

<https://doi.org/10.15517/63epsd71>

Briófitos del Quindío: composición, diversidad y estructura en gradientes altitudinales y hábitats heterogéneos

José David Quiñones Gómez^{1*};  <https://orcid.org/0000-0002-7240-2223>María Eugenia Morales-Puentes²;  <https://orcid.org/0000-0002-5332-9956>Larri Álvarez Rodas¹;  <https://orcid.org/0000-0003-0700-7371>

1. Grupo de Investigación en Biodiversidad y Biotecnología (GIBUQ), Universidad del Quindío (UQ), Armenia, Quindío, Colombia; jdquinones@uniquindio.edu.co (*correspondencia), lalvarez@uniquindio.edu.co
2. Grupo de Investigación Sistemática Biológica (SisBio), Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia (UPTC), Tunja, Boyacá, Colombia; maria.morales@uptc.edu.co

Recibido 23-XII-2025. Corregido 14-III-2026. Aceptado 26-V-2026.

ABSTRACT

Bryophytes of Quindío: community composition, diversity, and structure across altitudinal gradients and heterogeneous habitats

Introduction: Bryophyte diversity in the Northern Andes is high compared with the Central Andes and other tropical regions, yet regional documentation remains uneven; therefore, department-level inventories are essential for biogeography and conservation.

Objectives: To update the bryophyte inventory of the Quindío Department (Central Andes of Colombia) and describe species richness, taxonomic composition, substrate preferences, and altitudinal distribution.

Methods: We integrated published and herbarium records with field surveys across six municipalities and nine localities. Sampling encompassed four elevational belts (premontane 970–1 600, montane 1 600–2 400, upper Andean 2 400–3 200, and paramo 3 200–4 200 m.a.s.l.) and five substrates (epiphytic, terricolous, lignicolous, rupicolous, and epiphyllous). Microclimatic variables were recorded *in situ* during sampling using a thermohygrometer (air temperature and relative humidity) and a lux meter (illumination). Taxonomy and nomenclature were standardized using specialized literature and international databases.

Results: We recorded 474 species (82 families, 198 genera): 276 liverworts, 195 mosses, and three hornworts, plus eight subspecies and 15 varieties. Richness was highest on epiphytic substrates (303 spp.), followed by terricolous (242), lignicolous (225), rupicolous (113), and epiphyllous (50) substrates. Lejeuneaceae was the most diverse family (76 spp.); among mosses, Fissidentaceae (17 spp.) and the genera *Fissidens* (13 spp.) and *Campylopus* (10 spp.) were prominent. Richness was concentrated in montane and upper Andean forests, with pronounced turnover among substrates and elevational belts.

Conclusions: The bryophyte inventory of Quindío was updated to 474 species (82 families, 198 genera). Community composition showed high turnover, driven primarily by microhabitat/substrate filters (with peak richness in epiphytes) and, at the regional scale, by the elevational gradient, providing a baseline to guide monitoring and targeted sampling in underrepresented units.

Key words: Andean bryoflora; inventory; elevational gradient; substrates; Colombia.



RESUMEN

Introducción: La diversidad de briófitos en los Andes del norte es alta en comparación con los Andes centrales y otras regiones tropicales, pero la documentación regional es desigual; por ello, inventarios departamentales son esenciales para la biogeografía y la conservación.

Objetivos: Actualizar el inventario de briófitos del departamento del Quindío (Andes centrales de Colombia) y describir la riqueza, composición taxonómica, preferencias de sustrato y distribución altitudinal.

Métodos: Se analizaron registros publicados y de herbario con muestreos en seis municipios y nueve localidades. Se cubrieron cuatro cinturones altitudinales (premontano 970–1 600, montano 1 600–2 400, altoandino 2 400–3 200 y páramo 3 200–4 200 m s. n. m.) y cinco sustratos (epífito, terrícola, lignícola, rupícola y epífilo). Las variables microclimáticas se registraron *in situ* durante el muestreo con termohigrómetro (temperatura del aire y humedad relativa) y luxómetro (iluminancia). La taxonomía y nomenclatura se estandarizaron con literatura especializada y bases internacionales.

Resultados: Se registraron 474 especies (82 familias, 198 géneros): 276 hepáticas, 195 musgos y tres antoceros, además de ocho subespecies y 15 variedades. La riqueza fue mayor en epífitas (303 spp.), seguida por terrícolas (242), lignícolas (225), rupícolas (113) y epífilas (50). Lejeuneaceae fue la familia más diversa (76 spp.); en musgos destacaron Fissidentaceae (17 spp.) y los géneros *Fissidens* (13 spp.) y *Campylopus* (10 spp.). La riqueza se concentró en bosques montano y altoandino, con recambio marcado entre sustratos y cinturones altitudinales.

Conclusiones: Se actualizó el inventario de briófitos del Quindío a 474 especies (82 familias, 198 géneros). La composición mostró alto recambio, explicado principalmente por microhábitats/sustratos (con máxima riqueza en epífitas) y, a escala regional, por el gradiente altitudinal, aportando una línea base para orientar monitoreo y muestreos en unidades subrepresentadas.

Palabras clave: brioflora andina; inventario; gradiente altitudinal; sustratos; Colombia.

INTRODUCCIÓN

El crecimiento, la ocurrencia y la distribución de los briófitos se asocian estrechamente con el microclima (humedad atmosférica, temperatura y radiación), además de la disponibilidad y calidad del sustrato. La estructura y propiedades físico-químicas del sustrato influyen en el balance hídrico y en las condiciones de establecimiento a escala de microhábitat (Frahm & Gradstein, 1991; Löbs et al., 2020; Dai et al., 2025). En ecosistemas tropicales de montaña, la altitud modifica nubosidad, demanda evaporativa y heterogeneidad microclimática dentro del bosque (dosel-sotobosque), factores que se han vinculado con cambios en composición y recambio florístico de comunidades briofíticas (Frahm & Gradstein, 1991; Dai et al., 2025).

En gradientes altitudinales tropicales, la riqueza de briófitos suele describirse como unimodal, con máximos en elevaciones intermedias asociadas a bosques montanos nublados, y con descensos hacia altitudes mayores donde aumentan las restricciones térmicas y la estacionalidad hídrica (Frahm & Gradstein, 1991).

Sin embargo, la forma del gradiente puede diferir entre sustratos (p. ej., epífitos frente a rupícolas o terrícolas), lo que sugiere que los patrones altitudinales dependen de la interacción entre clima, estructura del bosque y oferta de microhábitats (Löbs et al., 2020).

La amplitud de tolerancia ambiental se ha propuesto como un eje para interpretar estos patrones. Especies con nichos más amplios tienden a persistir bajo mayor variación microclimática, mientras que especies con tolerancia estrecha se restringen a combinaciones particulares de humedad, luz y estabilidad ambiental. Bajo esta perspectiva, los inventarios comparativos a lo largo de gradientes altitudinales y entre sustratos permiten contrastar componentes generalistas con conjuntos dependientes de microhábitats específicos, y evaluar el peso relativo del filtrado ambiental y del recambio composicional (Dai et al., 2025).

En Colombia, además de listados departamentales y síntesis florísticas, existen estudios que reportan cambios altitudinales y diferencias por sustrato en riqueza y composición. Esta evidencia respalda diseños que combinen estratificación altitudinal con contrastes

de sustratos para representar la heterogeneidad de la brioflora (Orrego & Uribe-Meléndez., 2004; Porras López & Morales Puentes, 2020). La estratificación por bandas altitudinales (p. ej., intervalos de 500 m) se utiliza porque la altitud resume gradientes ambientales relativamente predecibles, en particular temperatura, nubosidad/humedad y estructura del bosque, asociados con recambios composicionales detectables en briófitos a escala de montaña (Frahm & Gradstein, 1991; Kessler, 2000). Adicionalmente, integrar bibliografía, material de herbario y muestreos estandarizados reduce sesgos por cobertura espacial y detectabilidad, y mejora la comparabilidad entre cinturones altitudinales y microhábitats.

