



**UNIVERSIDAD TÉCNICA PARTICULAR DE LOJA**  
*La Universidad Católica de Loja*

**ÁREA BIOLÓGICA Y BIOMÉDICA**

**TÍTULO DE BIÓLOGO**

**Efectos de la adición de nutrientes sobre la diversidad de líquenes y  
briófitos epífitos en un gradiente altitudinal de los bosques tropicales del  
Ecuador**

**TRABAJO DE TITULACIÓN**

**AUTOR:** Macas Serrano, José Vladimir

**DIRECTOR:** Benítez Chávez, Ángel Raimundo, PhD

**LOJA – ECUADOR**

**2017**



*Esta versión digital, ha sido acreditada bajo la licencia Creative Commons 4.0, CC BY-NY-SA: Reconocimiento-No comercial-Compartir igual; la cual permite copiar, distribuir y comunicar públicamente la obra, mientras se reconozca la autoría original, no se utilice con fines comerciales y se permiten obras derivadas, siempre que mantenga la misma licencia al ser divulgada. <http://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/deed.es>*

*Septiembre, 2017*

## **APROBACIÓN DEL DIRECTOR DEL TRABAJO DE TITULACIÓN**

PhD.

Ángel Raimundo Benítez Chávez

### **DOCENTE DE LA TITULACIÓN**

De mi consideración:

El presente trabajo de titulación: “Efectos de la adición de nutrientes sobre la diversidad de líquenes y briófitos epífitos en un gradiente altitudinal de los bosques tropicales del Ecuador” realizado por: Macas Serrano José Vladimir, ha sido orientado y revisado durante su ejecución, por cuanto se aprueba la presentación del mismo.

Loja, abril 2017

Ángel Raimundo Benítez Chávez

Cédula: 1104055809

## **DECLARACIÓN DE AUTORÍA Y CESIÓN DE DERECHOS**

“Yo, José Vladimir Macas Serrano declaro ser autor del presente trabajo de titulación: Efectos de la adición de nutrientes sobre la diversidad de líquenes y briófitos epífitos en un gradiente altitudinal de los bosques tropicales del Ecuador, de la titulación de Biología, siendo el PhD. Ángel Raimundo Benítez Chávez director del presente trabajo; y eximo expresamente a la Universidad Técnica Particular de Loja y a sus representantes legales de posibles reclamos o acciones legales. Además certifico que las ideas, conceptos, procedimientos y resultados vertidos en el presente trabajo investigativo son de mi exclusiva responsabilidad.

Adicionalmente declaro conocer y aceptar la disposición del Art. 88 del Estatuto Orgánico de la Universidad Técnica Particular de Loja que en su parte pertinente textualmente dice “Forman parte del patrimonio de la Universidad la propiedad intelectual de investigaciones, trabajos científicos o técnicos y tesis de grado o trabajos de titulación que se realicen con el apoyo financiero, académico o institucional (operativo) de la Universidad”

Macas Serrano José Vladimir

1103004345

## **DEDICATORIA**

A mi padres Edgar y Mariana con amor y gratitud que han sido apoyo fundamental para la culminación de esta meta, por su entrega, sacrificio y guía, velando por mi bienestar con sus enseñanzas y ejemplo en el diario vivir.

A mis hermanos Paola, Vinicio, Jairo y David y a mi sobrino Byron por las alegrías y tristezas y por brindarme su apoyo incondicional en todo momento.

A mis amigos que de alguna manera estuvieron allí para apoyarme y alentarme para culminar esta etapa.

## **AGRADECIMIENTOS**

Agradecer a Dios por permitirme realizar y terminar esta meta, por darme fortaleza para no rendirme ante las adversidades.

A la Universidad Técnica Particular de Loja por las enseñanzas impartidas, a mis profesores que aportaron y formaron con sus conocimientos para mi formación profesional.

Un especial agradecimiento a PhD. Ángel Benítez por su apoyo y confianza para la realización de este trabajo, además de su contribución y guía científica, por sus consejos y recomendaciones para la culminación del mismo.

Gracias a Andrea, Luis, Jonathan, David, Daniela y Jessy por su colaboración en la fase de campo y laboratorio para la realización de este trabajo.

## ÍNDICE DE CONTENIDOS

APROBACIÓN DEL DIRECTOR DEL TRABAJO DE TITULACIÓN.....	ii
DECLARACIÓN DE AUTORIA Y CESION DE DERECHOS.....	iii
DEDICATORIA.....	iv
AGRADECIMIENTOS.....	v
ÍNDICE DE CONTENIDOS.....	vi
ÍNDICE DE FIGURAS Y TABLAS.....	vii
RESUMEN EJECUTIVO.....	1
ABSTRACT.....	2
INTRODUCCIÓN.....	3
1.1.    Objetivos.....	5
1.1.1.    General:.....	5
1.1.2.    Específico:.....	5
2.    MATERIALES Y MÉTODOS.....	6
2.1.    Área de estudio.....	7
2.2.    Diseño y colección de datos.....	8
2.3.    Análisis de datos.....	8
2.3.1.    Diversidad alfa.....	8
2.3.2.    Diversidad beta.....	8
3.    RESULTADOS.....	10
3.1.    Resultados.....	11
3.1.1.    Diversidad alfa.....	11
3.1.2.    Diversidad beta.....	13
3.2.    Discusión.....	15
CONCLUSIONES.....	18
RECOMENDACIONES.....	19
BIBLIOGRAFÍA.....	20

## ÍNDICE DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Área de muestreo.....	7
<b>Figura 2.</b> Diagrama de cajas que indica la riqueza de especies por tipo de bosque para cada tratamiento.....	11
<b>Figura 3.</b> Diagrama de cajas que indica los índices de diversidad a) Shannon-Weaver b) Simpson para cada tratamiento por tipo de bosque.....	12
<b>Figura 4.</b> Análisis de escalamiento multidimensional no métrico de la composición de especies en función del tratamiento y localidad.....	13

## ÍNDICE DE TABLAS

<b>Tabla 1.</b> Resultados de GLMM (Modelos lineales generalizados mixtos).....	12
<b>Tabla 2.</b> Resultados del PERMANOVA.....	13



## RESUMEN EJECUTIVO

Los nutrientes son esenciales en el funcionamiento y procesos biológicos de los diferentes ecosistemas, sin embargo en los últimos años las diferentes actividades antrópicas han provocado una alteración en la disponibilidad de estos elementos, que implican cambios en la estructura, diversidad y funcionamiento de los ecosistemas tropicales. En el presente estudio se analizó los efectos de la adición de nutrientes (e.g. nitrógeno, fósforo) sobre la diversidad de las comunidades de líquenes y briófitos epífitos en bosques tropicales (bosques montanos y bosques de tierras bajas) del sur del Ecuador. Se registró la riqueza y composición de estos organismos en 160 árboles de cuatro parcelas permanentes de 20 x 20 m, distribuidas en cuatro tratamientos. Para evaluar los efectos de los nutrientes y la estructura del bosque sobre la riqueza se utilizó modelos lineales generalizados mixtos (GLMM). Los cambios en la composición de las comunidades se evaluaron a través de un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) y los efectos de los tratamientos (nutrientes) mediante un análisis multivariado basado en permutaciones (PERMANOVA). Se registró un total de 216 especies de epífitos no vasculares (113 briófitos y 103 líquenes) en los dos tipos de bosques. Los resultados indicaron que no hay efectos de la adición de nutrientes en riqueza y composición de epífitos no vasculares, sin embargo la composición de las comunidades estuvo influenciada por el tipo de bosque.

