

Diversidad de briófitos acuáticos en un río de alta montaña tropical

Diversity of the aquatic bryophytes in a tropical high mountain river

Daniela Alejandra Becerra-I^{IB*} | Karen Alejandra Cárdenas-E^{IB} | Wilson Ricardo Álvaro-A^{IB}

- Recibido: 14/ene/2019
- Aceptado: 4/jun/2020
- Publicación en línea: 30/jun/2020

Citación: Becerra-I DA, Cárdena-E KA, Álvaro-A WR. 2020. Diversidad de briófitos acuáticos en un río de alta montaña tropical. *Caldasia* 42(2):294-305. doi: <https://dx.doi.org/10.15446/caldasia.v42n2.77188>.

ABSTRACT

The mountain rivers contain a great diversity of habitats, which are characterized by temporary changes in environmental factors and by hosting different organisms. The bryophytes are an important component in the biota of these ecosystems, where they reach large coverage and contribute significantly to primary production, stabilization of the margins of watercourses and increasing the heterogeneity of habitats for other organisms. This work is carried out in the Teatinos River (Boyacá, Colombia), in an altitudinal gradient between 2100 and 3300 m, in which the diversity of aquatic bryophytes and its relationship with some environmental factors such as pH, conductivity, temperature, depth, slope and width of the channel, measured along the mentioned is evaluated. Twelve sampling sites were established, distributed every 100 m altitude, where 70 species were recorded, corresponding to 41 mosses, 27 liverworts and two hornworts. The greatest richness and diversity were reported at 3100 m. Dominance is higher at 2400 m. The composition of the communities indicated the distribution of the species into two groups one from 2100 to 2800 m and a second from 2900 to 3300 m. The temperature, conductivity and slope are negatively correlated with the richness.

Keywords. Altitudinal gradient, bryoflora, environmental factors, hornworts, watercourses

RESUMEN

Los ríos de montaña contienen una gran diversidad de hábitats caracterizados por cambios temporales en los factores ambientales y por albergar diferentes organismos. Los briófitos son un componente importante de la biota de estos ecosistemas, donde son altamente diversos y contribuyen de manera significativa a la producción primaria, estabilización de los márgenes de los cursos de agua y aumento en la heterogeneidad de hábitats para otros organismos. Este trabajo se realizó en el río Teatinos (Boyacá, Colombia), en un gradiente altitudinal entre 2100 y 3300 m, donde se evaluó la diversidad de briófitos acuáticos y su relación con algunos factores ambientales como pH, conductividad, temperatura, profundidad, pendiente y ancho del cauce. Se establecieron doce sitios de muestreo distribuidos cada 100 m altitudinales, donde se registraron 70 especies correspondientes a 41 musgos, 27 hepáticas y dos antocerotes. La mayor riqueza y diversidad se reportaron a los 3100 m y la dominancia es mayor a 2400 m. La composición de las comunidades indicó la distribución de las especies en dos grupos, uno entre 2100 y 2800 m y el otro entre 2900 y 3300 m. La temperatura, la conductividad y la pendiente se correlacionan negativamente con la riqueza.

Palabras clave. Antocerotes, brioflora, curso de agua, factores ambientales, gradiente altitudinal

Grupo de Investigación Biología para la Conservación, Escuela de Ciencias Biológicas, Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia.
daniela.becerrain@gmail.com*, cardenasek@gmail.com, walvaroa@gmail.com

* Autor para correspondencia



INTRODUCCIÓN

Los ríos y arroyos de Latinoamérica y el Caribe albergan valiosos recursos acuáticos y suministran importantes servicios ecosistémicos para las poblaciones humanas (Ramírez *et al.* 2008). Los ríos de montaña contienen una gran diversidad de hábitats, los cuales se caracterizan por presentar perturbaciones y cambios temporales en los factores ambientales (Vitt *et al.* 1986) y pueden ser particularmente sensibles a las consecuencias del calentamiento global (McGregor *et al.* 1995). Por lo tanto, los organismos que allí se establecen deben presentar adaptaciones a un ambiente de alta energía y a fluctuaciones en la disponibilidad hídrica por cambios temporales en los niveles de humedad (Vitt *et al.* 1986).

A diferencia de las plantas acuáticas vasculares, los briófitos acuáticos son más resistentes a la desecación y a las corrientes fuertes (Fritz *et al.* 2009) tolerando bajos niveles de luz y temperatura (Stream Bryophyte Group 1999), siendo en muchas ocasiones, las plantas acuáticas más abundantes en los ríos de cabecera de tierras altas (Glime 1987) y los productores primarios más importantes en estos ecosistemas (Stream Bryophyte Group 1999, Strayer y Dudgeon 2010). Por otra parte, los briófitos influyen de manera importante las dinámicas de nutrientes de los ríos, contribuyen a la estabilización de los márgenes de los cursos de agua y a la colonización por parte de perifiton e invertebrados acuáticos, pues incrementan la heterogeneidad del hábitat (Suren 1996, Stream Bryophyte Group 1999, Strayer y Dudgeon 2010).

Vitt y Glime (1984) clasifican a los briófitos acuáticos a partir de dos gradientes ambientales principales; según la fluctuación en los niveles de agua, se denominan acuáticos obligados a los que se desarrollan en ambientes completamente sumergidos, y acuáticos facultativos a aquellos que, aunque se desarrollan en ambientes sumergidos, pueden soportar temporadas de sequía. Por otra parte, según la corriente del agua, y acogiendo los términos utilizados por Hustedt (1938), los briofitos se clasifican en limnófilos, o que se establecen en ecosistemas con aguas estancadas, y en reófilos, aquellos que crecen en aguas corrientes. van Stennis (1981, 1987) define a los reófilos como las especies que se establecen dentro de la columna de agua de hábitats ribereños, donde las plantas están influenciadas por inundaciones estacionales. Para establecerse en estos ecosistemas, los briófitos requieren importantes adaptaciones

morfológicas y fisiológicas, que incluyen la tolerancia a largos periodos de inundación, el soporte del movimiento del agua a grandes velocidades y de varios niveles de desecación cuando la columna de agua se reduce en volumen (Shevock *et al.* 2017).

El establecimiento y distribución de los briófitos dentro de los ecosistemas acuáticos se ven influenciados por diversas variables, a escala macro, se encuentran variables como el clima y la altitud, que dictan a su vez el comportamiento de variables de mesoescala como el régimen hidrológico de la corriente y variables microescala como el tamaño del sustrato, la estabilidad del lecho, velocidad de la corriente y pendiente del arroyo (Suren 1996, Stream Bryophyte Group 1999). Según Luis *et al.* (2015), la riqueza y composición de briofitos acuáticos, están influenciadas por factores ambientales, como variables geomorfológicas, hidrológicas y fisicoquímicas, así como la temperatura del curso del agua. Slack y Glime (1985) describen la altitud como uno de los factores más fiables para evaluar la segregación de nichos en briófitos acuáticos.