Los briófitos desempeñan funciones ecosistémicas relevantes en bosques montanos nublados. Se ha documentado su contribución a la interceptación, almacenamiento y liberación regulada de agua, con efectos sobre la dinámica hídrica a escala local (Ah-Peng et al., 2017). También se ha descrito su sensibilidad a variaciones microclimáticas, asociada al contenido de agua del talo y a condiciones microambientales que experimentan tapetes epífitos y comunidades sobre otros sustratos (Löbs et al., 2020; Sporn et al., 2009). En paralelo, su uso como bioindicadores se sustenta en su alta exposición e intercambio superficial con el ambiente y en mecanismos de captura de solutos y partículas atmosféricas, lo cual permite evaluar gradientes de deposición y cambios en calidad del aire (Proctor et al., 2007; Varela et al., 2023; Zotz & Bader, 2009).

En este contexto, los objetivos del estudio fueron (i) actualizar el inventario briofítico del departamento del Quindío mediante la integración de bibliografía, ejemplares del Herbario HUQ y muestreos estandarizados a lo largo de un gradiente altitudinal de la cordillera Central y entre tipos de sustrato (cortícicola/epífita, terrícola, lignícola, rupícola y epífila); (ii) cuantificar patrones de riqueza y diversidad alfa a lo largo del gradiente y entre sustratos; y (iii) evaluar diversidad beta y estructura comunitaria asociada a sustrato y cinturón altitudinal. Se planteó la hipótesis de que la riqueza y

la diversidad efectiva alcanzan máximos en el cinturón montano y disminuyen hacia páramo, y que la composición se asocia principalmente con el tipo de sustrato más que con el cinturón altitudinal.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio: El departamento del Quindío se ubica en el centro-occidente de Colombia y tiene un área de 1 845 km², distribuidos en 12 municipios (Gobierno del Quindío, s. f.). El rango altitudinal regional abarca aproximadamente 900–4 750 m.s.n.m., con heterogeneidad fisiográfica asociada a dos unidades principales: un sector montañoso hacia el oriente (flanco occidental de la cordillera Central) y un sector ondulado hacia el occidente, vinculado a relieves de origen volcánico y colinar (Gobierno del Quindío, s. f.). En el límite con Tolima y Risaralda se localiza el volcán Paramillo del Quindío, con altitud aproximada de 4 700 m.s.n.m. (Servicio Geológico Colombiano, s. f.).

La zonificación ecológica se interpretó con base en el sistema de zonas de vida de Holdridge (1967) y su aplicación regional. Se definieron rangos altitudinales de referencia (m.s.n.m.): premontano (970–1 600), montano (1 600 – 2 400), altoandino (2 400–3 200) y páramo (3 200–4 200), equivalentes a pisos térmicos templado y frío y al bioclima de páramo (Holdridge, 1967; Ríos-Franco et al., 2012).

Esfuerzo de muestreo: Se realizaron 16 salidas de campo en seis municipios y nueve sitios: Páramo El Campanario, Páramo Camino Nacional, Reserva La Sonadora, Reserva Navarco Alto, Reserva La Esperanza, Reserva La Rivera, Reserva Barbas Bremen, Reserva El Ocaso y Finca La Lolita (Fig. 1). En la figura 1 se muestran los sitios de muestreo y curvas de nivel (intervalo de 500 m). Las coordenadas y rangos altitudinales por sitio se presentan en el MST 1.

Los sitios se seleccionaron mediante un enfoque estratificado no aleatorio, basado en evidencia previa (registros de herbario y

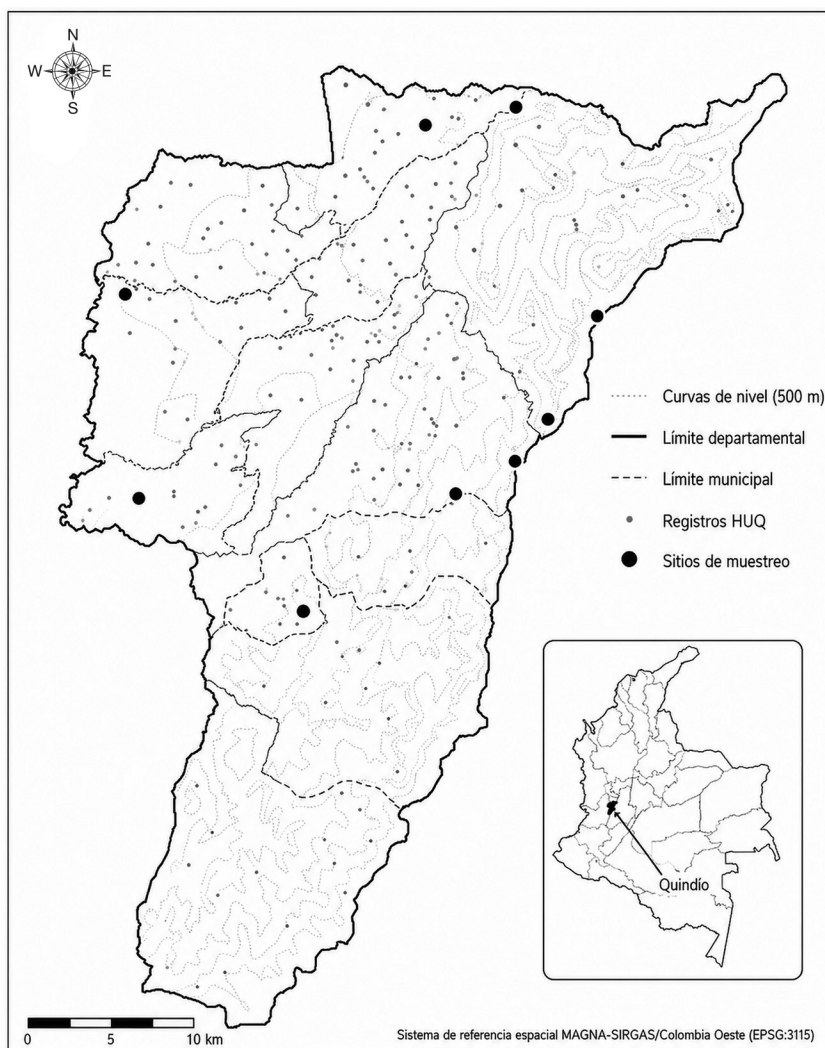


Fig. 1. Área de estudio en el departamento del Quindío, Colombia. Se muestran los sitios de muestreo del estudio y los registros de colecta georreferenciados provenientes de la base de datos del Herbario Universidad del Quindío (HUQ), que representan los principales focos espaciales de colecta en los últimos años. El mapa incluye el límite departamental, los límites municipales y las curvas de nivel (intervalo de 500 m), así como barra de escala y flecha norte. El recuadro indica la ubicación del Quindío en Colombia mediante un callout. Sistema de referencia espacial MAGNA-SIRGAS/Colombia Oeste (EPSG:3115). Elaboración propia con base en el Convenio/Proyecto 007 (julio de 2022) y la base de datos de registros del HUQ. / **Fig. 1.** Study area in Quindío Department, Colombia. The map shows the study sampling sites and the georeferenced collection records from the Herbarium Universidad del Quindío (HUQ) database, representing the main spatial foci of collection in recent years. The map includes the departmental boundary, municipal boundaries, and contour lines (500 m interval), as well as a scale bar and north arrow. The inset indicates the location of Quindío in Colombia through a callout. Spatial reference system MAGNA-SIRGAS/Colombia Oeste (EPSG:3115). Prepared by the authors based on Agreement/Project 007 (July 2022) and the HUQ records database.

literatura) y en la presencia de microhábitats relevantes para briófitos (p. ej., bosque ribereño, remanentes de bosque montano y sectores de páramo) (Gradstein, 2006).