**Palabras claves:** bosque tropical, diversidad, comunidades, nutrientes, epífitos no vasculares.

## ABSTRACT

Nutrients are essential for ecosystems functioning and biological processes, however anthropic activities in recent years have caused alteration in availability of these elements involving changes in the structure, diversity, and functioning of tropical ecosystems. In this study, we analyzed the effects of nutrients addition (e.g., nitrogen, phosphorus) on diversity and composition of lichen and epiphytic bryophytes communities in tropical forests (montane and lowland forests) of southern Ecuador. We recorded the richness and composition of epiphytic lichens and bryophytes in 160 trees of four 20 x 20 m permanent plots, distributed in four treatments. We used generalized linear mixed models (GLMM) to analyze nutrients effects and forest structure on richness. We assessed the changes in community composition with non-metric multidimensional scaling (NMDS) analysis and the effects of nutrient addition with permutation multivariate analysis (PERMANOVA). We recorded 216 species of non-vascular epiphytes (113 bryophytes and 103 lichens) in the two forests types. The results indicated that there are no effects of nutrient addition on richness and composition, however community composition were influenced by forest type.

**Key words:** tropical forest, diversity, communities, nutrients, non - vascular epiphytes.

## INTRODUCCIÓN

Los nutrientes (e.g. nitrógeno y fósforo) son elementales para el crecimiento de plantas y participan en diferentes procesos como la fotosíntesis y respiración, además de estar asociados con una mayor productividad de los ecosistemas (Rodríguez & Flórez, 2004; Homeier et al., 2012; Tischer et al., 2015; Wardle et al., 2015). A pesar de ello, se ha documentado el efecto negativo sobre diferentes procesos en los ecosistemas debido a elevadas cantidades de estos nutrientes (nitrógeno y fósforo), relacionados con las actividades antropogénicas como la ganadería, combustión de biomasa, combustibles fósiles y el uso de fertilizantes (Galloway et al., 2008; Hauck, 2010; Spannl et al., 2016) . Estas alteraciones de los nutrientes, afectan a la composición y diversidad de comunidades vegetales, comunidades de suelo, interacciones bióticas, ciclos del carbono, nutrientes y agua, adicionalmente pueden provocar la reducción de plantas nativas y estimulación de crecimiento y colonización de plantas invasoras (Ostertag & Verville, 2002; Fenn et al., 2003; Hauck, 2010; Homeier et al., 2012, 2013, Camenzind et al., 2014, 2016).

Bajo esta premisa se conoce que desde la década de los 60-70, las diferentes actividades antropogénicas han causado alteraciones a los ciclos de los principales nutrientes como nitrógeno (N) y fósforo (P) que han alterado radicalmente la estructura y el funcionamiento de muchos ecosistemas en regiones industrializadas del mundo (Tilman et al., 2001; Fenn et al., 2003; Galloway et al., 2008). Por ello, es bien conocido que algunos nutrientes, por ejemplo el nitrógeno es el principal impulsor en cambios en la diversidad de especies vegetales, a pesar que algunas especies son capaces de adaptarse a una mayor deposición de nutrientes y cambio climático, por ejemplo el incremento en la biomasa de hierbas, pero otros procesos relacionados con la biomasa microbiana del suelo, biomasa de raíces finas, crecimiento y la producción de hojarasca pueden encontrarse afectados (Bobbink et al., 2010; Ashmore et al., 2011; Homeier et al., 2012; Tischer et al., 2015; Camenzind et al., 2016; Spannl et al., 2016).

En este contexto uno de los ecosistemas más frágiles debido a los cambios de los ciclos de nutrientes son los bosques tropicales (bosques montanos y bosques de tierras bajas) ya que presenta una baja descomposición de materia orgánica, por lo que el reciclaje de nutrientes es lento (Homeier et al., 2012, 2013). Es así que una elevada deposición de nutrientes (nitrógeno y fosforo) por causa de la tala y quema de los bosques amazónicos pueden causar acidez del suelo y alterar la estructura y composición de estos bosques (Wullaert et al., 2010; Homeier et al., 2012, 2013; Fisher et al., 2013). Así mismo, se conoce que estos bosques tropicales se encuentran limitados por nitrógeno y fósforo debido a que los bosques montanos presentan menor tasa de descomposición, los suelos son más jóvenes y pocos

erosionados en comparación con los bosques de tierras bajas (Wullaert et al., 2010; Fisher et al., 2013).

Estos ecosistemas tropicales (bosques montanos y de tierras bajas), constituyen elementos característicos de Ecuador, donde la mayor diversidad florística está presente en esta región con aproximadamente el 64 % de especies (Jørgensen & León-Yáñez, 1999). Por esta razón, es considerado como uno de los ecosistemas con mayor diversidad de plantas y otros organismos, así como punto caliente de la biodiversidad (Myers et al., 2000). Pero también es uno de los ecosistemas más amenazados por su escaso conocimiento sobre su diversidad, endemismo, interacciones y funcionalidad (Tejedor-Garavito et al., 2012). Este es el caso de los bosques tropicales ubicados al sur del Ecuador donde existe alta diversidad de plantas debido a la heterogeneidad topográfica y gradientes de elevación de la zona (Homeier, 2008; Dietrich et al., 2016). Estos bosques se caracterizan por presentar abundantes epífitas (vasculares y no vasculares) siendo el más diverso los bosques montanos tropicales que los bosques de tierras bajas (Gradstein, 2008). Además presta servicios ambientales como reguladores de ciclos hidrológicos y climáticos, poseen reserva de carbono estimada en un 30%, controladores de erosión, así como numerosas especies con valores potenciales o reales (Meli, 2003; Bussmann, 2005). A pesar de ello son uno de los ecosistemas más frágiles debido a actividades humanas como la deforestación para extracción de madera, la ganadería y agricultura, así como la pendiente inclinada de estos bosques son causantes de erosión (Bussmann, 2005; Gradstein, 2008; Tejedor-Garavito et al., 2012).

Los epífitos son un grupo característico de bosques tropicales donde los líquenes y briófitos son muy importantes en términos de diversidad y funcionamiento de los ecosistemas, cumplen un rol esencial como equilibrio hídrico, el ciclo de nutrientes, fijadores de nitrógeno y carbono (Martínez et al., 2011; Herrera-Campos et al., 2014; Rivera, 2014; Benítez et al., 2015), por la importancia de estos organismos epífitos presentes en los bosques tropicales son excelentes organismos indicadores de diversidad, perturbación humana, contaminación atmosférica y microclima (Frahm & Gradstein, 1991; Acebey et al., 2003; Nöske et al., 2008; Gradstein, 2008; Díaz-Escandon et al., 2016). Estos organismos son sensibles a cambios ambientales debido a su naturaleza poiquilohídrica y no poseen mecanismos de regulación, captación y pérdida de agua así como de luz, ausencia de cutícula protectora, captan sus nutrientes y agua a través de la atmósfera (Pharo et al., 1999; Gradstein et al., 2003; Martínez et al., 2011; Soto et al., 2012). La pérdida de hábitat y deforestación de bosques causan un efecto negativo para la diversidad de líquenes y briófitos debido a cambios micro y macro-climáticos que alteran su distribución y abundancia a diferentes escalas, así como

pérdidas de algunas especies (Acebey et al., 2003; Gradstein, 2008; Benítez et al., 2012, 2015; Soto et al., 2012).