En Suramérica son pocos los trabajos sobre briófitos reófilos, el estudio más reciente es el realizado por Vásquez *et al.* (2019) en Ecuador, en donde evalúan los cambios en la diversidad y su relación con los usos del suelo y los análisis físico-químicos para evaluar la calidad del agua; al igual que en los trabajos realizados en Colombia por Bolaños (2012) y Romero (2017). Los trabajos de Linares-C y Churchill (1997) y Lagos *et al.* (2008) se enfocan al estudio de la diversidad de las comunidades de briófitos reófilos. Para este trabajo se plantearon los siguientes interrogantes: ¿Cuál es la diversidad de briófitos acuáticos del río Teatinos? y ¿Cuál es la relación entre los factores ambientales de pH, conductividad, temperatura, profundidad, pendiente y ancho del cauce con la diversidad y estructura de los briófitos acuáticos en el gradiente altitudinal en que se encuentra el río?

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de muestreo

El estudio se realizó en el río Teatinos que es un afluente de alta montaña localizado en el departamento de Boyacá, hace parte de la cuenca alta del río Garagoa y de la cuenca del río Orinoco. Nace hacia el sector suroriental del municipio de Samacá en el alto del Santuario a 05°24'26" Norte y 73°33'54" Oeste, por la unión de las quebradas las

Juntas y Yerbabuena en el páramo de Rabanal (Samacá) a los 3400 m. Pasa por los municipios de Ventaquemada, Tunja, Boyacá, Ramiriquí y desemboca en el río Jenesano a 05°24'50" Norte y 073°21'7" Oeste sobre 2100 m. Tiene una longitud aproximada de 19,65 km. En su parte alta circula por ecosistemas de páramo. A los 3250 m forma el embalse de Teatinos que provee agua a la ciudad de Tunja, con una capacidad de ocho millones de m³ (Márquez y Suárez 2005) (Fig. 1). Después del embalse, la microcuenca se encuentra dentro de la formación vegetal denominada Bosque Altoandino (IAvH et al. 2008).

Muestreo de material vegetal

El muestreo se realizó cada 100 m de altitud, desde los 2100 hasta los 3300 m; comprendiendo desde la desembocadura en el río Jenesano hasta el nacimiento en el páramo de Rabanal para un total de doce sitios de muestreo. En cada sitio se ubicó una parcela de 1m por el ancho del cauce y se tomó el área de cobertura de cada briófito utilizando un acetato de 20 x 20 cm. Se calcó el contorno de cada una de las especies con un lápiz de cera. El área ocupada se obtuvo en cm² a partir de los contornos mediante el programa ImageJ 1.50i (Rasband 2016).

Para la determinación del material recolectado se utilizaron las claves para musgos de Churchill y Linares (1995), para hepáticas, Bischler et al. (2005), Costa (2008), Gradstein (2016 a, b) y para antocerotes, Gradstein (2018).

Factores ambientales

En cada sitio de muestreo se registró la conductividad del agua (μS/m) con un conductímetro HANNA modelo Hi 9835 y la temperatura (°C) y el valor de pH con un pH-metro HANNA modelo Hi 98129. Se midió la profundidad del río con una vara de dos metros previamente demarcada en centímetros según Dawson (2002) y el ancho utilizando un decámetro. La velocidad de la corriente se calculó registrando el tiempo en que una pelota de poliestireno expandido se demoró en recorrer una distancia de 1 m. Con los valores de la velocidad de la corriente, y el ancho y la profundidad del cauce se determinó el caudal en m³/s (Goyenola 2007). Se determinó la pendiente de cada sitio de muestreo a partir de un modelo de elevación digital Aster DEM (15 X 15 m) en ArcGis 10.5 (ESRI 2017).

Análisis de datos

Para conocer la suficiencia del esfuerzo de muestreo se construyó una curva de acumulación de especies con los

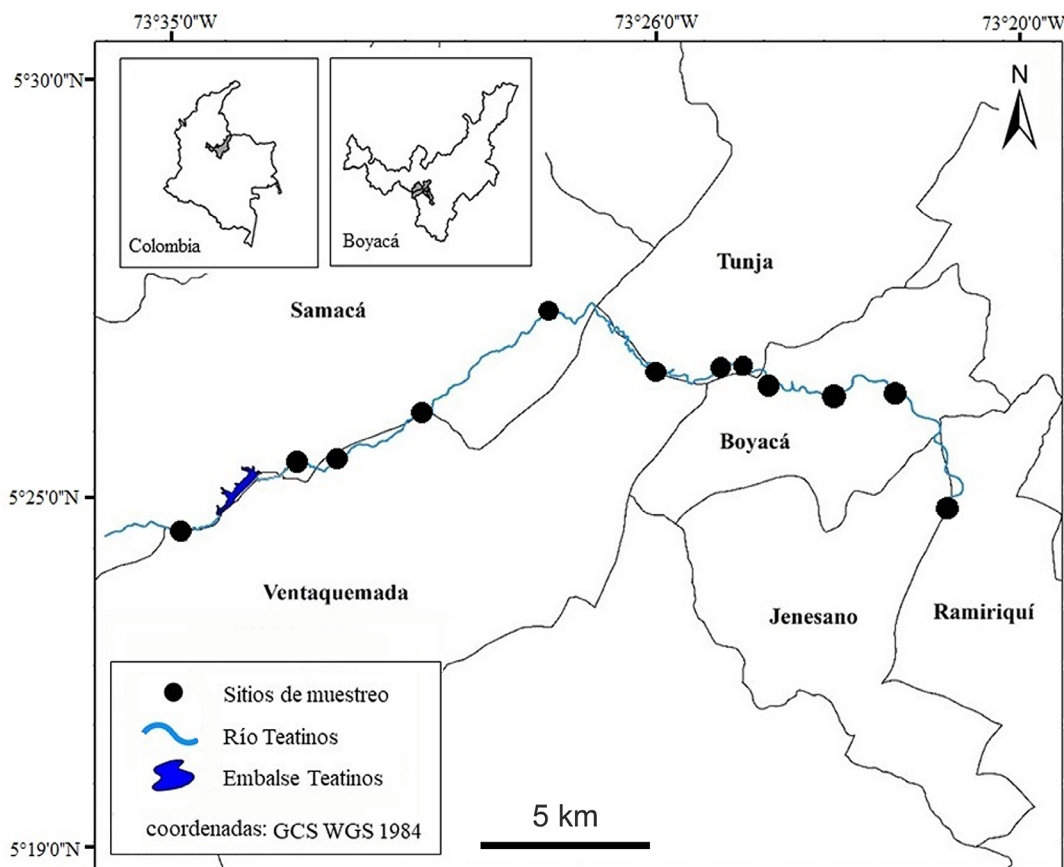


Figura 1. Ubicación del río Teatinos y los sitios de muestreo.

