


<https://doi.org/10.15517/rev.biol.trop..v71i1.53584>

Estructura de las comunidades de briófitos en los complejos de páramos de Boyacá-Colombia

Diego A. Moreno-Gaona^{1*};  <https://orcid.org/0000-0002-9783-3564>

María E. Morales-Puentes^{1, 2};  <https://orcid.org/0000-0002-5332-9956>

Jorge E. Gil-Novoa³;  <https://orcid.org/0000-0003-4695-2683>

Jorge D. Mercado-Gómez⁴;  <https://orcid.org/0000-0002-4619-0028>

1. Maestría en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias, Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, Grupo Sistemática Biológica, Herbario UPTC, Tunja, Boyacá, Colombia; diego.moreno@uptc.edu.co (*Correspondencia)
2. Grupo Sistemática Biológica, Herbario UPTC, Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, Tunja, Boyacá Colombia; maria.morales@uptc.edu.co
3. Bolsista CAPES, Escola Nacional de Botânica Tropical, Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Brasil; jorge.gil@uptc.edu.co
4. Grupo Evolución y Sistemática Tropical, Departamento de Biología y Química, Universidad de Sucre, Sincelejo, Colombia; jorge.mercado@unisucra.edu.co

Recibido 10-I-2023. Corregido 13-III-2023. Aceptado 08-VIII-2023.

ABSTRACT

Structure of bryophyte communities in the paramo complexes of Boyacá-Colombia

Introduction: The Boyacá paramos cover 18.3 % of the Colombian surface, and are diverse in flora and fauna, moreover, have a high temperature, topography, and habitats, which allow these ecosystems to be centers of diversity in the Neotropics, and therefore they harbor a high diversity of bryophytes.

Objectives: Analyze the structure and composition of the bryophyte communities of the paramos in the Boyacá complexes.

Methods: Using literature, databases and herbariums records, the floristic composition, and the completeness of the sampling for the paramo and substrate complexes was evaluated.

Results: We analyzed 5 132 specimens, with 343 species of mosses being the most diverse group, 256 liverworts and two hornworts. The sampling completeness analysis is 98 % representative. In addition, we found that the preference of substrates is terrestrial with 409 species and corticolous with 341. Alpha diversity of order 0D showed that Tota-Bijagual-Mamapacha (TBM) is the most diverse complex with 368 species, and Pisba (124) the least diverse; the 1D index showed that the complex (TBM) presented 178 species considered common, and the dominance of species (2D) was higher in the Iguaque-Merchán Complex with 119 dominant taxa and Guantiva-La Russia (105) and TBM (105) to a lesser number. (102).

Conclusions: the analysis of beta diversity showed that 62 % of the dissimilarity in the composition of species between the complexes is due to the species turnover, the same happens with the divergence by substrates that is 51 %. Bryophytes in the Boyacá paramos represent 36.05 % of Colombian diversity, and 2.96 % worldwide.

Key words: completeness; corticolous; diversity; species turnover.



RESUMEN

Introducción: Los páramos de Boyacá cubren el 18.3 % de la superficie de Colombia, y son diversos en flora y fauna, además, registran una alta variabilidad climática, topográfica y de hábitats, que permite que estos ecosistemas sean centros de diversidad en el Neotrópico, y por tanto albergan una alta diversidad de briófitos.

Objetivo: Analizar la estructura y composición de las comunidades de briófitos de los complejos de páramos de Boyacá.

Métodos: a partir de información de literatura, bases de datos y revisión de herbarios, se evaluó la composición florística y la completitud de muestreo para los complejos de páramos y sustratos.

Resultados: Se encontraron 5 132 ejemplares, con 343 especies de musgos que fue el grupo más diverso, 256 hepáticas y dos antocerotes. El análisis de completitud de muestreo es representativo en un 98 %. Además, encontramos que la preferencia de sustratos es el terrícola con 409 especies y el cortícola con 341. La diversidad alfa del orden OD mostró que Tota-Bijagual-Mamapacha (TBM) es el complejo más diverso con 368 especies, y Pisba (124) el menos diverso; el índice 1D mostró que el complejo (TBM) presentó 178 especies consideradas comunes, y la dominancia de especies (2D) fue mayor en el complejo Iguaque-Merchán con 119 taxa dominantes y en menor número Guantiva-La Rusia (105) y TBM (102).

Conclusiones: El análisis de la diversidad beta mostró que el 62 % de la disimilitud en la composición de especies entre los complejos se debe al recambio de especies, igualmente sucede con la divergencia por sustratos que es del 51 %. Los briófitos en los páramos de Boyacá representan el 36.05 % de la diversidad colombiana, y el 2.96 % a nivel mundial.

Palabras clave: completitud; cortícola; diversidad; recambio de especies.

INTRODUCCIÓN

Los briófitos son uno de los grupos de plantas más diversos y antiguos del mundo, considerados la transición entre las plantas acuáticas y terrestres, debido a sus adaptaciones morfológicas, fisiológicas y evolutivas (Harris et al., 2022), son importantes para el funcionamiento y la estructura de los ecosistemas de alta montaña y páramo (Díaz-Acevedo et al., 2020; Churchill & Linares, 1995). Cumplen un papel fundamental en procesos de colonización de nuevos hábitats y sustratos, ayudan a la estabilidad del suelo, y generan sitios para el establecimiento de epífitas vasculares (Glime, 2021).

La diversidad de briófitos a nivel mundial se estima en ~12 800 especies de musgos, 7 270 de hepáticas y 215 de antocerotes (Wang et al., 2022), distribuidos en todos los ambientes, desde zonas cálidas (desiertos) a frías (polos) (Glime, 2021). La región Neotropical, específicamente la cordillera de los Andes, presenta la mayor diversidad de briófitos como resultado de la evolución y distribución de estos en Suramérica (Díaz-Acevedo et al., 2020), igualmente, el levantamiento andino produjo profundos cambios en la topografía y condiciones climáticas del norte del continente, generando

condiciones ecológicas que proporcionaron múltiples oportunidades para la adaptación y especiación de los briófitos (Gil-Novoa et al., 2020; Gradstein et al., 1989).

Condiciones de alta precipitación y bajas temperaturas favorecen el establecimiento de los briófitos en los bosques andinos (>2 350 - 3 500 m) (Estébanez et al., 2011). En este sentido, estos ecosistemas han sido estudiados en términos de diversidad y biogeografía; dichos trabajos muestran que la mayor frecuencia de sustratos habitados por los briófitos son las cortezas de los árboles y el suelo en gruesas alfombras (Gil-Novoa, 2017; Martínez et al., 2019; Porras-López & Morales-Puentes, 2020).

