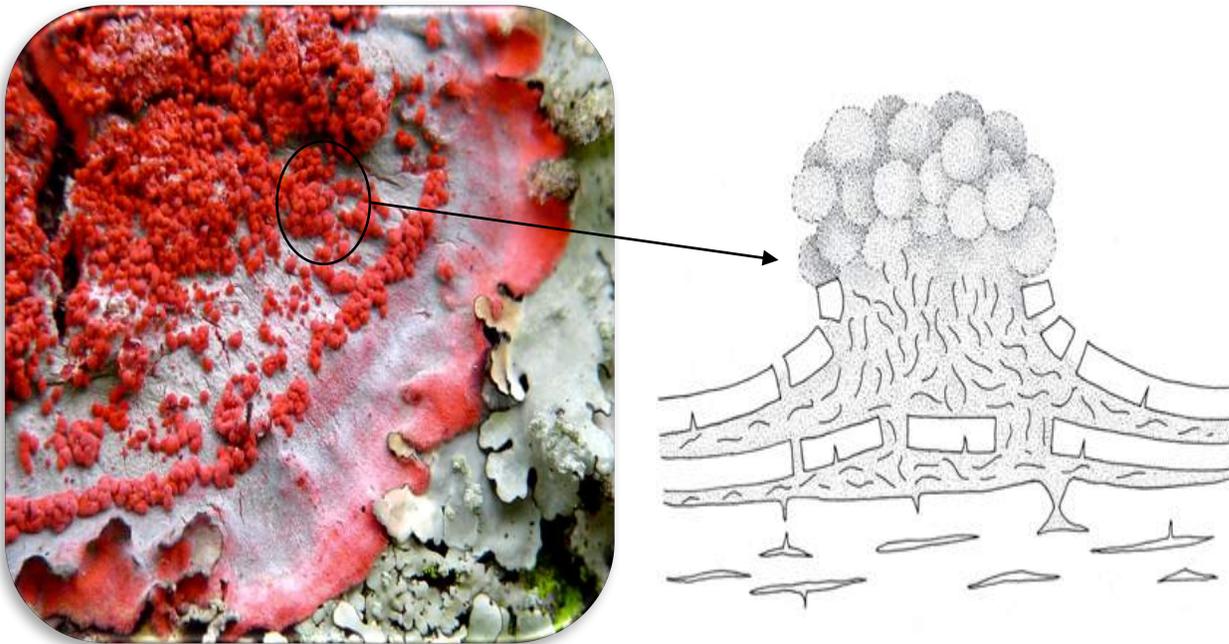


Figura 7. Esquema de un soledio (modificado de Spielmann, 2006; Weerakoon, 2015).

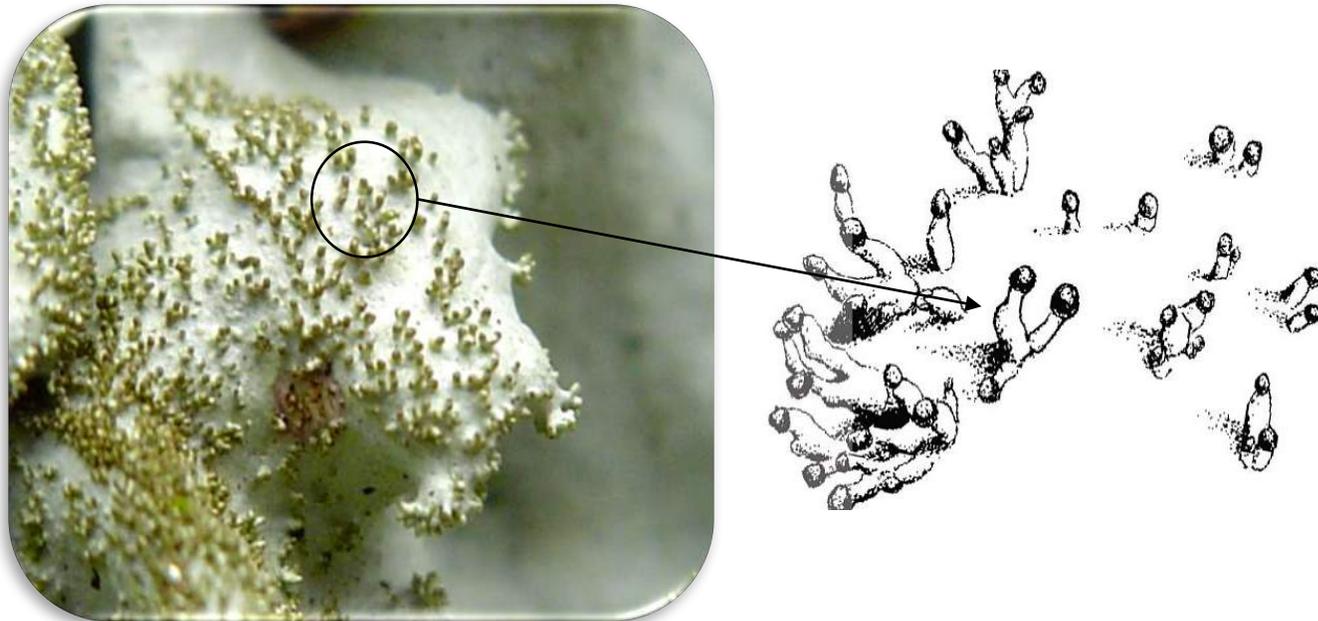


Figura 8. Esquema de un isidio (Barreno y Pérez, 2003; Spielmann, 2006).

2.2. Antecedentes

Los briófitos comprenden alrededor de 21,800 especies (Valois y Murillo, 2010) y los líquenes entre 13,500 y 20,000 especies (Herrera et al., 2013). En Colombia, se tienen registradas aproximadamente 932 especies de musgos, 704 de hepáticas y 1,763 especies de líquenes (Bernal et. al. 2016). Estos registros, son el resultado de esfuerzos por parte de muchas contribuciones (Aguirre, 2008a, 2008b, 2008c; Aguirre y Sipman, 2008a, 2008b; Álvaro, Díaz, y Morales, 2007; Avendaño y Aguirre, 2007; Barbosa, Uribe, y Campos, 2007; Benavides, 2004; Gil y Morales, 2014; Orrego y Uribe, 2004; Parra, Callejas, y Churchill, 2002; Pinzón y Linares, 2006; Pinzón, Linares, y Uribe, 2003; Ramirez y Churchill, 2002; Ramírez, 2013; Ruiz y Aguirre, 2004; Ruiz, 2004; Ruiz y Aguirre, 2004; Santos y Aguirre, 2010; Sastre, Churchill, y Escobar, 1986; Soto y Bolaños, 2010; Valois y Murillo, 2010; Vasco, Cobos, y Uribe, 2002) que han abarcado diferentes temáticas como biogeografía, composición, diversidad y ecología de estos grupos en las diferentes regiones del país en especial la Andina (Avendaño y Aguirre, 2007).

En comparación con lo anterior, para la región del Caribe colombiano se han registrado pocos estudios (Aguirre y Rangel, 2007; Aguirre y Avendaño, 2008a, 2008b; Aguirre y Ruiz, 2001; Avendaño y Aguirre, 2009a, 2009b; S. García, et al., 2016; Rincon, 2011; Ruiz y Aguirre, 2003; Santos y Aguirre, 2010; Sipman, 1984); y los realizados se han llevado a cabo en lugares altos como los bosques andinos de la Sierra Nevada de Santa Marta (departamento de Magdalena) y la Serranía de Perijá (departamento del César) (Avendaño y Aguirre, 2007; Aguirre y Avendaño, 2008b) a excepción de García et al. (2016) y Rincon, Aguirre y Lücking (2011), quienes contribuyeron de manera significativa al conocimiento de la biota briológica y liquenológica presente en bosques secos tropicales del Caribe Colombiano.

3. OBJETIVOS

3.1. Objetivo general

Analizar los patrones de diversidad y composición de briófitos y líquenes del bosque seco tropical, en la subregión Montes de María (Sucre-Colombia).

3.2. Objetivos específicos

- Establecer la composición florística de los briófitos y líquenes para el área de estudio.
- Determinar la diversidad alfa y beta de briófitos y líquenes para las áreas de muestreos.
- Analizar la diversidad briófitos y líquenes a través de la distinción y variación de la distinción taxonómica en los puntos de muestreos.

4. METODOLOGÍA

4.1. Área de estudio

Los Montes de María son considerados como una subregión del Caribe colombiano y se localiza en la parte central de los departamentos de Bolívar y Sucre, abarcando una extensión total de 6.297 km² (Aguilera, 2013) (Fig. 9). Desde el punto de vista fisiográfico, en ella se encuentra un sistema montañoso que pertenece a las estribaciones de la Serranía de San Jerónimo y en Sucre, se distribuye entre los municipios de Colosó, Chalán, Morroa, Ovejas y parte de Los Palmitos, San Onofre y Tolviejo (Aguilera, 2013).

El gradiente altitudinal va desde los 0 a los 800 m, siendo el Cerro Maco (800 m) y la Loma La Pita (600 m), las prominencias topográficas más importantes (Galván, Gómez, De la Ossa, y Fajardo, 2009; Halffter, 1992). La edad de estas formaciones, se remonta hacia el Mioceno en donde sucesos tectónicos, generaron pliegues anticlinales que con el tiempo formaron una zona montañosa y de colinas conocida como Serranía San Jacinto y Montes de María (Aguilera, 2013; Galván et al. 2009; Anexo 1).

Los suelos presentes en esta área, son derivados de mantos arenosos, arcillosos y de calizas del Mioceno (Halffter, 1992). Asimismo, las montañas y colinas son fuertemente escarpadas, con afloramientos rocosos y arcillolitas de origen marino (Galván et al. 2009; Promontes, 2003) (Anexo 2). Con respecto a la hidrología existe una red hidrográfica perteneciente a la cuenca del Golfo de Morrosquillo (EOT municipio de Colosó, 2009), que junto a la topografía de la subregión, forman un sistema de microcuencas que da origen a numerosos

arroyos y cuerpos de agua que presentan una duración estacional limitada por épocas de lluvias (Aguilera, 2013; Anexo 3). De igual forma, en sitios como Morroa y Colosó se han registrado reservorios de aguas subterráneas. En Morroa por ejemplo, estas aguas son captadas a través de pozos profundos de los acuíferos libres y confinados de las diferentes formaciones geológicas presentes en el área (EOT municipio de Morroa, 2003; Anexo 3). Y en Colosó también existen reservorios de aguas, que a la fecha no han sido estudiados a profundidades subterráneas (EOT municipio de Colosó, 2009).

Con respecto al clima, el régimen de lluvia es bimodal y anualmente se presentan valores desde 1000 a 1200 mm con incremento en el segundo semestre del año, sin embargo, estos valores disminuyen en la temporada de sequía comprendida entre los meses junio a julio (Aguilera, 2005, 2013; Cuervo, Barbosa, y De La Ossa, 1986). Finalmente, la temperatura varía entre 26-30°C y la humedad relativa oscila entre 75 y 85% (Aguilera, 2013; Promontes, 2003).

Por otra parte, la vegetación está conformada principalmente por Bosque seco tropical según Holdridge (1967), y entre sus elementos más característicos se resaltan especies de árboles como *Ampelocera edentula*, *Aspidosperma polyneuron*, *Brosimum alicastrum*, *Myrcia fallax*, *Simira cordifolia* (Herazo com. pers.). No obstante, en gran parte de la subregión, la deforestación, la ganadería extensiva, intensidad agrícola y la urbanización han modificado la mayoría de las zonas boscosas, principalmente en Chalán, Ovejas y San Onofre (Anexo 4). Teniendo en cuenta esta problemática, fueron creadas dos reservas naturales protectoras: Reserva Forestal Protectora Serranía de Coraza y Montes de María (departamento de Sucre; Fig. 10) y el Santuario de Fauna y Flora Los Colorados (departamento de Bolívar) (Aguilera, 2013).

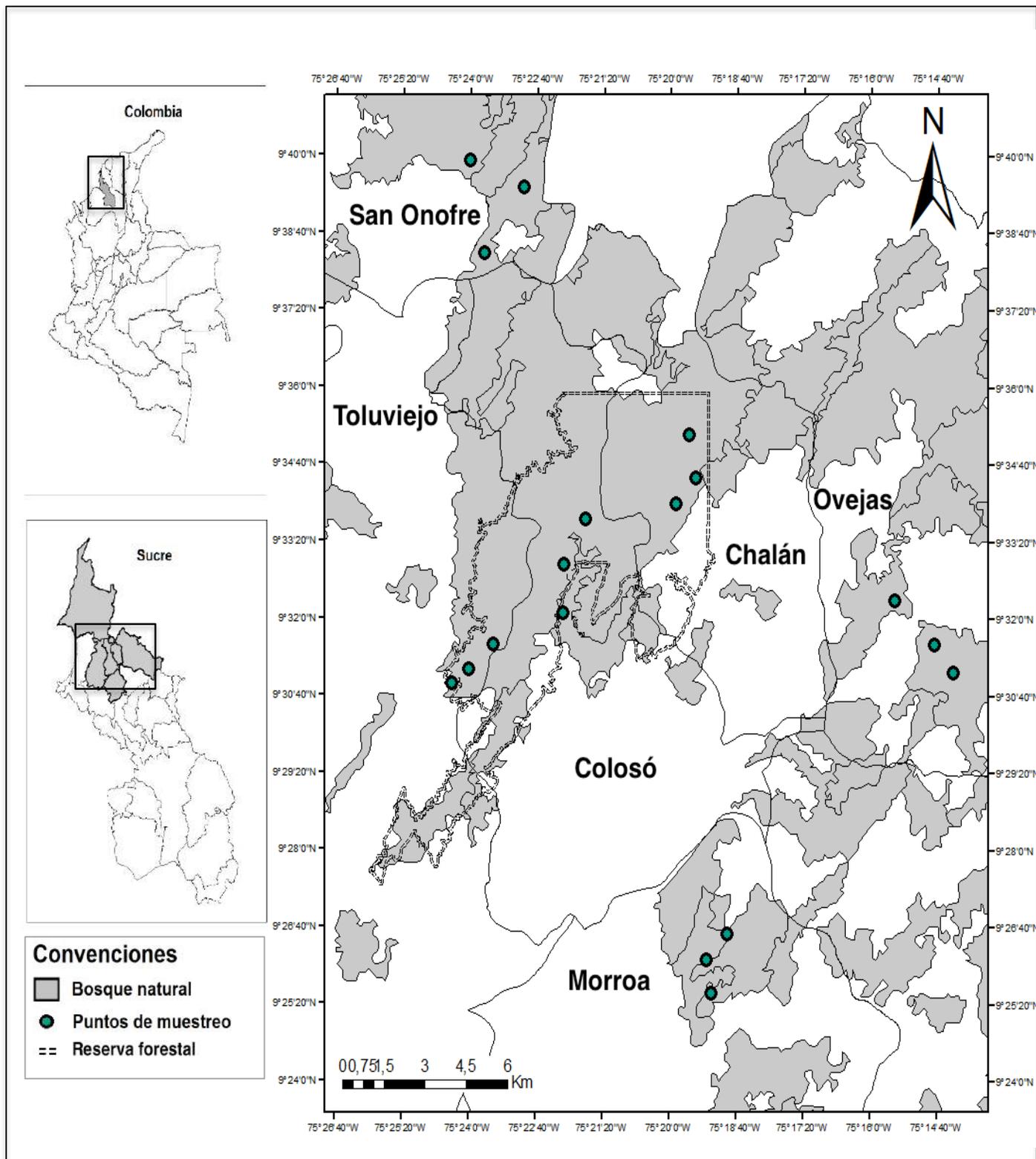


Figura 9. Localización geográfica del área de estudio y puntos de muestreos.