estimadores no paramétricos Jackknife 1, Chao 2 y Bootstrap (Moreno 2001, Villarreal et al. 2004). La diversidad alfa de cada sitio de muestreo se evaluó a partir de la estimación de la riqueza específica y de los índices de diversidad de Simpson, dominancia de Berger-Parker y equitatividad de Pielou (Magurran 1988, Moreno 2001, Villarreal et al. 2004). La relación entre las variables ambientales cuantificadas y la riqueza específica se analizaron con un Modelo Lineal Generalizado (GLM) con distribución de errores Poisson y función de vínculo logarítmica (Zuur et al. 2007, Guerra et al. 2020). Para la diversidad beta, se aplicó el índice de similitud de Jaccard y se utilizó el método Wards para generar el dendrograma correspondiente, mediante el software Past 3.08 (Hammer et al. 2001). Para analizar la relación entre la composición de briófitos y las variables ambientales se realizó un escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) con la función metaMDS, utilizando la distancia Bray-Curtis para calcular la matriz de semejanza. Los valores de la abundancia relativa de especies y las variables ambientales se ajustaron a los primeros dos ejes de la ordenación NMDS. Los coeficientes de correlación (R^2) y los valores de P se calcularon con la función envfit y 999 permutaciones; estos análisis fueron realizados con el paquete vegan (Oksanen et al. 2013) en el programa estadístico R (R Development Core Team 2011).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Curva de acumulación de especies

Al comparar el número de especies observadas (70), con las generadas por los estimadores utilizados, se evidencian que el muestreo es significativo. Bootstrap estima la presencia de 77 especies, Chao 2 un total de 82 especies y Jackknife 1 un total de 87 (Fig. 2).

Diversidad alfa

se registraron 70 especies de briófitos para el área de estudio, pertenecientes a 49 géneros y 33 familias. Los musgos son el grupo más diverso con 41 especies, en 30 géneros y 16 familias, seguido de las hepáticas, con 27 especies en 17 géneros y 15 familias y antocerotes, con dos especies, pertenecientes a los géneros *Nothoceros* (Dendroceroataceae) y *Phaeoceros* (Notothyladaceae) (Tabla 1). Esta investigación presenta el mayor número de especies registradas para briófitos acuáticos en Colombia con relación a los trabajos realizados por Griffin III (1978), Cleef (1981), Linares-C y Churchill (1997), Lagos et al. (2008), Bolaños (2012) y Romero (2017).

La mayor riqueza se presentó a los 3100 m (27 especies) y a los 2300 y 2500 m se registraron los valores más bajos

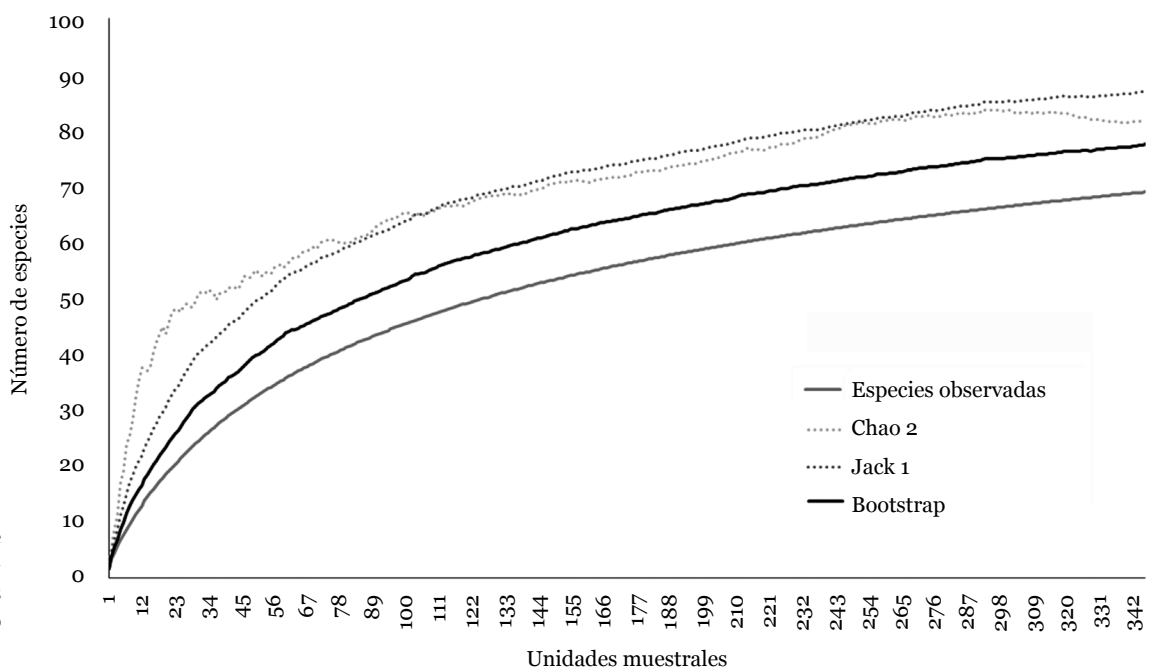


Figura 2. Curva de acumulación de especies para las unidades muestrales en el río Teatinos

con siete especies cada uno. La mayor diversidad y equitatividad, según los índices de Simpson y Pielou respectivamente, se presenta a los 3100 m; mientras que, los menores valores de dichos índices fueron registrados a los 2400 m. Comportamiento que concuerda con lo reportado por Stream Bryophyte Group (1999), Demars y Thiébaud (2008) y Ah-Peng et al. (2012).

El sitio de muestreo ubicado a los 3100 m. se encuentra inmerso dentro del bosque, donde se generan condiciones de sombrero por flora nativa, no se evidencian actividades agrícolas en la ronda del río y se presenta una mayor distancia entre el río y los asentamientos urbanos y viviendas rurales, con respecto a los demás sitios muestreados, resultado que concuerda con los reportes de Allan y

Tabla 1. Lista de familias y especies de briófitos acuáticos presentes en cada sitio de muestreo dentro del río Teatinos