La formación de los Andes ha propiciado diferentes ecosistemas, favorables para el establecimiento y diversificación de los briófitos, ambientes más fríos que los bosques andinos (Díaz-Acevedo et al., 2020). Un ejemplo de estos son los páramos, ecosistemas únicos presentes en Centro y Suramérica (Costa Rica, Venezuela, Ecuador, Perú y Colombia) (Díaz-Granados et al., 2005; Acevedo et al., 2020). Principalmente son fríos y húmedos, con niebla durante gran parte del día van sobre el límite superior del bosque a 2 800 m hasta las nieves a 5 000 m (Díaz-Granados et al., 2005), con

temperaturas que oscilan entre 0-12 °C y precipitaciones, de 600 a 3000 mm anuales (Díaz-Granados et al., 2005; Garavito, 2015).

Dichos páramos corresponden a zonas con aislamiento en las partes altas de las montañas (Díaz-Acevedo et al., 2020), por lo que han guardado una historia (eventos ecológicos, geológicos y evolutivos) evolutiva importante para los Andes, considerándose así, como centros de endemismos y diversidad biológica (Díaz-Acevedo et al., 2020; Gil-Novoa et al., 2020). Colombia cuenta con el 49 % de las áreas del páramo del planeta, y el 18.3 % de estas, se hallan en el departamento de Boyacá (Díaz-Granados et al., 2005), y se encuentran divididos en seis complejos (Sierra Nevada del Cocuy, Guantiva-La Rusia, Iguaque-Merchán, Pisba, Rabanal-Río Bogotá y Tota-Bijagual-Mamapacha “TBM”) (Morales et al., 2007). Sin embargo, pese a que, se han realizado estudios sobre diversidad y biogeografía de briófitos en algunos de estos páramos (Martínez et al., 2019; Gil-Novoa et al., 2020; Porras-López & Morales-Puentes, 2020), se desconoce la estructura

de las comunidades de briófitos en ellos; de hecho, no se ha reportado cuál de estos complejos de páramos presenta mayor diversidad de especies, o si los briófitos que aquí habitan presentan un patrón similar al de los bosques andinos; es decir, sus taxones ocurren en diferentes sustratos. Según lo anterior, el presente estudio tiene como objetivo analizar la estructura y composición de las comunidades de briófitos de los complejos de páramos de Boyacá.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio: Colombia tiene cerca del 49 % de las áreas paramunas del planeta, y están distribuidas en 34 complejos de páramo, seis de ellos se encuentran en el departamento de Boyacá (Fig. 1) **1.** Sierra Nevada del Cocuy con una precipitación promedio de 889 mm/año, temperatura de 5 °C y un rango altitudinal de 2719 - 4869 m; **2.** Guantiva-La Rusia (1026 mm/año, 9 °C y 2789 - 3888 m) **3.** Iguaque-Merchán (955 mm/año, 10 °C y 2667

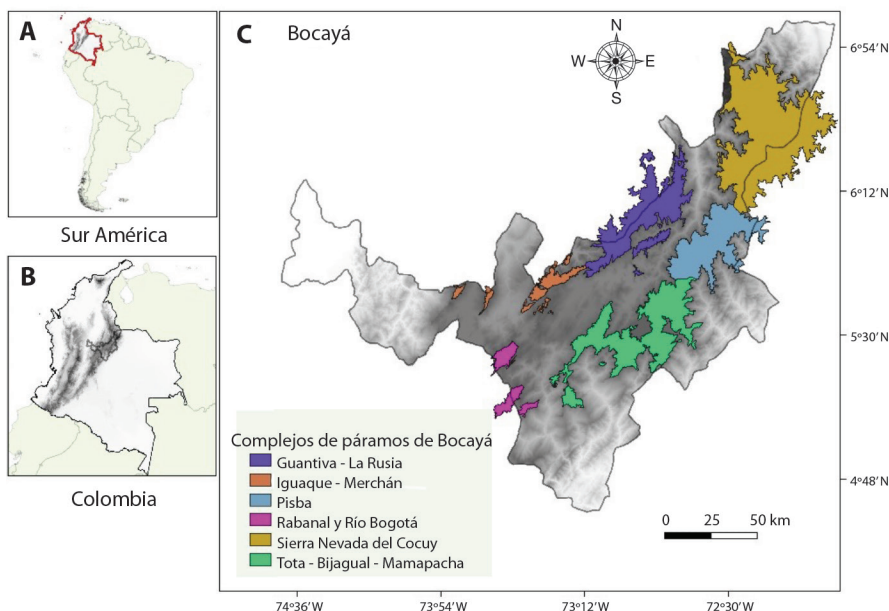


Fig. 1. Localización de los complejos de páramos en Boyacá, Colombia. **A.** Ubicación de Colombia en Suramérica; **B.** Departamento de Boyacá en Colombia; **C.** Complejos de páramos en el departamento de Boyacá. / **Fig. 1.** Location of páramo complexes in Boyacá, Colombia. **A.** Location of Colombia in South America; **B.** Department of Boyacá in Colombia; **C.** Páramo complexes in the department of Boyacá.



- 3632 m); **4.** Pisba (1909 mm/año, 7 °C y 2730 - 3805 m); **5.** Rabanal-Río Bogotá (977 mm/año, 9 °C y 3146 - 3422 m), y **6.** Tota-Bijagual-Mamapacha (TBM) (1522 mm/año, 10 °C y 2757 - 3845 m) (Morales et al., 2007; WorldClim, 2023).

Procesamiento de datos: con el fin de conocer la diversidad de especies de briófitos en los páramos de Boyacá se realizó una búsqueda minuciosa de colecciones de los herbarios UPTC y COL (Thiers, 2018). De igual forma, se revisaron bases de datos en GBIF (2022), Missouri Botanical Garden (2022) y SibColombia (2022; Sistema de Información sobre la biodiversidad de Colombia). Posteriormente, se depuraron los datos (coordenadas geográficas, resolución taxonómica y datos dudosos) para reducir sesgos Linneanos y Wallaceanos, siguiendo el protocolo de tratamiento de datos de Escobar et al. (2015).

Determinación de material: teniendo en cuenta que parte de los ejemplares depositados en la colección de referencia del herbario UPTC no se encontraban identificados a nivel de especie, fue necesario realizar un proceso de determinación taxonómica, con el uso de equipos ópticos como microscopio (LEICA Dm750) y estereoscopio (LEICA EZ4 HD con Software LAS EZ v3.0 2013), con el empleo de claves para la determinación taxonómica clásica y especializada (Churchill & Linares, 1995; Gradstein, 2021). Adicionalmente, se realizaron comparaciones con material de referencia de la colección del Herbario UPTC; además en colecciones virtuales del herbario COL (Herbario Nacional Colombiano) y Missouri Botanical Garden (MO). Para efecto de clasificación taxonómica se siguieron las propuestas de Goffinet et al. (2009) para musgos, Söderström et al. (2016) para hepáticas, y Renzaglia et al. (2009) para antocerotes. Para la revisión nomenclatural y procesos de sinonimización de especies se empleó el Catálogo de Plantas y Líquenes de Colombia (Bernal et al., 2019).