El esfuerzo se estandarizó por tiempo de búsqueda y número de participantes. En cada salida participaron cuatro personas y se realizaron recorridos temporizados en dos jornadas

(06:00–11:00 y 13:00–15:00/16:00), equivalentes a ~28–32 horas-persona por salida. Ese esfuerzo se distribuyó de manera comparable entre sustratos: corteza (corticícola/epífito), suelo (terricola), madera muerta (lignícola), roca (rupícola) y hojas (epífilo).

El muestreo se ejecutó en dos períodos climáticamente contrastantes: febrero–abril y mayo, y agosto–octubre. En ambos periodos se visitaron los mismos sitios y se aplicó el mismo protocolo. En sitios con acceso restringido, las unidades se ubicaron en sectores perimetrales accesibles; esta condición se registró en las notas de campo para trazabilidad.

Estratificación por sustrato y tamaños de cuadrante: Se aplicó un diseño cuantitativo estratificado por sustrato, registrando unidades ecológicas definidas por tipo de sustrato (corteza/forófito, suelo, roca, madera y hojas) (Papp et al., 2010). Las dimensiones de los cuadrantes se definieron con base en protocolos publicados y se ajustaron por decisión metodológica a la geometría, y escala de cada microhábitat (superficies planas *vs.* curvas) para cubrir el parche colonizado y mantener comparabilidad dentro de cada sustrato (Hu et al., 2021). En troncos, se tomó como referencia el uso de cuadrantes de 50 × 20 cm y se realizaron ajustes únicamente cuando la curvatura del forófito, la discontinuidad del parche o la superficie disponible impedían ubicar el cuadrante completo sin sesgar el conteo de celdas (Zárate-Arias et al., 2019).

Registro de cobertura con plantillas cuadrículadas: La cobertura se estimó con plantillas transparentes cuadrículadas (retícula 1 × 1 cm, 1 cm² por celda), registrando la cobertura como número de celdas ocupadas por taxón. Este procedimiento ha sido utilizado para estimar cobertura en briófitos mediante plantillas en acetato y permite comparaciones entre unidades de muestreo (Gradstein et al., 2003; Papp et al., 2010). En campo, el conteo se realizó sobre cobertura visible. Los componentes no identificables *in situ* se registraron como morfoespecies/OTUs y se recolectó material

rotulado para determinación. En laboratorio, las morfoespecies se identificaron mediante microscopía y literatura especializada; posteriormente, los registros de cobertura se reasignaron a los taxones finalmente determinados, de modo que los porcentajes finales correspondieran a identidades verificadas.

Cada unidad de muestreo correspondió a un total fijo de celdas por sustrato: epífitos y lignícolas 1 000 celdas (50 × 20 cm), terrícolas 2 500 (50 × 50 cm), rupícolas 1 225 (35 × 35 cm) y epífilos 50 (10 × 5 cm). La cobertura por especie se expresó como proporción o porcentaje de celdas ocupadas respecto al total del cuadrante. Dado que una celda puede estar ocupada por más de un taxón, la suma de coberturas por cuadrante puede exceder 100 %; este resultado se interpretó como superposición de tapetes (Fehmi, 2010).

Número de cuadrantes e independencia espacial: Se evaluaron 80 cuadrantes corticícolas/epífitos (50 × 20 cm), 30 epífilos (10 × 5 cm), 64 lignícolas (50 × 20 cm), 65 terrícolas (50 × 50 cm) y 45 rupícolas (35 × 35 cm). La asignación del esfuerzo se definió para representar la disponibilidad relativa de sustratos observada durante recorridos de reconocimiento (forófitos colonizados, madera muerta, afloramientos rocosos y parches de suelo/barranco). La independencia espacial se operacionalizó evitando múltiples cuadrantes sobre el mismo parche (misma hoja, mismo segmento de tronco/madera, misma roca o mismo punto de suelo), y distribuyendo las unidades dentro de cada localidad con separación espacial cuando la configuración del sitio lo permitió (Gradstein et al., 2001). La terminología de sustratos siguió el uso estándar (Calzadilla & Churchill, 2014; Gradstein et al., 2001).

Variables ambientales: Las variables ambientales se midieron *in situ* durante el muestreo de febrero–abril de 2025 y se asociaron a cada unidad de muestreo para apoyar la interpretación exploratoria de la estructura composicional. Se registraron temperatura del aire (°C), humedad relativa (%) e intensidad luminica (lux) con equipos portátiles



(Gradstein et al., 2003; Proctor et al., 2007). Las lecturas se realizaron sobre el sustrato evaluado, ubicando el sensor en el mismo estrato del muestreo (≈ 1.3 m de altura en epífitos) y orientándolo hacia el plano de la superficie. Se efectuaron tres lecturas diarias (mañana, mediodía y tarde) y se mantuvo el mismo número de lecturas por jornada y sitio. Para análisis, la luz se transformó como $\log_{10}(\text{luz} + 1)$. Estas variables se usaron únicamente en ajuste ambiental (envfit) asociado a la ordenación (PCA) y no se incorporaron a los cálculos de diversidad alfa o beta.

Procesamiento e identificación del material biológico: El material briofítico se procesó en los laboratorios del Programa de Biología y en el Herbario Universidad del Quindío (HUQ). En campo, se recolectaron fragmentos diagnósticos mínimos, suficientes para determinación microscópica, y se registró un voucher por taxón observado en cada unidad de muestreo. Se obtuvieron duplicados únicamente cuando la biomasa disponible permitió colectas adicionales sin comprometer la integridad del parche. La identificación en campo se restringió a asignaciones preliminares al nivel taxonómico más fino posible; el material no identificable se registró como morfoespecies/OTUs, manteniendo trazabilidad mediante etiquetado y vinculación con el registro de cobertura (Gradstein et al., 2003).

En laboratorio, las muestras se limpiaron y separaron por morfotipo. La determinación se realizó con estereoscopio y microscopio compuesto con el uso de literatura especializada (Churchill & Linares, 1995; Gradstein, 2021). La nomenclatura se verificó en Tropicos (Missouri Botanical Garden, s. f.) y World Flora Online (World Flora Online Consortium, 2025). Los ejemplares determinados se depositaron en HUQ; los números de colección, duplicados y estado del voucher se consignan en el material suplementario. Los especímenes no resueltos a nivel específico se registraron como morfoespecies o al nivel taxonómico más fino disponible (p. ej., *cf.*, *aff.*, género) para verificación posterior.

Compilación y estandarización de registros complementarios: El inventario departamental se construyó integrando evidencia basada en especímenes y fuentes documentales trazables. El insumo principal correspondió a la base curatorial de HUQ filtrada para Quindío y depurada en localidad, elevación, municipio y nomenclatura (Herbario Universidad del Quindío, 2026). Para ampliar cobertura se incorporaron ocurrencias externas trazables (p. ej., GBIF filtrado para Quindío) y síntesis taxonómicas regionales para verificación de conceptos y nombres, con énfasis en hepáticas y antoceros (GBIF Secretariat, s. f.; Gradstein, 2021). La estandarización de nombres aceptados y sinonimia se armonizó con el Catálogo de Plantas y Líquenes de Colombia (Bernal et al., 2016).