FAMILIA	ESPECIE	SITIO DE MUESTREO											
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
MUSGOS													
Bartramiaceae	<i>Philonotis uncinata</i> (Schwägr.) Brid.					x	x	x	x	x	x		
Brachytheciaceae	<i>Brachythecium occidentale</i> (Hampe) A. Jaeger				x								
	<i>Brachythecium plumosum</i> (Hedw.) Schimp.		x							x			
	<i>Brachythecium ruderale</i> (Brid.) W.R. Buck					x							
	<i>Kindbergia praelonga</i> (Hedw.) Ochyra									x	x	x	x
	<i>Platyhypnidium aquaticum</i> (A.Jaeger) M. Fleisch.	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
	<i>Rhynchostegium serrulatum</i> (Hedw.) A.Jaeger	x											
Bryaceae	<i>Anomobryum robustum</i> Broth.									x			
	<i>Bryum dichotomum</i> Hedw.								x				
	<i>Bryum laevigatum</i> Hook.f. & Wilson	x	x			x	x	x	x	x			
	<i>Bryum limbatum</i> Müll. Hal.	x	x		x	x	x	x	x				
	<i>Bryum renauldii</i> Renauld & Cardot	x								x	x		
	<i>Pohlia elongata</i> Hedw.									x	x	x	x
	<i>Pohlia wahlenbergii</i> (F.Weber & D.Mohr) A.L.Andrews												x
	<i>Schizymenium</i> sp.									x			
Catagoniaceae	<i>Catagonium brevicaudatum</i> Broth.												x
Dicranaceae	<i>Dicranella hilariana</i> (Mont.) Mitt.												x
	<i>Dicranella vaginata</i> (Hook.) Cardot										x		
Fissidentaceae	<i>Fissidens asplenioides</i> Hedw.										x	x	x
	<i>Fissidens crispus</i> Mont.	x	x	x	x		x	x	x	x	x	x	x
	<i>Fissidens curvatus</i> Hornsch.												x
	<i>Fissidens inaequalis</i> Mitt.		x	x	x						x		x
	<i>Fissidens rigidulus</i> Hook.f. & Wilson								x	x		x	
Fontinalaceae	<i>Fontinalis bogotensis</i> Hampe								x	x	x	x	x
Hypnaceae	<i>Isopterygium tenerifolium</i> Mitt.									x	x		
	<i>Mittenothamnium reptans</i> (Hedw.) Cardot												x
	<i>Mittenothamnium reduncum</i> (Schimp. ex Mitt.) Ochyra		x							x		x	
Myriniaceae	<i>Helicodontium capillare</i> (Hedw.) A.Jaeger	x	x										
Neckeraceae	<i>Porotrichum korthalsianum</i> (Dozy & Molke.) Mitt.											x	x
	<i>Thamnobryum fasciculatum</i> (Hedw.) I.Sastre								x				
Pilotrichaceae	<i>Cyclodictyon roridum</i> (Hampe) Kuntze												x
	<i>Lepidopilum longifolium</i> Hampe												x

(Continúa)

Tabla 1. Lista de familias y especies de briófitos acuáticos presentes en cada sitio de muestreo dentro del río Teatinos

FAMILIA	ESPECIE	SITIO DE MUESTREO											
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
	<i>Trachyphium variable</i> (Mitt.) W.R.Buck					x		x			x	x	
Plagiotheciaceae	<i>Plagiothecium novogranatense</i> (Hampe) Mitt.												x
Polytrichaceae	<i>Atrichum androgynum</i> (Müll.Hal.) A. Jaeger										x	x	
	<i>Pogonatum campylocarpon</i> (Müll.Hal.) Mitt.												x
Pottiaceae	<i>Bryoerythrophyllum campylocarpum</i> (Müll.Hal.) H.A.Crum										x	x	
	<i>Hymenostylium recurvirostrum</i> (Hedw.) Dixon										x		
	<i>Hyophila involuta</i> (Hook.) A. Jaeger			x									
	<i>Trichostomum brachydontium</i> Bruch			x									
Sematophyllaceae	<i>Sematophyllum galipense</i> (Müll. Hal.) Mitt.	x	x		x			x	x		x		
HEPÁTICAS													
Acrobolbaceae	<i>Tylimanthus laxus</i> (Lindenb.) Steph.												x
Aneuraceae	<i>Riccardia</i> sp.												x
	<i>Riccardia hansmeyer</i> (Steph.) Meenks & C.De Jong												x
	<i>Riccardia cataractarum</i> (Spruce) Schiffn.										x	x	
Calypogeiaceae	<i>Calypogeia andicola</i> Bischl.												x
	<i>Calypogeia subintegra</i> (Gottsche, Lindenb. & Nees) Bischl.												x
Herbertaceae	<i>Triandrophyllum subtrifidum</i> (Hook. & Taylor) Fulford & Hatcher											x	x
Jamesoniellaceae	<i>Syzygiella sonderi</i> (Gottsche) K. Feldberg, Váňa, Hentschel & J. Heinrichs										x	x	x
Jungermanniaceae	<i>Jungermannia ovatotrigona</i> (Steph.) Grolle							x	x				x
Lejeuneaceae	<i>Lejeunea flava</i> (Sw.) Nees	x	x	x							x		
	<i>Lejeunea laeta</i> (Lehm. & Lindenb.) Lehm. & Lindenb.	x	x					x					
Lophocoleaceae	<i>Clasmatocolea vermicularis</i> (Lehm.) Grolle										x	x	x
	<i>Heteroscyphus contortuplicatus</i> (Nees & Mont.) Grolle	x	x	x		x							
	<i>Heteroscyphus polyblepharis</i> (Spruce) Schiffner												x
	<i>Leptoscyphus amphibolius</i> (Nees) Grolle				x						x	x	x
Lunulariaceae	<i>Lunularia cruciata</i> (L.) Lindb.	x	x		x		x	x		x			x
Marchantiaceae	<i>Marchantia berteriana</i> Lehm. & Lindenb.			x									x
Metzgeriaceae	<i>Metzgeria crassipilis</i> (Lindb.) A. Evans	x	x	x									
Pallaviciniaceae	<i>Symphyogyna brasiliensis</i> Nees												x
	<i>Symphyogyna brongniartii</i> Mont.			x									x
	<i>Symphyogyna circinata</i> Mont.										x	x	
	<i>Symphyogyna podophylla</i> (Thunb.) Mont. & Nees											x	x
	<i>Symphyogyna trivittata</i> Spruce												x
Pelliaceae	<i>Noteroclada confluens</i> Hook.f. & Wilson										x	x	x
Plagiochilaceae	<i>Plagiochila alternans</i> Lindenb. & Gottsche												x
	<i>Plagiochila laetevirens</i> Lindenb.		x										
Radulaceae	<i>Radula episcia</i> Spruce				x	x							x
ANTOCEROTES													
Dendrocerotaceae	<i>Nothoceros vincentianus</i> (Lehm. & Lindenb.) J.C.Villarreal							x					x
Notothyladaceae	<i>Phaeoceros carolinianus</i> (Michx.) Prosk.											x	

Castillo (2007), quienes indican que los puntos más altos del río presentan una menor intervención antrópica, que generalmente pueden modificar las dinámicas naturales del agua y el movimiento de sedimentos, afectando las comunidades acuáticas y ribereñas (Wohl 2016). Según Stream Bryophyte Group (1999) y Tessler et al. (2014) los briófitos reófilos prefieren ambientes oligotróficos, alto sombrero, bajas temperaturas y poca sedimentación.

