

Comunidades de briófitos terrestres relacionados con factores climáticos y topográficos en un páramo del sur de Ecuador

Terrestrial bryophyte communities in relation to climatic and topographic factors in a paramo of southern Ecuador

Ángel Benítez^{1*} | S. Robbert Gradstein² | Paola Cevallos³ | Jefferson Medina⁴ | Nikolay Aguirre³

- Recibido: 23/oct/2017
- Aceptado: 13/feb/2019
- Publicación en línea: 3/may/2019

Citación: Benítez A, Gradstein SR, Cevallos P, Medina J, Aguirre N. 2019. Comunidades de briófitos terrestres relacionados con factores climáticos y topográficos en un páramo del sur de Ecuador. *Caldasia* 41(2):370-379. doi: <https://dx.doi.org/10.15446/caldasia.v41n2.67869>.

ABSTRACT

Paramos have high species diversity and a high proportion of endemic species and are of major importance for hydrological regulation of the environment. However, they are highly threatened by agriculture and cattle grazing. Bryophytes are an important component of paramo in terms of diversity and biomass as well as the functioning of paramo ecosystems. These poikilohydric organisms are very sensitive to microclimate changes related to humidity and light availability. We studied the influence of climate and topography on the diversity of terrestrial bryophytes in three summit areas in the paramo of Parque Nacional Podocarpus, Ecuador. In each area we established eight plots of 1 × 1 m and registered the presence and cover of terrestrial bryophyte species. Differences in species composition among the three areas were analyzed with non-metric multidimensional scaling analysis (NMDS), climatic and topographic effects with multivariate analysis based on permutations (PERMANOVA). We found that differences in terrestrial bryophyte community composition correlated with precipitation and slope. Highest diversity was found in areas with the highest precipitation, least slope steepness, and highest soil moisture.

Keywords. Diversity, orientation, precipitation, species richness, topography

^{1*} Universidad Técnica Particular de Loja. Departamento de Ciencias Naturales, Herbario HUTPL. San Cayetano Alto, Calle París, Loja, Ecuador. arbenitez@utpl.edu.ec

² Muséum National d'Histoire Naturelle, Cryptogamie. Case Postale 39, 57 rue Cuvier, 75231 Paris cedex 05, France. robbert.gradstein@mnhn.fr

³ Universidad Nacional de Loja. Programa de Investigación Biodiversidad y Servicios Ecosistémicos. Avenida Pio Jaramillo Alvarado, Loja 110103, Ecuador. pao.cevallos1388@gmail.com, nikolay.aguirre@unl.edu.ec

⁴ Universidad Nacional de Loja. Carrera de Ingeniería Forestal. Avenida Pio Jaramillo Alvarado, Loja 110103, Ecuador. jeffersonmedinabenitez@gmail.com

* Autor para correspondencia



RESUMEN

Los páramos presentan altos niveles de diversidad y endemismo de especies y son importantes en la regulación hidrológica. Sin embargo, es uno de los ecosistemas más amenazados debido a actividades agrícolas y ganaderas. Los briófitos son un importante componente en términos de diversidad, biomasa y funcionamiento de estos ecosistemas. Estos organismos poiquilohídricos son muy sensibles a cambios en el microclima relacionados con la humedad, luz y temperatura. Se evaluaron los efectos de las variables climáticas y topográficas sobre la diversidad de briófitos terrícolas en tres cimas del páramo del Parque Nacional Podocarpus, Ecuador. En cada cima se establecieron ocho parcelas de 1 × 1 m, donde se registró la incidencia y cobertura de briófitos terrestres. Se establecieron diferencias en la composición de especies de las tres cimas mediante un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (EMNM) y los efectos de las variables climáticas y topográficas mediante un análisis multivariante basado en permutaciones (PERMANOVA). Nosotros encontramos que las diferencias en las comunidades de briófitos terrícolas estuvieron correlacionadas con la precipitación y pendiente. Se evidenció que las cimas con mayores niveles de precipitación y menos pendiente fueron importantes para la distribución y establecimiento de las comunidades de briófitos relacionados con una mayor retención de humedad del suelo.

Palabras clave. Diversidad, orientación, precipitación, riqueza de especies, topografía

INTRODUCCIÓN

Los páramos se caracterizan por sus altos niveles de diversidad y endemismo de especies (Balslev y Luteyn 1992, Luteyn 1999), aproximadamente cubren el 6 % de la superficie (1 250 000 hectáreas) del Ecuador y se caracterizan por sus bajas temperaturas, alta incidencia de neblina, irradiación solar y aridez fisiológica, con lo que se crea un ambiente de estrés para la biodiversidad de flora y fauna (Mena-Vásquez *et al.* 2001). Estos ecosistemas desempeñan un papel clave en la regulación hidrológica, además constituyen la fuente de agua para consumo humano, riego y generación de energía hidroeléctrica (Mena-Vásquez *et al.* 2001, Buytaert *et al.* 2006). En la actualidad son uno de los ecosistemas más amenazados, debido a malas prácticas agrícolas, quemas, minería y mal uso del recurso hídrico y cambio climático que han provocado un deterioro de su funcionalidad (Hofstede 2001, Hofstede *et al.* 2003, Beltrán *et al.* 2009).

En estos ecosistemas los briófitos son muy diversos, con más de 800 especies reportadas (e.g., Gradstein 1998, 1999, in prep., Churchill y Griffin 1999, Churchill 2019). Estos organismos por sus características fisiológicas

relacionadas con la pérdida y captación de agua (organismos poiquilohídricos) son muy sensibles a las alteraciones en el ambiente (Gradstein *et al.* 2001), por lo que se han utilizado como indicadores de conversión de bosques, cambios ambientales y calentamiento global (Gignac 2001, Nöske *et al.* 2008, Benítez *et al.* 2015). De manera general los briófitos se encuentran directamente condicionados por factores macroclimáticos, por ejemplo, altitud y precipitación (Sun *et al.* 2013, González *et al.* 2017), estructura del bosque y microclima (Mandl *et al.* 2010); adicionalmente, variables topográficas como pendiente, orientación y de suelo como pH, humedad, materia orgánica también son factores limitantes para estos organismos (Eldridge y Tozer 1997, Benavides *et al.* 2006, Mandl *et al.* 2009, Castillo-Monroy *et al.* 2016).