Se definió una jerarquía operativa de evidencia por taxón: (i) taxones con voucher HUQ y (ii) taxones sin voucher HUQ sustentados por registros externos trazables o referencias documentales. Los taxones del segundo grupo se marcaron como provisionales en el MST 1. Las síntesis históricas (Churchill & Linares, 1995; Orrego & Uribe-Meléndez, 2004) se usaron para contexto y comparación, sin incorporar taxones al inventario exclusivamente por su aparición en esas fuentes. Los análisis de estructura comunitaria e índices se realizaron únicamente con datos de campo generados en este estudio.

Análisis estadísticos: Los análisis se realizaron mediante scripts reproducibles en R v4.5.0 ejecutado en RStudio, con apoyo complementario de PAST para verificaciones exploratorias (R Core Team, 2025). Los datos se organizaron en matrices de comunidad por sustrato y/o cinturón altitudinal (unidades muestrales $\times$ especies), usando como abundancia la cobertura medida en celdas ocupadas por unidad. Adicionalmente, se construyeron matrices de presencia/ausencia para métricas basadas en incidencia.

Para sintetizar dominancia relativa por sustrato se calculó un índice de valor de importancia (IVI) adaptado a briófitos, basado en cobertura e incidencia. La cobertura relativa

(RC) se estimó como la proporción de celdas ocupadas por la especie i respecto al total de celdas ocupadas por todas las especies dentro del sustrato. La frecuencia relativa (RF) se definió como la proporción de cuadrantes del sustrato donde ocurrió la especie respecto a la suma de incidencias del sustrato. El IVI se calculó como $IVI = (RC + RF)/2 \times 100$, siguiendo aplicaciones basadas en cobertura e incidencia en comunidades de briófitos (Song et al., 2015).

La diversidad alfa se estimó mediante Sobs, Shannon (H'), Simpson ($1-D$) e InvSimpson, equidad de Pielou (J'), Fisher α y estimadores de riqueza (Chao1 y ACE). La diversidad beta se calculó entre grupos con índices de presencia/ausencia (Jaccard y Sørensen) y, cuando correspondió, con métricas basadas en abundancia (Bray–Curtis y Morisita–Horn). Se reportó la media $\pm$ DE de las comparaciones pareadas. Además, se estimó β de Whittaker como $\beta = \gamma/\bar{\alpha} - 1$, donde γ corresponde a la riqueza total del pool y $\bar{\alpha}$ a la riqueza promedio por grupo.

Para evaluar la estructura multivariada, la matriz de abundancias se transformó mediante Hellinger y se aplicó PCA (Legendre & Gallagher, 2001). La asociación entre variables ambientales y la ordenación se evaluó con envfit mediante permutaciones ($n = 999$; $\alpha = 0.05$). Cuando se realizaron contrastes entre sustratos y cinturones altitudinales, se aplicó PERMANOVA y se verificó la homogeneidad de dispersión multivariada con PERMDISP, bajo un esquema permutacional consistente ($n = 999$), reportando pseudo- F , gl , R^2 y p (Anderson, 2001; Anderson, 2006). Los tamaños muestrales y la estructura de comparaciones se reportaron en tablas y figuras principales.

Se consideraron “taxones raros” aquellos con incidencia de 1–2 unidades muestrales (singletons/doubletons) dentro de cada grupo (sustrato o cinturón). La lista correspondiente se reportó en el MST 1 para permitir verificación.

RESULTADOS

La lista de taxones registrados en los cuadrantes muestreados y la información asociada (vouchers, localidad, rango altitudinal y hábito/

sustrato) se presentan en el MST 1. En Marchantiophyta, Lejeuneaceae registró la mayor riqueza (77 especies; 28 géneros), seguida por Plagiochilaceae (29 especies) y Frullaniaceae (23 especies). En Bryophyta, Brachytheciaceae registró 16 especies (8 géneros), seguida por Bryaceae y Fissidentaceae (13 especies cada una) y Polytrichaceae (12 especies). A nivel genérico, *Fissidens* registró 13 especies y *Sematophyllum* siete especies. Anthocerotophyta estuvo representado por un número reducido de especies (MST 1).

La riqueza observada por zona de vida fue mayor en bosque montano (278 spp.) y bosque altoandino (273 spp.), seguida por páramo (235 spp.) y premontano (195 spp.) (Fig. 1A). Estos valores corresponden al pool de especies registrado en unidades de muestreo ubicadas dentro de cada franja altitudinal (ver rangos por sitio en S1). Por hábito de crecimiento, la riqueza se concentró en epífitas (303 spp.) y terrícolas (242 spp.), mientras que el epífilo registró la menor riqueza (50 spp.) (Tabla 1).

La compartición de la brioflora (especies compartidas vs. exclusivas) se cuantificó entre zonas de vida y entre hábitos/sustratos. Por zonas de vida, 60 especies estuvieron presentes en las cuatro zonas; adicionalmente, el bosque premontano registró 22 especies exclusivas, el páramo 12, el bosque montano 9 y el bosque altoandino siete. Por hábito/sustrato, 68 especies estuvieron presentes en todos los sustratos analizados (corticícola/epífita, terrícola, lignícola, saxícola/rupícola y epífilo). Se registraron especies exclusivas por sustrato, principalmente en el componente corticícola/epífita (80 spp.), seguido por el terrícola (53 spp.), lignícola (46 spp.) y saxícola/rupícola (18 spp.); no se detectaron especies exclusivas del epífilo.

Los números de Hill mostraron valores mayores en lignícolas y terrícolas ($q^1 = 33.39$ y 34.28 ; $q^2 = 21.58$ y 26.38 , respectivamente). El epífilo registró los menores valores ($q^1 = 14.76$; $q^2 = 9.67$), mientras que rupícolas y epífitas fueron intermedios (rupícola: $q^1 = 18.19$, $q^2 = 13.93$; epífita: $q^1 = 27.08$, $q^2 = 17.04$). Los índices de diversidad alfa y equidad por hábito presentaron valores mayores en lignícolas y

**Tabla 1**

Riqueza observada (Sobs) e índices de diversidad alfa calculados a partir de la matriz de abundancias de briófitos por hábito de crecimiento (epífila, epífita, lignícola, rupícola y terrícola) en el área de estudio. / **Table 1.** Observed richness (Sobs) and alpha diversity indices calculated from the bryophyte abundance matrix by growth habit (epiphyllous, epiphytic, lignicolous, rupicolous, and terricolous) in the study area.

Hábito	epífila	epífita	lignícola	rupícola	terrícola
Sobs	50	303	225	113	242
H' (Shannon)	3.187	4.560	4.794	3.889	4.628
Simpson (1-D)	0.914	0.977	0.984	0.959	0.985
InvSimpson	11.64	43.05	61.94	24.64	66.13
J (Pielou)	0.815	0.798	0.885	0.823	0.843
Fisher α	25.72	88.07	108.77	43.45	70.55
Chao1	90.60	393.00	334.20	215.67	350.78
ACE	114.80	404.45	360.46	208.68	355.58

Sobs = riqueza observada; H' = índice de Shannon-Wiener; Simpson (1-D) = $1 - \sum p_i^2$; InvSimpson = $1/\sum p_i^2$; J = equidad de Pielou ($H'/\ln[Sobs]$); Fisher α = alfa de Fisher; Chao1 y ACE = estimadores no paramétricos de riqueza. Todos los índices se calcularon a partir de las abundancias totales por hábito (matriz agregada por hábito), no por unidad muestral. pi corresponde a la abundancia relativa de la especie i dentro de cada hábito. / Sobs = observed richness; H' = Shannon-Wiener index; Simpson (1-D) = $1 - \sum p_i^2$; InvSimpson = $1/\sum p_i^2$; J = Pielou's evenness ($H'/\ln[Sobs]$); Fisher α = Fisher's alpha; Chao1 and ACE = nonparametric richness estimators. All indices were calculated from total abundances by growth habit (matrix aggregated by habit), not by sampling unit. pi corresponds to the relative abundance of species i within each habit.

terrícolas (Tabla 1). En todos los hábitos, Chao1 y ACE excedieron Sobs (Tabla 1), con diferencias mayores en epífitas, terrícolas y lignícolas.