La dominancia, medida a partir del índice de Berger-Parker, reporta su mayor valor a 2400 m y el valor más bajo a 3100 m (Tabla 2). Resultado que se relaciona con las condiciones de bajas altitudes pues ellas permiten el establecimiento de unas pocas especies, haciendo que las más tolerantes alcancen grandes coberturas. En las partes altas del río, las condiciones son propicias para que se establezca una mayor cantidad de especies disminuyendo la dominancia. La especie *Platyhypnidium aquaticum* (A.Jaeger) M.Fleisch., es un ejemplo de esta situación, pues es dominante en las partes bajas del río, pero disminuye su cobertura en las partes más altas.

Diversidad beta

El índice de Jaccard revela una baja similitud entre los sitios de muestreo ($<0,5$) y muestra una clara organización en dos grupos separados altitudinalmente. El primero entre los 2900 y los 3300 m y el segundo entre los 2100 y los 2800 m (Fig. 3). La agrupación de mayor altitud se define por la presencia de las especies *Syzygiella sonderi* (Gottsche) K. Feldberg, Vaña, Hentschel & J. Heinrichs y *Clasmatocolea vermicularis* (Lehm.) Grolle. En este grupo, los sitios ubicados a los 2900 y 3000 m. muestran el mayor valor de similitud (0,44). El segundo grupo está definido por la presencia de la especie *Bryum limbatum* Müll.Hal. y está configurado a su vez por dos agrupaciones, dadas por los sitios que se encuentran entre los 2500 y los 2800 m y entre los 2100 y 2400 m, soportadas por las especies *Lejeunea flava* (Sw.) Nees, *Heteroscyphus contortuplicatus* (Nees & Mont.) Grolle y *Metzgeria crassipilis* (Lindb.) A.Evans.

Relación entre los factores ambientales y la riqueza

Como es de esperarse, la temperatura del agua, el caudal y el ancho del río son menores a mayores altitudes (Tabla 3). La conductividad sigue esta misma tendencia, mientras que el pH, la profundidad y la pendiente, varían independientemente de la altitud (Tabla 3).

El Modelo Lineal Generalizado (GLM) evidencia una correlación negativa entre la riqueza específica y la conduc-

Tabla 2. Índices de diversidad alfa, riqueza específica, diversidad (Simpson 1-D), equitatividad (Pielou) y dominancia (Berger-Parker), para cada sitio de muestreo en el río Teatinos.

Sitio de muestreo	Índices			
	Riqueza	Simpson	Pielou	Berger-Parker
2100 m	14	0,757	0,663	0,422
2200 m	19	0,654	0,577	0,568
2300 m	7	0,409	0,392	0,736
2400 m	9	0,175	0,194	0,906
2500 m	7	0,637	0,605	0,475
2600 m	8	0,377	0,364	0,772
2700 m	13	0,518	0,505	0,683
2800 m	20	0,754	0,6	0,405
2900 m	20	0,783	0,623	0,338
3000 m	22	0,72	0,542	0,415
3100 m	27	0,879	0,758	0,209
3300 m	20	0,742	0,601	0,453

tividad, la temperatura y la pendiente del río (Tabla 4). En estudios como los de Arts (1990), Ceschin et al. (2012) y Gecheva et al. (2013), se ha reportado que las especies de briófitos prefieren colonizar aquellos tramos que presentan bajos niveles de conductividad, los cuales por lo general se presentan en ambientes poco perturbados (Luis et al. 2015) y que muchas veces se encuentran en las partes altas de los ríos (Suren 1996). Dicha relación sugiere que la distribución de las especies de briófitos dentro del río Teatinos se presenta a partir de un gradiente de contaminación que se hace evidente por la presencia de sales minerales disueltas que aumentan la conductividad eléctrica del agua; condición que deberá ser comprobada a partir de un estudio enfocado en la medición de la calidad del agua. La temperatura se correlaciona de manera inversa con la riqueza debido a que la baja temperatura del agua favorece la fotorespiración de los briófitos (Dilks y Proctor 1975, Glime y Acton 1979), los cuales presentan valores óptimos de temperatura menores que los briófitos terrestres (Glime y Vitt 1984). En relación a la pendiente, la presencia de un mayor número de especies en partes del río con menor declive puede estar relacionada con la robustez estructural de las especies, pues según Martínez y Núñez (1991), las especies más delicadas pueden evitar establecerse en sustratos muy inclinados, donde recibirían un embate más fuerte del agua. Esta condición genera abrasión en los tejidos de los briófitos, pérdida de biomasa y

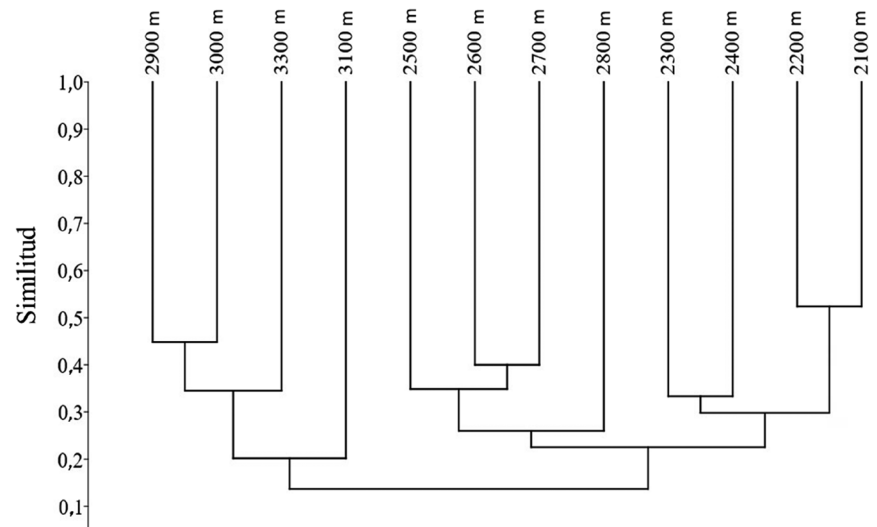


Figura 3. Dendrograma de similitud con el índice de Jaccard con base en la presencia de especies en los sitios de muestreo ubicados en el río Teatinos.

de órganos reproductivos generada por las corrientes demasiado fuertes; situación que condiciona la supervivencia de las especies a la capacidad de formar tejidos nuevos de manera rápida y de su reproducción de manera asexual (Lewis 1973a, b, Stream Bryophyte Group 1999).