La mayor parte de estudios relacionados con la adición de nutrientes se han enfocado en plantas vasculares, señalando que el aumento de nutrientes altera diferentes rasgos de plantas como por ejemplo biomasa de hojas, raíces, DBH (diámetro a la altura del pecho), producción de hojarasca, concentración foliar, crecimiento de plántulas (Adamek et al., 2009; Homeier et al., 2012; Fisher et al., 2013; Cárate, 2015). En cuanto a epífitos no vasculares (líquenes y briófitos), algunos estudios señalan que el aumento de nitrógeno es responsables de la pérdida en abundancia y diversidad a lo largo de gradientes de deposición en ecosistemas boreales, debido a que son sensibles a eutrofización y por lo tanto son buenos indicadores (Arróniz-Crespo et al., 2008; Hauck & Wirth, 2010; Johansson et al., 2012). Desde otra visión se ha documentado que el incremento de fósforo puede beneficiar a algunas especies de cianolíquenes y también facilitar la colonización de otros líquenes y briófitos (Benner & Vitousek, 2007; Benner, 2011). Sin embargo, existe escasa información de estudios experimentales en bosques tropicales enfocados en analizar los efectos de la adición de nutrientes y como estos influyen en la diversidad en epífitos no vasculares. Por ello la presente investigación pretende analizar de manera indirecta los efectos de la adición de nutrientes (N, P y N+P) en el suelo sobre la diversidad de líquenes y briófitos epífitos en un gradiente altitudinal de los bosques tropicales, partiendo de la premisa que la adición de nutrientes influye en el incremento del DBH de los árboles y producción de hojarasca relacionada con la entrada de luz, que se han identificado como factores limitantes de las comunidades de epífitos no vasculares.

## **1.1. Objetivos.**

### **1.1.1. General:**

- Determinar los efectos de la adición de nutrientes sobre la diversidad de líquenes y briófitos en un gradiente altitudinal de los bosques tropicales del Ecuador.

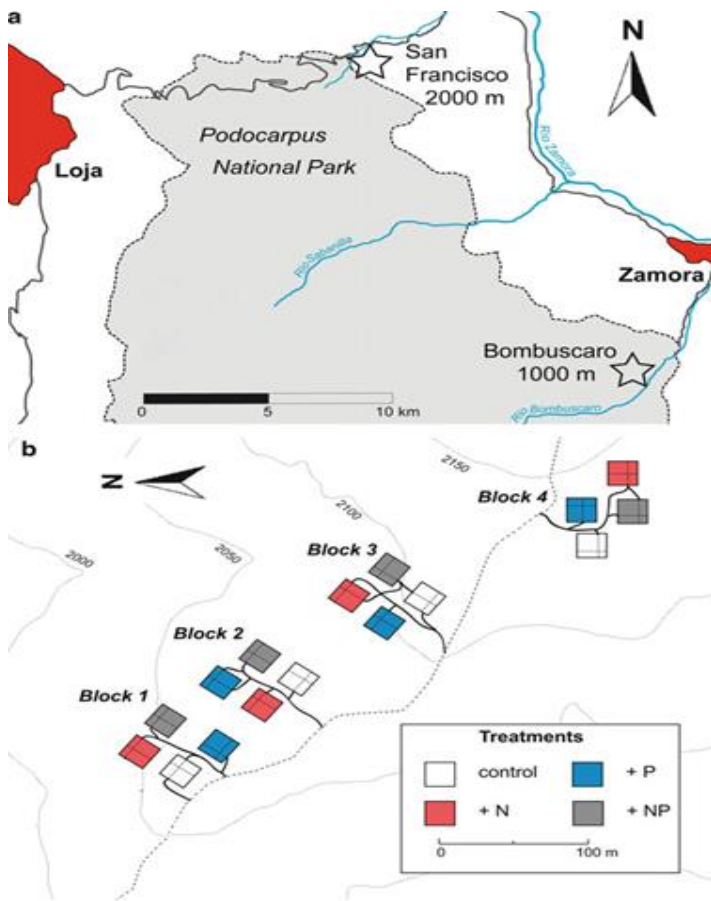
### **1.1.2. Específico:**

- Determinar cambios en la riqueza y composición de líquenes y briófitos epífitos en un gradiente altitudinal de los bosques tropicales del Ecuador.
- Analizar los efectos de los nutrientes sobre la riqueza y composición de líquenes y briófitos epífitos en un gradiente altitudinal de los bosques tropicales del Ecuador.

## **2. MATERIALES Y MÉTODOS**

## 2.1. Área de estudio

El estudio se realizó en el Parque Nacional Podocarpus sector Bombuscaro perteneciente a la Provincia de Zamora Chinchipe (1.000 m sitio: 990-1.100 m s.n.m., S 4° 7' W 78° 58') y la Reserva San Francisco (2.000 m sitio: 2.020-2.120 m s.n.m., S 3° 58' W 79° 04'), (Homeier et al., 2013). En Bombuscaro la precipitación anual media de 2000 mm y temperatura promedio de 25 °C (Aguirre et al., 2003). En la Reserva San Francisco existe una precipitación anual media desde los 2500 a 5000 mm, y la temperatura promedio anual de entre 17 °C a 9 °C, con presencia de neblina durante todo el año en la parte alta (Bussmann, 2005).



**Figura 1.** (a) La posición de cada uno de los dos sitios nombrados junto con su altitud está marcado con una estrella. (b) Esquema del diseño del estudio y distribución de las parcelas en los 2.000 m s.n.m. sitio en la Reserva de San Francisco (Modificado de Homeier et al. 2012).

Fuente: Homeier et al., 2013

## **2.2. Diseño y colección de datos**

El experimento incluye un diseño aleatorio estratificado en bloques, para cada gradiente altitudinal se establecieron 16 parcelas de 20 x 20m (400 m<sup>2</sup>), los tratamientos se ubicaron al azar siguiendo la secuencia: N, P, N+P y un tratamiento control sin fertilizar (C). De cada tratamiento se realizaron cuatro repeticiones. Los cuadrantes estuvieron separados por lo menos 10 m uno del otro (Homeier et al. 2013). En cada parcela elegimos 5 árboles al azar, en cada árbol se registró la presencia y cobertura de líquenes y briófitos epífitos en cuadrantes de 20 x 30 cm, a 1 y 2 metros desde el suelo y en orientaciones norte y sur (Benítez et al., 2015), Se registró también la inclinación, orientación y DBH (diámetro a la altura del pecho), relacionados con la estructura del bosque.

Para la identificación de los briófitos se realizó mediante claves taxonómicas para su determinación (Sharp et al., 1994; Churchill & Linares, 1995; Gradstein et al., 2001; Gradstein & Pinheiro da Costa, 2003), así mismo para la determinación de líquenes se observó sus características morfológicas y anatómicas y se utilizó claves taxonómicas (Brodo et al., 2001; Nash III et al., 2002, 2004) las muestras fueron depositadas en el herbario de la Universidad Técnica Particular de Loja (HUTPL), colección de briófitos y líquenes.

## **2.3. Análisis de datos**

### **2.3.1. Diversidad alfa.**

La riqueza se determinó como el número de especies encontradas a nivel de árbol, así como también se calculó los índices de diversidad de Shannon-Weaver y Simpson (Magurran, 2004). Para analizar los efectos de los tratamientos y los factores de estructura de bosque sobre la riqueza de especies se realizaron modelos lineales generalizados mixtos (GLMM). En modelo incluyo parcela como un factor aleatorio. Los factores fijos correspondieron a tratamiento, localidad, bloque, DBH (diámetro a nivel del pecho), inclinación y orientación del árbol. Los análisis se realizaron con el paquete “nlme” (Pinheiro et al., 2017).

### **2.3.2. Diversidad beta.**

Se realizó un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) para ilustrar la similitud de las comunidades de líquenes y briófitos epífitos en función de los diferentes tratamientos a lo largo de un gradiente altitudinal, como medida de similitudes se utilizó la distancia Bray-Curtis (Benitez et al., 2015). Los efectos de los tratamientos en la



composición de las comunidades se examinó con análisis multivariado basado en permutaciones (PERMANOVA) (Ochoa-Jiménez et al., 2015). Los análisis se realizaron con el paquete estadístico vegan con la función “adonis” (Oksanen et al., 2017). Todos los análisis se realizaron en el programa estadístico R v 3.1.2 (R Core Team, 2014).