El índice de valor de importancia (IVI) se estimó por hábito. En epífitas, *Leptodontium viticulosoides* registró el mayor IVI (15.82 %), en terrícolas destacó *Fissidens weirii* (11.48 %), en lignícolas, *Fissidens steerei* (14.94 %), en epífilas, *Plagiochila* sp. (10.27 %), y en rupícolas, *Prionolejeunea mucronata* (12.59 %).

En frecuencia de ocurrencia (número de cuadrantes con presencia), las especies más frecuentes fueron *Thamnobryum fasciculatum* (216), *Lejeunea debilis* (204) y *Thuidium peruvianum* (180). Las dos primeras registraron mayor ocurrencia en el sustrato corticícola/epífita (192 y 180, respectivamente), mientras que *T. peruvianum* ocurrió en múltiples sustratos, con mayor componente terrícola (92) y ocurrencias adicionales en rupícola (33), epífita (28) y lignícola (27). Otros taxones con alta frecuencia fueron *Leskeadelphus angustatus* (175), con ocurrencias distribuidas entre terrícolas, lignícolas y rupícolas, y *Monoclea gottschei* (145), principalmente asociada a rupícolas (77) y terrícolas (51).

Los índices de diversidad beta mostraron mayor diferenciación composicional entre hábitos que entre zonas de vida (Tabla 2). Este resultado se observó en métricas de presencia-ausencia (Jaccard y Sørensen) y en métricas basadas en abundancia (Bray-Curtis y Morisita-Horn; Tabla 2). β Whittaker fue mayor entre hábitos (1.556) que entre zonas de vida (0,945) (Tabla 2).

Las variables microclimáticas medidas in situ mostraron diferencias entre premontano y montano. En premontano, la temperatura fue 25.3 ± 2.1 °C, la humedad relativa 82.2 ± 3.9 % y la intensidad lumínica presentó una mediana de 1077.5 lux. En montano, la temperatura fue 21.6 ± 1.5 °C, la humedad relativa 89.6 ± 2.6 % y la mediana de luminosidad 544 lux. Para altoandino y páramo no se realizaron mediciones microclimáticas directas; su caracterización se discute con base en la literatura y se presenta como contexto, no como evidencia primaria.

En el PCA por sustrato, los dos primeros componentes explicaron el 58 % de la variación (PC1 = 34 %; PC2 = 24 %). PC1 separó los ensamblajes asociados a sustratos aéreos (epífila y corticícola/epífita) de aquellos vinculados

Tabla 2

Resumen de diversidad beta (disimilitud) entre grupos y β de Whittaker para la comparación por hábitos y por zonas de vida. / **Table 2.** Summary of beta diversity (dissimilarity) among groups and Whittaker beta diversity for comparisons by growth habits and life zones.

Agrupación	Hábitos	Zonas de vida
γ (S pool)	474	474
$\bar{\alpha}$ (S promedio)	186.6	245.2
β Whittaker ($\gamma/\bar{\alpha} - 1$)	1.556	0.945
Jaccard (PA) media $\pm$ DE	0.794 $\pm$ 0.140	0.602 $\pm$ 0.132
Sørensen (PA) media $\pm$ DE	0.679 $\pm$ 0.196	0.441 $\pm$ 0.137
Bray–Curtis (abund) media $\pm$ DE	0.832 $\pm$ 0.139	—
Morisita–Horn (abund) media $\pm$ DE	0.770 $\pm$ 0.227	—

γ (S pool) = riqueza total del pool de especies; $\bar{\alpha}$ (S promedio) = riqueza promedio por grupo; β Whittaker = $\gamma/\bar{\alpha} - 1$. Las disimilitudes de Jaccard y Sørensen se calcularon con datos de presencia/ausencia (PA) y se reportan como media $\pm$ desviación estándar (DE) de todas las comparaciones pareadas. Bray–Curtis y Morisita–Horn se estimaron con abundancias y se reportan como media $\pm$ DE; en zonas de vida estos índices no se presentan (—) debido a que la matriz utilizada fue de presencia/ausencia. Valores mayores de β Whittaker indican mayor recambio composicional entre unidades comparadas. / γ (S pool) = total species richness of the species pool; $\bar{\alpha}$ (mean S) = mean richness by group; β Whittaker = $\gamma/\bar{\alpha} - 1$. Jaccard and Sørensen dissimilarities were calculated using presence/absence (PA) data and are reported as mean $\pm$ standard deviation (SD) of all pairwise comparisons. Bray–Curtis and Morisita–Horn were estimated using abundances and are reported as mean $\pm$ SD; for life zones these indices are not shown (—) because the matrix used was based on presence/absence. Higher β Whittaker values indicate greater compositional turnover among compared units.

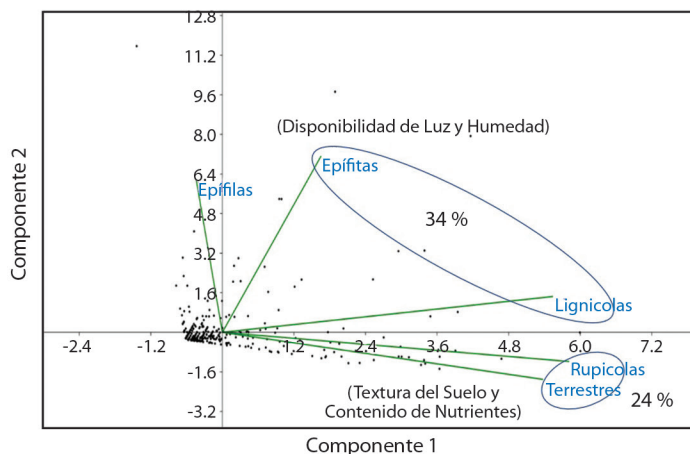


Fig. 2. Análisis de componentes principales (PCA) de la composición de briófitos por sustrato (epífito, terrícola, lignícola, rupícola y epífilo). Los dos primeros ejes explican el 58 % de la variación, mostrando centroides y dispersión por sustrato. Vectores ambientales significativos ($p < 0.05$) incluyen pH, humedad, luz y textura del suelo. / **Fig. 2.** Principal component analysis (PCA) of bryophyte composition by substrate (epiphytic, terricolous, lignicolous, rupicolous, and epiphyllous). The first two axes explain 58 % of the variation, showing centroids and dispersion by substrate. Significant environmental vectors ($p < 0.05$) include pH, humidity, light, and soil texture.

a sustratos con mayor influencia edáfica (terricola y saxícola/rupícola), con lignícola en posición intermedia (Fig. 2). PC2 se asoció con el gradiente microambiental representado por los vectores ambientales significativos ($p < 0.05$) (Fig. 2).