4.2. Muestreos y recolectas biológicas

Para los muestreos, se realizaron visitas previas en diferentes localidades de los Montes de María, con el fin de localizar áreas relictuales con amplias coberturas de vegetación, sombra, incidencia de luz y la disponibilidad de agua durante todo el año; en otras palabras, sitios con las condiciones mínimas para el crecimiento de estos organismos (García et al. 2016). En este sentido, un total de tres sitios que se distribuyen sobre los municipios de Colosó, Chalán, Toluviejo, Morroa, Ovejas y San Onofre fueron escogidos. Dentro de estos se ubicaron al azar tres transectos lineales de 100 x 10 m (Fig. 9) y se recolectaron ejemplares según las especificaciones dadas por S. García et al. (2016) y Orrego (2005). Asimismo, se realizó una estimación de la cobertura a través de una plantilla cuadrículada de acetato de 30 x 20 cm² (cuadros de 1 x 1 cm) modificada de Iwatsuki (1960) (Anexo 6), y se registraron datos como la altitud y coordenadas geográficas por transecto.

Una vez recolectado el material, este fue herborizado según los protocolos establecidos por el Herbario de la Universidad de Sucre (HEUS) para briófitos y líquenes. Los ejemplares fueron analizados por medio de un estereoscopio y un microscopio; mientras que la identificación se realizó mediante claves dicotómicas elaboradas por Churchill y Linares (1995); Gradstein (1991); Bello (1997); Gradstein et al. (2001); Uribe y Aguirre (1997); Sharp, Crum, Eckeckeckel (1994) y Sipman (2005). Adicionalmente, se utilizó bibliografía especializada para Calymperaceae (Reese, 1993), Frullaniaceae (Gradstein y Uribe, 2011), Pottiaceae (Zander y Eckel, 1993), Lejeuneaceae (Gradstein, 1994), Graphidaceae (Lücking y Rivas, 2008) y líquenes pirenocarpos (Aptroot, 2008), entre otros. En los casos donde fue necesario los ejemplares fueron corroborados por los especialistas Edgar Linares, Jaime Uribe (Universidad Nacional de

Colombia), Jorge Gil (Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia) y Bibiana Moncada (Universidad Distrital Francisco Jose de Caldas); además, se consultaron bases de datos en línea como Bernal, Gradstein, y Celis (2016) (<http://catalogoplantasdecolombia.unal.edu.co/>), Boyle (2013) (http://tnrs.iplantcollaborative.org/how_cite.html), <http://www.biovirtual.unal.edu.co/ICN/> y Missouri Botanical Garden (<http://www.tropicos.org/>), a fin de actualizar la nomenclatura de las especies. El material se encuentra depositado en el herbario de la Universidad de Sucre (HEUS), bajo la enumeración de Stevens García-M.

Identificado el material, este fue tabulado por áreas de muestreo, con base en esta información, se realizaron estimaciones de diversidad alfa según lo establecido por Jost (2006), quien propone analizar la diversidad en varios niveles que incluyen: orden cero (0D), que corresponde a la riqueza de especies (${}^0D = S$) y es insensible a la abundancia relativa; orden 1 (1D), donde las especies son incluidas proporcionalmente según su abundancia en la comunidad, y por último orden 2 (2D), toma en cuenta las especies más dominantes o comunes. Este índice, posibilita la comparación de la diversidad de dos o más ambientes y en diferentes condiciones (Jost, 2006), lo cual no es posible con los índices clásicos de diversidad (Moreno et al. 2011).

Para evaluar la diversidad beta, se elaboró una matriz de similitud entre localidades de muestreo utilizando el coeficiente de similitud Bray-Curtis y sobre esta matriz, se realizaron dos análisis con técnicas multivariadas, un análisis de clúster para agrupar las localidades por su composición florística y un análisis de escalamiento multidimensional (MDS) para presentar las similitudes entre localidades por medio de distancias en dos dimensiones.

La matriz de similitud se construyó a partir de los datos de abundancia relativa (coberturas), con previo ajuste a raíz cuarta para disminuir el efecto de las especies dominantes (comunes) en comparación con las especies raras (Field et al., 1982). Las especies responsables de los ensambles o agrupamientos, se determinaron por medio del análisis SIMPER (similarity profile) y para detectar diferencias en las comunidades entre localidades de muestreo, se realizó la prueba estadística ANOSIM de una vía (analysis of similarities), basada en la hipótesis nula de no diferencias en las comunidades de briófitos y líquenes entre localidades. Esta prueba, genera un estadístico llamado “R” y un valor de la significación “p”. El primero produce valores que oscilan de -1 (si los elementos dentro de un grupo son menos similares entre sí que con los elementos de los otros grupos) y 1 (si los elementos dentro de un grupo son más similares entre sí que con los elementos de los otros grupos), pero si se aproxima a 0, muestra que la similitud entre grupos es muy semejante y por ende no se rechaza H_0 (Clarke y Warwick, 2001a; Nieto, 2010; Palacios, 2011). El valor de p se estima a partir de los valores obtenidos de R y si es < 0.05 se rechaza H_0 (Nieto, 2010). Los cálculos para diversidad (alfa-beta) se realizaron con el programa PRIMER 6.1.7 (Clarke y Gorley, 2006).

Por otra parte, con el propósito de analizar la diversidad no sólo a partir de la riqueza y abundancia de las especies se calculó el índice de distinción taxonómica promedio ($\Delta+$) y la variación de la distinción taxonómica ($\Lambda+$) según Clarke y Warwick (1995 ; 2001b). Estos índices, evalúan la distancia y variación taxonómica entre cada par de individuos a partir del listado de especies con todas sus categorías o niveles taxonómicos (Clarke y Warwick, 1995). Es decir, que permiten estimar el grado de relación taxonómica entre especies, en otras palabras, a mayor distribución de los linajes entre los niveles taxonómicos más alto serán los valores de $\Delta+$

y por ende la diversidad. El arreglo taxonómico para las familias, géneros y especies se basó en el sistema de clasificación propuesto por Goffinet y Shaw (2009) para briófitos y Lumbsch y Huhndorf (2007) para líquenes. Este análisis fue realizado por medio de la opción TAXDTDEST del software anteriormente mencionado y se contempló que aquellas localidades con valores altos de $\Delta+$ y con menor $\Lambda+$, son las de mayor diversidad taxonómica (Clarke y Warwick, 2001b).

5. RESULTADOS

5.1. Composición y riqueza taxonómica

Se registraron en total 180 especies, 81 géneros y 42 familias, a partir de 1,712 muestras recolectadas en el área de estudio. De éstas especies, 37 corresponden a musgos, 25 a hepáticas y 118 fueron líquenes. A nivel de géneros y familias, los musgos estuvieron representados con 29 géneros y 18 familias. En cambio, las hepáticas presentaron 13 géneros y cinco familias. En cuanto a líquenes, se registran 39 géneros y 19 familias. Se resalta el hallazgo de 115 registros nuevos para el departamento de Sucre y 31 para Colombia (Tabla 1).

Tabla 1. Listado de especies de briófitos y líquenes y su distribución en áreas de muestreos en los Montes de María-Sucre.*nuevo registro para Sucre, **nuevo registro para Colombia. Convenciones: Cl = Colosó, Ch = Chalán, Tv = Toluviejo, Mr = Morroa, Ov = Ovejas y So = San Onofre.

FAMILIAS	ESPECIES	LOCALIDADES
MUSGOS		
	<i>Mielichhoferia megalocarpum</i> (Arn.) Mitt.	Cl, Ch, Tv
Bryaceae	<i>Anomobryum conicum</i> (Hornsch.) Broth.	Tv
Bartramiaceae	<i>Philonotis uncinata</i> (Schwägr.) Brid.	Mr, Ov
		Cl, Ch, Tv, Mr,
Calymperaceae	<i>Calymperes erosum</i> Müll.Hal.	Ov, So
		Cl, Ch, Tv, Mr,
Erpodiaceae	<i>Erpodium</i> sp.	Ov, So
Fabroniaceae	<i>Fabronia ciliaris</i> (Brid.) Brid.	Cl, Tv, Mr, Ov
		Cl, Ch, Tv, Mr,
	<i>Fissidens prionodes</i> Mont.	Ov
	<i>Fissidens flaccidus</i> Mitt.	Ch, Tv, So
		Cl, Ch, Tv, Mr,
	<i>Fissidens dissitifolius</i> Sull.	Ov, So
Fissidentaceae	<i>Fissidens steerei</i> Grout	Cl

	<i>Fissidens pellucidus</i> Hornsch.	Ch, Tv, Mr, Ov
Hypnaceae	<i>Chryso-hyponum diminutivum</i> (Hampe) W.R.Buck *	Cl, Tv, Mr, So
Leucomiaceae	<i>Leucomium strumosum</i> (Hornsch.) Mitt.	Cl
Meteoriaceae	<i>Meteorium nigrescens</i> (Hedw.) Dozy & Molk. *	Tv, Ov, So
	<i>Thuidium tomentosum</i> Schimp.	Cl, Ch, Mr, So
		Cl, Ch, Tv, Mr,
Thuidiaceae	<i>Pelekium involvens</i> (Hedw.) A.Touw *	Ov
	<i>Tortella alpicola</i> Dixon **, **	Cl, Tv
	<i>Didymodon</i> sp.	Tv, Mr
	<i>Dolotortula mniifolia</i> (Sull.) R.H.Zander **, **	Ov, So
		Cl, Tv, Mr, Ch,
	<i>Hyophila involuta</i> (Hook.) A.Jaeger	Ov, So
Pottiaceae	<i>Hyophiladelphus agrarius</i> (Hedwig) R. H. Zander	Cl
	<i>Trichosteleum papillosum</i> (Hornsch.) A.Jaeger **, **	Mr
	<i>Trichosteleum fluviale</i>	Cl, Mr
	<i>Sematophyllum subsimplex</i> (Hedw.) Mitt.*	Cl, Mr
	<i>Sematophyllum swartzii</i> (Schwägr.) W.H.Welch & H.A.Crum*	Mr
	<i>Sematophyllum subpinnatum</i> (Brid.) E.Britton *	Ch
Sematophyllaceae	<i>Taxithelium planum</i> (Brid.) Mitt. *	Ch, So
	<i>Eulacophyllum cultelliforme</i> (Sull.) W.R.Buck &	
Stereophyllaceae	R.R.Irelan	Cl, Tv, Mr, Ov
	<i>Neckeropsis undulata</i> (Hedw.) Reichardt	Cl, Tv, Ov, So
	<i>Neckeropsis disticha</i> (Hedw.) Kindb. *	Cl, Ch, So
	<i>Porotrichum substriatum</i> (Hampe) Mitt.	Cl, Tv, Ov, So
		Cl, Ch, Tv, Mr,
Neckeraceae	<i>Porotrichodendron lindigii</i> *	Ov
Octoblepharaceae	<i>Octoblepharum albidum</i> Hedw *	Cl, Tv, Mr, Ov
	<i>Callicostella pallida</i> (Hornsch.) Ångström *	Cl, Ch, Tv
Pilotrichaceae	<i>Cyclodictyon albicans</i> (Hedw.) Kuntze	Cl, Ch
Pterobryaceae	<i>Pterobryopsis</i> sp.	Ch, Mr, Ov, So
Splachnobryaceae	<i>Splachnobryum obtusum</i> (Brid.) Müll.Hal.	Cl, Tv, Mr, So
<hr/> HEPÁTICAS <hr/>		
	<i>Frullania cuencensis</i> Taylor *	Cl, Mr, Ov, So
Frullaniaceae	<i>Frullania riojaneirensis</i> (Raddi) Spruce*	Cl, Ch, So
	<i>Archilejeunea conf. badia</i>	So
Lejeuneaceae	<i>Blepharolejeunea conf. Incongrua</i> *	So

	<i>Bryopteris diffusa</i> (Sw.) Nees *	Mr
	<i>Caudalejeunea lehmanniana</i> (Gottsche et al.) A.Evans *,**	So
	<i>Ceratolejeunea conf. confusa</i> *	So
	<i>Cheilolejeunea</i> sp.	Ch, Tv, Mr, Ov
	<i>Mastigolejeunea plicatiflora</i> (Spruce) Steph.	Cl, Ch, Mr
	<i>Mastigolejeunea auriculata</i> (Wilson & Hook.) Schiffner	Cl
	<i>Microlejeunea</i> sp.	Cl, Ch
	<i>Lejeunea deplanata</i> Nees	Cl, Tv
		Cl, Ch, Tv, Mr,
	<i>Lejeunea flava</i> (Sw.) Nees	Ov, So
	<i>Lejeunea trinitensis</i> Lindenb.	Cl, Ch, Tv, So
	<i>Lejeunea</i> sp.1	Cl
	<i>Lejeunea</i> sp.2	Cl, Ch, Mr, So
	<i>Lejeunea</i> sp.3	Cl, Ch, Tv, So
	<i>Lejeunea</i> sp.4	So
	<i>Lejeunea</i> sp.5	Ch, So
	<i>Marchantia chenopoda</i> L.	Cl, So
Marchantiaceae	<i>Marchantia inflexa</i> Nees & Mont. *,**	Cl, Mr, So
	<i>Plagiochila fuscolutea</i> Taylor	Cl, Mr, Ov
		Cl, Ch, Tv, Mr,
	<i>Plagiochila</i> sp.1	Ov
Plagiochilaceae	<i>Plagiochila</i> sp.2	Ch
Targioniaceae	<i>Targionia hypophylla</i> L.*	Ov
<hr/> LÍQUENES <hr/>		
	<i>Herpothallon minimum</i> Aptroot & Lücking *	Ch
	<i>Herpothallon rubromaculatum</i> *,**	Ch
	<i>Herpothallon</i> sp1.	Tl
	<i>Herpothallon</i> sp2.	Tl, Mr, Ov, So
	<i>Arthonia cinnabarina</i> (DC.) Wallr. *	Tl, Mr
Arthoniaceae	<i>Arthonia</i> sp.	Mr
	<i>Chrysothrix xanthina</i> (Vain.) Kalb *	So
Chrysothricaceae	<i>Chrysothrix candelaris</i> (L.) *	Cl
Coenogoniaceae	<i>Coenogonium linkii</i> Ehrenb.*	Ch, Tv, Ov, So
		Cl, Ch, Tl, Mr,
	<i>Leptogium cyanescens</i> (Rabenh.) Körb. *	Ov, So
	<i>Leptogium marginellum</i> (Sw.) S.F.Gray *	Tl, Mr, So
Collembataceae	<i>Leptogium isidiosellum</i> (Riddle) Sierk*	Cl, Tv