A pesar de ello, la mayor parte de estudios a nivel de Ecuador se han enfocado en analizar la relación de la diversidad de plantas vasculares y los factores ambientales y topográficos en estos ecosistemas (Ramsay y Oxley 1996, Sklenár y Ramsay 2001, Sklenár y Balslev 2005, Anthelme y Dangles 2012, Matson y Bart 2014). En cuanto a briófitos terrícolas y su relación con factores ambientales y topográficos, los estudios realizados hasta el momento son muy limitados y

se han restringido a bosques de neblina montanos (Mandl et al. 2009), y solo un estudio en los páramos de Ecuador señala que los gradientes altitudinales implican cambios macroclimáticos que pueden afectar la diversidad de líquenes y briófitos (González et al. 2017). Por ello, nuestro estudio es un aporte importante para determinar cambios en la composición de briófitos terrícolas en tres cimas (CIA a 3270 m, CIB a 3320 m y CIC a 3400 m de altitud), relacionados con la precipitación y topografía en el páramo de Cajanuma del Parque Nacional Podocarpus. Específicamente buscamos responder a las siguientes preguntas: 1. ¿Existen diferencias en la composición de briófitos terrícolas en las tres localidades evaluadas? y 2. ¿Cuáles factores ambientales y topográficos influyen en la composición de briófitos terrícolas en dichas localidades?

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de Estudio

La investigación se llevó a cabo en tres cimas del páramo del Parque Nacional Podocarpus de la cordillera oriental de los Andes (PNP). La temperatura oscila diariamente entre 3 °C y 10 °C y con precipitaciones mínimas entre 2000 y 4000 mm, y con máximas de entre 5000 y 6000 mm. Las tres cimas ocupan una superficie aproximada de

6136,4 m² y forman parte del proyecto de investigación: “Monitoreo a largo plazo del impacto del cambio climático en la biodiversidad de los ecosistemas de páramo del Parque Nacional Podocarpus (MICCAMBIO)” (Aguirre et al. 2015, Fig. 1).

En cuanto a flora vascular, la cima A (CIA, 3270 m), registró 58 especies, 28 familias y 765 individuos, las especies con mayor índice de valor de importancia corresponde a *Puya nitida* Mez, *Hypericum lancioides* Cuatrec., *Tillandsia aequatorialis* L.B. Sm., *Calamagrostis macrophylla* (Pilg.) Pilg., *Themistoclesia epiphytica* A.C. Sm. y *Senecio tephrosioides* Turcz. Para la cima B (CIB, 3320 m) se registraron 51 especies, 25 familias y 1085 individuos, las especies más notables son *Tillandsia aequatorialis*, *Disterigma empetrifolium* (Kunth) Drude, *Escallonia myrtilloides* L. f., *Cortaderia jubata* (Lemoine) Stapf, *Disterigma pentandrum* S.F. Blake y *Calamagrostis macrophylla*. La cima C (CIC, 3400 m) presentó 59 especies con 29 familias y 1126 individuos, y las especies con mayor índice de valor de importancia fueron *Escallonia myrtilloides*, *Neurolepis nana* L.G. Clark, *Cortaderia bifida* Pilg., *Chusquea neurophylla* L.G. Clark, *Rubus laegaardii* Romol. y *Tillandsia aequatorialis* (Eguiguren et al. 2015).