Relación entre los factores ambientales y la composición de las especies

El NMDS establece dos grupos claramente diferenciados: el primero, entre los 2100 y los 2700 m y el segundo, entre los 2800 y los 3100 (Fig. 4), en concordancia con el índice de Jaccard. Donde la temperatura es la variable que explica los mayores cambios en la composición de especies con un 83 % de varianza entre los sitios de muestreo, seguida del ancho del río con el 73 % (Tabla 5). Según

Martínez y Núñez (1991), el intervalo térmico de las especies determina la distribución geográfica de los briófitos acuáticos, por la correlación que presenta la temperatura con la altitud. Correlación también existente con el ancho del río, el cual aumenta a medida que la altitud disminuye, por la llegada de diversos afluentes que aumentan el cauce. En el río teatinos la composición de especies de los sitios entre los 2100 y los 2700 m se ven influenciadas por una alta temperatura y un mayor ancho del río. Donde se establecen especies como *Bryum limbatum*, *Lejeunea flava*, *Lejeunea laeta* (Lehm. & Lindenb.) Lehm. & Lindenb y *Heteroscyphus contortuplicatus*. Mientras que las especies presentes en los sitios ubicados entre los 2800 y los 3100 m están relacionadas con una menor temperatura y un menor ancho del cauce. Este intervalo

Tabla 3. Valores de los factores ambientales para cada sitio de muestreo en el río Teatinos.

Sitio de muestreo	pH	Temperatura (°C)	Conductividad (μS/m)	Ancho (m)	Caudal m ³ /s	Profundidad (m)	Pendiente (°)
2100 m	7,95	15,2	79,2	9	2,645	0,673	7,91
2200 m	8,83	14,5	114,9	12,3	4,903	0,546	4,28
2300 m	7,93	14,5	113,1	9,5	3,463	0,5	9,36
2400 m	8,41	14,5	121	8,2	3,511	0,676	4,77
2500 m	7,85	14	101,6	14	3,582	0,283	23,59
2600 m	7,8	13,9	106,7	8,2	2,469	0,426	12,36
2700 m	7,7	14,7	84,2	6,7	1,243	0,38	9,52
2800 m	8,04	13	69,6	9,6	3,097	0,4	8,17
2900 m	7,88	13,2	57,6	2,1	0,609	0,32	7,35
3000 m	6,65	12	84,2	5,35	2,574	0,566	4,38
3100 m	7,95	10,8	12,92	1,4	0,597	0,5	19,13
3300 m	5,9	9,7	84,2	1,2	0,013	0,59	16,32

Tabla 4. Resultados del Modelo Lineal Generalizado entre los factores ambientales y la riqueza específica en las comunidades de briófitos acuáticos del río Teatinos.

Variable	Coefficiente	Error estándar	Z	P
Pendiente	-0,07	0,0276	-2,4370	0,01
pH	0,16	0,2370	0,6900	0,49
Temperatura	-0,29	0,1426	-2,0450	0,04
Caudal	-0,24	0,2847	-0,8420	0,39
Ancho	0,11	0,1025	1,1110	0,26
Conductividad	-0,01	0,0048	-1,9660	0,05
Profundidad	0,48	0,8414	0,5730	0,56

altitudinal alberga especies como *Clasmatocolea vermicularis*, *Kindbergia praelonga* (Hedw.) Ochyra, *Noteroclada confluens* Hook.f. & Wilson, *Porotrichum korthalsianum* (Dozy & Molk.) Mitt, *Pohlia elongata* Hedw., *Symphyogyna brasiliensis* Nees, *Symphyogyna podophylla* (Thunb.) Mont. & Nees y *Triandrophyllum subtrifidum* (Hook. & Taylor) Fulford & Hatcher

Comparando la composición de especies en cada sitio de muestreo y los valores de cada factor ambiental, se observa que el pH presenta una relación directa con la especie

Lejeunea flava, la cual se considera como basófila al encontrarse en aguas alcalinas (con pH de 7,7 a 8,83) y una relación negativa con las especies *Symphyogyna podophylla* y *Triandrophyllum subtrifidum*, consideradas especies acidófilas al establecerse en aguas ácidas (con pH de 5,9 a 6,65). La especie *Philonotis uncinata* (Schwägr.) Brid muestra mayor presencia en sitios con mayor profundidad y la especie *Sematophyllum galipense* (Müll. Hal.) Mitt. en sitios con menor inclinación. La especie *Platyhypnidium aquaticum* se establece en sitios con altos niveles de conductividad, mientras que *Fissidens asplenioides* Hedw y *Kindbergia praelonga* abundan ambientes con bajos contenidos minerales. Las especies *Clasmatocolea vermicularis*, *Kindbergia praelonga*, *Porotrichum korthalsianum*, *Symphyogyna brasiliensis* y *Syzygiella sonderi* se encontraron en aguas con caudales bajos y *Heteroscyphus contortuplicatus* se registró en sitios con caudales fuertes.

Se concluye que la comunidad de briófitos acuáticos del río Teatinos se compone de dos grupos principales, ordenados de manera altitudinal, donde la riqueza y diversidad aumentan de manera gradual con el incremento en la elevación. La temperatura del agua y el ancho del cauce son las variables más importantes en la distribución de las especies. Además de relacionarse con estos dos factores, la

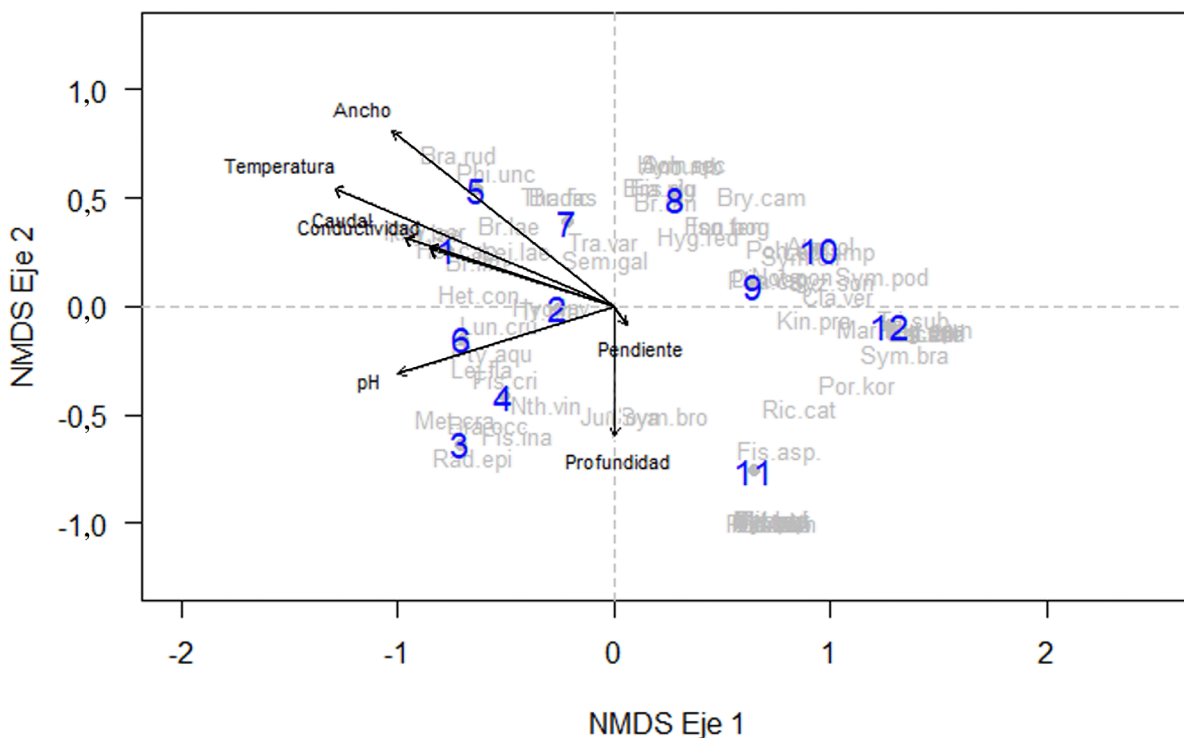


Figura 4. Análisis de escalamiento multidimensional (NMDS) entre las variables ambientales y la composición de especies de briófitos acuáticos del río Teatinos. Los números corresponden a las estaciones de muestreo y las especies son indicadas mediante sus nombres abreviados.