<i>Diorygma sipmanii</i> Kalb, Staiger y Elix *	Ov Cl, Tv, Mr, Ov,
<i>Diorygma poitaei</i> (Fée) Kalb et al.*	So
<i>Diplolabia afzelii</i> (Ach.) A.Massal. *,**	Ch, Mr, Ov
<i>Fissurina conf. dumastii</i> *	Ov
<i>Fissurina</i> sp1.	Tv
<i>Fissurina</i> sp2.	Ov
<i>Glyphis cicatricosa</i> Ach.*	Cl, Mr
<i>Graphis conf. dendograma</i> *	Cl
<i>Graphis conf. rhizocola</i> *	Cl
<i>Graphis bifera</i> Zahlbr. *,**	Ov
<i>Graphis capillacea</i> Stirt. *,**	Tv
<i>Graphis contortuplicata</i> Müll. Arg. *,**	So
<i>Graphis copelandii</i> Vain. *,**	Mr
<i>Graphis daintriensis</i> (A. W. Archer) A. W. Archer *	Ov
<i>Graphis exalbata</i> Nyl. *,**	Tv
<i>Graphis ficicola</i> Vain. *,**	Cl, Mr
<i>Graphis conf. hyphosa</i> *	Mr, Ov
<i>Graphis furcata</i> Fée *	Cl, Mr, Ov
<i>Graphis leptocarpa</i> Fée *,**	Tv
<i>Graphis marginifera</i> Vain. *,**	Ov
<i>Graphis macella</i> Kremp. *	Cl
<i>Graphis modesta</i> Zahlbr.*	Tl, Ov
<i>Graphis pyrrhocheiloides</i> Zahlbr. *,**	Cl
<i>Graphis conf. plumierae</i> *	Cl, Ov
<i>Graphis conf. pseudoserpens</i> *	Ov
<i>Graphis schiffneri</i> Zahlbr. *,**	Cl
<i>Graphis streblocarpa</i> (Bél.) Nyl. *,**	Tv, Mr, So
<i>Graphis submarginata</i> Lücking*,**	Cl
<i>Graphis subserpentina</i> Nyl. *,**	Tv, So
<i>Graphis</i> sp.1	So
<i>Graphis</i> sp.2	So
<i>Graphis</i> sp.3	So
<i>Graphis xylophaga</i> (R. C. Harris) Lendemer *,**	So
<i>Graphis zonatula</i> Zahlbr. *,**	So
<i>Helminthocarpon leprevostii</i> Fée*	Cl, Tv, So
Graphidaceae <i>Phaeographis brasiliensis</i> (A.Massal.) Kalb & Matthes-	Tv

	Leicht *	
	<i>Phaeographis intricans</i> (Nyl.) Staiger *	So
	<i>Phaeographis deightonii</i> CW de Dodge *,**	Mr
	<i>Phaeographis punctiformis</i> Müll. Arg.	Cl, Tv
	<i>Phaeographis</i> sp.	Ov
	<i>Sarcographa labyrinthica</i> (Ach.) Müll.Arg.*	Cl
	<i>Sarcographa tricola</i> (Ach.) Müll.Arg. *	Cl
	<i>Sarcographa</i> sp.	Mr
	<i>Hemithecium</i> sp.	Tv
	<i>Lecanora leprosa</i> Fée*	Cl
Lecanoraceae	<i>Lecanora</i> sp.	Cl
Letrouitiaceae	<i>Letrouitia domingensis</i> (Pers.) Hafellner & Bellem. *	Cl, Tv
	<i>Malmidea vinosa</i> (Eschw.) Kalb et al. *	Cl, Tv
	<i>Malmidea badimioides</i> *,**	Cl
	<i>Malmidea leptoloma</i> (Müll.Arg.) Kalb & Lücking *	Cl, Ov, So
	<i>Malmidea rhodopsis</i> (Tuck.) Kalb, Rivas Plata y Lumbsch *,**	Cl
	<i>Malmidea variabilis</i> Kalb. *,**	So
	<i>Malmidea piperis</i> (Spreng.) Kalb et al. *	Cl, Tv
	<i>Malmidea</i> sp1.	Ov
	<i>Malmidea</i> sp2.	Ov
Malmideaceae	<i>Malmidea</i> sp3.	Ov
Megalosporaceae	<i>Megalospora tuberculosa</i> (Fée) Sipman *	Mr
		Cl, Ch, Tl, Mr,
	<i>Parmotrema austrosinense</i> (Zahlbr.) Hale*	Ov, So
	<i>Parmotrema mesotropum</i> (Müll.Arg.) Hale*	Cl, Ch, Tl,
	<i>Parmotrema tinctorum</i> (Nyl.) Hale *	Cl, Ch, Tl, Ov,So
	<i>Parmotrema cristiferum</i> (Taylor) Hale *	Mr
Parmeliaceae	<i>Parmotrema</i> sp1.	Cl
Pertusariaceae	<i>Pertusaria velata</i> (Turn.) Nyl. *	Mr
	<i>Physcia atrostriata</i> Moberg *	Mr, Ov
	<i>Physcia integrata</i> Nyl. *	Cl, Tv, Mr
	<i>Physcia</i> sp1.	Cl, Mr
	<i>Pyxine sorediata</i> (Ach.) Mont. *	Cl, Mr
	<i>Pyxine subcinerea</i> Stirt. *	Tv
	<i>Dirinaria picta</i> (Sw.) Clem. & Shea *	Cl, Mr, Ov, So
Physceaceae	<i>Fellhanera fuscata</i> *	Cl

	<i>Porina</i> sp1.	Ov
Porinaceae	<i>Porina</i> sp2.	So
	<i>Pyrenula</i> sp1.	Tv, Mr
	<i>Pyrenula aspistea</i> (Ach.) Ach. *	Mr
	<i>Pyrenula mamillana</i> (Ach.) Trevis.*	Mr
Pyrenulaceae	<i>Pyrenula anomala</i> (Ach.) Vain.*	Mr
		Cl, Ch, TV, Mr,
	<i>Ramalina hypodectodes</i>	So
	<i>Ramalina usnea</i> (L.) R.H.Howe *	Cl
	<i>Ramalina farinacea</i> (L.) Ach. *,**	Cl
Ramalinaceae	<i>Ramalina sintenisii</i> Müll.Arg.*	So
	<i>Bacidia</i> sp.	Cl, Mr
	<i>Bacidia medialis</i> (Tuck.) Zahlbr. *,**	Cl, Tv, Mr
	<i>Phyllopsora</i> sp.	Cl, Tv, Ov
	<i>Cresponea melanocheiloides</i> (Vain.) Egea & Torrente *	Cl, Tv, Mr
	<i>Opegrapha dekeselii</i> Ertz *	Cl
	<i>Opegrapha subrimalis</i> *	Tv
	<i>Opegrapha difcilior</i> Nyl. *	Cl, Ov
	<i>Opegrapha robusta</i> Vain.*	Ch
	<i>Opegrapha viridis</i> (Ach.) Behlen & Desberger *	Tv, Mr, So
	<i>Opegrapha</i> sp1.	Cl, Mr, Ov
	<i>Opegrapha</i> sp2.	Cl
	<i>Opegrapha</i> sp3.	Cl, Tv
Roccellaceae	<i>Sporopodium lepriurii</i> Mont*	Mr
	<i>Strigula</i> sp1.	Cl, Mr, Ov, So
	<i>Strigula</i> sp2.	So
Strigulaceae	<i>Strigula smaragdula</i> Fr.*	Tv, Mr, So
	<i>Ocellularia erodens</i> (RC Harris) Kraichak, Lücking y Lumbsch*,**	Cl, Ch, Tv
	<i>Leucodecton occultum</i> (Eschw.) A.Frisch *	Cl, Mr
	<i>Leptotrema wightii</i> (Taylor) Müll.Arg.*	Mr, Ov
	<i>Astrothelium galbineum</i> Kremp.*	Tv, So
Thelotremataceae	<i>Pseudopyrenula</i> sp.	Mr
	<i>Trypethelium columbianum</i> Nyl. *	Cl
	<i>Trypethelium elutheriae</i> Spreng. *	Tv, Mr
	<i>Trypethelium nitidiusculum</i> (Nyl.) RC Harris *,**	Cl
Trypetheliaceae	<i>Trypethelium tropicum</i> (Ach.) Müll.Arg. *	Mr

Entre los briófitos, las seis familias más diversas, comprenden el 22,77% (41 especies) de la riqueza total y las restantes (representadas por una o dos especie) el 11,11% (21 especies). Con 17 especies Lejeuneaceae fue la familia más rica, seguida por Fissidentaceae, Pottiaceae y Sematophyllaceae (Fig. 10). En cuanto a géneros, *Lejeunea* presentó el mayor número de especies (ocho), a éste le siguieron *Fissidens* (cinco) *Plagiochila* y *Sematophyllum* (tres cada uno), los demás presentaron una o dos especies (Tabla 1).

En líquenes, la familia mejor representada fue Graphidaceae con 44 especies (24,44 % de la riqueza total), seguida por Roccellaceae con 10 especies (5,55 %), Ramalinaceae con siete (3,88 %), Physceaceae con seis especies (3,33 %), Thelotremataceae y Trypetheliaceae con cinco cada una (2,77 %; Fig. 11); mientras que en géneros, el más rico fue *Graphis* (con 27 especies), seguido de *Malmidea* (nueve especies), *Opegrapha* (ocho especies), *Phaeographis*, *Parmotrema* (cinco especies cada uno), *Herpothallon*, *Pyrenula*, *Ramalina*, *Trypethelium* (cuatro especies cada uno), *Sarcographa*, *Physcia*, *Leptogium* y *Fissurina* (tres cada uno), mientras que el resto estuvo representado por una o dos especies (Tabla 1).

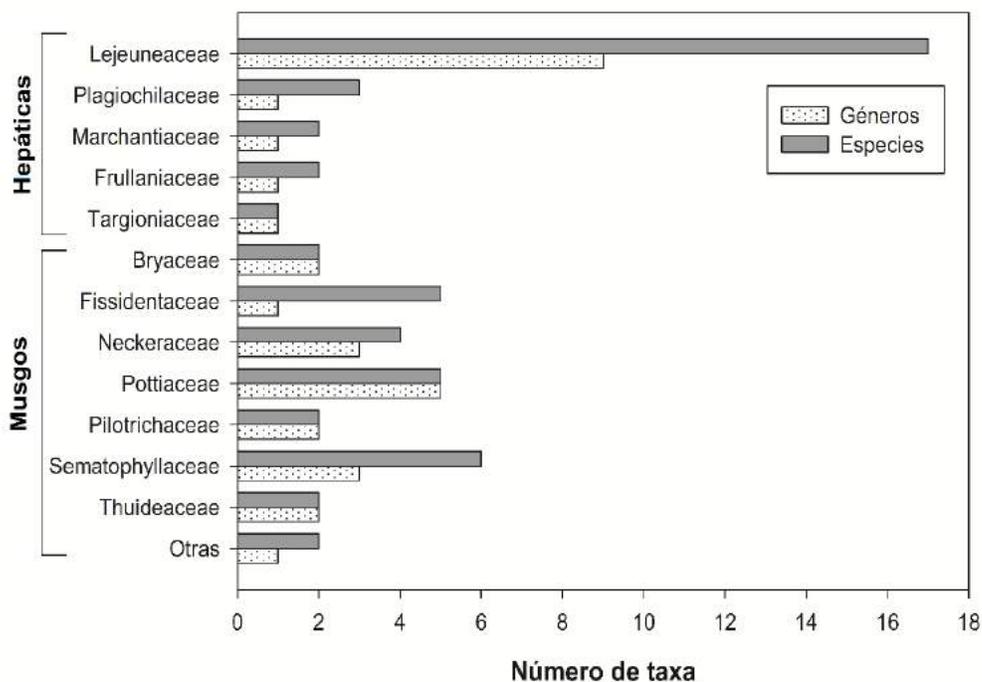


Figura 10. Número de géneros y especies por familia de briófitos (musgos y hepáticas) encontrados en las áreas de muestreo en los Montes de María-Sucre.

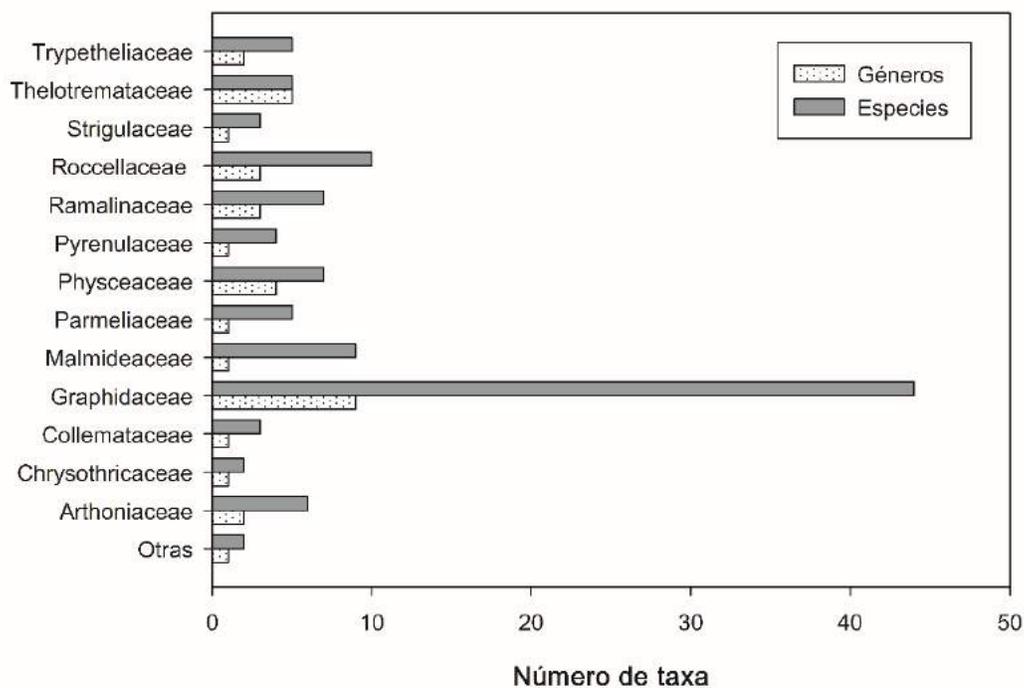


Figura 11. Número de géneros y especies por familias de líquenes registrados en las áreas de muestreo en los Montes de María-Sucre.

5.2. Diversidad

En briófitos, el análisis de diversidad alfa reveló que las localidades son significativamente diferentes en el número de especies (0D); Colosó y Morroa presentaron los valores más altos de riqueza de especies, siendo Colosó 1.13 más diversos en especies que Toluviejo y 1.32 veces más que Chalán al comparar los valores de 1D . En este sentido, la diversidad disminuyó 73,4 % en comparación con Ovejas y 60,99 % con San Onofre. Esta misma tendencia, se observó en cuanto a la diversidad 2D , dado que Colosó y Morroa registraron el mayor número de especies dominantes, pero San Onofre fue la localidad con menor dominancia (Fig. 12).

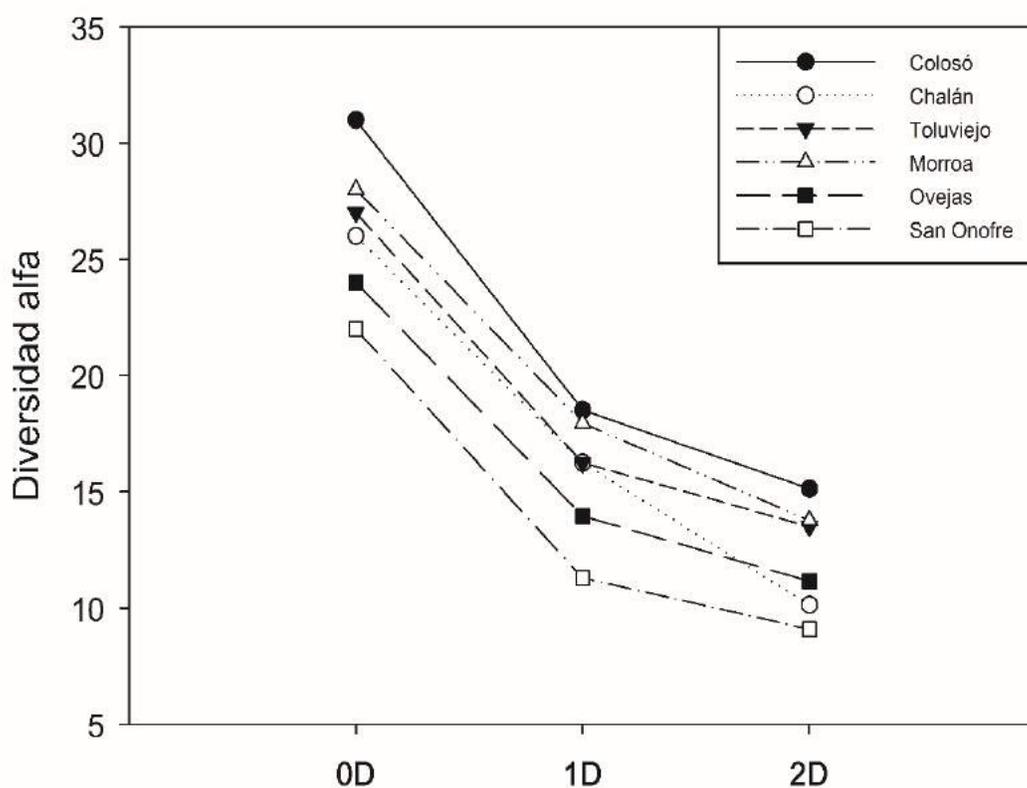


Figura 12. Diversidad alfa (0D , 1D y 2D) de briófitos en los sitios de muestreos en los Montes de María-Sucre.