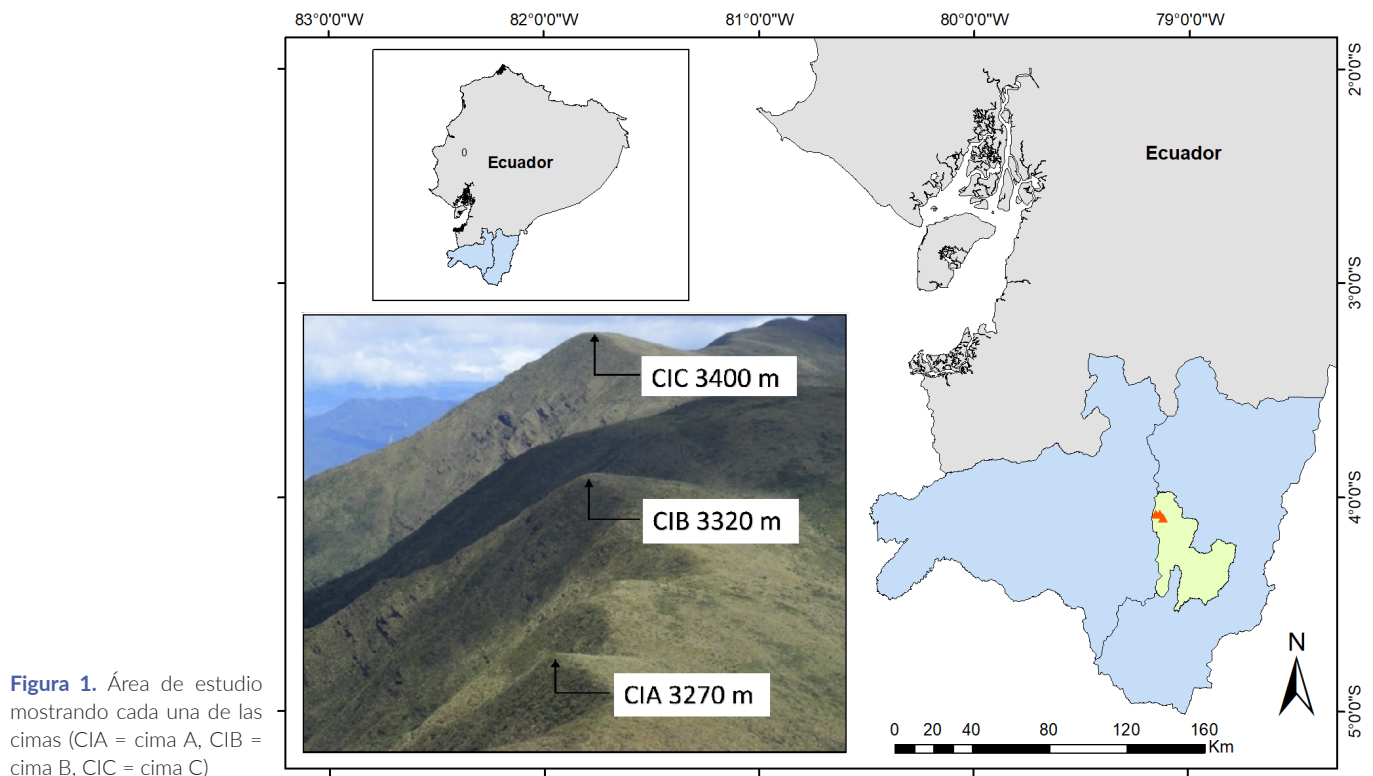


Figura 1. Área de estudio mostrando cada una de las cimas (CIA = cima A, CIB = cima B, CIC = cima C)

Diseño de muestreo y recolección de datos

Se establecieron dos parcelas en cada punto cardinal de las cimas, dando un total de ocho parcelas por cada cima (P1 a P8). El muestreo fue realizado en las parcelas esquineras de cada punto cardinal de las tres cimas donde se registró la presencia y cobertura de briófitos. Para el muestreo se utilizó el método de la malla de 1×1 m. La malla tiene un tamaño de 10×10 cm que corresponde al 1 % de la parcela total de muestreo, la malla se dividió en 100 celdillas que representan el 0,10 % de cobertura en relación a la superficie total de la parcela (Urgiles-Gómez *et al.* 2015). Las muestras fueron almacenadas en sobres de papel para su posterior identificación a cargo de especialistas tanto de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador (PUCE) como de los autores de esta investigación. Para la identificación se utilizaron claves generales (Gradstein *et al.* 2001) y claves específicas de briófitos (Gradstein 2016, Gradstein y Benítez 2016). La metodología utilizada forma parte del protocolo de muestreo global GLORIA para flora vascular en ecosistemas alpinos y páramos (Pauli *et al.* 2004, 2015, Erschbamer *et al.* 2010, Cuesta *et al.* 2017, Vanneste *et al.* 2017). Además, se ha implementado en estudios de briófitos (Vittoz *et al.* 2010).

Los datos de temperatura y de precipitación fueron tomados de los 12 meses del año 2011. Los datos de precipitación se obtuvieron de pluviógrafos instalados en el punto

cumbre de cada una de las tres cimas durante un año, con sensores HOBO (Onset Stowaway Tidbit) que registran datos de precipitación en intervalos de cinco minutos diarios (Tabla 1). La temperatura se registró por sensores (Onset Stowaway Tidbit) instalados en cada punto cardinal de las cimas (en total 12 sensores) con intervalos de una hora. La pendiente se midió utilizando un clinómetro en cada una de las direcciones cardinales de las cimas de la zona piloto y luego para su interpretación se utilizó una escala de clasificación en porcentaje (Tabla 2).

Análisis de datos

La riqueza total en cada cima se comparó mediante curvas de acumulación de especies y el estimador de riqueza no paramétrico Chao 2, con el programa EstimateS 9.1.0 (Colwell 2013). Se realizó un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) con los valores de cobertura de las especies a nivel de parcela con la finalidad de visualizar el grado de similitud de composición de especies entre las tres cimas, como medida de similitud se utilizó la distancia de Bray–Curtis (Anderson y Legendre 1999).

Para estudiar cambios en la composición de las comunidades en las diferentes cimas y su relación con los factores microclimáticos y topográficos se realizó un análisis de la varianza multivariado con base en permutaciones (PERMANOVA, Anderson *et al.* 2008). Para probar las diferencias en la comunidad de briófitos entre las cimas, una matriz de 24 parcelas $\times$ 28 especies fue sometida a una prueba no paramétrica de procedimiento de permutación de respuesta múltiple (MRPP). MRPP es un método utilizado para hacer comparaciones estadísticas a priori entre dos o más grupos. El estadístico A representa el grado de homogeneidad dentro de grupo en comparación a lo esperado por azar y la prueba T permite conocer si hay diferencias entre los grupos. Se utilizó la distancia Bray–Curtis para el MRPP con 1000 permutaciones (McCune *et al.* 2002).

Adicionalmente se realizó un análisis de especies indicadoras (AEI) de las comunidades de briófitos para cada cima. Este análisis está basado en la frecuencia y abundancia relativa de las especies (Dufrêne y Legendre 1997). El valor AEI igual a 100 significa que la especie fue registrada en todas las parcelas y 0 un patrón contrario. Los valores AEI fueron probados con el procedimiento de 1000 permutaciones de Monte Carlo, considerándose significativas las especies con un $P < 0,05$. Todos los análisis se realizaron con el programa R version 3.1.2 (R Core Development Team 2014) y el paquete estadístico vegan (Oksanen *et al.* 2013).

Tabla 1. Promedios mensual y anual de precipitación en cada una de las cimas en el año 2011. CIA = cima A, CIB = cima B, CIC = cima C.