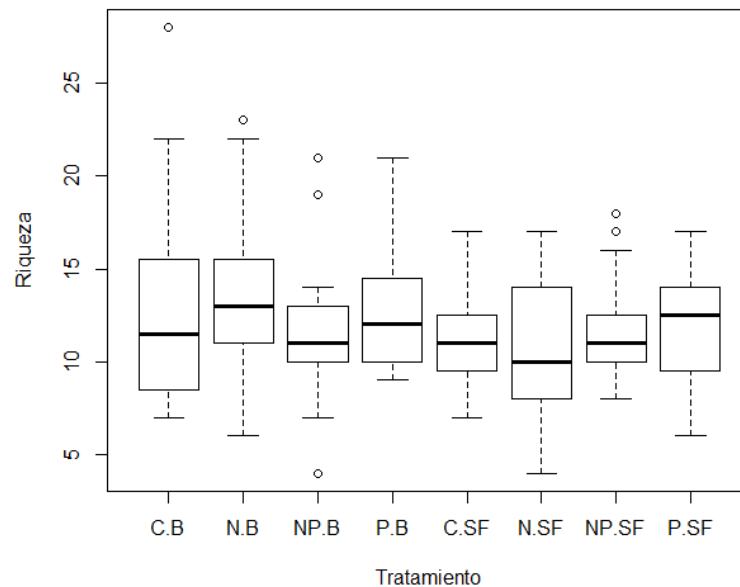
### **3. RESULTADOS**

### 3.1. Resultados

#### 3.1.1. Diversidad alfa.

Se registraron un total de 216 especies, 113 briófitos y 103 líquenes pertenecientes a los dos tipos de bosques (Anexo 1). De los cuales 54 géneros y 34 familias son briófitos y 39 géneros con 22 familias pertenecen a los líquenes. En la localidad de San Francisco se registró 131 epífitos no vasculares (70 líquenes, 61 briófitos). En cambio en la localidad de Bombuscaro registramos 132 epífitos no vasculares (61 líquenes y 71 briófitos).

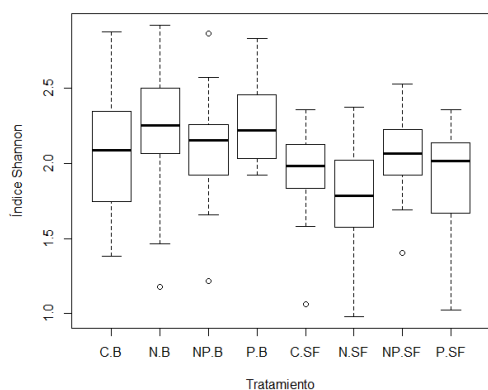
La riqueza de especies de epífitos no vasculares en función de los tratamientos (C-N-NP-P) en los dos tipos de bosques a lo largo del gradiente altitudinal no señaló cambios (Figura 2).



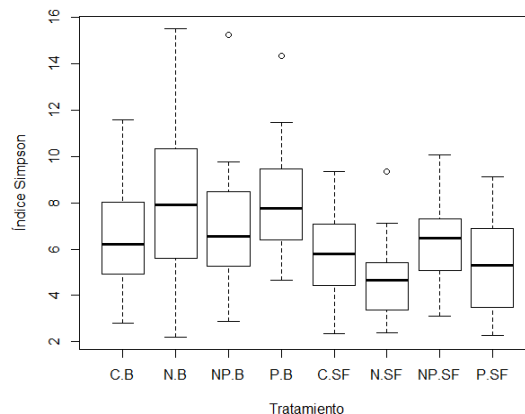
**Figura 2.** Diagrama de cajas que indica la riqueza de especies para cada uno de los tratamientos en cada uno de los bosques tropicales (B= Bombuscaro, SF= San Francisco).

Fuente: Autor, 2017

Un patrón similar se determinó con los índices de diversidad de Shannon-Weaver y Simpson, donde no se observa cambios significativos en la diversidad de especies de briófitos y líquenes por efecto de la adición de nutrientes (Figura 3).



**A) Índice de Shannon-Weaver**



**B) Índice de Simpson**

**Figura 3.** Diagrama de cajas. A. Índice de Shannon-Weaver y B. Índice de Simpson para cada tratamiento aplicado a los dos bosques tropicales.

Fuente: Autor 2017

Los modelos lineales generalizados mixtos (GLMM), indicaron que no hay influencia de los tratamientos y de los factores de estructura de bosque sobre la riqueza de especies de líquenes y briófitos epífitos (Tabla 1).

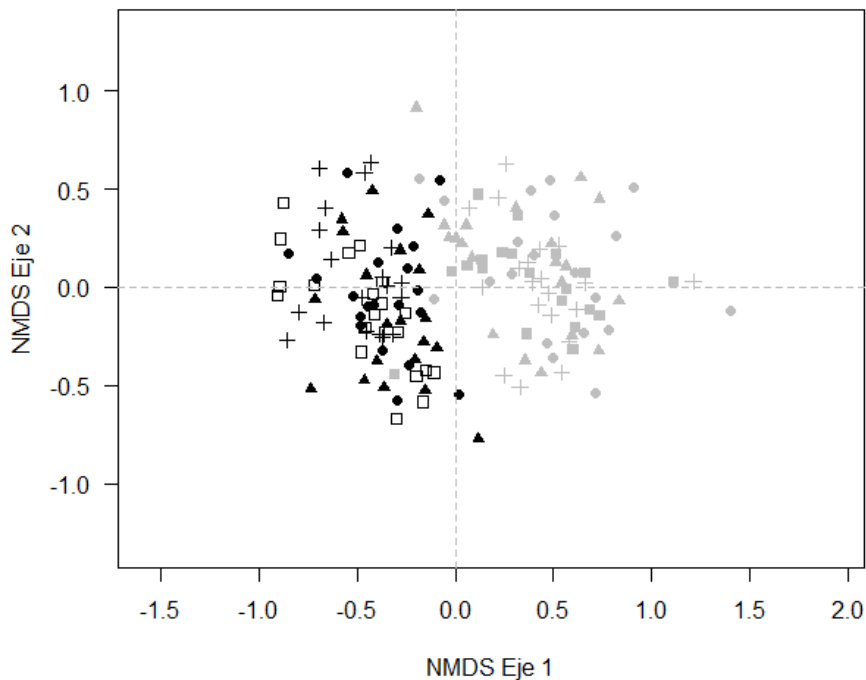
**Tabla 1:** Resultados de los modelos lineales generalizados mixtos (GLMMs), de la riqueza de especies en función de los tratamientos y las variables de estructura de bosque. Df= grados de libertad

<b>Variables</b>	<b>df</b>	<b>F-valor</b>	<b>P-valor</b>
Tratamiento	3	1.2861	0.3238
Bloque	1	0.2831	0.6228
Localidad	1	0.3434	0.8228
DBH	1	0.0789	0.7793
Inclinación	1	2.954	0.0886
Orientación	1	0.1751	0.6765
Tratamiento*Bloque	3	0.9606	0.4428
Tratamiento*Localidad	3	0.8867	0.4757
Bloque*Localidad	1	1.2199	0.3313
Tratamiento*Bloque*Localidad	3	0.465	0.712

Fuente: Autor, 2017

### 3.1.2. Diversidad beta.

El NMDS señaló que no hay diferencias en la composición de las comunidades de líquenes y briófitos epífitos en relación a los tratamientos, pero se puede evidenciar que los dos bosques muestran diferentes comunidades de epífitos no vasculares relacionados con el gradiente altitudinal (Figura 4).