En el análisis de clasificación (cluster) se distinguieron dos ensambles o grupos de localidades con un nivel de similitud mayor al 55% (Fig. 13): grupo 1 conformado por Morroa-Ovejas y grupo dos integrado por Colosó-Toluviejo. Mientras que San Onofre y Chalán se muestran independientes a estas agrupaciones, formando su propio clado. El análisis de ordenación (MDS), mostró los resultados de la misma forma y corrobora aún más los resultados obtenidos con el análisis de clasificación (Fig. 14). En ambos análisis, el grupo uno se observa con mayor similitud, en cambio Chalán y San Onofre se mantienen separados.

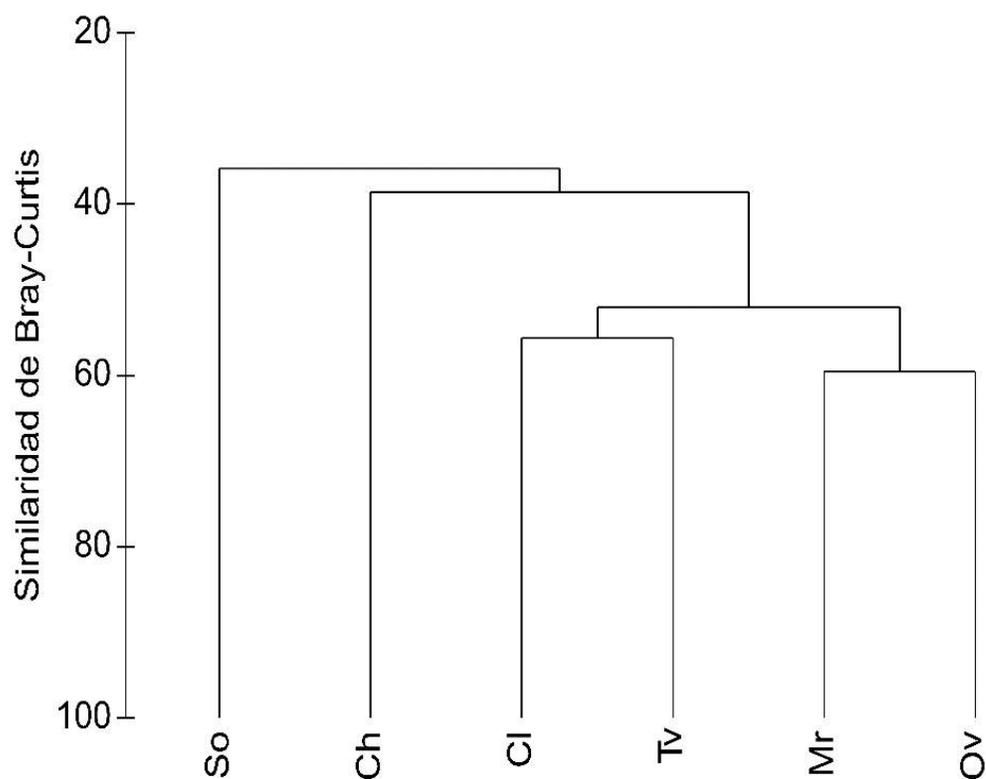


Figura 13. Dendrograma de clasificación (cluster) de briófitos basado en la matriz de similitud de Bray-Curtis entre localidades de muestreos en los Montes de María-Sucre. Cl = Colosó, Ch = Chalán, Tv = Toluviejo, Mr = Morroa, Ov = Ovejas y So = San Onofre.

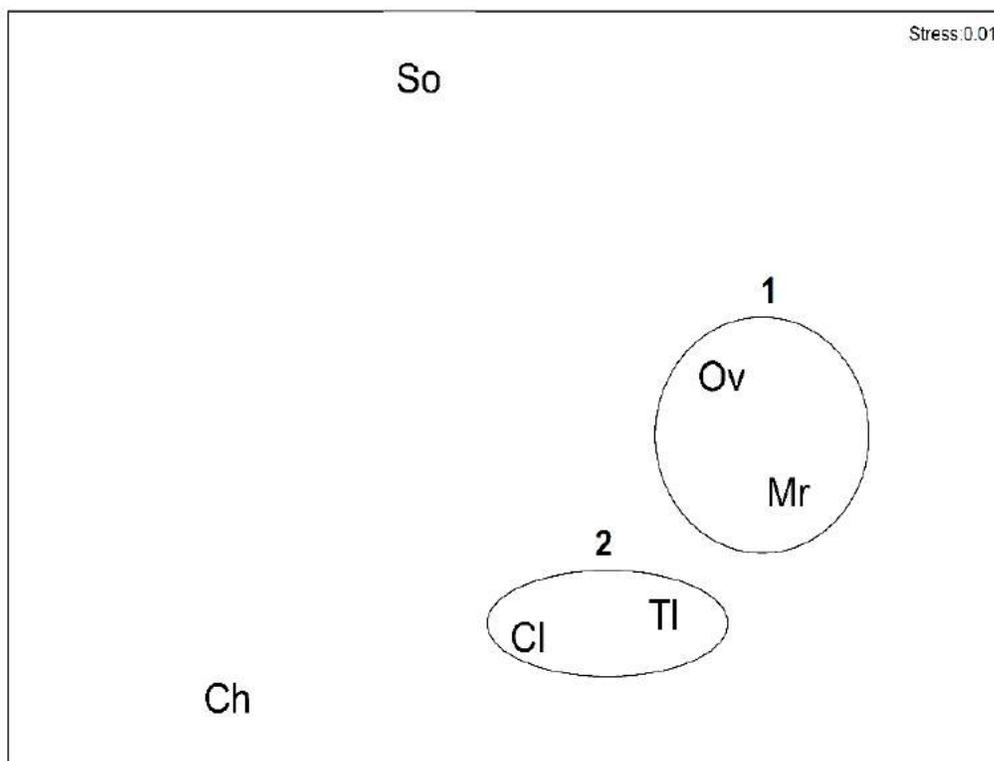


Figura 14. Ordenación multidimensional (MDS) de briófitos basado en la matriz de similitud de Bray-Curtis entre localidades de muestreos en los Montes de María-Sucre. Cl = Colosó, Ch = Chalán, Tv = Toluviejo, Mr = Morroa, Ov = Ovejas y So = San Onofre. Las distancias representan los rangos de las similitudes entre las localidades en dos dimensiones y los números las agrupaciones.

Conforme al análisis de similitud (ANOSIM), se detectaron diferencias significativas entre localidades analizadas ($R_{\text{global}} = 1$; $p = 0,001$). El análisis SIMPER permitió identificar las especies responsables de la similitud de los ensambles o agrupamientos (Tabla 2). También, mostró las diferencias en las disimilitudes entre localidades en un intervalo de 40,51% para las de menor disimilitud (Mr-Ov) y 66,96% entre las más disimiles (So-Ch; Tabla 2).

Tabla 2. Resultados obtenidos con el análisis SIMPER. Se presentan los porcentajes de disimilitud (en paréntesis) y porcentajes de contribución (% contrib.) de las especies briofíticas que más contribuyen a los ensambles entre localidades de muestreos en los Montes de María-Sucre. Convenciones: Cl = Colosó, Ch = Chalán, Tv = Toluviejo, Mr = Morroa, Ov = Ovejas y So = San Onofre.

Especies	% contrib.	Especies	% contrib.
Cl vs CH	(50,05)	<i>Fissidens dissitifolius</i>	4,61
<i>Calymperes erosum</i>	5,09	<i>Frullania cuencensis</i>	4,6
<i>Marchantia inflexa</i>	4,66	<i>Pireella</i> sp.	4,43
<i>Hyophila involuta</i>	4,34	<i>Lejeunea flava</i>	4,36
<i>Chryso-hypnum diminitivum</i>	3,89	<i>Fissidens prionodes</i>	4,32
Cl vs Tv	(44,35)	<i>Splachnobryum obtusum</i>	4,23
<i>Erpodium</i> sp.	5,26	Mr vs Ov	(40,51)
<i>Frullania riojaneirensis</i>	5,2	<i>Porotrichodendron lindigii</i>	6,36
<i>Pelekium involvens</i>	5,13	<i>Dolotortula mnifolia</i>	5,89
<i>Thuidium tomentosum</i>	4,44	<i>Lejeunea flava</i>	5,81
<i>Fissidens zollingeri</i>	4,03	<i>Octoblepharum albibum</i>	5,37
Ch vs Tv	(63,22)	<i>Trichosteleum fluviale</i>	4,86
<i>Fabronia ciliaris</i>	5,44	<i>Lejeunea deplanata</i>	4,76
<i>Hyophila involuta</i>	4,98	<i>Calymperes erosum</i>	4,66
<i>Erpodium</i> sp.	4,76	<i>Bryopteris diffusa</i>	4,59
<i>Porotrichum substriatum</i>	4,4	<i>Splachnobryum obtusum</i>	4,39
Cl vs Mr	(46,77)	<i>Sematophyllum subsimplex</i>	4,33
<i>Marchantia inflexa</i>	5,06	Cl vs So	(63,23)
<i>Lejeunea flava</i>	4,99	<i>Fissidens flaccidus</i>	3,98
<i>Frullania riojaneirensis</i>	4,94	<i>Neckeropsis distichia</i>	3,72
Ch vs Mr	(66,06)	<i>Marchantia inflexa</i>	3,7
<i>Mastigolejeunea plicatiflora</i>	5,21	<i>Philonotis uncinata</i>	3,55
<i>Cyclodictyon albicans</i>	4,5	Ch vs So	(66,96)
<i>Porotrichum substriatum</i>	4,16	<i>Mastigolejeunea plicatiflora</i>	5,21
<i>Lejeunea</i> sp.3	4	<i>Fissidens prionodes</i>	5
<i>Hyophila involuta</i>	3,87	<i>Marchantia chenopoda</i>	4,71
Tv vs Mr	(45,17)	<i>Erpodium</i> sp.	4,5
<i>Fissidens dissitifolius</i>	5	<i>Porotrichum substriatum</i>	4,16
<i>Tortella alpicola</i>	4,54	<i>Neckeropsis distichia</i>	4,14
<i>Frullania cuencensis</i>	4,52	Tv vs So	(64,72)
<i>Papillaria nigrescens</i>	4,39	<i>Fabronia ciliaris</i>	5,33
<i>Pireella</i> sp.	4,26	<i>Fissidens prionodes</i>	5,03
<i>Trichosteleum fluviale</i>	3,96	<i>Marchantia chenopoda</i>	4,88

Cl vs Ov	(54,49)	<i>Philonotis uncinata</i>	4,7
<i>Marchantia inflexa</i>	4,71	<i>Neckeropsis distichia</i>	4,3
<i>Lejeunea</i> sp.3	4,64	<i>Lejeunea</i> sp.3	4,23
<i>Frullania riojaneirensis</i>	4,59	Mr vs So	(63,96)
<i>Thuidium tomentosum</i>	3,92	<i>Fissidens flaccidus</i>	4,66
Ch vs Ov	(65,46)	<i>Neckeropsis distichia</i>	4,35
<i>Mastigolejeunea plicatiflora</i>	5,86	<i>Lejeunea</i> sp.3	4,29
<i>Cyclodictyon albicans</i>	5,06	<i>Lejeunea</i> sp.4	3,8
<i>Thuidium tomentosum</i>	4,54	<i>Dolotortula mnifolia</i>	3,67
<i>Lejeunea</i> sp.3	4,49	Ov vs So	(62,91)
Tv y Ov	(45,26)	<i>Marchantia chenopoda</i>	5,53
<i>Fabronia ciliaris</i>	5,72	<i>Fissidens flaccidus</i>	5,21
<i>Porotrichodendron lindigii</i>	5,69	<i>Neckeropsis distichia</i>	4,86
<i>Papillaria nigrescens</i>	5,33	<i>Erpodium</i> sp.	4,79
<i>Dolotortula mnifolia</i>	5,26	<i>Splachnobryum obtusum</i>	4,64
<i>Fissidens dissitifolius</i>	5,19	<i>Lejeunea</i> sp.4	4,24
<i>Fissidens zollingeri</i>	5,16	<i>Porotrichodendron lindigii</i>	4,04
<i>Calymperes erosum</i>	4,98	<i>Lejeunea flava</i>	4,02

En relación con los análisis de distinción taxonómica promedio, los resultados coinciden en gran parte con el patrón observado con los índices ecológicos (0D , 1D y 2D). Las localidades con mayor distinción taxonómica fueron Colosó y Morroa (Tabla 3). Siendo Colosó el de mayor amplitud taxonómica (mayor pertenencia de las especies a diferentes géneros, familias y órdenes). Un resultado importante es que Ovejas, a pesar de ser unas de las localidades con menor diversidad (ecológica), obtuvo una mayor distinción taxonómica promedio en comparación con Toluviejo, Chalán y San Onofre; además la Δ^+ obtenida en Chalán es contrastante en comparación a los datos en diversidad (Tabla 3).

Tabla 3. Distinción y variación taxonómica de briófitos en los sitios de muestreos en los Montes de María-Sucre. S= riqueza de especies, Δ^+ =distinción taxonómica promedio, Λ^+ = variación de la distinción taxonómica.

Sitios de muestreo	S	Δ^+	Λ^+
Colosó	38	85,38	234,93
Chalán	26	83,12	410,08
Toluviejo	27	83,42	339,55
Morroa	32	84,73	298,28
Ovejas	25	84,40	317,09
San Onofre	26	83,14	500,92

La gráfica de Δ^+ , muestra que los valores se ubicaron dentro de los contornos probabilísticos de la distribución esperada. Los valores de Colosó, Morroa y Ovejas se encontraron cercanos a la media estimada, aunque, los valores de Toluviejo, Chalán y San Onofre se ubicaron por debajo del límite inferior de confianza y distantes de la media esperada, a consecuencia de la baja complejidad taxonómica (Fig. 15A).

En cuanto a la variación de la distinción taxonómica, el valor más alto lo alcanzaron San Onofre y Chalán quienes se ubicaron por encima del promedio esperado, a diferencia de las demás localidades (Tabla 3; Fig. 15B). Hay que mencionar además, que los datos se localizaron dentro de los contornos probabilísticos y por debajo de la media esperada, excepto Colosó que se ubicó fuera del rango probabilístico, al presentar la menor variabilidad en su estructura taxonómica (Fig. 15B).