Mes	CIA	CIB	CIC
Enero	172,3	179,5	186,9
Febrero	188,0	185,5	196,6
Marzo	187,2	189,80	192,8
Abril	223,0	199,0	210,5
Mayo	165,6	131,0	185,7
Junio	128,2	186,6	194,6
Julio	122,8	164,2	176,5
Agosto	148,7	172,9	193,0
Septiembre	164,9	153,8	172,4
Octubre	153,6	148,2	165,8
Noviembre	165,5	161,2	189,7
Diciembre	175,6	176,0	193,4
Precipitación anual	1995,4	2047,9	2258,2
Promedio mensual	166,3	170,6	188,2

Tabla 2. Clases de pendientes en el área de estudio.

Clases	Pendiente (%)	Definición
Clase 1	0 – 2	Plano o casi plano
Clase 2	2 – 6	Suavemente inclinado
Clase 3	6 – 13	Inclinado
Clase 4	13 – 25	Moderadamente escarpado
Clase 5	25 – 55	Escarpado
Clase 6	>55	Muy escarpado

RESULTADOS

Se registró un total de 28 especies de briófitos clasificados dentro de 21 familias y 24 géneros, de los cuales 20 especies fueron hepáticas y ocho especies musgos. La CIC presentó un mayor número de especies (16), seguido de la CIA con quince especies y la CIB con catorce especies. Un patrón similar señaló la curva de acumulación (Fig. 2) y el estimador de riqueza Chao 2 con valores similares de riqueza estimada para las tres cimas con $16 \pm 2,51$ para la CIA, $14 \pm 0,44$ para CIB y $16 \pm 0,06$ para CIC. Ocho especies fueron exclusivas de la CIC, seguido de las CIA y CIB con cuatro especies cada una (Tabla 3).

El NMDS señaló una separación entre las tres cimas con un estrés medio de 0,12 (Fig. 3). Las especies *Bazzania hookeri* (Lindenb.) Trevis., *Lepidozia macrocolea* Spruce, *Lepicolea pruinosa* (Taylor) Spruce, *Leptosciaphus trapezoides* (Mont.) L.Söderstr., *Pleurozium scherberi* (Brid.) Mitt., *Riccardia pallida* (Spruce) Meenks & De Jong y *Sphagnum magellanicum* Brid., fueron asociadas con una mayor precipitación (CIC). Esto fue consistente con lo encontrado en el análisis multivariante (PERMANOVA) que señaló que las comunidades de briófitos variaron significativamente en relación con la precipitación y topografía (orientación y pendiente) que explicaron mayores cambios en las comunidades de briófitos, así como también la interacción entre cima y orientación (Tabla 4).

El MRPP mostró diferencias significativas en la composición de especies entre las tres cimas ($A = 0,20$, $P < 0,001$). Adicionalmente, la comparación entre pares señaló diferencias significativas (Tabla 5). El análisis de especies indicadoras (AEI) señaló que *Plagiochila diversifolia* Lindenb. & Gottsche presentó un alto valor de indicación

para la CIA, así mismo, *Breutelia chrysea* (Müll. Hal.) A. Jaeger y *Sphagnum magellanicum* para la CIB (Tabla 3).

DISCUSIÓN

Nuestros resultados indicaron que variables ambientales como la humedad y topográficas como la pendiente y orientación, condicionaron la composición de las comunidades de briófitos terrícolas en tres cimas del Páramo del Parque Nacional Podocarpus. Estos hallazgos concuerdan con algunos estudios donde documentan el efecto de estas variables sobre la diversidad de comunidades de briófitos terrícolas (Mandl et al. 2009, Sun et al. 2013, González et al. 2017).

Dentro de los briófitos, las hepáticas presentaron una mayor riqueza de especies (20) al compararlas con los musgos, con ocho especies. Este patrón concuerda con otros estudios (Mandl et al. 2009, González et al. 2017). Sin embargo, Cataño-D et al. (2014) registro un total de 54 especies en las turberas de Colombia con un mayor número de musgos (30 especies) al comprarlos con 24 especies de hepáticas. En este contexto, varios trabajos han documentado que las hepáticas están mejor representadas que los musgos en ambientes terrestres, debido a que están adaptadas a condiciones de mayor humedad (Gradstein et al. 2001, Mandl et al. 2009), los cuales están de acuerdo con los resultados de este estudio, debido a que las hepáticas, con 20 especies, están mejor representadas que los musgos con únicamente ocho especies. Así mismo en la cima C, con los valores más altos de precipitación, se registró la mayor riqueza total de hepáticas en comparación con las demás cimas.

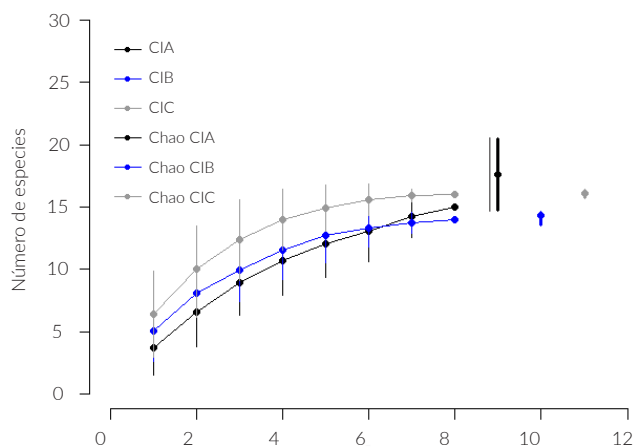
**Figura 2.** Curvas de acumulación y estimador de riqueza Chao 2 para cada una de las cimas (CIA = cima A, CIB = cima B, CIC = cima C).

Tabla 3. Especies de briófitos presentes en cada cima y valor de indicación según el análisis de especies indicadoras (AEI). CIA = cima A, CIB = cima B, CIC = cima C, P = nivel de significancia.