Análisis de la estructura de comunidades (representatividad del muestreo): para establecer si los muestreos fueron representativos, fue calculado el número esperado de especies en cada uno de los complejos a través de curvas de rarefacción y extrapolación-interpolación. Este método usa el doble de la muestra de referencia más pequeña y la curva de completitud con un intervalo de confianza de 95 % obtenida del remuestreo de 100 pseudoréplicas de Boots-trap (Chao & Jost, 2012; Chao et al., 2014). Estas curvas fueron realizadas con el paquete de R iNEXT (Hsieh et al., 2016) para lenguaje de programación R en Rstudio (v.1.4.1106) (R Core Team, 2021), siguiendo los parámetros de Chao et al. (2014) y Colwell et al. (2012).

Análisis de la diversidad alfa y beta: para calcular la diversidad alfa y beta de los complejos de páramos, así como para los diferentes sustratos encontrados, se emplearon en primer lugar, índices para medir la diversidad alfa (números de “Hill”) expresada en el número efectivo de especies (Jost 2006), mediante el paquete de R, Entropart (Marcon & Hérault 2015). Los números efectivos presentan tres niveles: la diversidad del orden cero (⁰D) “riqueza de especies”, la diversidad del orden uno (¹D) “abundancia relativa” y la diversidad del orden dos (²D) “especies abundantes” (Jost, 2006; Chao et al., 2014).

Asimismo, se calculó la disimilitud total en todos los complejos de páramos (b_{SOR}) con el índice de Sorensen y, por lo tanto, la diversidad beta, junto con sus componentes de variación equilibrada ($b_{SOR,BAL}$) y gradientes de abundancia ($b_{SOR,GR}$) en el paquete Betapart de R (Baselga & Orme, 2012; Baselga et al., 2021). Estos componentes de similitud, permiten establecer si las comunidades en el área de estudio se configuraron a través del recambio de especies (b_{SIM}) o el anidamiento (b_{SNE}).

RESULTADOS

Composición florística: se revisaron 5132 ejemplares, distribuidos en 601 especies, 220 géneros y 80 familias. Los musgos presentaron

Tabla 1

Número de familias, géneros y especies por cada grupo de briófitos. / **Table 1.** Number of families, genera and species for each group of bryophytes.

Grupos	Clase	Orden	Familias	Géneros	Especies	N.º de registros
Antocerotes	1	2	2	2	2	15
Musgos	4	20	48	149	343	2 804
Hepáticas	2	11	30	69	256	2 313

Tabla 2

Número de especies y registros de briófitos por tipo de sustrato. / **Table 2.** Number of species and records of bryophytes by type of substrate.

Sustrato	Nº de registro	Nº de especies
Terrícola	2 529	409
Cortícola	1 544	341
Saxícola	443	167
Madera en descomposición	308	144
Epífito	96	57
Reófilo	90	37
No registra/No encontradas	75	40
Turbera	17	11
Epífila	13	10
Raíz Aflorante	17	6

la mayor abundancia con 2804 muestras, la mayor riqueza con 343 especies, correspondiente al 57.07 %, seguidos de las hepáticas con 2313 especímenes (256 taxa) equivalente al 42.60 %, y finalmente, los antocerotes con 15 ejemplares (2 especies) que representan el 0.33 % de la revisión efectuada, *Nothoceros vincentianus* (Lehm. & Lindenb.) J.C. Villarreal (en este estudio) y *Anthoceros tristanianus* J.C. Villarreal, J.J. Engel & Vaña (Peñaloza-Bojacá et al., 2020). A continuación, se ilustra a través de la Tabla 1, la diversidad en número de familias, géneros y especies presentes en el área de estudio.

Se destacan las especies con mayor número de registros, las cuales fueron: *Herbertus juniperoides* (Sw.) Grolle con 91 muestras, *Syzygiella rubricaulis* (Nees) Steph (84), *Thuidium peruvianum* Mitt (81), *Leptodontium viticulosoides* (P. Beauv.) Wijk & Margad (81), *Hypnum amabile* (Mitt.) Hampe (70), *Polytrichum juniperinum* Hedw (61), *Lepicolea pruinosa* (Taylor) Spruce (60), *Frullania convoluta*

Lindenb. & Hampe (56), y *Sphagnum magellanicum* Brid (54).

Finalmente, *Nothoceros vincentianus* (Lehm. & Lindenb.) J.C. Villarreal que fue la única especie de antocerote encontrada en los complejos de páramos de Boyacá y *Anthoceros tristanianus* J.C. Villarreal, J.J. Engel & Vaña para el complejo de Sierra Nevada del Cocuy (Peñaloza-Bojacá et al., 2020).

La preferencia de sustratos mostró que, el mayor porcentaje de especies fue para el terrícola con un 33.47 % (Tabla 2), seguido del cortícola (27.91 %), saxícola (13.67 %), madera en descomposición (11.78 %), epífito (4.66 %) y reófilo (3.03 %). Asimismo, se identificaron especies, en los sustratos turberas (0.90 %), epífilas (0.82 %) y raíz aflorante (0.49 %). Finalmente, el 3.27 % de las muestras revisadas en las colecciones, no fue posible asociarla a ningún sustrato, ya que al revisar su etiqueta y/o bases de datos, no registraba o no fue posible determinar el tipo de sustrato al que pertenecía la muestra/especie.

Análisis de la estructura de las comunidades (representatividad del muestreo): la completitud del muestreo en los complejos de páramo de Boyacá fue del 98 %, lo cual significa que el muestreo es representativo, registró el 99 % de taxa para el complejo TBM (Fig. 2), 98.7 % Rabanal- Río Bogotá, 99 % en Guantiva-La Rusia, 99 % para Iguaque-Merchán, 98.6 % Sierra Nevada del Cocuy y Pisba 98.4 %.

Para cada complejo de páramos se observó que al duplicar el tamaño de muestra de referencia (5 132 muestras) en términos de individuos (TBM [2231], Rabanal-Río Bogotá [896], Guantiva-La Rusia [785], Iguaque-Merchán [452], Sierra Nevada del Cocuy [441] y Pisba [327]), la completitud de muestreo será la misma con un intervalo de confianza del 95 %, y la riqueza seguiría siendo superior en TBM que, en Pisba, aun cuando todas las especies existentes fuesen registradas (Fig. 3).