Tabla 5. Correlaciones entre las variables ambientales y los dos primeros ejes ajustados del NMDS, aplicado a las comunidades de briófitos acuáticos del río Teatinos.

VARIABLES	NMDS 1	NMDS 2	R ²	P
pH	-0,9615	-0,2749	0,4682	0,05
Temperatura	-0,9303	0,3667	0,8380	0,00
Conductividad	-0,9763	0,2166	0,3403	0,14
Ancho	-0,8003	0,5996	0,7317	0,00
Caudal	-0,9640	0,2660	0,4489	0,08
Profundidad	0,0270	-0,9996	0,1874	0,38
Pendiente	0,7918	-0,6107	0,0044	0,98

riqueza se relaciona con la conductividad, variable que se modifica por la presencia de sales minerales. Relación que sugiere que la riqueza de briófitos acuáticos puede estar afectada por la contaminación del agua del río.

LITERATURA CITADA

- Ah-Peng C, Wilding N, Kluge J, Descamps-J B, Bardat J, Chuah-P M, Dominique D, Hedderston T. 2012. Bryophyte diversity and range size distribution along two altitudinal gradients: Continent vs. Island. *Acta Oecol.* 42:58–65. doi: <https://doi.org/10.1016/j.actao.2012.04.010>
- Allan J, Castillo M. 2007. *Stream ecology: Structure and function of running Waters*. Netherlands: Springer.
- Arts G. 1990. Aquatic Bryophyta as indicators of water quality in shallow pools and lakes in The Netherlands. *Ann. Bot. Fenn.* 27(1):19–32.
- Bischler H, Gradstein R, Jovet S, Long G, Salazar N. 2005. *Flora Neotropica. Marchantiidae*. Bronx, New York: New York Botanical Garden Press.
- Bolaños G. 2012. Briófitos reófilos de la parte alta de la quebrada juntas y el río cocuy del departamento del Cauca, Colombia. [Tesis]. [Cali]: Universidad del Valle.

PARTICIPACIÓN DE AUTORES

DAB, KAC y WRA concepción, diseño, recolección de datos, análisis e interpretación de los resultados y escritura del documento.

CONFLICTO DE INTERESES

Los autores declaran que no tienen conflicto de intereses.

AGRADECIMIENTOS

A la Dirección de Investigaciones de la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, por el financiamiento del proyecto a través de su convocatoria capital semilla

Ceschin S, Bisceglie S, Aleffi M. 2012. Contribution to the knowledge of the bryoflora of running waters of Central Italy. *Plant Biosyst.* 146(3):622–627. doi: <https://dx.doi.org/10.1080/11263504.2012.656728>

Churchill S, Linares E. 1995. *Prodromus Bryologiae Novo-Granatensis*. Introducción a la flora de musgos de Colombia. Parte 1 y 2. Bogotá: Guadalupe Ltda.

Cleef A. 1981. The vegetation of the paramos of the Colombian Cordillera Oriental. *Meded. Bot. Mus. Herb. Rijks Univ. Utrecht.* 481:1–320.

Costa D. 2008. *Flora Neotropica. Metzgeriaceae (Hepaticae)*. Bronx, New York: New York Botanical Garden Press.

Dawson F. 2002. *Guidance for the field assessment of macrophytes of rivers within the Star Project*. Second update. Lancaster, United Kingdom: NERC-Centre for Ecology & Hydrology, CEH-Dorset.

Demars B, Thiébaud G. 2008. Distribution of aquatic plants in the Northern Vosges rivers: implications for biomonitoring and conservation. *Aquat. Conserv.* 18:619–632. doi: <https://doi.org/10.1002/aqc.844>

Dilks TJK, Proctor MCF. 1975. Comparative experiments on temperature responses of bryophytes: assimilation, respiration and freezing damage. *J. Bryol.* 8(3):317–336. doi: <https://doi.org/10.1179/jbr.1975.8.3.317>

ESRI. c2017. ArcGIS desktop: release 10.5. Environmental Systems Research Institute, CA. [Revisada en: 26 Ago 2017]. <https://www.arcgis.com/home/index.html>

Fritz K, Glime J, Hribljan J, Greenwood J. 2009. Can bryophytes be used to characterize hydrologic permanence in forested headwater streams? *Ecol. Indic.* 9:681–692. doi: <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2008.09.001>

Gecheva G, Yurukova L, Cheshmedjiev S. 2013. Patterns of aquatic macrophyte species composition and distribution in Bulgarian rivers. *Turk. J. Bot.* 37:99–110. doi: <https://doi.org/10.3906/bot-1112-35>

Glime J, Acton D. 1979. Temperature effects on assimilation and respiration in the *Fontinalis duriaei* - periphyton association. *Bryologist.* 82:382–392. doi: <https://doi.org/10.2307/3242214>

Glime J, Vitt D. 1984. The physiological adaptations of aquatic Musci. *Lindbergia.* 10:41–52.

Glime J. 1987. Growth model for *Fontinalis duriaei* based on temperature and flow conditions. *J. Hattori Bot. Lab.* 62:101–109.

con código SGI 1919. A Edgar Linares y Robert Gradstein por su apoyo en la determinación y corroboración de algunas especies. A Albaluz Ramos por la elaboración del mapa. A Ángel Benítez y Daniel Galindo por la asesoría en la estructuración de los análisis estadísticos. A Juan Cárdenas y Humberto Castellanos por su guianza y colaboración en la fase de campo. Esta investigación se realizó bajo la resolución 0724 de 2014 de la Agencia Nacional de Licencias Ambientales (ANLA) referente al Permiso Marco de Recolección de especímenes, otorgado a la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia.