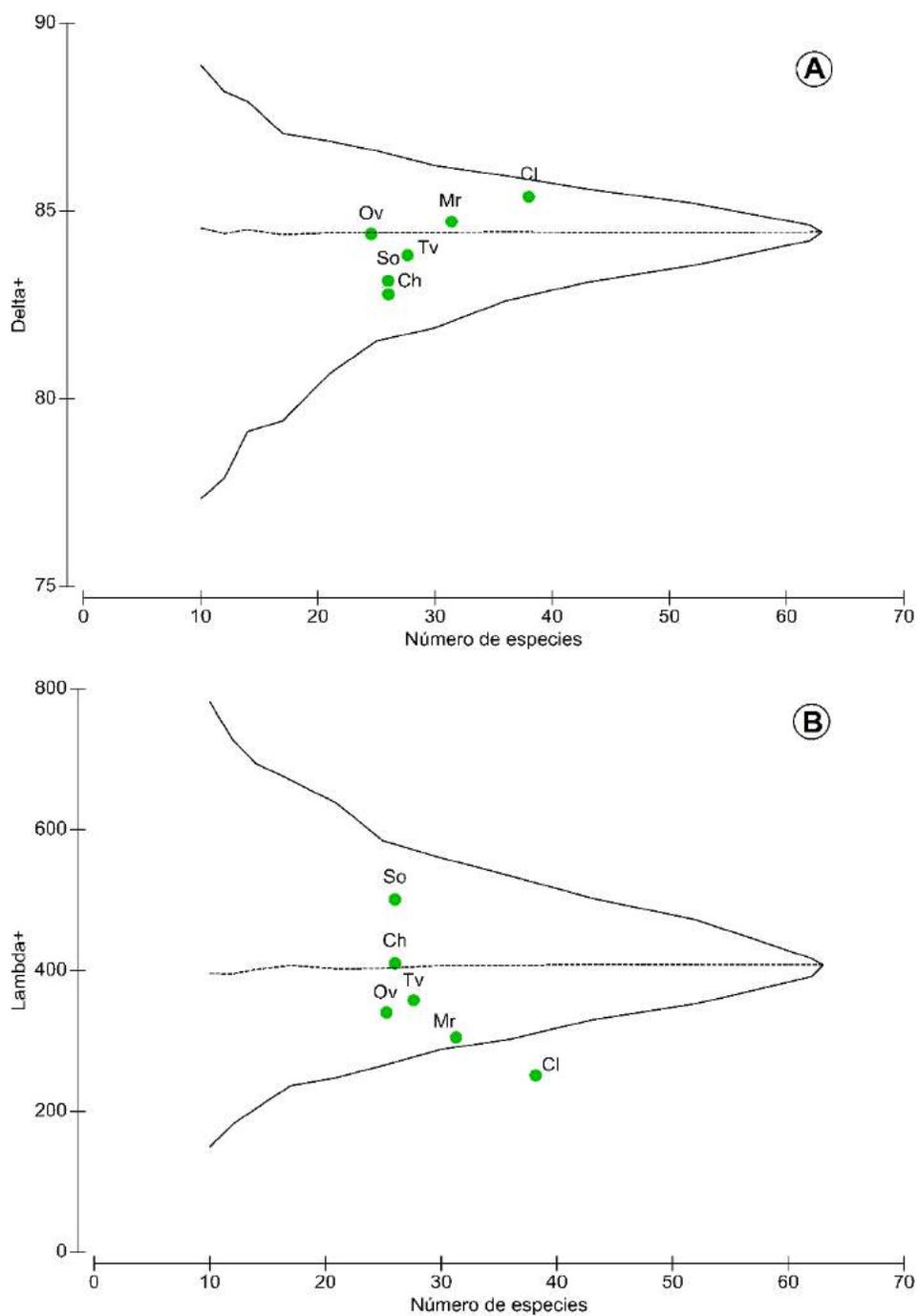


Figura 15. Distinción taxonómica promedio (A) y variación taxonómica (B) de briófitos en las localidades de muestreo en los Montes de María-Sucre. La línea horizontal segmentada representa la media esperada y la línea continua representa los límites de confianza (95%). Los puntos simbolizan los valores observados para cada sitio. Convenciones: Cl = Colosó, Ch = Chalán, Tv = Tolviejo, Mr = Morroa, Ov = Ovejas y So = San Onofre.

En cuanto a líquenes, los resultados de diversidad alfa fueron muy similares al patrón observado en briófitos, dado que se obtuvo una mayor riqueza (0D) y abundancia (1D y 2D) en Colosó y Morroa (Fig. 16). Sin embargo, el comportamiento de la diversidad (1D y 2D) fue diferente para las demás localidades, puesto que Ovejas fue la tercera localidad más diversa después de Morroa y en orden descendiente le siguieron Toluviejo y San Onofre. En último lugar, se ubicó Chalán dado que la diversidad es la menor con un 18% en comparación con Colosó (Fig. 16).

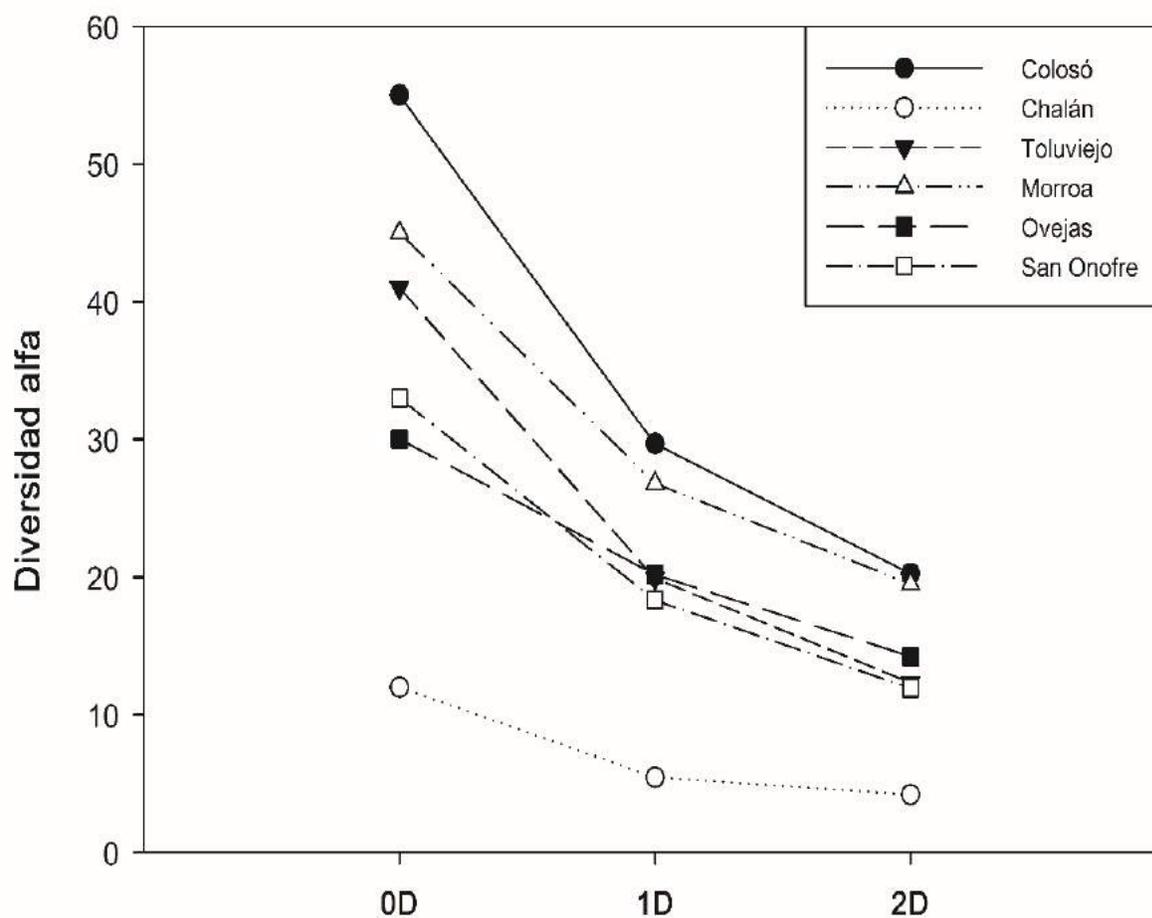


Figura 16. Diversidad de líquenes (0D , 1D y 2D) en los sitios de muestreos en los Montes de María-Sucre.

En diversidad beta, se obtuvieron porcentajes menores de similitud al 40% (coeficiente de similitud de Bray-Curtis) y la formación de ensamblajes o agrupaciones independientes. El MDS y el clúster muestran de la misma manera estas agrupaciones: en el clado uno se agrupan Morroa-Colosó-Toluviejo y en el clado dos Chalán-Ovejas; sólo San Onofre se observa a una gran distancia (menor similitud) con respecto a estas agrupaciones (Figs. 17-18). En general, ambos índices muestran un alto grado de similitud siendo mayor en el clado uno, mientras que San Onofre se mostró como la localidad más disímil y sin asociaciones significativas.

En el caso del análisis el ANOSIM se corroboró la formación de los ensamblajes o grupos ($R_{\text{global}} = 1$) y no detectó diferencias significativas en la estructura de la comunidad entre localidades de muestreo ($p = 0,001$). Por otra parte, en la Tabla 4 se muestran los resultados de los análisis SIMPER, en donde *C. linkii*, *G. subserpentina*, *P. austrosinense*, *P. mesotropum*, *P. tinctorum*, *C. melanocheloides*, *D. picta*, *R. hypodectodes* y *R. usnea*, fueron las especies con mayor aporte a la similitud de los grupos. Además, se aprecian los porcentajes de disimilitud entre grupos de localidades, los cuales oscilan de 60,69 % para los grupos menos disímiles (p. ej. Tv-Mr) y 95,46% para los más disímiles (Tv-Ov).

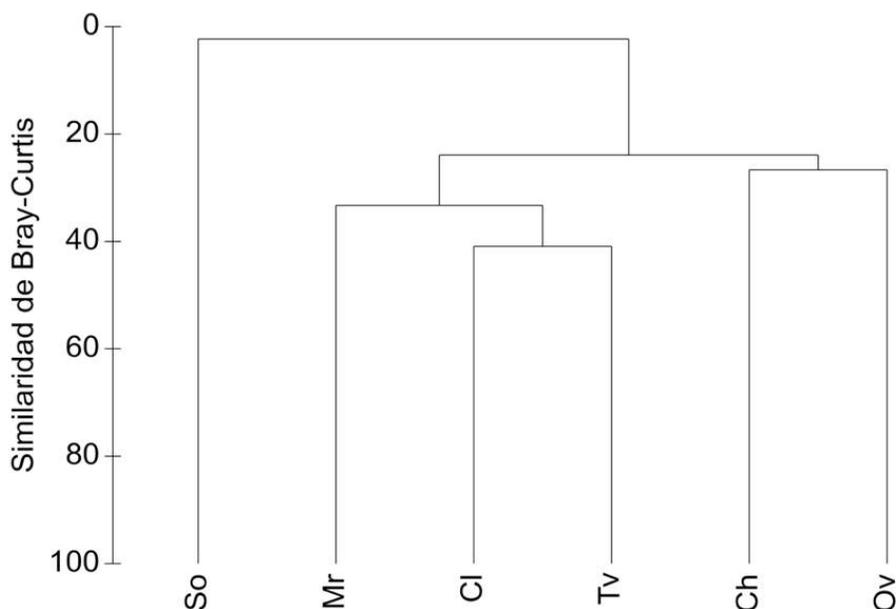


Figura 17. Dendrograma de clasificación (cluster) de líquenes basado en la matriz de similitud de Bray-Curtis entre localidades de muestreos en los Montes de María-Sucre. Convenciones: Cl = Colosó, Ch = Chalán, Tv = Tolviejo, Mr = Morroa, Ov = Ovejas y So = San Onofre.

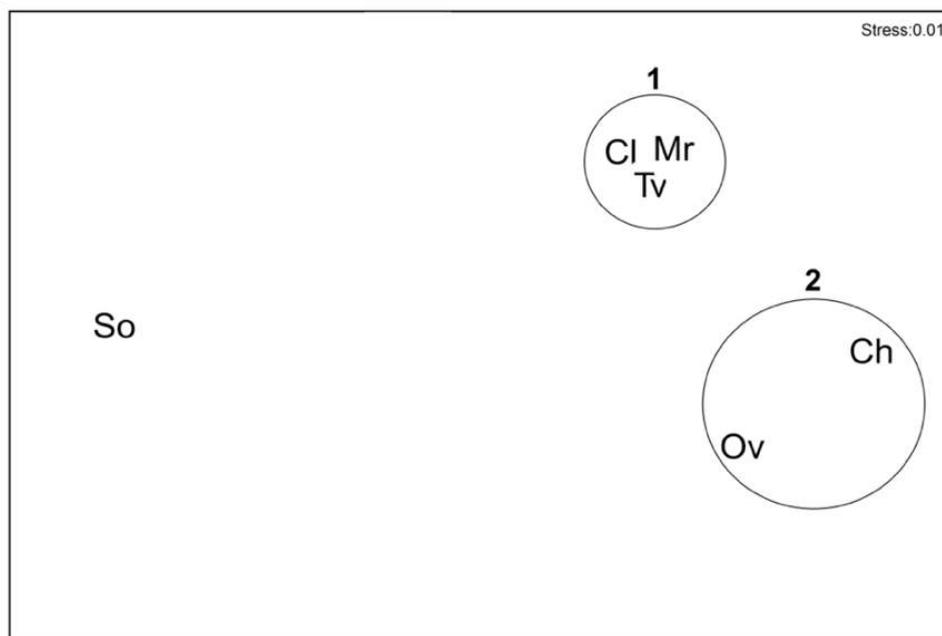


Figura 18. Ordenación multidimensional (MDS) de líquenes basado en la matriz de similitud de Bray-Curtis entre localidades de muestreos en los Montes de María-Sucre. Convenciones: Cl = Colosó, Ch =

Chalán, Tv = Toluviéjo, Mr = Morroa, Ov = Ovejas y So = San Onofre. Las distancias representan los rangos de las similitudes entre las localidades en dos dimensiones y los números las agrupaciones.

Tabla 4. Resultados obtenidos con el análisis SIMPER. Se presentan los porcentajes de disimilitud (en paréntesis) y porcentajes de contribución (% contrib.) de las especies liquénicas que más contribuyen a los ensambles entre localidades en los Montes de María-Sucre. Convenciones: Cl = Colosó, Ch = Chalán, Tv = Toluviéjo, Mr = Morroa, Ov = Ovejas y So = San Onofre.