Estructura ecológica de comunidades: el complejo TBM presentó el mayor número de especies efectivas (0D) con 368 especies (213 musgos, 154 hepáticas y un antocerote),

seguido por el complejo Guantiva-La Rusia con 247 taxa (182/64/1), Rabanal-Río Bogotá 221 (121/100), Iguaque-Merchán 207 (95/112), Sierra Nevada del Cocuy 135 (104/30/1), y Pisba 124 (90/34) taxa, siendo este el complejo con menor diversidad (Fig. 4).

Por otro lado, el orden 1D mostró que el complejo TBM presentó el mayor valor de especies efectivas (abundancias relativas) con 178, Guantiva-La Rusia (162), Iguaque-Merchán (162), Rabanal-Río Bogotá (125), Sierra Nevada del Cocuy (97), y Pisba (92) que registró la menor cantidad de especies comunes (Fig. 4). Es así como, TBM presentó 16 especies más que Guantiva-La Rusia, que es el segundo más diverso y 86 taxa más con relación a Pisba, siendo el complejo menos diverso.

Para el orden 2D , se determinó que los complejos TBM, Guantiva-La Rusia y Iguaque-Merchán, presentaron mayor número de especies dominantes efectivas (181, 164 y 161 respectivamente), seguido por Rabanal-Río Bogotá (113), y finalmente, Sierra Nevada del Cocuy y Pisba con menor dominancia de especies (93) cada uno (Fig. 4).

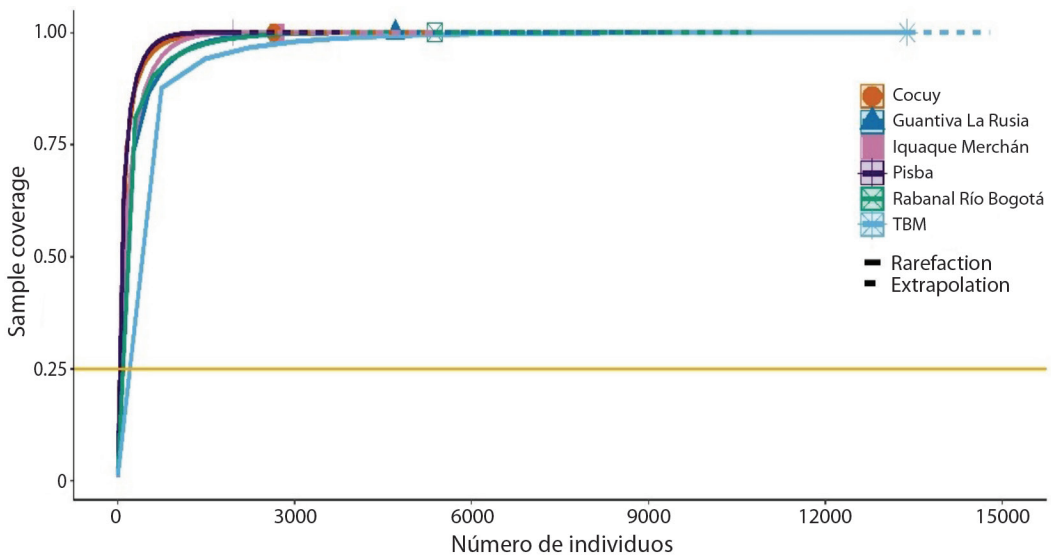


Fig. 2. Curva de completitud de muestreo (número de individuos) de briófitos en los complejos de páramos de Boyacá. Línea sólida “rarefacción” (número de especies observadas) y línea punteada “extrapolación” (número de especies esperadas). / **Fig. 2.** Sampling completeness curve (number of individuals) of bryophytes in Boyacá páramo complexes. Solid line “rarefaction” (number of species observed) and dotted line “extrapolation” (number of species expected).

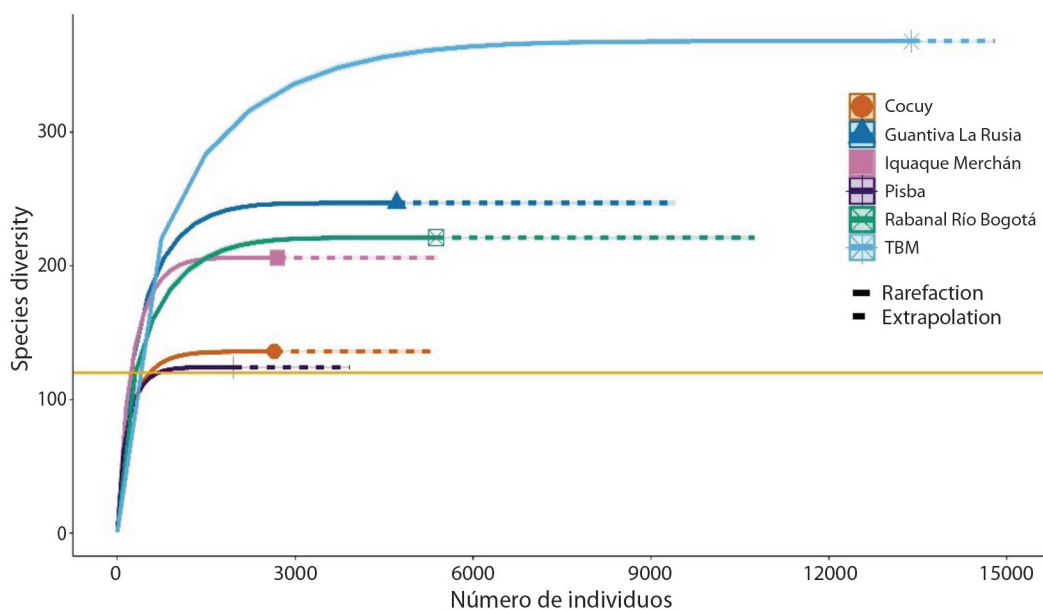


Fig. 3. Número de individuos en cada uno de los complejos de páramos de Boyacá. / **Fig. 3.** Number of individuals in each of the Boyacá páramo complexes.