**Figura 4.** NMDS de la composición de especies en función de tratamiento y el tipo de bosque. SF-C (círculos negros), B-C (círculos grises), SF-N (cuadros blancos), B-N (cuadros grises), SF-NP (triángulos negros), B-NP (triángulos grises), SF-P (cruces negras) y B-P (cruces grises)  
Fuente: Autor, 2017

El análisis multivariado basado en permutaciones (Permanova), indicó que no hay un efecto del tratamiento, bloque y localidad y de sus interacciones con respecto a la composición de las comunidades de epífitos no vasculares, sin embargo únicamente la variables tipo de bosque explica el 15 % de la variabilidad en las comunidades de epífitos no vasculares, los demás factores incluyeron valores inferiores al 1% (Tabla 2).

**Tabla 2:** Resultados del PERMANOVA de la composición de especies y los tratamientos. Df=grados de libertad, SS=suma de cuadrados, F-valor= estadístico F, R<sup>2</sup>= Coeficiente de variación.

Variable	Df	SS	F-valor	R <sup>2</sup>	P-valor
Tipo de bosque	1	8.721	32.729	0.15921	0.001
Bloque	1	0.784	2.943	0.01432	0.001
Tratamiento	3	1.47	1.838	0.02683	0.004
Tipo de bosque*Bloque	1	0.941	3.532	0.01718	0.001
Tipo de bosque*Tratamiento	3	1.647	2.06	0.03007	0.002
Bloque*Tratamiento	3	1.347	1.685	0.02459	0.007
Tipo de bosque*Bloque*Tratamiento	3	1.496	1.871	0.02731	0.002
Residuals	144	38.37		0.70049	
Total	159	54.777			1

Fuente: Autor, 2017

### 3.2. Discusión

Los resultados indican que la riqueza y composición de briófitos y líquenes epífitos no estuvieron influenciados por los diferentes tratamientos aplicados para cada tipo de bosques, sin embargo se pudo evidenciar que la composición de las comunidades estuvieron condicionadas por el tipo de bosque relacionado con el gradiente altitudinal. En este contexto similares trabajos han documentado que las comunidades de epífitos no vasculares están limitados por el microclima y la estructura del bosques (Holz & Gradstein, 2005; Gradstein, 2008; Benítez et al., 2015). Podemos mencionar que estos bosques albergan una gran diversidad de epífitos no vasculares, ya que las 216 especies registradas (113 briófitos, 103 líquenes), puede compararse con los estudios realizados por Nöske et al. (2008) con 207 especies, Benítez et al. (2015) 374 especies y Holz & Gradstein (2005) con 168 especies en bosques montanos, mientras que Cáceres et al. (2007) con 150 líquenes y Rivas-Plata & Lücking, (2013) con 140 líquenes en bosques de tierras bajas. A pesar que la mayor parte de estos estudios incluye un mayor esfuerzo de muestreo y algunos incluyen la parte del dosel de los árboles.

Algunos estudios realizados con la adición de nutrientes en el suelo en las mismas localidades, han documentado en plantas vasculares un aumento de la producción de la hojarasca, reducción raíces finas, aumento del área foliar, incremento del DBH y un mayor crecimiento de plántulas (Homeier et al., 2012; Cárate, 2015). Adicionalmente, según este mismo tipo de diseño en bosques tropicales de Perú se documentó que la adición de N+P aumenta la tasa relativa de DBH en tierras bajas mientras que el N lo hace a elevaciones más altas así mismo existe un a aumento de la actividad microbiana y crecimiento de raíces (Fisher et al., 2013). En el caso de líquenes y briófitos epífitos Benner et al. (2007) comprobó que la aplicación de fósforo en el suelo aumenta la abundancia de *Pseudocyphellaria crocata* en bosque montano hawaiano. En otro estudio se documenta que una mayor concentración de fosforo en la corteza y hojas del hospedador están correlacionadas con una mayor abundancia de cianolíquenes, sin embargo para los briófitos y clorolíquenes fueron más abundantes en condiciones de luz (Benner, 2011). En nuestro caso no se evidenció efectos indirectos de los nutrientes en el suelo sobre la riqueza y diversidad de líquenes y briófitos epífitos.

Asi como tambien, es de conocimiento general que el DBH se ha identificado como un factor limitante de las comunidades de epífitos no vasculares (Gradstein, 2008; Benítez et al., 2015), por lo que se esperaba que los cambios relacionados con DBH y la adición de nutrientes implicaría cambios en las diversidad de epífitos no vasculares (líquenes y briófitos). Sin embargo otro factor que también que influyen en la diversidad de estos

organismos son las características del hospedador como el tipo de corteza, pH de la corteza y nutrientes del sustrato (Frahm & Gradstein, 1991; Wolf, 1993; Acebey et al., 2003; Cáceres et al., 2007). Adicionalmente, no se pudo evidenciar cambios en la diversidad de líquenes y briófitos epífitos con la adición de nutrientes en el suelo, debido a ciertas características de estos organismos como ausencia de raíces, su naturaleza poiquilohídrica y la incorporación de nutrientes por intermedio de sus talos directamente del ambiente (Pharo et al., 1999; Hauck, 2010). Sino que estos cambios se debieron a los diferentes tipos de bosques.

En esta línea varios estudios han documentado que la mayor parte de cambios en la diversidad de epífitos no vasculares relacionados con la adición de nutrientes se debe a procesos de deposición y eutrofización directa (Mitchell et al., 2004; Hauck, 2010; Johansson et al., 2012). Así algunos estudios experimentales relacionados con una fertilización sobre líquenes y briófitos, donde documentan cambios en la diversidad de estos organismos, sin embargo los resultados son controversiales (Gordon et al., 2001; Johansson et al., 2012). Por ejemplo la aplicación de fósforo y nitrógeno en briófitos terrestres del norte de Europa provoca una disminución de la abundancia de especies (Dirkse & Martakis, 1992; Arróniz-Crespo et al., 2008), mientras que un brezal del Ártico no hay efecto la abundancia de los briófitos, pero si en los líquenes (Gordon et al., 2001). En Hawái por su parte, hubo una pérdida de la cobertura de musgos junto con plántulas nativas (Ostertag & Verville, 2002). También se argumenta que en bosques montanos del archipiélago de Hawái la adición de fósforo aumenta la riqueza de la comunidad de líquenes y briófitos epífitos, en el caso de líquenes de manera especial de cianolíquenes (Benner & Vitousek, 2007). Así mismo, Johansson et al. (2012) señala que una fertilización de N en altas dosis en ecosistemas boreales disminuye la riqueza de epífitos (líquenes).

Los cambios en las comunidades de epífitos no vasculares se pudieron evidenciar a nivel de bosque, donde los bosques montanos estuvieron dominados por briófitos de manera especial hepáticas (*Bazzania*, *Plagiochila*, *Frullania*, *Lepidozia*, *Metzgeria*), como los indican los trabajos de Acebey et al. (2003), Holz & Gradstein (2005) y Benítez et al. (2015) que reportaron estos mismos géneros característicos de bosque montano, a diferencia de los bosques de tierras bajas dominados en su mayoría por líquenes del tipo crustáceo (*Graphis*, *Herpotallon*, *Ocellularia*, *Porina*, *Phyllopsora*, *Pyrenula*) géneros abundantes característicos de estos ecosistemas y que han sido reportados por Cáceres et al. (2007) y Rivas-Plata & Lücking (2013).

En este contexto varios estudios han señalado que el tipo de bosque es un factor que influye en la diversidad de las comunidades de líquenes y briófitos epífitos además del microclima (Martínez et al., 2011; Soto-Medina et al., 2015), como en los bosques de tierras bajas



donde los árboles de gran tamaño están dispersos y algunos otros individuos son muy delgados (Aguirre et al., 2003), a diferencia de bosque montano donde existe mayor humedad y escasa iluminación (Gil & Morales, 2014). Las características de los diferentes tipos de bosques influyen sobre factores importantes como la cobertura arbolada, microclima, luz, humedad (Frahm & Gradstein, 1991; Acebey et al., 2003; Martínez et al., 2011; Benítez et al., 2012; Soto-Medina et al., 2015) y características del hospedador (Cornelissen & Steege, 1989; Gradstein et al., 2003; Cáceres et al., 2007; Gradstein, 2008; Soto et al., 2012).