Especies	% contrib.	Especies	% contrib.
Cl vs CH	(80,94)	<i>Dirinaria picta</i>	7,04
<i>Graphis subserpentina</i>	8,77	Tv vs Ov	(95,46)
<i>Coenogonium linkii</i>	8,62	<i>Parmotrema tinctorum</i>	12,15
<i>Cresponea melanocheloides</i>	6,21	<i>Coenogonium linkii</i>	10,07
<i>Parmotrema mesotropum</i>	4,96	<i>Parmotrema cristiferum</i>	7,16
Cl vs Tv	(76,00)	<i>Parmotrema mesotropum</i>	6,63
<i>Parmotrema tinctorum</i>	16,78	<i>Dirinaria picta</i>	5,94
<i>Parmotrema mesotropum</i>	11,15	Mr vs Ov	(77,04)
<i>Graphis subserpentina</i>	9,99	<i>Ramalina usnea</i>	11,11
<i>Coenogonium linkii</i>	7,11	<i>Parmotrema tinctorum</i>	8,28
<i>Dirinaria picta</i>	4,98	<i>Parmotrema mesotropum</i>	6,82
Ch vs Tv	(82,93)	<i>Parmotrema cristiferum</i>	6,64
<i>Parmotrema tinctorum</i>	17,24	<i>Dirinaria picta</i>	5,51
<i>Coenogonium linkii</i>	14,77	<i>Ramalina hypodectodes</i>	4,94
<i>Parmotrema austrosinense</i>	7,36	Cl vs So	(71,49)
<i>Cresponea melanocheloides</i>	6,18	<i>Graphis subserpentina</i>	12,96
<i>Parmotrema mesotropum</i>	4,8	<i>Coenogonium linkii</i>	9,06
Cl vs Mr	(73,44)	<i>Parmotrema austrosinense</i>	5,7
<i>Ramalina usnea</i>	14,37	<i>Dirinaria picta</i>	5,31
<i>Ramalina hypodectodes</i>	11,71	<i>Herpothallon</i> sp2.	4,99
<i>Parmotrema mesotropum</i>	8,82	Ch vs So	(72,28)
<i>Parmotrema tinctorum</i>	8,1	<i>Cresponea melanocheloides</i>	8,56
<i>Graphis subserpentina</i>	5,85	<i>Ramalina hypodectodes</i>	7,1
Ch vs Mr	(68,55)	<i>Parmotrema mesotropum</i>	6,83
<i>Ramalina usnea</i>	14,26	<i>Opegrapha</i> sp3.	4,62
<i>Parmotrema tinctorum</i>	10,59	Tv vs So	(85,04)
<i>Ramalina hypodectodes</i>	8,59	<i>Parmotrema tinctorum</i>	20,26

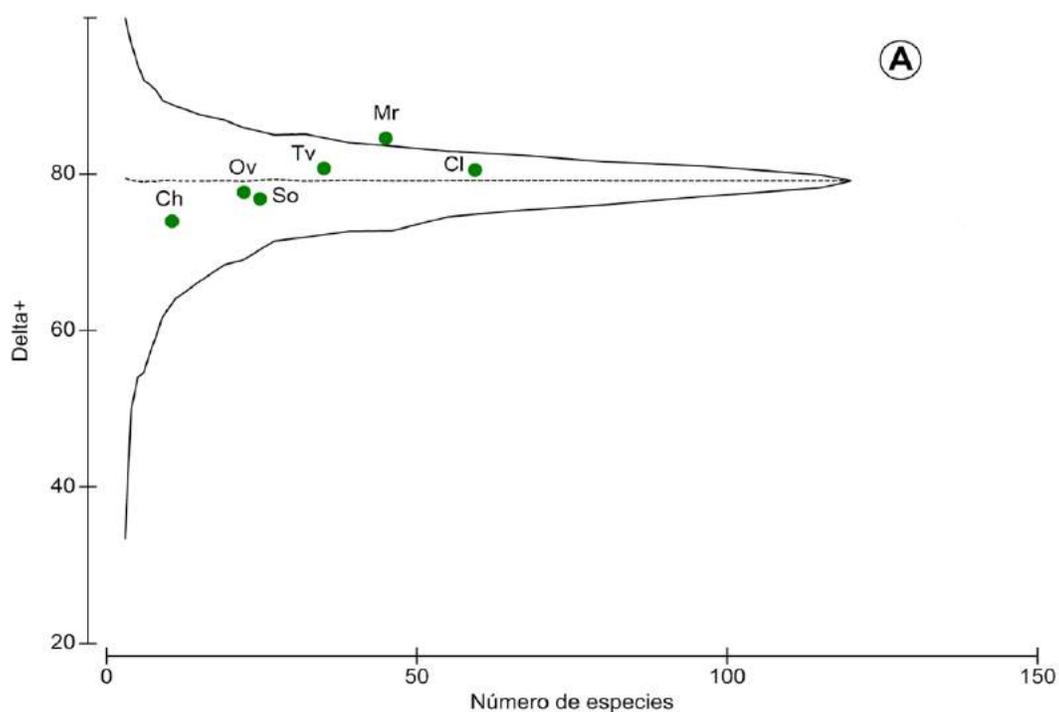
<i>Parmotrema austrosinense</i>	5,23	<i>Coenogonium linkii</i>	15,74
<i>Parmotrema mesotropum</i>	4,96	<i>Parmotrema mesotropum</i>	12,46
<i>Coenogonium linkii</i>	4,39	<i>Parmotrema austrosinense</i>	9,54
Tv vs Mr	(60,69)	<i>Opegrapha robusta</i>	5,05
<i>Ramalina hypodectodes</i>	13,18	Mr vs So	(86,97)
<i>Coenogonium linkii</i>	9,61	<i>Ramalina usnea</i>	14,08
<i>Parmotrema tinctorum</i>	4,75	<i>Ramalina hypodectodes</i>	12,23
Cl vs Ov	(78,27)	<i>Parmotrema tinctorum</i>	8,89
<i>Parmotrema cristiferum</i>	8,61	<i>Parmotrema mesotropum</i>	8,64
<i>Graphis subserpentina</i>	7,14	<i>Parmotrema austrosinense</i>	5,02
<i>Coenogonium linkii</i>	7,02	Ov vs So	(81,86)
<i>Ramalina hypodectodes</i>	5,33	<i>Parmotrema cristiferum</i>	9,65
Ch vs Ov	(72,26)	<i>Dirinaria picta</i>	7,3
<i>Parmotrema cristiferum</i>	8,99	<i>Ramalina hypodectodes</i>	6,84
<i>Cresponia melanocheloides</i>	4,96	<i>Pyrenula anomala</i>	4,91

Acercas de la distinción taxonómica (Δ^+), los resultados fueron mayores en Colosó, Morroa y Toluviejo (Tabla 5), lo que refleja un mayor número de especies pertenecientes a diferentes géneros y familias (mayor heterogeneidad taxonómica) sobre estas localidades, siendo mayor en Morroa. Mientras que, los valores de Ovejas y San Onofre fueron muy similares, y en Chalán se observó el valor más bajo, debido a la poca relación taxonómica de las especies. La representación gráfica de Δ^+ (Fig. 19A), muestra que los datos se ubicaron dentro del rango de probabilidad esperado, menos Morroa que a pesar de tener el mayor valor de distinción, está fuera del rango, aunque por encima de la media esperada. Es así como, la variación de la distinción (Δ^+) fue mayor en Chalán en continuidad de San Onofre y Ovejas (Tabla 5), quienes se ubicaron muy cerca de la media esperada (Fig. 19B), a diferencia de las demás localidades (Morroa, Toluviejo y Colosó).

Tabla 5. Distinción y variación taxonómica de líquenes en los puntos de muestreo en los Montes de María-Sucre. S= riqueza, Δ^+ = distinción taxonómica promedio, Λ^+ = variación de la distinción taxonómica.

Sitios de muestreo	S	Δ^+	Λ^+
Colosó	55	81,21	497,02
Chalán	13	73,56	573,31
Toluviejo	41	80,73	492,15
Morroa	45	84,59	444,02
Ovejas	30	78,97	537,88
San Onofre	32	78,75	572,73

Por lo tanto, en estas localidades las especies pertenecen a pocos rangos taxonómicos superiores y se encuentran estrechamente relacionadas (del mismo género, familia y orden). Hay que mencionar además, que los datos se localizaron dentro de los contornos probabilísticos y por debajo de la media esperada, a excepción de Morroa que se ubicó por fuera de los límites, por presentar la menor variabilidad en su estructura taxonómica (Fig. 19B).



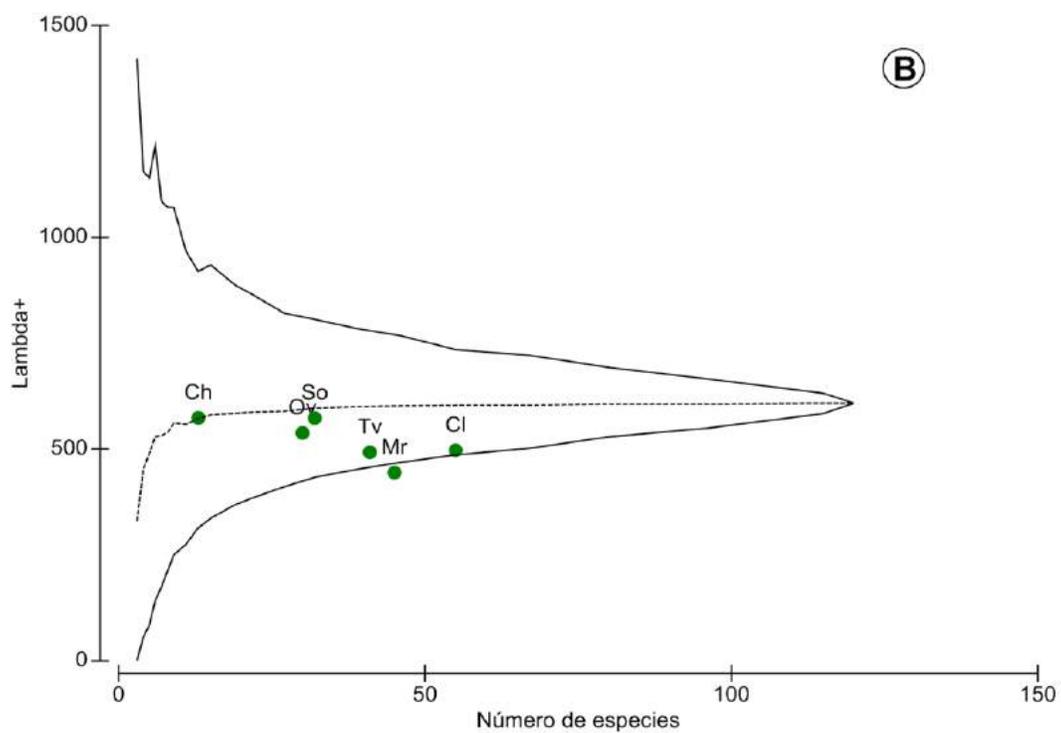


Figura 19. Distinción (A) y variación (B) de líquenes en los sitios de muestreo. La línea horizontal representa la media esperada y la línea continua representa el rango probabilísticos (95%). Los puntos simbolizan los valores observados para cada sitio. Convenciones: Cl = Colosó, Ch = Chalán, Tv = Toluviejo, Mr = Morroa, Ov = Ovejas y So = San Onofre.

6. DISCUSIÓN

Los resultados muestran, que las comunidades de briófitos y líquenes no son homogéneas en su riqueza y abundancia (diversidad alfa) entre sitios de muestreos; los ensamblajes se caracterizaron por presentar pocas especies dominantes, un grupo de especies con abundancias intermedias y un número particular de especies raras. No obstante, el recambio de especies (diversidad beta) fue diferente entre localidades, con tendencia a ser muy similares (menor recambio de especies) para los briófitos, pero disímiles (altas tasas de recambio) para los líquenes.

Estos resultados indican que, aunque se trata de sitios dentro de una misma región, el área de estudio es muy heterogénea en sus condiciones ambientales y ecológicas, las cuales parecen generar una importante diversidad de ensamblajes de briófitos y líquenes. En otras palabras, ciertas condiciones al interior de cada punto o hábitat pueden favorecer o no ciertas especies, dando lugar a ensamblajes delimitados para cada localidad y asociaciones de especies compartidas entre localidades (Gimingham y Birse, 1957).

Entre localidades de muestreo, el análisis de diversidad (alfa) reveló que Colosó y Morroa, fueron las más diversas en comparación con las otras localidades. Los valores entre la diversidad 0D , 1D y 2D presentaron variaciones significativas, esto indica que la mayoría de las especies disponen de abundancias intermedias y altas; por lo tanto, las comunidades son más equitativas.

El patrón de dicha diversidad se puede explicar por diferentes razones; por un lado, están las diferencias locales con respecto a las variaciones ambientales como la hidrología, cobertura vegetal, suelo, agua y disponibilidad de luz, las cuales son factores ambientales que varían entre localidades. Por ejemplo, Colosó posee siete microcuencas como resultado de la filtración de aguas subterráneas (EOT municipio de Colosó, 2009; Anexo 3), permitiendo que la oferta hídrica siempre permanezca sobre estas zonas, y proporcionando un nicho para la colonización de estos organismos; características que también podrían estar compartidas con Morroa, ya que el recurso hídrico se mantiene a partir de los mantos acuíferos que existen sobre esta zona (Promontes, 2003). Empero, este factor (agua) no es constante para las demás zonas y su duración es muy corta debido a las condiciones meteorológicas, lo cual determina las especies que pueden sobrevivir a hidroperíodos largos o cortos. También, están las colinas y montañas (Serranía de Coraza) que junto a los bancos de nieblas (que se dan en horas de la mañana y al atardecer, debido al efecto lluvia generado por la humedad proveniente del golfo) (García *et al.* 2016) (Anexos 1 y 5), aumentan la concentración de humedad, incrementando así, la oferta de agua necesaria para el crecimiento de especies más exigentes ecológicamente como, *Anomobryum conicum*, *Caudalejeunea lehmaniana*, *Dolotortula mnifolia*, *Fissidens pellucidus*, *Lejeunea deplanata*, *Leucomium strumosum*, *Sematophyllum insularum*, *Trichosteleum papillosum*, *Leptogium cyanescens*, *Leptogium marginellum*, *Leptogium isidiosellum*, entre otras, las cuales solo fueron halladas, en localidades donde la humedad y la precipitación fueron mayores.

También la deforestación es otro factor que puede afectar la diversidad de especies como fue observado en Chalán y San Onofre (Anexo 4), en primer lugar por la reducción de la

sombra, segundo la disminución de la humedad y tercero, muchas angiospermas sirven como forófitos. No obstante, la imposibilidad de ciertas especies para habitar un nicho, puede permitir el crecimiento de otros grupos que ostentan distintos niveles de tolerancia a las perturbaciones ambientales que se dan sobre estas localidades. Lo anterior, podría explicar la baja diversidad observada de estos grupos en San Onofre y Chalán.

El análisis de ordenación (MDS) y el de clasificación (cluster) mostraron la formación de grupos bien definidos tanto para briófitos y líquenes (Figs. 13-14; 17-18) y estos fueron soportados por los análisis ANOSIM ($R = 1$, $p = 0,001$) y SIMPER. No obstante, el MDS muestra mejor la similitud o disimilitud y agrupa próximamente las localidades con valores altos de similitud (menor recambio de especies). Asimismo, el MDS permite identificar a San Onofre como la localidad con los menores valores de similitud para ambos taxas. Las características ambientales similares entre los hábitat, parecen tener un rol importante en estas similitudes; por ejemplo, la semejanza de Toluviejo-Colosó, puede estar relacionada por la continuidad de sus bosques, ya que ambos pertenecen a la reserva forestal. En el caso de Morroa-Ovejas su similitud puede ser el reflejo de algún tipo de conexión en el pasado, durante la formación de los Montes de María o antes de los procesos antrópicos.

Los índices taxonómicos (Δ^+ y Λ^+), indican que Colosó y Morroa, son los sitios de mayor distinción y menor variación en la diversidad taxonómica en estos organismos, de manera que los ensamblajes están compuestos por un mayor número de géneros y familias, que están menos relacionados filogenéticamente entre sí (Figs. 15-19). Es decir, que las variables abióticas como mayor precipitación, humedad relativa y variables bióticas como mayor cobertura de la

vegetación, han generado el nicho apropiado para que coexistan un mayor número de especies, más exigentes y menos tolerantes a la sequía de lo esperado por azar en estas localidades.