En el PCA por cinturón altitudinal, los centroides mostraron una separación progresiva desde premontano hacia montano y, posteriormente, hacia altoandino-páramo. Esta transición se organizó principalmente a lo largo del eje 1, con asociación de vectores ambientales

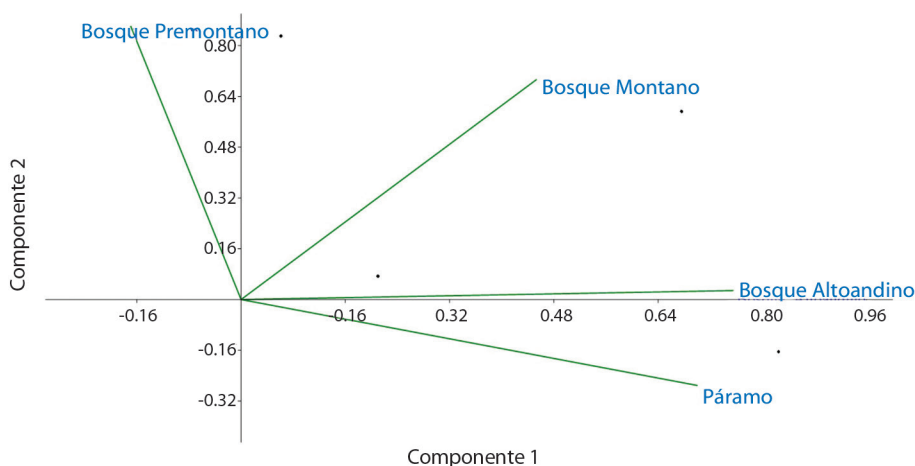


Fig. 3. Análisis de componentes principales (PCA) de la composición de briófitos por cinturón altitudinal (premontano, montano, altoandino y páramo). Se muestran centroides por cinturón y vectores ambientales significativos ($p < 0.05$): temperatura, humedad relativa, luz y cobertura de dosel. / **Fig. 3.** Principal component analysis (PCA) of bryophyte composition by altitudinal belt (premontane, montane, upper Andean, and páramo). Centroids by belt and significant environmental vectors ($p < 0.05$) are shown: temperature, relative humidity, light, and canopy cover.

significativos ($p < 0.05$) de temperatura, humedad relativa e intensidad lumínica (Fig. 3). La cobertura de dosel se asoció con la separación entre condiciones más boscosas y escenarios relativamente abiertos (Fig. 3).

DISCUSIÓN

La actualización del inventario de briófitos del Quindío, que pasó de 224 a 474 especies, evidencia que la diversidad del departamento estaba subestimada y que la integración de registros curados con muestreo estandarizado permite ampliar de manera sustancial la línea base regional. Este aumento no solo representa un avance en el conocimiento florístico del Quindío, sino que también confirma la necesidad de continuar con inventarios detallados en regiones andinas, donde la diversidad de briófitos suele estar incompletamente documentada a pesar de su alta relevancia ecológica (Bernal et al., 2016; Gradstein, 2021). En este sentido, los resultados actualizan y amplían los antecedentes para el departamento, particularmente los disponibles para hepáticas (Orrego & Uribe-Meléndez, 2004), y refuerzan la importancia

del Quindío como un territorio clave para comprender la diversidad briofítica andina a escala regional.

La alta representación de Marchantiophyta (hepáticas), y en particular de la familia Lejeuneaceae, coincide con lo descrito para bosques húmedos montanos y bosques nubosos del Neotrópico, donde las hepáticas epífitas constituyen una fracción importante de la diversidad briofítica (Frahm & Gradstein, 1991; Gradstein, 2021). Este patrón se relaciona con la elevada humedad atmosférica, la frecuencia de nubosidad y la abundancia de superficies disponibles para el crecimiento epífito. Además, la dominancia de Lejeuneaceae es coherente con la capacidad de este grupo para diversificarse en microambientes húmedos y sombreados, especialmente en bosques con alta complejidad estructural y abundancia de forófitos adecuados (Gradstein, 2006; Gradstein, 2021). En el Quindío, este predominio sugiere que muchos de los ambientes evaluados mantienen condiciones favorables para la persistencia de comunidades epifíticas diversas, estrechamente asociadas a una disponibilidad constante de humedad y a una menor exposición a la desecación, como se

ha documentado en bosques montanos tropicales (Löbs et al., 2020).

En contraste, el registro de solo tres especies de Anthocerotophyta (antocerotes) debe interpretarse con cautela. En floras andinas y neotropicales, los antocerotes suelen representar una fracción menor de la riqueza total en comparación con musgos y hepáticas (Gradstein et al., 2001; Gradstein, 2021). Sin embargo, esta baja riqueza también puede estar influida por limitaciones del muestreo, ya que muchas especies de este grupo ocupan microhábitats muy específicos, como suelos húmedos abiertos, taludes o sitios temporalmente perturbados, y su presencia puede variar según la humedad reciente y el estado fenológico de las poblaciones (Wood, 2007). Por ello, más que asumir una baja diversidad real de antocerotes en el departamento, los resultados indican que su registro podría incrementarse mediante búsquedas dirigidas y muestreos realizados en diferentes épocas climáticas.

A escala altitudinal, la mayor riqueza registrada en las zonas de vida de bosque montano y altoandino, seguida por páramo y premontano, es congruente con los patrones descritos para montañas tropicales, donde muchas comunidades de criptógamas alcanzan altos valores de riqueza en elevaciones intermedias (Frahm & Gradstein, 1991; Kessler, 2000). En estos ambientes, la combinación de alta humedad, nubosidad frecuente y complejidad estructural del bosque genera condiciones favorables para el establecimiento de numerosos briófitos. No obstante, en este estudio el patrón no se expresa como un pico altitudinal estrecho, sino como una franja amplia de alta riqueza entre los cinturones montano y altoandino. A diferencia de un máximo restringido a una sola franja, en el Quindío varias bandas altitudinales conservaron condiciones adecuadas para sostener una flora briofítica diversa. Esto sugiere que la altitud no actúa de manera aislada, sino que integra cambios simultáneos en temperatura, humedad, cobertura del dosel y heterogeneidad del hábitat, factores que en conjunto influyen sobre la composición de especies (Song et al., 2015; Porras López & Morales Puentes, 2020).

La distribución por hábito de crecimiento mostró que la riqueza se concentró en epífitas y terrícolas, mientras que las epífilas registraron la menor riqueza. Este resultado indica que el tipo de sustrato o microhábitat ocupado por las especies es un factor importante en la organización de la flora briofítica del Quindío. En bosques tropicales húmedos, los sustratos epífitos ofrecen una amplia variedad de condiciones de rugosidad, retención de agua, acidez, estabilidad y exposición, lo que favorece la coexistencia de numerosas especies con distintos requerimientos ecológicos (Gradstein et al., 2001; Zotz & Bader, 2009). La presencia de 80 especies exclusivas en el componente epífito refuerza esta idea y sugiere que troncos y ramas constituyen uno de los principales reservorios de diversidad del departamento, más que un sustrato adicional dentro del paisaje.

En cambio, la menor riqueza de las epífilas y la ausencia de especies exclusivas en este hábito pueden explicarse por la naturaleza más inestable del sustrato foliar. Las hojas tienen una duración limitada, están expuestas al lavado por lluvia y experimentan cambios rápidos de humedad, temperatura y radiación. Estas condiciones restringen el establecimiento prolongado de muchas especies y favorecen la presencia de taxones capaces de colonizar rápidamente sustratos de corta duración (Proctor et al., 2007). Por ello, el bajo número de epífilas no debe interpretarse únicamente como una menor oferta de especies, sino también como una consecuencia de la inestabilidad ecológica de este microhábitat.