- Goyenola G. 2007. Guía para la utilización de las Valijas viajeras: Red de Monitoreo Ambiental Participativo de Sistemas Acuáticos. Montevideo: RED MAPSA.
- Gradstein R. 2016a. A new key to the genera of liverworts of Colombia. *Caldasia*. 38(2):225–249. doi: <https://doi.org/10.15446/caldasiav38n2.60915>
- Gradstein R. 2016b. The genus *Plagiochila* (Marchantiophyta) in Colombia. *Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat.* 40(154):104–136. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyn.272>
- Gradstein R. 2018. Key to hornworts (Anthocerotophyta) of Colombia. *Caldasia*. 40(2):262–270. doi: <https://doi.org/10.15446/caldasia.v40n2.71750>
- Griffin D III. 1978. Mosses of the Alto Rio Buritaca, Colombia. *The ASB Bulletin*. 25(2): 68.
- Guerra G, Arrocha C, Rodríguez G, Déleg J, Benítez Á. 2020. Briófitos en los troncos de árboles como indicadores de la alteración en bosques montanos de Panamá. *Rev. Biol. Trop.* 68(2):492–502.
- Hammer Ø, Harper D, Ryan P. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontol. Electron.* 4(1):9.
- Hustedt F. 1938. Systematische und ökologische Untersuchungen über die Diatomeen-flora von Java, Bali und Sumatra III. Die ökologischen Faktoren und ihr Einfluss auf die Diatomeenflora. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 16:274–394.
- [IAvH] Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, [CAR] Corporación Autónoma Regional de Cundinamarca, [CORPOCHIVOR] Corporación Autónoma de Chivor. 2008. Plan de Manejo Ambiental del Macizo del Páramo de Rabanal Componente Programático. Bogotá D.C: Instituto de investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Lagos M, Sáenz F, Morales M. 2008. Briófitos reófilos de tres quebradas del páramo de Mamapacha, Chinavita (Boyacá-Colombia). *Acta Biol. Colomb.* 13(1):143–160.
- Lewis K. 1973a. The effect of suspended coal particles on the lifeforms of the aquatic moss *Eurhynchium riparioides* (Hedw.) I: The gametophyte plant. *Freshwater Biol.* 3:251–257. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1973.tb00920.x>
- Lewis K. 1973b. The effect of suspended coal particles on the lifeforms of the aquatic moss *Eurhynchium riparioides* (Hedw.) II: The effect on spore germination and regeneration of apical tips. *Freshwater Biol.* 3:391–395. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1973.tb00930.x>
- Linares-C EL, Churchill SP. 1997. Comunidades de briófitos reófilos en un caño de montaña en San Francisco, Cundinamarca, Colombia. *Caldasia*. 19(1–2):323–329.
- Luis L, Bergamini A, Sim M. 2015. Which environmental factors best explain variation of species richness and composition of stream bryophytes?: A case study from mountainous streams in Madeira Island. *Aquat. Bot.* 123:37–46. doi: <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2015.01.010>
- Magurran AE. 1988. Ecological diversity and its measurement. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Márquez G, Suárez N. 2005. Plan de Ordenación y Manejo Ambiental de la Cuenca del río Garagoa. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.
- Martínez J, Núñez E. 1991. Briófitos acuáticos del río Iregua (La Rioja). Estudio florístico, ecológico y ecofisiológico. Respuestas a la contaminación orgánica. España: Instituto de Estudios Riojanos.
- McGregor G, Petos P, Gurnell A, Milner A. 1995. Sensitivity of Alpine stream ecosystems to climatic change and human impacts. *Aquat. Conserv.* 5:233–247. doi: <https://doi.org/10.1002/aqc.3270050306>
- Moreno CE. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. M&T - Manuales y Tesis SEA, Vol. 1. Zaragoza: CYTED, ORCYT – UNESCO, SEA.
- Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O’Hara RB, Oksanen MJ. 2013. Package ‘vegan’. Community ecology package, version, 2.9. [DVD].
- R Development Core Team. 2011. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. [Revisada en: 24 Nov 2018]. <http://www.r-project.org>
- Ramírez A, Pringle C, Wantzen K. 2008. Tropical Stream Conservation. En: Dudgeon D, editor. *Tropical Stream Ecology*. USA: Academic Press. p. 285–304.
- Rasband WS. 2016. ImageJ 1.50i. National Institutes of Health: Bethesda, MD, USA. [Revisada en: 7 Jul 2017]. <https://imagej.net>
- Romero C. 2017. Análisis de la distribución de las comunidades de briofitos reófitos como bioindicadores en la calidad del agua de los caños Parrado y Buque, dentro de la reserva Buenavista (Villavicencio- Colombia). [Tesis]. [Villavicencio]: Universidad de los llanos.
- Shevock JR, Ma WZ, Akiyama H. 2017. Diversity of the rheophytic condition in bryophytes: field observations from multiple continents. *Bry. Div. Evo.* 39(1):75–93. doi: <https://doi.org/10.11646/bde.39.1.12>
- Slack N, Glime J. 1985. Niche Relationships of Mountain Stream Bryophytes. *Bryologist*. 88(1):7–18. doi: <https://doi.org/10.2307/3242643>
- Strayer D, Dudgeon D. 2010. Freshwater biodiversity conservation: recent progress and future challenges. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 29(1):344–358. doi: <https://doi.org/10.1899/08-171.1>
- Stream Bryophyte Group. 1999. Roles of Bryophytes in Stream Ecosystems. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 18(2):151–184. doi: <https://doi.org/10.2307/1468459>
- Suren A. 1996. Bryophyte distribution patterns in relation to macro-, meso-, and micro-scale variables in South Island, New Zealand streams. *New Zeal. J. Mar. Fresh.* 30(4):501–523. doi: <https://doi.org/10.1080/00288330.1996.9516738>
- Tessler M, Truhn K, Bliss M, Wehr J. 2014. Diversity and distribution of stream bryophytes: does pH matter? *Freshw. Sci.* 33(3):778–787. doi: <https://doi.org/10.1086/676996>

- van Stennis CGGJ. 1981 *Rheophytes of the World*. Alphen aan den Rijn, The Netherlands: Sijthoff & Noordhoff.
- van Stennis CGGJ. 1987 *Rheophytes of the World: Supplement*. *Allertonia*. 4:267–279.
- Vásquez C, Calva J, Morocho R, Donoso DA, Benítez Á. 2019. Bryophyte Communities along a Tropical Urban River Respond to Heavy Metal and Arsenic Pollution. *Water* 11(4):813. doi: <https://doi.org/10.3390/w11040813>
- Villareal HM, Álvarez M, Córdoba-C S, Escobar F, Fagua G, Gast F, Mendoza H, Ospina M, Villarreal H. 2004. *Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad*. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Vitt D, Glime J. 1984. The structural adaptations of aquatic Musci. *Lindbergia* 10:95–110.
- Vitt D, Glime J, Lafarge E. 1986. Bryophyte vegetation and habitat gradients of montane streams in western Canada. *Hikobia* 9(4):367–385.
- Wohl E. 2016. Human impacts to mountain streams. *Geomorphology*. 79:217–248. doi: <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2006.06.020>
- Zuur AF, Ieno EN, Smith GM. 2007. *Analysing ecological data*. New York: Springer.