Por otra parte, los valores de $\Delta+$ entre Ovejas y Toluviejo, fueron muy similares, tanto en briófitos como en líquenes (Tabla 3-5), aunque la $\Lambda+$ fue contrastante, en Toluviejo hubo mayor variación taxonómica de briófitos, lo que indica que en Ovejas la mayoría de las especies pertenecen a más categorías taxonómicas y por tanto las especies están menos relacionadas (mayor heterogeneidad taxonómica); de manera que hacia Toluviejo, se incrementa la probabilidad de encontrar briófitos más emparentados (del géneros o familias). En cambio para los líquenes, Ovejas obtuvo mayor variación, por tanto su estructura taxonómica es menos diversa y sus especies están más relacionadas entre sí (filogenéticamente más similares); es decir, que las especies líquénicas encontradas en Ovejas pertenecen a un menor número de géneros y familias en comparación con Toluviejo.

Bajo el contexto anterior, las localidades analizadas con altos valores de distinción taxonómica promedio (como Colosó y Morroa), tienen mayor número de especies pertenecientes a distintos taxones superiores (Clarke y Warwick, 2001b). Por tanto, se podría sugerir que las condiciones ambientales (p. ej. hidrología, densa cobertura vegetal, suelo, disponibilidad de luz y humedad ambiental) presentes en Colosó, Morroa, Ovejas y Toluviejo permiten mayor variabilidad y diversidad taxonómica de estos grupos para el área de estudio.

En relación con San Onofre y Chalán, la baja diversidad taxonómica encontrada, reflejó la presencia de condiciones ambientales desfavorables y la distribución similar de las especies en

las categorías taxonómicas (poca amplitud taxonómica), ocasionada posiblemente por la intervención antrópica y el deterioro progresivo del ambiente. En este sentido, Warwick y Clarke (1998) afirman que cuando un área ostenta alteraciones ambientales, las especies se encuentran muy relacionadas (pertenecientes al mismo género o familia) y en consecuencia los hábitats poseen bajos valores de distinción.

En general, los índices taxonómicos coincidieron con los índices ecológicos, ya que el comportamiento de la Δ^+ y Λ^+ permite sugerir que la diversidad taxonómica de estos taxa (briófitos y líquenes) se ve más afectada por las condiciones ambientales que por factores antropogénicos. En otros términos, las condiciones ambientales actúan como un filtro ambiental que define estructuralmente los mecanismos de ensamblajes en el área de estudio. Sin embargo, la deforestación y sus causas, son factores que ocasionan fuertes alteraciones en la calidad del hábitat y condiciones ambientales que modifican los ensamblajes de briófitos y líquenes en áreas boscosas de la subregión Montes de María

7. CONCLUSIONES

- El presente estudio permite aportar información al conocimiento de la biota briológica y líquénica de la subregión Montes de María, determinando y analizando la diversidad (ecológica y taxonómica) de especies, así como el registro total de 42 familias, 75 géneros y 180 especies. De éstas, 114 son nuevos registros para el departamento de Sucre y 30 para Colombia.
- Las variaciones microambientales del hábitat, son las que determinan los patrones estructurales de las comunidades de briófitos y líquenes. Sin embargo, se destaca que el constante reemplazo y modificación de las áreas boscosas, provocan una acelerada alteración de los hábitats y la fragmentación de los recursos. En tal sentido, se considera que las condiciones de perturbación y variaciones microambientales (precipitación, humedad relativa, temperatura, entre otras) en las que se encuentran los fragmentos de bosque en la subregión Montes de María, son determinantes en la estructuración de los ensamblajes de estos taxa.
- En términos de riqueza, las familias Lejeuneaceae, Sematophyllaceae, Fissidentaceae, Pottiaceae, y Neckeraceae (briófitos) fueron las familias más dominantes. Por su parte, en líquenes Graphidaceae, Roccellaceae, Malmideaceae, Physciaceae, Trypetheliaceae, Parmeliaceae y Thelotremaaceae son las más representativas. En géneros (briófitos y líquenes), los de mayor riqueza pertenecen a las familias más importantes, como en el caso de *Lejeunea*, *Fissidens*, *Sematophyllum*, *Neckeropsis*, *Trichosteleum*, *Graphis*, *Malmidea*, *Opegrapha*, *Phaeographis*, *Parmotrema*, *Herpothallon*, *Pyrenula*, *Ramalina* y *Trypethelium*.

- Las comparaciones florísticas permiten establecer una clara variación entre las abundancias y frecuencias de las especies halladas, siendo *Calymperes erosum*, *Chryso-hyphnum diminutivum*, *Fissidens dissitifolius*, *Hyophila involuta*, *Frullania cuencensis*, *Lejeunea flava*, *Neckeropsis undulata*, *Pelekium involvens* y *Thuidium tomentosum* los taxa más frecuentes y abundantes. Por contraste, *Caudalejeunea lehmaniana*, *Bryopteris diffusa*, *Blepharolejeunea aff. incongrua*, *Ceratolejeunea aff. confusa*, *Fissidens pellucidus*, *Lejeunea deplanata*, *Plagiochila fuscolutea*, *Sematophyllum insularum*, *Sematophyllum subpinnatum*, *Sematophyllum subsimplex*, *Trichosteleum papillosum*, *Herpothallon rubromaculatum*, *Leptogium marginellum*, *Diorygma poitaei*, *Ramalina hypodectodes*, *Ramalina usnea*, *Trypethelium columbianum*, *Bathelium degenerans*, *Malmidea rhodopsis*, *Malmidea badimoides*, *Lecanora leprosa*, *Sarcographa tricola* y *Sarcographa labyrinthica* fueron menos frecuentes y de coberturas muy reducidas. Estas especies, podrían considerarse nuevas en la colonización de este tipo de bosque, sin embargo, podrían ser invasoras y/o oportunistas.

- Morroa y Ovejas, representa un área que debería de ser considerada prioritaria para la conservación por su diversidad taxonómica y la presencia de especies raras y exclusivas (*Trichosteleum papillosum*, *Sematophyllum swartzii*, *Bryopteris diffusa*, *Targionia hypophylla*, *Arthonia* sp., *Diorygma sipmanii*, *Graphis bifera*, *Graphis copelandii*, *Trypethelium tropicum*, *Sporopodium leprieurii*, *Pyrenula aspistea*, *Pyrenula mamillana*, *Pyrenula anomala*, *Physcia atrostriata*, *Pertusaria velata*, *Parmotrema cristiferum*, *Megalospora tuberculosa*, *Phaeographis deightonii*, *Graphis marginifera* y *Graphis daintriensis*).

8. RECOMENDACIONES

- Se requiere, ampliar la información ecológica a través de la toma de variables ambientales que permitan establecer su influencia en los ensamblajes de briófitos y líquenes en los Montes de María.
- Es imprescindible intensificar los estudios sobre esta región, con el fin de generar medidas de protección y tomar decisiones en la designación de áreas prioritarias para la conservación, ya que no toda la cobertura boscosa del área de estudio se encuentra totalmente protegida.
- Es importante promover la recuperación de los fragmentos de bosques que todavía se encuentren en el área de estudio, así como crear corredores para el movimiento de las especies entre fragmentos y de esta forma garantizar la protección de las especies que se distribuyen en estas áreas.
- Se hace necesario la creación de programas para el monitoreo de la diversidad biológica, como una herramienta que nos permita determinar las posibles variaciones de las comunidades de briófitos, líquenes y otros organismos, en relación a las condiciones naturales y perturbaciones antropogénicas.
- Este trabajo puede servir de base para la formulación de nuevas estrategias para la protección y conservación de las áreas boscosas que se distribuyen en la subregión Montes de María.

9. REFERENCIAS

- Aguilera, M. (2005). *La economía del departamento de Sucre: Ganadería y sector público* (63). Documentos de trabajo sobre economía regional. Banco de la República, Bogotá.
- Aguilera, M. (2013). Montes de María: Una subregión de economía campesina y empresarial. *Documentos de trabajo sobre economía regional. Banco de la República*, 195 (1-93).
- Aguirre, A., y Rangel, O. (2007). Amenazas a la conservación de las especies de musgos y líquenes en Colombia-una aproximación inicial-. *Caldasia*, 29(2), 235-262.
- Aguirre, J. (2008a). Catálogo de los líquenes de Colombia. En O. Rangel-Ch (Ed.), *Colombia Diversidad Biótica VI: riqueza y diversidad de musgos y líquenes de Colombia* (pp. 401-547), Bogotá.
- Aguirre, J. (2008b). Diversidad y riqueza de los líquenes en la región natural Andina o Sistema Cordillerano. En O. Rangel-Ch (Ed.), *Colombia Diversidad Biótica VI: riqueza y diversidad de musgos y líquenes de Colombia* (pp. 337-382), Bogotá.
- Aguirre, J. (2008c). La Amazonía. En O. Rangel-Ch (Ed.), *Colombia Diversidad Biótica VI: riqueza y diversidad de musgos y líquenes de Colombia* (pp. 85-87), Bogotá.
- Aguirre, J., y Avendaño, K. (2008a). Líquenes de la región Caribe. En O. Rangel-Ch (Ed.), *Colombia Diversidad Biótica VI: riqueza y diversidad de musgos y líquenes de Colombia*. (pp. 383-399), Bogotá.
- Aguirre, J., y Avendaño, K. (2008b). Musgos en la región Caribe. En O. Rangel-Ch (Ed.), *Colombia Diversidad Biótica VI: riqueza y diversidad de musgos y líquenes de Colombia* (pp. 55-59), Bogotá.

- Aguirre, J., y Ruiz, C. (2001). Composición florística de la brioflora de la Serranía del Perijá (Cesar - Colombia): distribución y ecología. *Caldasia*, 23 (1), 181-201.
- Aguirre, J., y Sipman, H. (2008a). Diversidad y riqueza de líquenes en el Chocó Biogeográfico. En O. Rangel-Ch (Ed.), *Colombia Diversidad Biótica VI: riqueza y diversidad de musgos y líquenes de Colombia* (pp. 337-382), Bogotá.
- Aguirre, J., y Sipman, H. (2008b). Líquenes del Chocó Biogeográfico. En O. Rangel-Ch (Ed.), *Colombia Diversidad Biótica VI: riqueza y diversidad de musgos y líquenes de Colombia* (pp. 393-399), Bogotá.
- Alvarado, D., y Otero, J. (2015). Distribución espacial del Bosque Seco Tropical en el Valle del Cauca, Colombia. *Acta Biologica Colombiana*, 20 (3), 141-153.
- Álvaro, W., Díaz, M., y Morales, M. (2007). Catálogo comentado de las hepáticas del Cerro de Mamapacha, municipio de Chinavita-Boyacá, Colombia. *Acta Biologica Colombiana*, 12 (1), 67-86.
- Aptroot A., Lücking R., Sipman H., Umaña L., y Chaves J. (2008). Pyrenocarpous lichens with bitunicate asci: a first assessment of the lichen biodiversity inventory in Costa Rica. Berlin, J. Cramer. 162.
- Avendaño, K., y Aguirre, J. (2007). Los musgos (Bryophyta) de la región de Santa María-Boyacá (Colombia). *Caldasia*, 29 (1), 59-71.
- Avendaño, K., y Aguirre, J. (2009a). Estudio preliminar de los líquenes de la Serranía del Perijá. En O. Rangel-Ch (Ed.), *Colombia Diversidad Biótica VIII: Media y baja montaña de la Serranía del Perijá* (pp. 223-228). Bogotá.

- Avendaño, K., y Aguirre, J. (2009b). La brioflora de la Serranía de Perijá (Cesar -Colombia). En O. Rangel-Ch (Ed.), *Colombia Diversidad Biótica VIII: Media y baja montaña de la Serranía del Perijá* (pp. 189-221). Bogotá.
- Barbosa, I., Uribe, J., y Campos, L. (2007). Las hepáticas de Santa María (Boyacá, Colombia) y alrededores. *Caldasia*, 29 (1), 39-49.
- Barreno, E., y Pérez, S. (2003). *Líquenes de la Reserva Natural Integral de Muniellos, Asturias*: Consejería de Medio Ambiente, Ordenación del Territorio e Infraestructuras del Principado de Asturias.
- Bello, P. (1997). *Musgos de Cuba*. Academia de Ciencias de Cuba: Cyanus.
- Benavides, J. (2004). *Líquenes y briofitos del área metropolitana de Bucaramanga*. Universidad Industrial de Santander, Bucaramanga.
- Bernal, R., Gradstein, R., y Celis, M. (2016). Catálogo de plantas y líquenes de Colombia. from Disponible en: <http://catalogoplantasdecolombia.unal.edu.co/>
- Boyle, B. (2013). The taxonomic name resolution service: an online tool for automated standardization of plant names. Disponible en: http://tnrs.iplantcollaborative.org/how_cite.html
- Bungartz, F., Yáñez, A., Nugra, F., y Ziemmeck, F. (2013). Guía rápida de líquenes de las Islas Galápagos. Fundación Charles Darwin. 1-89.
- Calzadilla, E., y Churchill, S. (2014). Glosario ilustrado para musgos neotropicales. La Rosa Editorial Santa Cruz de la Sierra. Santa Cruz de la Sierra, Bolivia.
- Cayuela, L., y Granzow, I. (2012). Biodiversidad y conservación de bosques neotropicales. *Ecosistemas*, 21(1-2), 1-5.
- Clarke, K., y Gorley, R. (2006). Primer v6: user manual and tutorial. *Primer-E. Plymouth, UK*.

- Clarke, K., y Warwick, R. (1995). New 'biodiversity' measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress. *Marine Ecology Progress Series*, 129, 301-305.
- Clarke, K., y Warwick, R. (2001a). *Change in marine communities: An Approach to Statistical Analysis and interpretation* (2 ed.). United Kingdom.
- Clarke, K., y Warwick, R. (2001b). A further biodiversity index applicable to species lists: variation in taxonomic distinctness. Marine Ecology Progress Series. *Marine Ecology Progress Series*, 216, 265-278.
- Cubas, P., Núñez, J., Crespo, A., y Divakar, P. (2010). Líquenes: que son y su uso como bioindicadores. *Un Documento GEMM / Proyecto de Innovación 123 - UCM*, 1-9.
- Cuervo, A., Barbosa, C., y De La Ossa, J. (1986). Aspectos ecologicos y etologicos de primates con énfasis en *Alouatta seniculus* (Cebidae), de la region de Colosó, Serrania de San Jacinto (Sucre), costa norte de Colombia. *Caldasia*, XIV, 68-70.
- Churchill, S., y Linares, E. (1995). *Prodromus Bryologiae Novo-Granatensis. Introduccion a la Flora de Musgos de Colombia* (Vol. 12): Biblioteca José Jerónimo Triana.
- Díaz, C. (2012). *Análisis florístico y fitogeográfico de la cuenca baja del cañón del río Suárez, (Santander, Colombia)*. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia.
- Dirzo, R., Young, H., Mooney, A., y Ceballos, G. (2011). *Seasonally dry tropical forests: ecology and conservation*. Washington, DC.
- EOT: Esquema de Ordenamiento Territorial Diagnostico Integral Del Territorio (2009). Municipio de Colosó, Departamento de Sucre. 1-67.
- EOT: Esquema de Ordenamiento Territorial Diagnostico Integral Del Territorio (2003). Municipio de Morroa, Departamento de Sucre. 1-67.