Especie	Cima	Valor de indicación	P
Hepáticas			
<i>Adelanthus decipiens</i> (Hook.) Mitt.	CIC	25,0	0,30
<i>Anastrophyllum auritum</i> (Lehm.) Steph.	CIB	8,7	1
<i>Anastrophyllum piligerum</i> (Reinw et al.) Steph.	CIB	250	0,29
<i>Bazzania hookeri</i> (Lindenb.) Trevis.	CIC	25,0	0,30
<i>Frullania brasiliensis</i> Raddi	CIC	66,9	<,05
<i>Herbertus acanthelium</i> Spruce	CIA	25,0	0,30
<i>Lejeunea</i> sp.	CIA	25,0	0,30
<i>Lepicolea pruinosa</i> (Taylor) Spruce	CIC	25,0	0,29
<i>Lepidozia macrocolea</i> Spruce	CIC	37,5	0,08
<i>Lepidozia</i> sp.	CIB	25,0	0,29
<i>Leptoscyphus gibbosus</i> (Taylor) Mitt.	CIC	23,5	0,55
<i>Leptoscyphus trapezoides</i> (Mont.) L. Söderstr.	CIC	25,0	0,31
<i>Metzgeria filicina</i> Mitt.	CIC	31,9	0,12
<i>Plagiochila aerea</i> Taylor	CIA	8,1	1
<i>Plagiochila diversifolia</i> Lindenb. & Gottsche	CIA	62,5	<0,05
<i>Plagiochila fuscolutea</i> Taylor	CIA	25,3	0,39
<i>Radula javanica</i> Gottsche	CIC	37,5	0,08
<i>Riccardia pallida</i> (Spruce) Meenks & De Jong	CIB	37,5	0,08
<i>Syzygiella anomala</i> (Lindenb. & Gottsche) Steph.	CIA	6,5	1
<i>Syzygiella rubricaulis</i> (Nees) Steph.	CIC	25,0	0,31
Musgos			
<i>Breutelia chrysea</i> (Müll.Hal.) A. Jaeger	CIB	55,1	<0,05
<i>Dicranum frigidum</i> Müll.Hal.	CIC	11,5	0,91
<i>Leptodontium viticulosoides</i> (P.Beauv.) Wijk & Margad.	CIC	22,1	0,26
<i>Leptotheca boliviana</i> Herzog	CIC	40,9	0,13
<i>Macromitrium perreflexum</i> Steere	CIA	37,5	0,08
<i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt.	CIC	37,5	0,08
<i>Rhacocarpus purpurascens</i> (Brid.) Paris	CIA	14,3	0,58
<i>Sphagnum magellanicum</i> Brid.	CIA	50,0	0,01

La composición de especies de briófitos terrícolas estuvo limitada por la precipitación y la pendiente que dieron cuenta del mayor porcentaje de variabilidad en las comunidades con el 14 % y 11 % de varianza explicada. Similar a nuestras observaciones, otros estudios han documentado cambios en la composición de las comunidades de briófitos terrícolas en función de la precipitación y las variables

topográficas como la pendiente (Mandl et al. 2009, Sun et al. 2013, González et al. 2017). Las CIB y CIC estuvieron caracterizados por géneros de hepáticas con altos requerimientos de humedad (*Bazzania*, *Lepicolea*, *Plagiochila*, *Radula* y *Riccardia*). Estas cimas presentaron los valores más altos de precipitación mensual y anual en comparación con la CIA donde estos géneros estuvieron menos

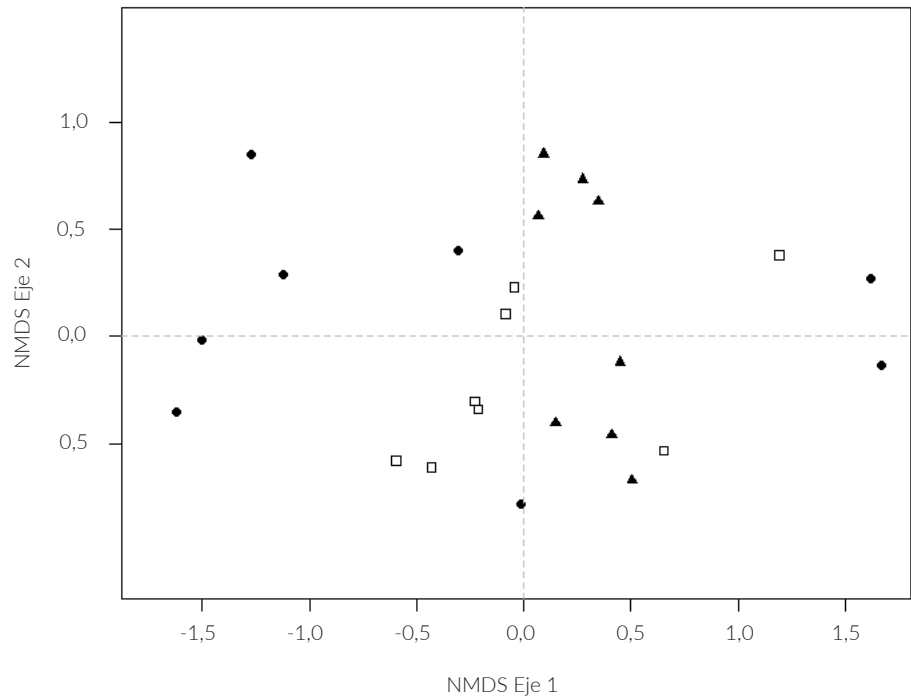


Figura 3. Análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) de la composición de especies en las tres cimas. Cima A = círculos negros, cima B = cuadros blancos y cima C = triángulos negros.

representados. Siguiendo este patrón, Sun *et al.* (2013) documenta que la precipitación es un factor limitante en la composición de las comunidades de briófitos terrícolas, y que está relacionada con sus requerimientos altos de humedad (Cogoni *et al.* 2011).