## CONCLUSIONES

La riqueza y composición de líquenes y briófitos epífitos no está relacionada con la adición de nutrientes en el suelo (tratamientos) en los dos tipos de bosque tropicales (montano y tierras bajas) a lo largo del gradiente altitudinal.

Se registró un alto número de especies 216 especies (103 líquenes y 113 briófitos) en los dos tipos de bosques, lo que apoya la idea que estos son ecosistemas altamente diversos.

La composición de las comunidades de líquenes y briófitos epífitos está influenciada por el tipo de bosque, donde los bosques montanos estuvieron dominados por especies del género *Bazzania* y *Plagiochila*, *Lepidozia* y *Metzgeria* mientras los bosques de tierras bajas por líquenes crustáceos como *Graphis*, *Herpotallon*, *Ocellularia*, *Porina*, *Pyrenula*.

En base a este estudio, se puede asumir que la adición de nutrientes de forma indirecta no influyo en la diversidad de briófitos y líquenes epífitos, debido a que los tratamientos no se aplicaron directamente ya que estos organismos obtiene los nutrientes directamente del ambiente.

## **RECOMENDACIONES**

Se deberían realizar más estudios con tratamientos aplicados directamente en los organismos epífitos, sobre la distribución vertical de los árboles para obtener resultados efectivos, ya que aplicar al suelo no hay una relación directa con los nutrientes.

Para evaluar la efectividad del tratamiento una vez aplicado sobre estos bosques se debe hacer un registro continuo sobre cómo afecta a la diversidad y composición de líquenes y briófitos epífitos cada año, en el caso de nuestros bosques estudiados la última fertilización fue hace aproximadamente 8 años..

Se debería tomar en cuenta otros rasgos del hospedador como pH, rugosidad de la corteza en estos bosques.

## BIBLIOGRAFIA

- Acebey, A.; Gradstein, S. R.; Thorsten, K. (2003). Species richness and habitat diversification of bryophytes in submontane rain forest and fallows of Bolivia. *Journal of Tropical Ecology* 19: 9–18.
- Adamek, M.; Corre, M. D.; Hölscher, D. (2009). Early effect of elevated nitrogen input on above-ground net primary production of a lower montane rain forest, Panama. *Journal of Tropical Ecology* 25: 637.
- Aguirre, Z.; Cabrera, O.; Sanchez, A.; Merino, B.; Maza, B. (2003). Composición florística, endemismo y etnobotánica de la vegetación del Sector Oriental , parte baja del Parque Nacional Podocarpus. *Lyonia* 3: 5–13.
- Arróniz-Crespo, M.; Leake, J.; Horton, P.; Phoenix, G. (2008). Bryophyte physiological responses to , and recovery from , long-term nitrogen deposition and phosphorus fertilisation in acidic grassland. *New Phytologist* 180: 864–874.
- Ashmore, M.; Belyazid, S.; Bleeker, A.; Bobbink, R.; Vries, W. De; Erisman, J.; Spranger, T.; Stevens, C.; Berg, L. Van Den. (2011). Nitrogen as a threat to European terrestrial biodiversity. In . Cambridge University Press.
- Benítez, A.; Prieto, M.; González, Y.; Aragón, G. (2012). Effects of tropical montane forest disturbance on epiphytic macrolichens. *Science of the Total Environment* 441: 169–175.
- Benítez, A.; Prieto, M.; Aragón, G. (2015). Large trees and dense canopies: Key factors for maintaining high epiphytic diversity on trunk bases (bryophytes and lichens) in tropical montane forests. *Forestry* 1–7.
- Benner, J. W.; Conroy, S.; Lunch, C. K.; Toyoda, N.; Vitousek, P. M. (2007). Phosphorus Fertilization Increases the Abundance and Nitrogenase Activity of the Cyanolichen *Pseudocyphellaria crocata* in Hawaiian Montane Forests. *BIOTROPICA* 39: 400–405.
- Benner, J. W.; Vitousek, P. M. (2007). Development of a diverse epiphyte community in response to phosphorus fertilization. *Ecology Letters* 10: 628–636.
- Benner, J. W. (2011). Epiphytes preferentially colonize high-phosphorus host trees in unfertilized Hawaiian montane forests. *The Bryologist* 114: 335–345.
- Bobbink, R.; Hicks, K.; Galloway, J.; Spranger, T.; Alkemade, R.; Ashmore, M.; Bustamante, M.; Cinderby, S.; Davidson, E.; Dentener, F.; Emmett, B.; Erisman, J.; Fenn, M.; Gilliam,

- F.; Nordin, A.; Pardo, L.; De Vries, W. (2010). Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity : a synthesis. *20*: 30–59.
- Brodo, I.; Duran, S.; Sharnoff, S. (2001). *Lichens of North America*. Yale University Press, London.
- Bussmann, R. (2005). Bosques andinos del sur de Ecuador, clasificación, regeneración y uso. *Revista Peruana de Biología* 12: 203–216.
- Cáceres, M.; Lücking, R.; Rambold, G. (2007). Phorophyte specificity and environmental parameters versus stochasticity as determinants for species composition of corticolous crustose lichen communities in the Atlantic rain forest of northeastern Brazil. *Mycological Progress* 6: 117–136.
- Camenzind, T.; Hempel, S.; Homeier, J.; Horn, S.; Velescu, A.; Wilcke, W.; Rillig, M. (2014). Nitrogen and phosphorus additions impact arbuscular mycorrhizal abundance and molecular diversity in a tropical montane forest. *Global Change Biology* 20: 3646–3659.
- Camenzind, T.; Papathanasiou, H. J.; Förster, A.; Dietrich, K.; Hertel, D.; Homeier, J.; Oelmann, Y.; Olsson, P.; Suárez, J.; Rillig, M. (2016). Increases in Soil Aggregation Following Phosphorus Additions in a Tropical Premontane Forest are Not Driven by Root and Arbuscular Mycorrhizal Fungal Abundances. *Frontiers in Earth Science* 3: 1–10.
- Cárate, D. (2015). *Effects of moderate Nitrogen and Phosphorus addition on the species composition and dynamics of the tree seedlings community in tropical montane forests in southern Ecuador*. Universität Göttingen.
- Churchill, S.; Linares, E. (1995). *Prodromus Bryologiae Novo-Granatensis. Introducción a la flora de musgos de Colombia*. Instituto de Ciencias Naturales - Museo de Historia Natural, Santafé de Bogotá.
- Cornelissen, J. H. C.; Steege, H. Ter. (1989). Distribution and ecology of epiphytic bryophytes and lichens in dry evergreen forest of Guyana. *Journal of Tropical Ecology* 5: 131–150.
- Díaz-Escandon, D.; Soto-Medina, E.; Lücking, R.; Silverstone, P. (2016). Corticolous lichens as environmental indicators of natural sulphur emissions near the sulphur mine El Vinagre (Cauca, Colombia). *The Lichenologist* 48: 147–159.
- Dietrich, K.; Spoeri, E.; Oelmann, Y. (2016). Nutrient Addition Modifies Phosphatase