La ordenación por sustrato mostró una diferenciación clara entre las especies asociadas a sustratos aéreos, como epífitas y epífilas, y aquellas relacionadas con sustratos con mayor influencia del suelo, como terrícolas y rupícolas, mientras que las lignícolas ocuparon una posición intermedia. Este patrón indica que la composición de especies responde a diferencias ambientales concretas entre sustratos, especialmente en variables como humedad, luz, pH y textura. Estudios previos han demostrado que, en comunidades de briófitos, el microclima y las propiedades físicas del sustrato son



determinantes importantes de la composición, incluso cuando su efecto sobre la riqueza total es menos evidente (Sporn et al., 2009; Löbs et al., 2020). En consecuencia, los resultados del PCA sugieren que las especies no se distribuyen al azar entre los sustratos, sino que responden a condiciones locales específicas que condicionan qué especies pueden establecerse en cada uno.

De manera complementaria, el PCA por cinturón altitudinal mostró un cambio ordenado en la composición de especies a lo largo del gradiente, asociado con temperatura, humedad relativa, luz y cobertura del dosel. Esto indica que la altitud influye sobre las comunidades no solo por el cambio de elevación en sí mismo, sino porque sintetiza una serie de variaciones ambientales que modifican la disponibilidad de microhábitats adecuados para los briófitos. Este resultado coincide con trabajos realizados en bosques montanos, donde la composición de comunidades briofíticas cambia a medida que varían las condiciones térmicas, hídricas y estructurales del bosque (Frahm & Gradstein, 1991; Song et al., 2015). En conjunto, ambos análisis de ordenación sugieren que la composición de especies responde a dos escalas complementarias: una regional, asociada al gradiente altitudinal, y otra local, relacionada con el sustrato y el microclima inmediato.

Las métricas de diversidad alfa por hábito mostraron que los sustratos lignícolas y terrícolas presentaron los mayores valores de diversidad efectiva y equidad, mientras que las epífilas presentaron los menores. Esta diferencia puede relacionarse con la mayor heterogeneidad interna de la madera en descomposición y del suelo superficial, que ofrecen una amplia variedad de condiciones de humedad, textura, porosidad y estabilidad. La madera, en particular, cambia progresivamente durante la descomposición y genera micrositios que pueden ser aprovechados por especies con diferentes requerimientos ecológicos (Gradstein et al., 2001). En contraste, el sustrato foliar ofrece menos estabilidad temporal y menor continuidad espacial, lo que limita tanto la riqueza como la distribución equilibrada de abundancias. De este modo, las diferencias en diversidad alfa entre hábitos no

solo reflejan el número de especies presentes, sino también las condiciones ecológicas y la permanencia relativa de cada tipo de sustrato.

Asimismo, el hecho de que los estimadores Chao1 y ACE superaron la riqueza observada en todos los hábitos sugiere que aún existe una fracción de especies poco frecuentes que no ha sido completamente registrada. Esto es esperable en inventarios tropicales de briófitos, donde muchas especies presentan distribuciones locales restringidas, baja abundancia o alta dependencia de microhábitats particulares (Gradstein et al., 2001). Por tanto, aunque el inventario departamental aumentó considerablemente, los resultados indican que la diversidad real del Quindío probablemente todavía no ha sido documentada en su totalidad.

La diversidad beta estuvo dominada por el cambio en la composición de especies y fue mayor entre hábitos de crecimiento que entre zonas de vida. Este es uno de los hallazgos más relevantes del estudio, porque indica que la diferenciación de las comunidades se relaciona más con el tipo de sustrato o microhábitat que con la sola ubicación en una zona altitudinal determinada. En otras palabras, la altitud define un contexto ambiental general, pero el reemplazo de especies ocurre con mayor intensidad entre microhábitats con condiciones locales contrastantes. Este patrón coincide con lo observado en otros estudios, donde la composición de briófitos responde fuertemente a condiciones microambientales y a la heterogeneidad del hábitat (Sporn et al., 2009; Moreno-Gaona et al., 2023). La mayor disimilitud entre hábitos, tanto en presencia-ausencia como en abundancia, indica que la heterogeneidad de sustratos es uno de los principales factores que organiza la diversidad briofítica del paisaje.

En conjunto, los resultados muestran que la diversidad briofítica del Quindío está organizada por procesos que operan en distintas escalas. A escala regional, el gradiente altitudinal influye sobre la distribución de especies al modificar condiciones climáticas y estructurales del bosque. A escala local, la disponibilidad y heterogeneidad de sustratos, junto con el microclima inmediato, determinan qué

especies logran establecerse y coexistir en cada ambiente. Esta interpretación permite comprender la flora del departamento no solo como una lista ampliada de especies, sino como un sistema ecológicamente estructurado, en el que la conservación de la diversidad depende de mantener tanto la variedad altitudinal como la heterogeneidad de microhábitats. En este contexto, la protección de bosques húmedos montanos, la conservación de forófitos y madera en diferentes estados de descomposición, y el mantenimiento de condiciones microclimáticas estables son elementos clave para preservar la diversidad de briófitos en el Quindío (Ah-Peng et al., 2017; Zotz & Bader, 2009). Así, este estudio no solo amplía el inventario departamental, sino que aporta evidencia de que la conservación de los briófitos en el Quindío requiere proteger simultáneamente la continuidad del gradiente andino y la diversidad de microhábitats que sostienen el recambio local de especies.

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.

Ver material suplementario
a25v74n1-suppl 1

AGRADECIMIENTOS

A la Corporación Autónoma Regional del Quindío (CRQ). Al Convenio Interadministrativo No. 007 de 2021 suscrito entre la Universidad del Quindío y CRQ. A la Universidad del Quindío, a la Vicerrectoría de Investigaciones, a la Facultad de Ciencias Básicas y Tecnologías, al Programa de Biología, al CIBUQ, al Laboratorio de Biología y Almacén por el respaldo y soporte. Al Herbario HUQ por el acceso a

las colecciones y logística. Al GIBUQ por el acompañamiento. Finalmente, a los propietarios y administradores de las reservas por todo su apoyo, a los conductores de “Willys” por el transporte y apoyo en campo.

REFERENCIAS

- Ah-Peng, C., Cardoso, A. W., Flores, O., West, A., Wilding, N., Strasberg, D., & Hedderson, T. A. J. (2017). The role of epiphytic bryophytes in interception, storage, and the regulated release of atmospheric moisture in a tropical montane cloud forest. *Journal of Hydrology*, 548, 665–673. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2017.03.043>
- Anderson, M. J. (2001). A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, 26(1), 32–46. <https://doi.org/10.1046/j.1442-9993.2001.01070.x>
- Anderson, M. J. (2006). Distance-based tests for homogeneity of multivariate dispersions. *Biometrics*, 62(1), 245–253. <https://doi.org/10.1111/j.1541-0420.2005.00440.x>
- Bernal, R., Gradstein, S. R., & Celis, M. (2016). *Catálogo de plantas y líquenes de Colombia* (Vols. 1–2). Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia. <https://doi.org/10.15472/7avdhn>
- Calzadilla, E., & Churchill, S. P. (2014). *Glosario ilustrado para musgos neotropicales*. Missouri Botanical Garden; Museo de Historia Natural Noel Kempff Mercado.
- Churchill, S. P., & Linares, E. L. (1995). *Prodromus bryologiae Novo-Granatensis: Introducción a la flora de musgos de Colombia* (Vols. 1–2). Instituto de Ciencias Naturales–Museo de Historia Natural, Universidad Nacional de Colombia.
- Dai, C., Xie, X., Liu, C., Xu, S., & Wu, Z. (2025). Microclimates regulate bryophyte communities on Mt Tianmu in eastern China. *Journal of Biogeography*, 52(7), 270–305. <https://doi.org/10.1111/jbi.15134>
- Fehmi, J. S. (2010). Confusion among three common plant cover definitions may result in data unsuited for comparison. *Journal of Vegetation Science*, 21(2), 273–279. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.01141.x>
- Frahm, J.-P., & Gradstein, S. R. (1991). An altitudinal zonation of tropical rain forests using bryophytes. *Journal of Biogeography*, 18(6), 669–678. <https://doi.org/10.2307/2845542>
- GBIF Secretariat. (s. f.). *Citation guidelines*. Global Biodiversity Information Facility. <https://www.gbif.org/citation-guidelines>