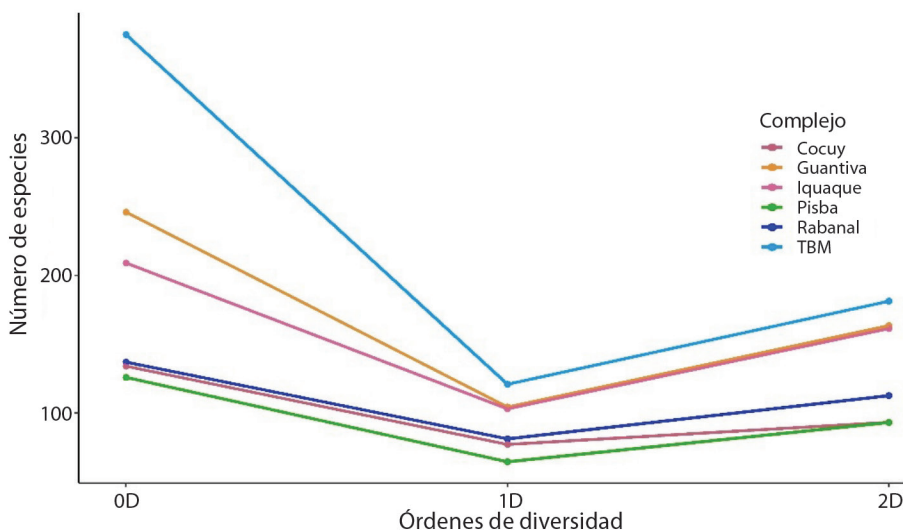


Fig. 4. Perfil de diversidad de los órdenes cero (⁰D), uno (¹D) y dos (²D) de los briófitos en los complejos de páramos. / **Fig. 4.** Diversity profile of orders zero (0D), one (1D) and two (2D) of the bryophytes in the páramo complexes.

Por otro lado, el orden ⁰D (el mayor número de especies efectivas) y ¹D (el mayor valor de especies efectivas (abundancias relativas), mostraron que el sustrato terrícola presentó el mayor valor con 401 especies y 220 especies efectivas respectivamente, cortícola (241/186),

saxícola (167/101), madera en descomposición (144/105), epífita (57/46), no registra (40/33), reófilo (377/22), epífila (10/9), la menor cantidad de especies efectivas fueron halladas en los sustratos turbera y raíz afloatante (6/4). El sustrato terrícola presentó 160 taxa más con

respecto al cortícola y con relación al sustrato menos diverso (raíz aflorante) se presentaron 395 especies más.

Para el orden ²D, se determinó que los sustratos terrícola y cortícola presentaron mayor número especies dominantes efectivas (141 y 107 respectivamente), seguido de madera en descomposición (73), saxícola (58), epífita (35), reófilo (14), epífila (9), y turbera (7). Finalmente, la raíz aflorante, con menos especies (4).

Diversidad beta: los resultados indican que los páramos presentan alrededor del 73 % ($b_{SOR} = 0.7313$) de la disimilitud en la composición de especies (Fig. 5); en este sentido, dicha disimilitud es el resultado tanto del anidamiento ($b_{SNE} = 0.1144$) como del recambio de especies ($b_{SIM} = 0.6169$). El análisis clúster mostró dos grandes grupos, el primero con un 55 % de disimilitud que se encuentra constituido por Iguaque-Merchán, Rabanal-Río Bogotá, Guantiva-La Rusia, TBM, y el otro con un 60 % de disimilitud que está conformado por Cocuy y Pisba. A su vez, dentro del primer grupo, los páramos Guantiva-La Rusia y TBM mantienen mayor relación con un 45 % de disimilitud.

La diversidad beta para la composición de las especies por sustratos fue cercana al 86 % ($b_{SOR} = 0.8587$) (Fig. 6), el 35 % ($b_{SNE} = 0.3469$) corresponde al anidamiento de las especies en los sustratos, y el 51 % ($b_{SIM} = 0.5117$) por

el recambio de especie. El análisis de clúster estableció tres agrupaciones: un primer grupo formado por reófilo (6) y turbera (9), difieren en un 41 %; el segundo grupo conformado por epífila (2) y terrícola (8) que no difieren entre sí, pero se contrasta en un 27 % con el sustrato madera en descomposición (4), y el tercer grupo, formado por cortícola (1) y epífita (3) difieren en un 17 % entre ellos, y se relacionan en un 25 % con raíz aflorante (5) y saxícola (7) que no discrepan entre sí.

La diversidad beta basada en las medias de disimilitud, mostró un 51 % de la discrepancia de la composición de especies en los sustratos, y se debe al reemplazo de especies entre zonas con mayor o menor cercanía, es así como 98 especies [por ejemplo, *Herbertus juniperoideus* (Sw.) Grolle, *Syzygiella rubricaulis* (Nees) Steph., *Thuidium peruvianum* Mitt., *Leptodontium viticulosoides* (P. Beauv.) Wijk & Margad., *Hypnum amabile* (Mitt.) Hampe., *Polytrichum juniperinum* Hedw y *Lepicolea pruinosa* (Taylor) Spruce] se comparten en los sustratos terrícola, cortícola y saxícola, mientras que, cinco taxones (por ejemplo, *Riccardia poeppigiana* (Lehm. & Lindenb.) Hässel y *Lophocolea fragmentissima* R. M. Schust.) están únicamente en el sustrato epífila; también fueron halladas, cuatro taxa en zonas reófilas (tales como, *Fontinalis bogotensis* Hampe y *Isotachis lacustris* Herzog).

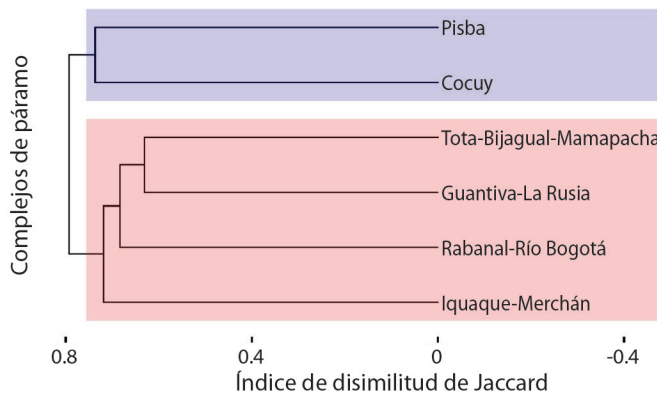


Fig. 5. Dendrograma de la disimilitud de Jaccard entre los seis complejos de páramos de Boyacá, se destaca la formación de dos grandes grupos (rojo y azul). / **Fig. 5.** Dendrogram of the Jaccard dissimilarity between the six Boyacá páramo complexes, the formation of two large groups (red and blue) stands out.

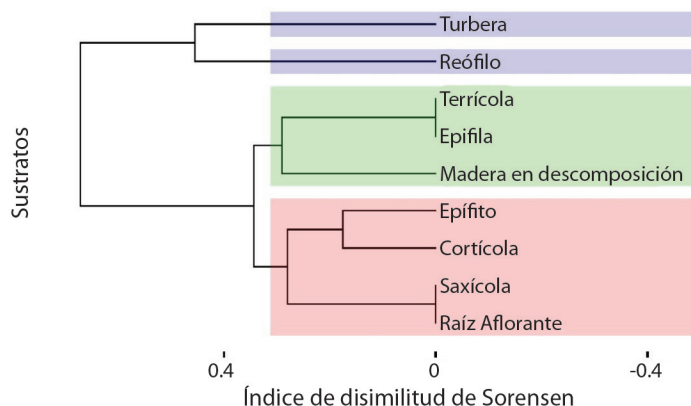


Fig. 6. Dendrograma de la disimilitud de Sorensen de los diferentes sustratos en los páramos. Se destaca la formación de tres grandes grupos (azul, verde y rojo). / **Fig. 6.** Dendrogram of the Sorensen dissimilarity of the different substrates in the páramos. The formation of three large groups (blue, green and red) stands out.