- Activities along an Altitudinal Gradient in a Tropical Montane Forest in Southern Ecuador. *Frontiers in Earth Science* 4: 1–9.
- Dirkse, G. M.; Martakis, G. F. P. (1992). Effects of fertilizer on bryophytes in Swedish experiments on forest fertilization. *Biological Conservation* 59: 155–161.
- Fenn, M. E.; Baron, J. S.; Allen, E. B.; Rueth, H. M.; Nydick, K. R.; Geiser, L.; Bowman, W. D.; Sickman, J. O.; Meixner, T.; Johnson, D. W.; Neitlich, P. (2003). Ecological Effects of Nitrogen Deposition in the Western United States. *BioScience* 53: 404–420.
- Fisher, J. B.; Malhi, Y.; Torres, I. C.; Metcalfe, D. B.; van de Weg, M. J.; Meir, P.; Silva-Espejo, J. E.; Huaraca, W. (2013). Nutrient limitation in rainforests and cloud forests along a 3,000-m elevation gradient in the Peruvian Andes. *Oecologia* 172: 889–902.
- Frahm, J.-P.; Gradstein, R. (1991). An altitudinal zonation of tropical rain forests using bryophytes. *Journal of Biogeography* 18: 669–678.
- Galloway, J.; Townsend, A.; Erisman, J.; Bekunda, M.; Cai, Z.; Freney, J.; Martinelli, L.; Seitzinger, S.; Sutton, M. (2008). Transformation of the Nitrogen Cycle: *Science* 320: 889–893.
- Gil, J.; Morales, M. (2014). Estratificación vertical de briófitos epífitos encontrados en *Quercus humboldtii* ( Fagaceae ) de Boyacá , Colombia. *Revista de Biología Tropical* 62: 719–727.
- Gordon, C.; Wynn, J. M.; Woodin, S. J. (2001). Impacts of increased nitrogen supply on high Arctic heath : the importance of bryophytes and phosphorus availability. *New Phytologist* 149: 461–471.
- Gradstein, R.; Churchill, S.; Salazar-Allen, N. (2001). *Guide to the bryophytes of Tropical America*. Memoirs of the New York Botanical Garden, New York.
- Gradstein, R.; Pinheiro da Costa, D. (2003). *The Hepaticae and Anthocerotae of Brazil*. Memoirs of the New York Botanical Garden, New York.
- Gradstein, S. R.; Nadkarni, N. M.; Kromer, T.; Holz, I.; Noske, N. (2003). A Protocol for Rapid and Representative Sampling of Vascular and Non-Vascular Epiphyte Diversity of Tropical Rain Forest. *Selbyana* 24: 105–111.
- Gradstein, S. R. (2008). Epiphytes of tropical montane forest-impact of deforestation and climate change. In S. R. Gradstein; J. Homeier; D. Gansert (Eds.). Göttingen.

- Hauck, M. (2010). Ammonium and nitrate tolerance in lichens. *Environmental Pollution* 158: 1127–1133. Environmental Pollution.
- Hauck, M.; Wirth, V. (2010). Preference of lichens for shady habitats is correlated with intolerance to high nitrogen levels. *The Lichenologist* 42: 475–484.
- Herrera-Campos, M. D. L. Á.; Lücking, R.; Pérez-Pérez, R.; Miranda-González, R.; Sánchez, N.; Barcenás-Peña, A.; Carrizosa, A.; Zambrano, A.; Ryan, D.; Nash, T. (2014). Biodiversidad de líquenes en México Biodiversity of lichens in Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: 82–99.
- Holz, I.; Gradstein, R. (2005). Cryptogamic epiphytes in primary and recovering upper montane oak forests of Costa Rica - Species richness, community composition and ecology. *Plant Ecology* 178: 89–109.
- Homeier, J. (2008). The influence of topography on forest structure and regeneration dynamics in an Ecuadorian montane forest. In S. R. Gradstein; J. Homeier; D. Gansert (Eds.). Göttingen.
- Homeier, J.; Hertel, D.; Camenzind, T.; Cumbicus, N.; Maraun, M.; Martinson, G.; Poma, N.; Rillig, M.; Sandmann, D.; Scheu, S.; Veldkamp, E.; Wilcke, W.; Wullaert, H.; Leuschner, C. (2012). Tropical Andean Forests Are Highly Susceptible to Nutrient Inputs — Rapid Effects of Experimental N and P Addition to an Ecuadorian Montane Forest. *PLOS ONE* 7: 1–10.
- Homeier, J.; Leuschner, C.; Brauning, A.; Cumbicus, N.; Hertel, D.; Martinson, G.; Spann, S.; Veldkamp, E. (2013). Effects of Nutrient Addition on the Productivity of Montane Forests and Implications for the Carbon Cycle. In .
- Johansson, O.; Palmqvist, K.; Olofsson, J. (2012). Nitrogen deposition drives lichen community changes through differential species responses. *Global Change Biology* 18: 1–10.
- Jørgensen, P.; León-Yáñez, S. (1999). *Catalogue of the vascular plants of Ecuador*. (P. Jørgensen & S. León-Yáñez, Eds.). Missouri Botanical Garden, St. Louis, Missouri, USA.
- Magurran, A. (2004). *Measuring Biological Diversity*. (Blackwell Publishing, Ed.).
- Martínez, I.; Belinchón, R.; Otárola, M.; Aragón, G.; Prieto, M.; Escudero, A. (2011). Efectos de la fragmentación de los bosques sobre los líquenes epífitos en la Región

Mediterránea. *Ecosistemas* 20: 54–67.

Meli, P. (2003). Restauración ecológica de bosques tropicales : veinte años de investigación académica . *Interciencia* 28: 581–589.

Mitchell, R.; Sutton, M.; Truscott, A.; Leith, I.; Cape, J.; Pitcairn, C.; Van Dijk, N. (2004). Growth and tissue nitrogen of epiphytic Atlantic bryophytes : effects of increased and decreased. *Functional Ecology* 18: 322–329.

Myers, N.; Mittermeier, R.; Mittermeier, C.; Fonseca, G.; Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853–858.

Nash III, T.; Ryan, B.; Diederich, P.; Gries, C.; Bungartz, F. (2004). *Lichen Flora of the Greater Sonoran Desert Region: most of the microlichens, balance of the macrolichens, and lichenicolous fungi*. Lichens Unlimited, Tempe, Arizona.

Nash III, T.; Ryan, B.; Gries, C.; Bungartz, F. (2002). *Lichen Flora of the Greater Sonoran Desert Region: the pyrenolichens and most of the squamulose and macrolichens*. Lichens Unlimited, Tempe, Arizona.

Nöske, N. M.; Hilt, N.; Werner, F. A.; Brehm, G.; Fiedler, K.; Sipman, H. J. M.; Gradstein, S. R. (2008). Disturbance effects on diversity of epiphytes and moths in a montane forest in Ecuador. *Basic and Applied Ecology* 9: 4–12.

Ochoa-Jiménez, D.; Cueva-Agila, A.; Prieto, M.; Aragón, G.; Benítez, A. (2015). Cambios en la composición de líquenes epífitos relacionados con la calidad del aire en la ciudad de Loja (Ecuador). *Caldasia* 37: 333–343.

Oksanen, J.; Blanchet, Guillaume Friendly, M.; Kindt, R.; Legendre, P.; McGlinn, D.; Minchin, P. R.; O'Hara, R. B.; Simpson, G. L.; Solymos, P.; Stevens, H. H.; Eduard, S.; Wagner, H. (2017). Community Ecology Package. 1–292. Retrieved from <https://github.com/vegandevs/vegan>

Ostertag, R.; Verville, J. H. (2002). Fertilization with nitrogen and phosphorus increases abundance of non-native species in Hawaiian montane forests. *Plant Ecology* 162: 77–90.

Pharo, E. J.; Beattie, A. J.; Binns, D. (1999). Vascular Plant Diversity as a Surrogate for Bryophyte and Lichen Diversity. *Conservation Biology* 13: 289–292.

Pinheiro, J.; Bates, D.; DebRoy, S.; Sarkar, D.; R Core Team. (2017). nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. Retrieved from <https://cran.r->



project.org/package=nlme.