Adicionalmente, la pendiente fue otro factor limitante de las comunidades de briófitos terrícolas. Garcia-Pichel y Belnap (2001) mencionan que la pendiente está correlacionada con la estabilidad del sustrato, radiación, temperatura y humedad del suelo. Bajo esta premisa, cambios topográficos en ambientes terrícolas relacionados con la micro-topografía, geología, características de suelo y cobertura de la vegetación, son factores limitantes para estos organismos (Mandl *et al.* 2009). En nuestro caso, la hete-

rogeneidad del hábitat a pequeña escala, en factores como precipitación y pendiente, condicionan la composición de las comunidades de briófitos terrícolas, debido a que están relacionadas con cambios en la humedad, temperatura e irradiación. A pesar de ello, otros factores ambientales como altitud (Bruun *et al.* 2006, Ah-Peng *et al.* 2007) y edáficos como el pH, textura, humedad, materia orgánica, nitrógeno total y amonio presentes en el suelo se han identificado como factores limitantes de estas comunidades (Eldridge y Tozer 1997, Castillo-Monroy *et al.* 2016, Sun *et al.* 2017). Esta investigación constituyó un aporte importante en comprender la relación entre las comunidades de briófitos terrícolas y los factores ambientales (precipitación) y topográficos (pendiente) en las tres cimas del páramo del Parque Podocarpus.

Tabla 4. Resultados del PERMANOVA de la composición de especies a nivel de cuadrante y los factores ambientales y topográficos. *Df* = Grados de libertad; *SS* = suma de cuadrados; *F* = estadísticos F; *P* = nivel de significación; *r*² = coeficiente de variación.

Factores	Df	SS	F	r ²	P
Precipitación	1	1,11	4,29	0,14	0,001
Pendiente	1	0,89	3,46	0,11	0,005
Orientación	1	0,56	2,16	0,07	0,03
Temperatura	1	0,32	1,26	0,04	0,25
Cima: Orientación	1	0,61	0,61	0,07	0,005
Error	19	4,92		0,5203	
Total	23	7,82			

Tabla 5. Resultados de MRPP sobre la composición de especies a nivel de cuadrante. T es el estadístico de prueba para el MRPP y p la probabilidad asociada a este. CIA = cima A, CIB = cima B, CIC = cima C.

Grupos	T	A	P
CIA vs CIB	-2,82	0,11	0,013
CIA vs CIC	-4,82	0,20	0,0005
CIB vs CIC	-4,39	0,18	0,001

LITERATURA CITADA

- Aguirre N, Ojeda-Luna, Eguiguren P, Aguirre-Mendoza Z, editores. 2015. Cambio climático y Biodiversidad: Estudio de caso de los páramos del Parque Nacional Podocarpus, Ecuador. Loja, Ecuador: Programa de biodiversidad y Servicios Ecosistémicos. Universidad Nacional de Loja.
- Ah-Peng C, Chuah-Petiot M, Descamps-Julien B, Bardat J, Stamenoff P, Strasberg D. 2007. Bryophyte diversity and distribution along an altitudinal gradient on a lava flow in La Réunion. *Divers. Distrib.* 13(5):654–662. doi: <https://dx.doi.org/10.1111/j.1472-4642.2007.00393.x>.
- Anderson MJ, Legendre P. 1999. An empirical comparison of permutation methods for tests of partial regression coefficients in a linear model. *J. Stat. Comput. Simul.* 62(3):271–303. doi: <https://dx.doi.org/10.1080/00949659908811936>.
- Anderson MJ, Gorley RN, Clarke KR. 2008. PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to software and statistical methods. Plymouth, UK: PRIMER-E.
- Anthelme F, Dangles O. 2012. Plant-plant interactions in tropical alpine environments. *Perspect Plant Ecol. Evol. Syst.* 14(5):363–372. doi: <https://dx.doi.org/10.1016/j.ppees.2012.05.002>.
- Balslev H, Luteyn JL. 1992. Páramo. An Andean ecosystem under human influence. London: Academic Press.
- Beltrán K, Salgado S, Cuesta F, León-Yáñez S, Romoleroux K, Ortiz E, Cárdenas A, Velástegui A. 2009. Distribución espacial, sistemas ecológicos y caracterización florística de los páramos en el Ecuador. Quito, Ecuador: EcoCiencia. Proyecto Páramo Andino y Herbario QCA.
- Benavides JC, Duque-M AJ, Duivenvoorden JF, Cleef AM. 2006. Species richness and distribution of understorey bryophytes in different forest types in Colombian Amazonia. *J. Bryol.* 28(3):182–189. doi: <https://dx.doi.org/10.1179/174328206X120040>.
- 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* 88(5):521–527. doi: <https://dx.doi.org/10.1093/forestry/cpv022>.
- Bruun HH, Moen J, Virtanen R, Grytnes JA, Oksanen L, Angerbjörn A. 2006. Effects of altitude and topography on species richness of vascular plants, bryophytes and lichens in alpine communities. *J. Veg. Sci.* 17(1):37–46. doi: <https://dx.doi.org/10.1111/j.1654-1103.2006.tb02421.x>.
- Buytaert W, Céleri R, De Bièvre B, Cisneros F, Wyseure G, Deckers J, Hofstede R. 2006. Human impact on the hydrology of the Andean páramos. *Earth Sci. Rev.* 79(1–2):53–72. doi: <https://dx.doi.org/10.1016/j.earscirev.2006.06.002>.
- Castillo-Monroy AP, Benítez Á, Reyes-Bueno F, Donoso DA, Cueva A. 2016. Biocrust structure responds to soil variables along a tropical scrubland elevation gradient. *J. Arid. Environ.* 124:31–38. doi: <https://dx.doi.org/10.1016/j.jaridenv.2015.06.015>.
- Cataño-D E, Uribe-M J, Campos LV. 2014. Diversidad de hepáticas y musgos en turberas del nevado del Tolima, Colombia. *Caldasia* 36(2):217–229. doi: <https://dx.doi.org/10.15446/caldasia.v36n2.47479>.
- Churchill SP. c2019. Andean Bryophytes. [Revisada en: 02 Feb 2019] <http://www.tropicos.org/Project/ANBRY>
- Churchill SP, Griffin D. 1999. Mosses. En: Luteyn J, editor. Páramos: A checklists of plant diversity, geographical distribution, and botanical literature. Memoirs of the New York Botanical Garden. Volumen 84. New York: The new York Botanical Garden. p. 53–64.
- Cogoni A, Brundu G, Zedda L. 2011. Diversity and ecology of terricolous bryophyte and lichen communities in coastal areas of Sardinia (Italy). *Nova Hedwigia* 92(1–2):159–175. doi: <https://dx.doi.org/10.1127/0029-5035/2011/0092-0159>.
- Colwell RK. c2013. EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples. [Revisada en: 02 Feb 2019] <http://viceroy.colorado.edu/estimates/EstimateSPages/EstimateSRegistration.htm>
- Cuesta F, Muriel P, Llambí LD, Halloy S, Aguirre N, Beck S, Carilla J, Meneses RI, Cuello S, Grau A, Gámez LE, Irázabal J, Jácome J, Jaramillo R, Ramírez L, Samaniego N, Suárez-Duque D, Thompson N, Tupayachi A, Viñas P, Yager K, Becerra MT, Pauli H, Gosling WD. 2017. Latitudinal and altitudinal patterns of plant community diversity on mountain summits across the tropical Andes. *Ecography* 40(12):1381–1394. doi: <https://dx.doi.org/10.1111/ecog.02567>.