DISCUSIÓN

Este trabajo genera información en torno a la diversidad de los briófitos en los complejos de páramos de Boyacá, con 601 especies para el departamento, que representa el 36.05 % de la diversidad colombiana, y un 2.96 % a nivel mundial. Lo anterior, indica una alta representatividad del muestreo (> 98 % de cobertura) en estas áreas, con presencia de algunas especies restringidas a dichos ecosistemas como *Bazzania placophylla* (Taylor) Grolle, *Isotachis lopezii* (R. M. Schust.) Gradst, *Jensenia florschuetzii* Gronde, *Lophonardia jamesonii* (Mont.) L. Söderstr. & Vana, *Pleurochaete luteola* (Besch.) Thér, *Sphagnum boyacanum* H. A. Crum, *Sphagnum cuspidatum* Hoffm y *Sphagnum cleefii* H. A. Crum. Además, la similitud de las especies se da por el recambio entre complejos de páramos.

Las familias más diversas en este estudio (Lejeuneaceae, Lepidoziaceae, Pottiaceae, Plagiochilaceae, Bartramiaceae, Dicranaceae, Frullaniaceae, Metzgeriaceae, Amblystegiaceae, Hypnaceae, Sphagnaceae, Aneuraceae y Pallaviciniaceae) también son representativas de los páramos (Hallingbäck & Hodgetts, 2000); no obstante, estas taxa son igualmente diversas en otros hábitats (bosques altoandinos) (Churchill & Linares, 1995), al igual que en otras regiones

del Neotrópico (Gradstein et al., 2001). La abundancia de las familias indicadas anteriormente en los complejos de páramos se debe a la heterogeneidad de hábitats y sustratos; al igual que características específicas de estos grupos como las formas de crecimiento reptantes, tapetes y cojines que pueden ser gruesos o laxos, del mismo modo, células de las hojas con paredes gruesas, que pueden actuar como adaptaciones para sobrevivir a estos ecosistemas (Churchill & Linares, 1995; Gradstein, 2021).

Para el complejo Guantiva-La Rusia se encontraron 247 taxa en este trabajo, mientras que, Martínez et al. (2019) hallaron 128 especies de musgos, es así que, aumentó el registro de la brioflora en un 48 % para el complejo, por la vinculación no solo de hepáticas, sino de nuevos registros de musgos. En el complejo de Rabanal-Río Bogotá se encontraron 221 especies de briófitos, mientras que, Moreno et al. (2018) halló 121 taxa, y Acosta y Sanabria (2021) registraron 106 taxones epífitos con mayor representatividad de hepáticas (58.5 %). Con este estudio se aumenta en 87 especies la brioflora en el complejo, pese a que la zona presenta ~ 45 % de sus áreas naturales con afectación por parte del hombre (Morales et al., 2007).

A partir de este trabajo se presenta para la Sierra Nevada del Cocuy 136 especies de briófitos (30 hepáticas, 105 musgos y un antocerote),



no obstante, Mejía y Castro (2018) recolectaron 80 taxa de musgos, en sustratos epífitos y rupícolas entre los 1 200 a 4 500 m; con este estudio se aumenta en 40.74 % el registro de flora de briófitos, gracias a la variabilidad de hábitats y sustratos evaluados (Mejía & Castro, 2018). Con relación al complejo de Iguaque-Merchán se amplían los datos en un 38.4 % para el área, con la inclusión de hepáticas y nuevos datos de musgos, en 209 especies (Morales et al., 2007).

En este estudio fueron hallados 368 taxones para el complejo TBM, que contrastan con los datos de Gil-Novoa (2017) que encontró 261 especies, lo cual muestra un incremento significativo (29.5 %) en la riqueza de especies; probablemente esta disminución en la diversidad de este grupo de plantas en los páramos, se deba a los procesos asociados al cambio climático (aumento de la temperatura y estacionalidad climática), así como intensificaciones de actividades de agricultura, ganadería y minería (Garavito, 2015; Peyre, 2018).

La mayor preferencia de las especies por un sustrato se presenta en el terrícola con 409 registros, le sigue cortícola (341) y saxícola (167), evidenciado en los estudios de Gil-Novoa (2017) en el complejo TBM, con briófitos en sustratos terrestres y cortícolas, y esta misma tendencia se observó en los estudios de Martínez et al. (2019), y Porras-López y Morales-Puentes (2020) para Guantiva-La Rusia, que trabajaron en varios sustratos en dicho complejo. Aunque existen estudios en Colombia, no hay un referente que permita cotejar de una manera precisa y actual, los musgos, hepáticas y antocerotes *versus* los sustratos en dichas zonas.

El análisis de diversidad de los órdenes ^{0}D y ^{1}D mostraron que el complejo TBM es el más rico, diverso y dominante, y donde se halla el 60 % de las especies, todas ellas de origen Neotropical (Gil-Novoa et al., 2020), esto debido a las variaciones climáticas y altitudinales de esta región (Glime, 2021), que se ve reflejada en la temperatura (10 °C) y precipitaciones (1 522 mm/año), además, de una de mayor humedad (~90 % en el flanco oriental), lo cual puede ser consecuencia de la presencia de bosques altoandinos conservados (Gil-Novoa, 2017), y

puede generar disponibilidad de agua y por lo tanto, un mayor número de especies.

En el caso del complejo de Pisba, que presenta la menor riqueza (124 especies), diversidad y dominancia, causada por el grado de perturbación generado por actividades como la minería, extensión de tierras para ganadería y cultivos que se presenta en esta área, lo cual disminuye no solo las coberturas de briófitos, sino también los hábitats potenciales donde estas ocurren (Amaya & Duran, 2017).