- Gobierno del Quindío. (s. f.). *Datos geográficos del Departamento del Quindío*. <https://quindio.gov.co/el-gobierno/el-departamento?catid=9&id=5%3Adatos-geograficos-depto-quindio&view=article>
- Gradstein, S. R. (2006). The lowland cloud forest of French Guiana: A liverwort hotspot. *Cryptogamie, Bryologie*, 27(2), 141–152.
- Gradstein, S. R. (2021). *The liverworts and hornworts of Colombia and Ecuador* (Memoirs of the New York Botanical Garden, Vol. 121). Springer. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-49450-6>
- Gradstein, S. R., Churchill, S. P., & Salazar-Allen, N. (2001). *Guide to the bryophytes of tropical America* (Memoirs of the New York Botanical Garden, Vol. 86). The New York Botanical Garden Press.
- Gradstein, S. R., Nadkarni, N. M., Krömer, T., Holz, I., & Nöske, N. (2003). A protocol for rapid and representative sampling of vascular and non-vascular epiphyte diversity of tropical rain forests. *Selbyana*, 24(1), 105–111. <https://doi.org/10.2307/41750962>
- Holdridge, L. R. (1967). *Life zone ecology* (Ed. rev.). Tropical Science Center.
- Hu, H. X., Shen, T., Quan, D. L., Nakamura, A., & Song, L. (2021). Structuring interaction networks between epiphytic bryophytes and their hosts in Yunnan, SW China. *Frontiers in Forests and Global Change*, 4, 716278. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2021.716278>
- Kessler, M. (2000). Altitudinal zonation of Andean cryptogam communities. *Journal of Biogeography*, 27(2), 275–282. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2000.00405.x>
- Legendre, P., & Gallagher, E. D. (2001). Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, 129(2), 271–280. <https://doi.org/10.1007/s004420100716>
- Löbs, N., Walter, D., Barbosa, C. G. G., Brill, S., Alves, R. P., Cerqueira, G. R., de Oliveira Sá, M., de Araújo, A. C., de Oliveira, L. R., Ditas, F., Moran-Zuloaga, D., Pires Florentino, A. P., Wolff, S., Godoi, R. H. M., Kesselmeier, J., Mota de Oliveira, S., Andreae, M. O., Pöhlker, C., & Weber, B. (2020). Microclimatic conditions and water content fluctuations experienced by epiphytic bryophytes in an Amazonian rain forest. *Biogeosciences*, 17(21), 5399–5416. <https://doi.org/10.5194/bg-17-5399-2020>
- Missouri Botanical Garden. (s. f.). *Tropicos* [Base de datos]. <https://www.tropicos.org/>
- Moreno-Gaona, D. A., Morales-Puentes, M. E., Gil-Novoa, J. E., & Mercado-Gómez, J. D. (2023). Structure of bryophyte communities in the paramo complexes of Boyacá-Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 71(1), Artículo e53584. <https://doi.org/10.15517/rev.biol.trop.v71i1.53584>
- Orrego, O., & Uribe-Meléndez, J. (2004). Hepáticas (Marchantiophyta) del departamento del Quindío, Colombia. *Biota Colombiana*, 5(2), 209–216. <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=49150208>
- Papp, B., Vanderpoorten, A., & Gradstein, S. R. (2010). Sampling of bryophytes. En J. Eymann, J. Degreef, C. Häuser, J. C. Monje, Y. Samyn, & D. Vandenspiegel (Eds.), *Manual on field recording techniques and protocols for all taxa biodiversity inventories* (Vol. 8, pp. 331–345). ABC Taxa.
- Porras López, S., & Morales Puentes, M. E. (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>
- Proctor, M. C. F., Oliver, M. J., Wood, A. J., Alpert, P., Stark, L. R., Cleavitt, N. L., & Mishler, B. D. (2007). Desiccation tolerance in bryophytes: A review. *The Bryologist*, 110(4), 595–621. [https://doi.org/10.1639/0007-2745\(2007\)110\[595:DIBAR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1639/0007-2745(2007)110[595:DIBAR]2.0.CO;2)
- R Core Team. (2025). *R: A language and environment for statistical computing* [Software]. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>
- Ríos-Franco, C. A., Gómez-Hoyos, D., Franco, P., Ramírez-López, M. P., García-Parra, A. L., Gómez-Botero, H. F., & Arroyave-Zapata, M. A. (2012). *Análisis de representatividad ecosistémica, identificación de vacíos y prioridades de conservación en el departamento del Quindío* (Convenio 061 de 2011). Corporación Autónoma Regional del Quindío (CRQ); Fundación Ecológica Las Mellizas.
- Servicio Geológico Colombiano. (s. f.). *Generalidades del volcán Paramillo del Quindío*. <https://www2.sgc.gov.co/sgc/volcanes/VolcanParamilloQuindio/Paginas/generalidades-volcan-paramillo-quindio.aspx>
- Song, L., Ma, W. Z., Yao, Y. L., Liu, W. Y., Li, S., Chen, K., Lu, H. Z., Cao, M., Sun, Z. H., Tan, Z. H., & Nakamura, A. (2015). Bole bryophyte diversity and distribution patterns along three altitudinal gradients in Yunnan, China. *Journal of Vegetation Science*, 26(3), 576–587. <https://doi.org/10.1111/jvs.12263>
- Sporn, S. G., Bos, M. M., Hoffstätter-Müncheberg, M., Kessler, M., & Gradstein, S. R. (2009). Microclimate determines community composition but not richness of epiphytic understory bryophytes of rainforest and cacao agroforests in Indonesia. *Functional Plant Biology*, 36(2), 171–179. <https://doi.org/10.1071/FP08197>
- Varela, Z., Boquete, M. T., Fernández, J. A., Martínez-Abaigar, J., Núñez-Olivera, E., & Aboal, J. R. (2023). Mythbusters: Unravelling the pollutant uptake processes in mosses for air quality biomonitoring. *Ecological Indicators*, 148, Artículo 110095. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2023.110095>

- Wood, A. J. (2007). The nature and distribution of vegetative desiccation-tolerance in hornworts, liverworts and mosses. *The Bryologist*, 110(2), 163–177. [https://doi.org/10.1639/0007-2745\(2007\)110\[163:IENFIB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1639/0007-2745(2007)110[163:IENFIB]2.0.CO;2)
- World Flora Online Consortium. (2025). *World Flora Online* [Database]. <https://www.worldfloraonline.org/>
- Zárate-Arias, N., Moreno-Palacios, M., & Torres-Benítez, A. (2019). Diversidad, especificidad de forófito y preferencias microambientales de líquenes cortícolas de un bosque subandino en la región Centro de Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 43(169), 737–745. <https://doi.org/10.18257/raccefyn.886>
- Zotz, G., & Bader, M. Y. (2009). Epiphytic plants in a changing world—Global change effects on vascular and non-vascular epiphytes. In U. Lüttge, W. Beyschlag, & J. Murata (Eds.), *Progress in botany* (Vol. 70, pp. 147–170). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-540-68421-3_7_