PARTICIPACIÓN DE AUTORES

AB, NA y PC concepción y diseño; PC y NA recolección de datos; AB, NA, JM, RG y PC análisis e interpretación de los resultados; AB, NA, JM, RG y PC escritura del documento y aprobación de su versión final.

CONFLICTO DE INTERESES

Los autores declaran que no tienen conflicto de intereses.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la Universidad Nacional de Loja y Universidad Técnica Particular de Loja por la colaboración para el desarrollo de esta investigación. Agradecemos también al Ministerio del Ambiente de Ecuador por proporcionar el acceso a las zonas de estudio y a los revisores anónimos que con sus valiosos aportes han permitido mejorar sustancialmente el manuscrito.

- Dufrêne M, Legendre P. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecol. Monogr.* 67(3):345–366. doi: [http://dx.doi.org/10.1890/0012-9615\(1997\)067%5B0345:SAIST%5D2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1890/0012-9615(1997)067%5B0345:SAIST%5D2.0.CO;2).
- Eguiguren P, Ojeda-Luna T, Aguirre N. 2015. Parte IV : Línea base para el monitoreo de los impactos del cambio climático. Patrones de diversidad florística a lo largo de la gradiente altitudinal del páramo del Parque Nacional Podocarpus. En: Aguirre N, Ojeda-Luna, Eguiguren P, Aguirre-Mendoza Z, editores. Cambio climático y Biodiversidad: Estudio de caso de los páramos del Parque Nacional Podocarpus, Ecuador. Loja, Ecuador: Programa de biodiversidad y Servicios Ecosistémicos. Universidad Nacional de Loja. p. 145–168.
- Eldridge DJ, Tozer ME. 1997. Environmental factors relating to the distribution of terricolous bryophytes and lichens in semi-arid eastern Australia. *Bryologist* 100(1):28–39. doi: <https://dx.doi.org/10.2307/3244384>.
- Erschbamer B, Mallaun M, Unterluggauer P, Abdaladze O, Akhalkatsi M, Nakhutsrishvili G. 2010. Plant diversity along altitudinal gradients in the central alps (South Tyrol, Italy) and in the central greater Caucasus (Kazbegi region, Georgia). *Tuexenia* 30(1):11–29.
- García-Pichel F, Belnap J. 2001. Small-scale environments and distribution of biological soil crusts. En: Belnap J, Lange OL, editores. Biological soil crusts: Structure, function, and management. Berlin: Springer-Verlag. p. 193–201.
- Gignac LD. 2001. Bryophytes as indicators of climate change. *Bryologist* 104(3):410–420. doi: [http://dx.doi.org/10.1639/0007-2745\(2001\)104%5B0410:BAIOCC%5D2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1639/0007-2745(2001)104%5B0410:BAIOCC%5D2.0.CO;2).
- González Y, Aragón G, Benítez A, Prieto M. 2017. Changes in soil cryptogamic communities in tropical Ecuadorean páramos. *Community Ecol.* 18(1):11–20. doi: <https://dx.doi.org/10.1556/168.2017.18.1.2>.
- Gradstein SR. 1998. Hepatic diversity in the neotropical páramos. *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Garden* 68:69–85.
- Gradstein SR. 1999. Hepatics. En: Luteyn JL, editor. Páramos: A checklist of plant diversity, geographical distribution, and botanical literature. Memoirs of the New York Botanical Garden. Volumen 84. New York: The New York Botanical Garden. p. 65–73.
- Gradstein SR. 2016. The genus *Plagiochila* (Marchantiophyta) in Colombia. *Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat.* 40(154):104–136. doi: <https://dx.doi.org/10.18257/raccefyn.272>.
- Gradstein SR, Benítez A. 2016. Liverworts New to Ecuador with Description of *Plagiochila priceana* sp. nov. and *Syzygiella burghardtii* sp. nov. *Cryptogamie Bryol.* 38(4):335–349. doi: <https://dx.doi.org/10.7872/cryb/v38.iss4.2017.335>.
- Gradstein SR, Churchill SP, Salazar-Allen N. 2001. Guide to the bryophytes of tropical America. Memoirs of the New York Botanical Garden. Volumen 87. New York: The New York Botanical Garden.
- Hofstede R. 2001. El impacto de las actividades humanas sobre el páramo. En: Mena-Vásquez P, Medina G, Hofstede R, editores. Los páramos del Ecuador. Particularidades, problemas y perspectivas. Quito, Ecuador: Abya Yala, Proyecto Páramo. p. 161–185.
- Hofstede R, Segarra P, Mena Vásquez P, editores. 2003. Los páramos del mundo. Proyecto Atlas Mundial de los Páramos. Quito, Ecuador: Global Peatland Initiative, NC-IUCN, EcoCiencia.
- Luteyn JL, editor. 1999. Páramos: A checklist of plant diversity, geographical distribution, and botanical literature. Memoirs of the New York Botanical Garden. Volumen 84. New York: The New York Botanical Garden.
- Mandl NA, Kessler M, Gradstein SR. 2009. Effects of environmental heterogeneity on species diversity and composition of terrestrial bryophyte assemblages in tropical montane forests of southern Ecuador. *Pl. Ecol. Divers.* 2(3):313–321. doi: <https://dx.doi.org/10.1080/17550870903341877>.
- Mandl NA, Lehnert M, Kessler M, Gradstein SR. 2010. A comparison of alpha and beta diversity patterns of ferns, bryophytes and macrolichens in tropical montane forests of southern Ecuador. *Biodivers. Conserv.* 19(8):2359–2369. doi: <https://dx.doi.org/10.1007/s10531-010-9839-4>.
- Matson EC, Bart DJ. 2014. Plant–community responses to shrub cover in a páramo grassland released from grazing and burning. *Austral Ecol.* 39(8):918–928. doi: <https://doi.org/10.1111/aec.12157>.
- McCune B, Grace J, Urban D. 2002. MRPP (multi-response permutation procedures) in analysis of ecological communities. Oregon, USA: MjM Software Design.
- Mena-Vásquez P, Medina G, Hofstede R, editores. 2001. Los páramos del Ecuador: particularidades, problemas y perspectivas. Quito, Ecuador: Abya Yala, Proyecto Páramo.
- Nöske NM, Hilt N, Werner FA, Brehm G, Fiedler K, Sipman HJM, Gradstein SR. 2008. Disturbance effects on diversity of epiphytes and moths in a montane forest in Ecuador. *Basic Appl. Ecol.* 9(1):4–12. doi: <https://dx.doi.org/10.1016/j.baae.2007.06.014>.
- Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, Minchin P, O'Hara R, Simpson G, Solymos P, Stevens H, Wagner H. 2013. Vegan: Community Ecology Package. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Pauli H, Gottfried M, Hohenwallner D, Hüber K, Reiter K, Grabherr G. 2004. The GLORIA Field Manual – Multi-Summit Approach. Vienna, Austria: University of Vienna, Department of Vegetation Ecology Conversation Biology, Institute of Ecology/Conservation Biology.
- Pauli H, Gottfried M, Lamprecht A, Niessner S, Rumpf S, Winkler M, Steinbauer K, Grabherr G. 2015. The GLORIA field manual—standard multi-summit approach, supplementary methods and extraapproaches. Vienna, Austria: GLORIA-Coordination, Austrian Academy of Sciences & University of Natural Resources and Life Sciences.