- Estébanez, B., Díaz, I., y Medina, R. (2011). Briófitos: una aproximación a las plantas terrestres más sencillas. *Memorias R. Soc. Esp. Hist. Nat.*, 9 (2), 19-73.
- Field, J., Clarke, K., y Warwick, R. (1982). A practical strategy for analysing multispecies distributions patterns. *Marine Ecology Progress Series*, 8, 37-52.
- Galván, S., Gómez, H., De la Ossa, J., y Fajardo, A. (2009). Biodiversidad en el área de influencia de la estación primates de Colosó, Sucre, Colombia. *Rev. Colombiana cienc. Anim.*, 1(1), 98-121.
- García, R. M., Moreno, C. E., y Bello, J. G. (2011). Renovando las medidas para evaluar la diversidad en comunidades ecológicas: El número de especies efectivas de murciélagos en el sureste de Tabasco, México. *THERYA*, 2 (3), 205-215.
- García, S., Basilio, H., Herazo, F., Mercado, J., y Morales, M. (2016). Diversidad de briófitos en los Montes de María, Colosó (Sucre, Colombia). *Colombia Forestal*, 19 (1), 41-52.
- Gil, J., y Morales, M. (2014). Estratificación vertical de briófitos epífitos encontrados en *Quercus humboldtii* (Fagaceae) de Boyacá, Colombia. *Rev. Biol. Trop*, 62 (2), 719-727.
- Gimingham, C., y Birse, E. (1957). Ecological Studies on Growth-Form in Bryophytes: I. Correlations Between Growth-Form and Habitat. *Journal of Ecology*, 45(2), 533-545.
- Goffinet, B., y Shaw, A. (2009) *Bryophyte Biology*. Cambridge University Press, United States of America.
- Gradstein, R., y Uribe, J. (2011). A synopsis of the Frullaniaceae (Marchantiophyta) from Colombia. *Caldasia*, 33(2), 367-396.
- Gradstein, S. (1991). A key to the Colombian species of holotypous Lejeuneaceae (Hepaticae). *Caldasia*, 16, 429-438.
- Gradstein, S. (1994). Lejeuneaceae: Ptychantheae, Brachiolejeuneae. *Flora neotropica*, 1-216.

- Gradstein, S. R., Churchill, S. P., y Allen, N. S. (2001). *Guide to the Bryophytes of Tropical America*: New York Botanical Garden Press Dept.
- Halffter, G. (1992). *La diversidad biológica de Iberoamérica I* (I ed.). México: Instituto de Ecología, A.C.
- Hallingbäck, T., y Hodgetts, N. (2000). *Mosses, Liverworts, and Hornworts. Status Survey and Conservation Action Plan for Bryophytes*. Switzerland and Cambridge: IUCN/SSC Bryophyte Specialist Group.
- Hawksworth, D., Iturriaga, T., y Crespo, A. (2005). Líquenes como bioindicadores inmediatos de contaminación y cambios medio-ambientales en los trópicos. *Revista Iberoamericana de Micología*, 22, 71-82.
- Herrera, M., Lücking, R., Pérez, R., Miranda, R., Sánchez, N., Barcenas, A., y Nash, T. (2013). Biodiversidad de líquenes en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 84, 1-18.
- Holdridge, L. (1967). Life zone ecology, 2nd ed. Tropical Science Center. San José, Costa Rica, 1-206.
- IAVH: Instituto Alexander von Humboldt . (1998). El Bosque seco Tropical (Bs-T) en Colombia. 1-24.
- Iwatsuki, Z. (1960). The Epiphytic Bryophyte Communities in Japan. *J Hattori Bot Lab*, 22, 159-339.
- Jost, L. (2006). Entropy and diversity. *Oikos*, 113, 363–375.
- Lou, J., y González, J. (2012). Midiendo la diversidad biológica: más allá del índice de Shannon. *Acta zoológica lilloana*, 56(1-2), 3–14.
- Lücking, R., y Rivas, E. (2008). Clave y Guía Ilustrada Para Géneros de Graphidaceae. *Glalia*, 1, 1-41.

- Lumbsch, H., y Huhndorf, S.(2007). Outline of Ascomycota – 2007. *Myconet* 13: 1- 58.
Disponible en: <http://archive.fieldmuseum.org/myconet/outline.asp>
- McCarthy, P. (2016). Lichen drawings (1991–2016). Disponible en:
<https://www.flickr.com/photos/83327151@N08/sets/72157650096871496/>
- Marulanda, L., Uribe, A., Velásquez, P., Montoya, M., Idárraga, A., López, M., y López, J. (2003). Estructura y composición de la vegetación de un fragmento de bosque seco en San Sebastián, Magdalena (Colombia). I. Composición de plantas vasculares. *Actual Biol*, 25(78), 17-30.
- Morales, A., y Sarmiento, D. (2008). Árboles del Bosque Seco Tropical (BsT) en el área del Parque Recreativo y Zoológico Piscilago- Nilo, Cundinamarca. In U. A. d. Colombia (Ed.). Bogotá, Colombia.
- Morales, T., y Moreno, E. (2010). Contribución al conocimiento de los briofitos epífilos de Venezuela. *ERNSTIA*, 20 (1), 47 - 79.
- Moreno, C., Barragán, F., Pineda, E., y Pavón, P. (2011). Reanalizando la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82, 1249-1261.
- Nieto, J. (2010). *Estructura y organización de la ictiofauna de fondos blandos del sur de sinaloa: análisis ecológico y topología de taxa*. Instituto Politécnico Nacional Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, La Paz.
- Orrego, O. (2005). Briófitos de Caldas: la reserva de Planalto. *Boletín Científico - Centro de Museos -Museo de Historia Natural.*, 9, 31-50.
- Orrego, O., y Uribe, J. (2004). Hepáticas (Marchantiophyta) del departamento del Quindío, Colombia. *Biota Colombiana*, 5(2), 209 - 216.

- Palacios, D. (2011). *Patrones latitudinales de composición y diversidad funcional de peces asociados a la pesca de camarón del Pacífico Mexicano*. Instituto Politécnico Nacional Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, La Paz.
- Parra, J., Callejas, R., y Churchill, S. (2002). Los musci (musgos) del Departamento de Antioquia. *Biota Colombiana*, 3(1), 163-192.
- Pinzón, M., y Linares, E. (2006). Diversidad de líquenes y briófitos en la región subxerofítica de la Herrera, Mosquera (Cundinamarca-Colombia). *Caldasia*, 28, 243-257.
- Pinzón, M., Linares, E., y Uribe, J. (2003). Hepáticas del Medio Caquetá (Amazonia Colombiana). *Caldasia*, 25 (2), 297-311.
- Pizano, C., y García, H. (2014). *El Bosque Seco Tropical en Colombia* (C. Pizano y H. García Eds.). Bogotá, D.C., Colombia: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH).
- Portillo, C., y Sánchez, G. (2010). Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. *Biological Conservation*, 143 144–155.
- Promontes (2003). “Programa de Desarrollo y Paz de los Montes de María -Promontes”, Bogotá: PNUD, Corporación Territorios, Universidad de Cartagena. 1-162.
- Ramírez, B., y Churchill, S. (2002). Las Briofitas del Departamento de Nariño, Colombia: I. Musgos. *Tropical Bryology* (21), 23-46.
- Ramírez, R. (2013). Riqueza y distribución de musgos en el departamento del Cauca, Colombia. *bol.cient.mus.hist.nat.*, 17(2), 17-37.
- Reese, W. (1993). *Calymperaceae*. Flora Neotropica: 1-101.

- Rodríguez, G., Banda, K., Reyes, S., y Estupiñán, A. (2012). Lista comentada de las plantas vasculares de bosques secos prioritarios para la conservación en los departamentos de Atlántico y Bolívar (Caribe colombiano). *Biota Colombiana*, 13 (2), 7-39.
- Ruiz, C. (2004). Distribución de la brioflora en el gradiente vertical (suelo-dosel) y la selectividad de habitats en Tarapacá (Amazonas, Colombia). *Tropical Bryology* (25), 81-96.
- Ruiz, A., y Aguirre, J. (2004). Las comunidades de briófitos y su relación con la vegetación fanerogámica (tipos de paisaje) en Tarapacá (Amazonas– Colombia). *Caldasia*, 26 (1), 65-78.
- Ruiz, C., y Aguirre, J. (2003). Las comunidades de briófitos y su relación con la estructura de la vegetación fanerogámica, en el gradiente altitudinal de la Serranía del Perijá (Cesar – Colombia). *Tropical Bryology* (24), 101-113.
- Ruiz, J., y Fandiño, M. (2009). Estado del bosque seco tropical e importancia relativa de su flora leñosa, islas de la Vieja Providencia y Santa Catalina, Colombia, Caribe suroccidental. . *REV. ACAD. COLOMB. CIENC.*, 33 (126), 5-15.
- Santos, G., y Aguirre, J. (2010). Los musgos de la región de las Quinchas (Magdalena Medio, Colombia). *Caldasia*, 32(2), 257-273.
- Sastre, I., Churchill, S., y Escobar, M. (1986). Catalogo de musgos del Departamento de Antioquia, Colombia. *Actualidades Biológicas*, 15(57), 77-94.
- Sharp, A., Crum, H., y Echeckel, P. (1994). *The moss flora of Mexico* (Vol. 69). Nueva York.
- Sipman, H. (1984). Lichens of the Buritica-La Cumbre transect. In T. v. d. H. P. M. Ruíz (Ed.), *La Sierra Nevada de Santa Marta (Colombia) Transecto Buritaca-La Cumbre. Estudios de Ecosistemas Tropandinos*. (Vol. 2, pp. 185-189.).

- Sipman, H. Lichen determination keys -Neotropical genera. Disponible en: <http://www.bgbm.fuberlin.de/sipman/keys/neokeyA.htm#primary>
- Soto, E., y Bolaños, A. (2010). Diversidad de líquenes cortícolas en el bosque subandino de la Finca Zíngara (Cali, Valle Del Cauca). *Revista de Ciencias*, 14, 35-44.
- Spielmann, A. (2006). Fungos liquenizados (liquens). Instituto de Botánica. Sao Paulo. Brasil. 13.
- Staiger, B. (2002). Die Flechtenfamilie Graphidaceae. Studien in Richtung einernatürlicheren Gliederung. *Bibliotheca Lichenologica*. 85:1-526.
- Uribe, J., y Aguirre, J. (1997). Clave para los géneros de hepáticas de Colombia. *Caldasia*, 19(1-2), 13-27.
- Valois, H., y Murillo, E. (2010). Musgos y hepáticas: aproximación a su conocimiento en un bosque pluvial tropical de la región chocoana, Colombia. *Bioetnia*, 7(2), 82-87pp.
- Vanderpoorten, A., y Goffinet, B. (2009). *Introduction to Bryophytes*. New York: Cambridge University Press.
- Vasco, A., Cobos, R., y Uribe, J. (2002). Las Hepáticas (Marchantiophyta) del Departamento del Chocó, Colombia. *Biota Colombiana*, 3(1), 149-162.
- Warwick, R. y Clarke, K. (1995). New 'biodiversity' measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress. *Marine Ecology Progress Series*. 129: 301-305.
- Warwick, R.M., K.R. Clarke. 1998. Taxonomic distinctness and environmental assessment. *Journal of Applied Ecology*, 35, 532-54.
- Weerakoon, G. (2015). Fascinating Lichens of Sri Lanka. Colombo, Sri Lanka: Ceylon Tea Services PLC.

Yepes, A., y Villa, J. (2010). Sucesión vegetal luego de un proceso de restauración ecológica en un fragmento de bosque seco tropical (La Pintada, Antioquia). *La Sallista de Investigación*, 7(2), 24-34.

Zander, R. (1993). *Genera of the Pottiaceae: mosses of harsh environments*. Buffalo Society of Natural Sciences.

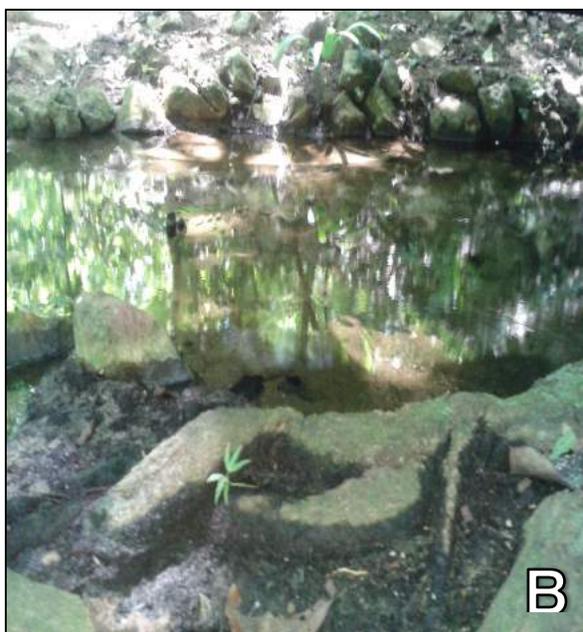
10. ANEXOS



Anexo 1. Paisaje montañoso del área de estudio. A: Tolviejo; B:Colosó.



Anexo 2. Montaña escarpada (A) y afloramientos rocosos (B: Colosó; C: Morroa).

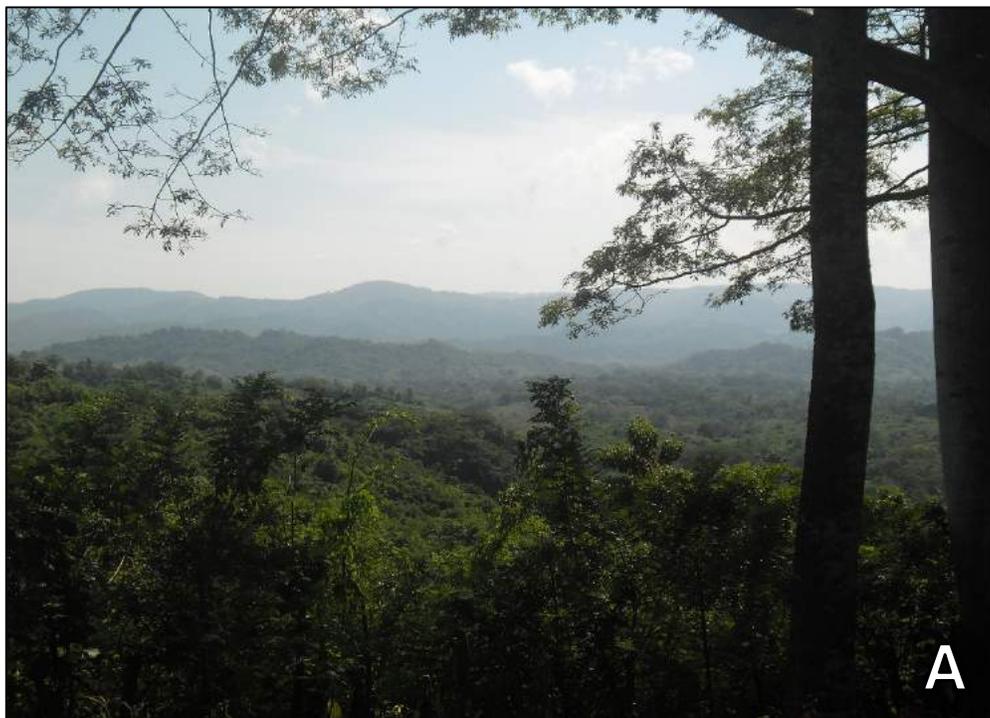


Anexo 3. Arroyo (A: Colosó) y Reservorio u ojo de agua (B: Tolviejo; C:Chalán).





Anexo 4. Actividades antrópicas observadas en el área de estudio. A: deforestación (San Onofre); B: ganadería extensiva (Morroa); C-D: intensidad agrícola (Colosó-Toluviéjo).



Anexo 5. Bancos de nieblas durante el amanecer. A: San Onofre; B: Chalán.



Anexo 6. Forma de uso de la plantilla.