El análisis de diversidad beta explica que el 62 % de disimilitud total entre complejos se debe al recambio de especies (Fig. 4); de esta manera, el análisis clúster mostró una agrupación formada por los complejos Pisba y TBM, que a su vez se relacionan con Guantiva-La Rusia, y divergen de Sierra Nevada del Cocuy, Rabanal-Río Bogotá e Iguaque-Merchán. Lo que es soportado por el grado de conectividad que existe o existió entre dichos complejos, como resultado de la variabilidad topográfica y las oscilaciones climáticas que se presentaron en los páramos del norte de los Andes desde el Plioceno; es así que, en los períodos fríos y secos, estas zonas de páramo aumentaron su extensión y no alcanzaban altitudes considerables, lo que permitió una mayor conectividad con otras zonas del norte de los Andes; mientras que, en los períodos cálidos se presenta un aislamiento en las zonas altas y una reducción en su área (Hofstede et al., 2014; Flantua et al., 2019).

La diversidad beta se basa en las medias de disimilitud y mostró un 51 % de la discrepancia de la composición de especies en los sustratos, y se debe al reemplazo de especies entre zonas con mayor o menor cercanía. Lo anterior, probablemente se debe a la influencia de las condiciones climáticas dadas por el levantamiento de los Andes, al cambio de temperatura en el gradiente altitudinal (0.6-0.7 °C/100 m), al igual que la humedad ambiental (0.6-0.8 %) que regula las fluctuaciones térmicas diarias en zonas de páramo (Cuesta et al., 2012). Dichas variaciones generan nichos ambientales colonizados por briófitos, gracias al desarrollo de adaptaciones fisiológicas y ecológicas que soportan

estas condiciones (capacidad de dispersión por esporas, presencia de eláteres y pseudoeláteres, peristoma y setas altas) (Hofstede et al., 2014; Patiño & Vanderpoorten, 2018).

Sin embargo, el bajo recambio de especies, como resultado de un filtro ecológico juega un papel limitante en la diversificación, relacionado con el conservadurismo del nicho en el Neotrópico para este grupo, lo que deja la idea que no necesariamente la riqueza de especies de briófitos es baja en áreas pequeñas o que el número de especies disminuye con el gradiente altitudinal (Peña-Retes & Delgado-Moya, 2020).

Declaración de ética: los autores declaran que todos están de acuerdo con esta publicación y que han hecho aportes que justifican su autoría; que no hay conflicto de interés de ningún tipo; y que han cumplido con todos los requisitos y procedimientos éticos y legales pertinentes. Todas las fuentes de financiamiento se detallan plena y claramente en la sección de agradecimientos. El respectivo documento legal firmado se encuentra en los archivos de la revista.

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, a la Convocatoria 8/2021 ViE-Uptc (SGI 3163). A la Maestría en Ciencias Biológicas. Al Herbario UPTC y al grupo Sistemática Biológica. A los herbarios COL y MO por acceso a la información.

REFERENCIAS

- Díaz-Acevedo, C., Alarcón, L., & Miranda-Esquivel, D. (2020). Páramos neotropicales como unidades biogeográficas. *Revista de Biología Tropical*, 68(2), 503–516. <http://dx.doi.org/10.15517/rbt.v68i2.39347>
- Acosta, A., & Sanabria, L. (2021). *Briófitos epífitos en el páramo de Rabanal, Ventaquemada, Boyacá* [Trabajo de grado]. Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, Colombia.
- Amaya, S., & Duran, J. (2017). *Análisis del conflicto minero-ambiental en el páramo de Pisba (en jurisdicción de Tasco- Boyacá) desde la perspectiva de las comunidades locales* [Tesis de Pregrado]. Universidad Libre, Colombia.
- Baselga, A., & Orme, C. (2012). betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(5), 808–812. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2012.00224.x>
- Baselga, A., Orme, D., Villeger, S., De Bortoli, J., Leprieux, E., & Logez, M. (2021). *betapart: partitioning beta diversity into turnover and nestedness components* (R package versión 1.5.4). <https://CRAN.R-project.org/package=betapart>
- Bernal, R., Gradstein, R., & Celis, M. (2019). *Catálogo de plantas y líquenes de Colombia* (versión online). <http://catalogoplantadecolombia.unal.edu.co>
- Chao, A., & Jost, L. (2012). Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*, 93(12), 2533–2547. <https://doi.org/10.1890/11-1952.1>
- Chao, A., Gotelli, N., Hsieh, T., Sander, E., Ma, K., Colwell, R., & Ellison, A. (2014). Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, 84(1), 45–57. <https://doi.org/10.1890/13-0133.1>
- Colwell, R., Chao, A., Gotelli, N., Shang-Yi, L., Chang Xuan, M., Robin, L., & Jhon, T. (2012). Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages. *Journal of Plant Ecology*, 5(1), 3–21. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtr044>
- Churchill, S., & Linares, E. (1995). *Prodromus Bryologiae Novo-Granatensis. Introducción a la flora de musgos de Colombia* (Partes 1 y 2). Instituto de Ciencias Naturales, Colombia.
- Cuesta, F., Muriel, P., Beck, S., Meneses, R., Halloy, S., Salgado, S., Ortiz, E., & Becerra, M. (2012). *Biodiversidad y Cambio Climático en los Andes Tropicales - Conformación de una red de investigación para monitorear sus impactos y delinear acciones de adaptación*. Red Gloria-Andes.
- Díaz-Granados, M., Navarrete, J., & Suárez, T. (2005). Páramos: hidrosistemas sensibles. *Revista de Ingeniería*, 22, 64–75.
- Escobar, D., Jojoa, L., Díaz, S., Rudas, E., Albarracín, R., Gómez, J., López, C., Saavedra, J., & Ortiz, R. (2015). *Georreferenciación de localidades: una guía de referencia para colecciones biológicas* (Vol. 014). Instituto de



- Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Colombia.
- Estébanez, B., Draper, I., Díaz, de A., & Medina, R. (2011). Briófitos: una aproximación a las plantas terrestres más sencillas. *Memorias de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 9, 19–73.
- Flantua, S., O’Dea, A., Onstein, R., Giraldo, C., & Hooghiemstra, H. (2019). The flickering connectivity system of the north Andean páramos. *Journal of Biogeography*, 46(8), 1808–1825. <https://doi.org/10.1111/jbi.13607>
- Garavito, L. (2015). Los páramos en Colombia, un ecosistema en riesgo. *Ingeniare*, 19, 127–136. <https://doi.org/10.18041/1909-2458/ingeniare.19.530>
- GBIF (Global Biodiversity Information Facility). (2022). Sistema Global de Información sobre Biodiversidad. www.gbif.org
- Gil-Novoa, J. (2017). Briófitos del complejo de páramos Tota-Bijagual-Mamapacha y fitogeografía. [Trabajo de grado de maestría]. Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, Colombia.
- Gil-Novoa, J., Morales-Puentes, M., & Mercado-Gómez, J. (2020). Biogeographic origins and floristic affinities of the bryophyte of the Tota-Bijagual-Mamapacha complex in the Páramos of Boyacá, Colombia. *Phytotaxa*, 477(2), 171–193. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.477.2.3>
- Glime, J. (2021). *Bryophyte Ecology*. Michigan Technological University. <https://digitalcommons.mtu.edu/oabooks/4>
- Goffinet, B., Buck, W., & Shaw, J. (2009). Morphology, anatomy, and classification of the Bryophyta. En B. Shaw (Ed.), *Bryophyte Biology* (55–98). Cambridge University Press.
- Gradstein, R., van Reenen, G., & Griffin III, D. (1989). Species richness and origin of the bryophyte flora of the Colombian Andes. *Acta Botanica Neerlandica*, 38(4), 439–448.
- Gradstein, R., Churchill, S., & Salazar, N. (2001). *Guide of the bryophytes of Tropical America*. W. Buck., T. Daniel, & W. Reese (Eds.). The New York Botanical Garden Press.
- Gradstein, R. (2021). *The liverworts and hornworts of Colombia and Ecuador*. NYBG Press. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-49450-6>
- Hallingbäck, T., & Hodgetts, N. (2000). *Mosses, liverworts, and hornworts: Status Survey and Conservation Action Plan for Bryophytes*. IUCN.
- Harris, B., Clark, J., Schrempf, D., Szöllösi, G., Donoghue, P., Hetherington, A., & Williams, T. (2022). Divergent evolutionary trajectories of bryophytes and tracheophytes from a complex common ancestor of land plants. *Nature Ecology & Evolution*, 6, 1634–1643. <https://doi.org/10.1038/s41559-022-01885-x>
- Hofstede, R., Calles, J., López, V., Polanco, R., Torres, F., Ulloa, Y., Vásquez, A., & Cerra, M. (2014). *Los páramos Andinos ¿Que sabemos? Estado de conocimiento sobre el impacto del cambio climático en el ecosistema páramo*. UICN.
- Hsieh, T., Ma, K., & Chao, A. (2016). iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution*, 7(12), 1451–1456. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12613>
- Jost, L. (2006). Entropy and diversity. *Oikos*, 113(2), 363–375. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14714.x>
- Marcon, E., & Hérault, B. (2015). Entropart: an R package to measure and partition diversity. *Journal of Statistical Software*, 67(8), 1–26. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i08>
- Martínez-O., M., Díaz-Pérez, C., & Morales-Puentes, M. (2019). Los musgos en el complejo de páramos Guantiva-La Rusia en los departamentos de Boyacá y Santander, Colombia. *Boletín Científico Centro de Museos Museo de Historia Natural*, 23(1), 15–30. <https://doi.org/10.17151/bccm.2019.23.1.1>
- Mejía, J., & Castro, C. (2018). *Zonación altitudinal de musgos al oeste de la Sierra Nevada del Cocuy (Boyacá, Colombia)* [Trabajo de grado]. Universidad Distrital Francisco José de Caldas, Colombia.
- Missouri Botanical Garden. (2022). *Tropicos.org* www.tropicos.org
- Morales, M., García, J., van der Hammen, T., Torres, A., Cadena, C., Pedraza, C., Rodríguez, N., Franco, C., Betancourt, J., Olaya, E., Posada, E., & Cárdenas, L. (2007). *Atlas páramos de Colombia*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Colombia.
- Moreno, D., Gil-Novoa, J., Acosta, A., & Morales, M. (2018). Briófitos de Rabanal. En O. Moreno-Mancilla, D. Caro-Melgarejo, M. Morales-Puentes, & P. Gil-Leguizamón (Eds), *Entre plantas y animales: una muestra de la diversidad del DRMI Rabanal (Boyacá) y el piedemonte llanero Sabanalarga (Casanare)* (pp.27–62). Editorial UPTC.
- Patiño, J., & Vanderpoorten, A. (2018). Bryophyte biogeography. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 37(2-3), 175–209. <https://doi.org/10.1080/07352689.2018.1482444>
- Peña-Retes, A., & Delgadillo-Moya, C. (2020). Distribución y condición sexual de las Pottiaceae (Bryophyta) en México. *Acta Botánica Mexicana*, 127, 1–18. <https://doi.org/10.21829/abm127.2020.1688>

- Peñaloza-Bojacá, G., de Oliveira, M., & Maciel-Silva, A. (2020). *Anthoceros tristanianus* J.C. Villarreal, J.J. Engel & Váña in Váña & Engel (Anthocerotaceae, Anthocerotophyta) a new record for South America from the Colombian bryophyte flora. *Cryptogamie, Bryologie*, 41(9), 105–110. <https://doi.org/10.5252/cryptogamie-bryologie2020v41a9>.
- Peyre, G. (2018). *El páramo Andino: vulnerabilidad frente al cambio global* (presentación). Universidad de los Andes. <https://www.car.gov.co/uploads/files/5b08423a71dbc.pdf>.
- Porras-López, S., & Morales-Puentes, M. (2020). Distribución altitudinal de musgos en algunos sustratos en Tipacoque, Colombia. *Boletín Científico Centro de Museos Museo de Historia Natural*, 24(1), 15–30. <https://doi.org/10.17151/bccm.2020.24.1.1>
- R Core Team. (2021). R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Renzaglia, K., Villarreal, J., & Duff, R. (2009). New insights into morphology, anatomy, and systematics of hornworts. En B. Goffinet, & J. Shaw (Eds.), *Bryophyte Biology* (2nd Ed.) (pp.141–171). Cambridge University Press.
- SibColombia. (2022). *Sistema de Información sobre la biodiversidad de Colombia*. www.sibcolombia.net
- Söderström, L., Hagborg, A., von Konrat, M., Bartholomew-Began, S., Bell, D., Briscoe, L., Brown, E., Cargill, C., Pinheiro da Costa, D., Crandall-Stotler, B. J., Coper, E., Dauphin, G., Engel, J., Feldberg, K., Glenny, D., Gradstein, S. R., He, X., Heinrichs, J., Hentschel, J., ... & Feldberg, K. (2016). World checklist of hornworts and liverworts. *PhytoKeys*, 828, 1–828. <https://doi.org/10.3897/phytokeys.59.6261>
- Thiers, B. (2018). *Index Herbarium: a global directory of public herbaria and associated staff*. New York Botanical Garden's virtual herbarium. <http://sweetgumnybgorg/science/ih/>
- Wang, Q., Zhang, J., Liu, Y., Jia, Y., Jiao, Y., Xu, B., & Chen, Z. (2022). Diversity, phylogeny and adaptation of bryophytes: insights from genomic and transcriptomic data. *Journal of Experimental Botany*, 73(13), 4306–4322. <https://doi.org/10.1093/jxb/erac127>
- WorldClim. (2023). *Datos Climáticos y meteorológicos globales*. <https://www.worldclim.org/>