- R Core Development Team. c2014. A language and environment for statistical computing. Foundation for Statistical Computing. [Revisada en: 02 Feb 2019]. <http://www.R-project.org>
- Ramsay PM, Oxley ERB. 1996. Fire temperatures and postfire plant community dynamics in Ecuadorian grass páramo. *Pl. Ecol.* 124(2):129–144.
- Sklenár P, Balslev H. 2005. Superpáramo plant species diversity and phytogeography in Ecuador. *Flora* 200:416–433. doi: <https://dx.doi.org/10.1016/j.flora.2004.12.006>.
- Sklenár P, Ramsay PM. 2001. Diversity of zonal páramo plant communities in Ecuador. *Divers. Distrib.* 7(3):113–124. doi: <https://dx.doi.org/10.1046/j.1472-4642.2001.00101.x>.
- Sun SQ, Liu T, Wu YH, Wang GX, Zhu B, DeLuca T, Wang YQ, Luo J. 2017. Ground bryophytes regulate net soil carbon efflux: evidence from two subalpine ecosystems on the east edge of the Tibet Plateau. *Plant Soil* 417(1–2):363–375. doi: <https://dx.doi.org/10.1007/s11104-017-3264-3>.
- Sun SQ, Wu YH, Wang GX, Zhou J, Yu D, Bing HJ, Luo J. 2013. Bryophyte species richness and composition along an altitudinal gradient in Gongga Mountain, China. *PLoS ONE* 8(3):e58131. doi: <https://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0058131>.
- Urgiles-Gómez N, Santin J, Cevallos P, Aguirre N. 2015. Diversidad de briófitos de los Páramos de Cajanuma del Parque Nacional Podocarpus. En: Aguirre N, Ojeda-Luna, Eguiguren P, Aguirre-Mendoza Z, editores. *Cambio climático y Biodiversidad: Estudio de caso de los páramos del Parque Nacional Podocarpus*, Ecuador. Loja, Ecuador: Programa de biodiversidad y Servicios Ecosistémicos. Universidad Nacional de Loja. p. 188–211.
- Vanneste T, Michelsen O, Graae BJ, Kyrkjeeide MO, Holien H, Hassel K, Lindmo S, Erzsebet Kapás R, De Frenne P. 2017. Impact of climate change on alpine vegetation of mountain summits in Norway. *Ecol. Res.* 32(4):579–593. doi: <https://dx.doi.org/10.1007/s11284-017-1472-1>.
- Vittoz P, Camenisch M, Mayor R, Miserere L, Vust M, Theurillat JP. 2010. Subalpine-nival gradient of species richness for vascular plants, bryophytes and lichens in the Swiss Inner Alps. *Bot. Helv.* 120(2):139–149. doi: <https://dx.doi.org/10.1007/s00035-010-0079-8>.