- R Core Team (2014). R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria. Retrieved from <http://www.r-project.org/>.
- Rivas-Plata, E.; Lücking, R. (2013). High diversity of Graphidaceae (lichenized Ascomycota: Ostropales) in Amazonian Perú. *Fungal Diversity* 58: 13–32.
- Rivera, I. (2014). Las pequeñas gigantes del bosque: las briofitas. 6: 104–106.
- Rodríguez, M.; Flórez, V. (2004). Elementos esenciales y beneficiosos ©. *Nociones Básicas Del Ferti-Riego* 25–36.
- Sharp, A.; Crum, H.; Eckel, P. (1994). *The Moss Flora of Mexico*. (The New York Botanical Garden, Ed.). Bronx, New York.
- Soto, E.; Lücking, R.; Bolaños, A. (2012). Especificidad de forófito y preferencias microambientales de los líquenes cortícolas en cinco forófitos del bosque premontano de finca Zíngara, Cali, Colombia. *Revista de Biología Tropical* 60: 843–856.
- Soto-Medina, E.; Londoño-Lemos, V.; Díaz-Escandón, D. (2015). Epiphytes from a forest type transition zone in the Choco biogeographic region, Valle del Cauca, Colombia. *Revista de Biología Tropical* 63: 1–12.
- Spannl, S.; Homeier, J.; Brauning, A. (2016). Nutrient-Induced Modifications of Wood Anatomical Traits of *Alchornea lojaensis* (Euphorbiaceae). *Frontiers in Earth Science* 4: 1–13.
- Tejedor-Garavito, N.; Álvarez, E.; Arango-Caro, S.; Araujo-Murakami, A.; Blundo, C.; Boza-Espinoza, T.; La Torre-Cuadros, M.; Gaviria, J.; Gutierrez, N.; Jørgensen, P. .; León, B.; López-Camacho; Malizia, L.; Millán, L.; Moraes, M.; Pacheco, S.; Rey-Bayanas, J.; Reynel, C.; Timaná de la Flor, M.; Ulloa-Ulloa, C.; Vacas-Cruz, C.; Newton, A. . (2012). Evaluación del estado de conservación de los bosques montanos en los Andes tropicales. *Ecosistemas* 21: 148–166.
- Tilman, D.; Fargione, J.; Wolff, B.; D'Antonio, C.; Dobson, A.; Howarth, R.; Schindler, D.; Schlesinger, W.; Simberloff, D.; Swackhamer, D. (2001). Forecasting Agriculturally Driven Global Environmental Change. *Science* 292: 281–284.
- Tischer, A.; Werisch, M.; Dobbelin, F.; Camenzind, T.; Rillig, M.; Potthast, K.; Hamer, U. (2015). Above- and belowground linkages of a nitrogen and phosphorus co-limited tropical mountain pasture system – responses to nutrient enrichment. *Plant Soil* 391:

333–352.

Wardle, D.; Jonsson, M.; Mayor, J.; Metcalfe, D. (2015). Above-ground and below-ground responses to long-term nutrient addition across a retrogressive chronosequence long-term nutrient addition across a retrogressive. *Journal of Ecology* 104: 545–560.

Wolf, J. H. D. (1993). Diversity Patterns and Biomass of Epiphytic Bryophytes and Lichens Along an Altitudinal Gradient in the Northern Andes. *ANN. MISSOURI BOT. GARD* 80: 928–960.

Wullaert, H.; Homeier, J.; Valarezo, C.; Wilcke, W. (2010). Response of the N and P cycles of an old-growth montane forest in Ecuador to experimental low-level N and P amendments. *Forest Ecology and Management* 260: 1434–1445.

## **ANEXOS**

## Anexos 1. Especies más representativas de briófitos y líquenes de los bosques tropicales.

---

### Taxa

---

#### Líquenes

*Coccocarpia filiformis* Arv.  
*Coenogonium lepreurii* (Mont.) Nyl.  
*Coenogonium linkii* Ehrenb.  
*Cryptothecia rubrocincta* (Ehren.) G. Thor  
*Dichosporidium nigrocinctum* (Ehrenb.) G. Thor  
*Leptogium azureum* (Sw. ex Ach.) Mont.  
*Porina imitatrix* Müll. Arg.

#### Briófitos

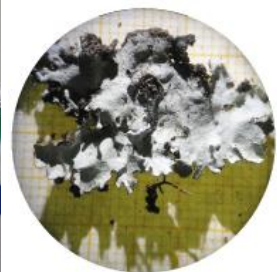
*Adelanthus carabayensis* (Mont.) Grolle  
*Bazzania cuneistipula* (Gottsche, Lindenb. & Nees) Trevis.  
*Bazzania denticulata* (Lindenb. & Gottsche) Trevis.  
*Bazzania falcata* (Lindenb.) Trevis.  
*Bazzania hookeri* (Lindenb.) Trevis.  
*Bazzania jamaicensis* (Lehm. & Lindenb.) Trevis.  
*Bazzania longistipula* (Lindenb.) Trevis.  
*Bryopteris filicina* (Sw.) Nees  
*Phyllogonium fulgens* (Hedw.) Brid.  
*Phyllogonium viscosum* (P. Beauv.) Mitt.  
*Frullania brasiliensis* Raddi  
*Hypopterygium tamariscicum* (Hedw.) Brid.  
*Jamesoniella rubricaulis* (Nees) Grolle  
*Lejeunea cerina* (Lehm. & Lindenb.) Gottsche, Lindenb. & Nees  
*Anoplolejeunea conferta* (C.F.W. Meissn. ex Spreng.) A. Evans  
*Leucolejeunea xantocarpa* (Lehm. & Lindenb.)  
*Microlejeunea bullata* (Taylor) Steph.  
*Lepidozia cupressina* (Sw.) Lindenb.  
*Lepidozia dendritica* Spruce  
*Lepidozia incurvata* Lindenb.  
*Leucobryum antillarum* Schimp. ex Besch.  
*Leucobryum giganteum* Müll. Hal.  
*Marchesinia brachiata* (Sw.) Schiffn.  
*Metzgeria chilensis* Stephani  
*Metzgeria ciliata* Raddi  
*Metzgeria furcata* (L.) Corda.  
*Metzgeria polytricha* Spruce.  
*Neckeropsis undulata* (Hedw.) Reichardt

---

*Octoblepharum albidum* Hedw.  
*Omphalanthus filiformis* (Sw.) Nees  
*Pyrrhobryum spiniforme* (Hedw.) Mitt.  
*Plagiochila aerea* Taylor  
*Plagiochila bifaria* (Sw.) Lindenb.  
*Plagiochila cristata* (Sw.) Dumort.  
*Plagiochila deflexirama* Taylor  
*Plagiochila montagnei* Nees  
*Plagiochila rutilans* Lindenb.  
*Plagiochila superba* (Nees ex Spreng.) Mont. & Nees  
*Prionodon densus* (Sw. ex Hedw.) Müll. Hal.  
*Radula cubensis* K. Yamada  
*Radula gottscheana* Taylor  
*Radula javanica* Gottsche.  
*Radula voluta* Taylor ex Gottsche, Lindenb. & Nees.  
*Scapania portoricensis* Hampe & Gottsche  
*Syzygiella manca* (Mont.) Stephani  
*Trichocolea tomentosa* (Sw.) Gottsche.  
*Thuidium peruvianum* Mitt.

---

**Anexos 2.** Trabajo de campo e identificación de briófitos y líquenes en laboratorio.



Anexo 3. Especies identificadas en laboratorio

**BRIÓFRITOS**



*Bryopteris filicina*



*Leucobryum giganteum*



*Phyrrobryum spiniforme*



*Prionodon densus*



*Scapania portoricensis*

**LÍQUENES**



*Cryptothecia rubrocincta*



*Sticta cf. humboldtii*