

Efectos de la adición de nutrientes sobre la diversidad taxonómica y funcional de briófitos en bosques montanos tropicales

Effects of nutrient addition on the taxonomic and functional diversity of bryophytes in tropical montane forests

José Macas-Serrano ¹

Jürgen Homeier ^{2,3}

Fausto López ⁴

Ángel Benítez ^{1,5*}

¹ Maestría en Biología de la Conservación y Ecología Tropical, Universidad Técnica Particular de Loja, San Cayetano Alto s/n, Loja 1101608, Ecuador.

² Plant Ecology and Ecosystems Research, University of Goettingen, Untere Karspüle 2, 37073 Goettingen, Germany.

³ Centre for Biodiversity and Sustainable Land Use, University of Goettingen, Büsingenweg 1, 37077, Goettingen, Germany.

⁴ Departamento de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad Técnica Particular de Loja, San Cayetano Alto s/n, Loja 1101608, Ecuador.

⁵ Biodiversidad de Ecosistemas Tropicales-BIETROP, Herbario HUTPL, Departamento de Ciencias Biológicas, Universidad Técnica Particular de Loja, San Cayetano Alto s/n, Loja 1101608, Ecuador.

Autor para correspondencia: arbenitez@utpl.edu.ec

DOI: <https://doi.org/10.54753/blc.v13i1.1589>

Recibido: 03/10/2022

Aceptado: 25/11/2022

RESUMEN

En la actualidad las actividades antrópicas han provocado un incremento en la disponibilidad de nutrientes en bosques tropicales, con efectos negativos sobre la diversidad y funcionamiento de estos ecosistemas. Se analizó los efectos de la adición en el suelo de nitrógeno (N), fósforo (P), nitrógeno más fósforo (N+P) y un tratamiento control sin fertilizar (Con) sobre la diversidad taxonómica y funcional de briófitos epífitos en un bosque montano de la Región Sur de Ecuador. Se registró la riqueza y composición en 320 cuadrantes de 20 x 30 cm de un total de 80 árboles. Los efectos de los tratamientos sobre la diversidad taxonómica y funcional se evaluaron mediante modelos lineales generalizados mixtos y los cambios en la composición de las comunidades con análisis multivariados. Un total de 59 especies de briófitos fueron registradas en el bosque montano. Los resultados indicaron que no hay efectos de la adicción de nutrientes en suelo sobre la riqueza, riqueza funcional y composición de briófitos epífitos, sin embargo, el diámetro de los árboles fue un factor limitante para los briófitos. Los tratamientos con nutrientes en bosques tropicales montanos no estuvieron relacionados con la riqueza, composición y diversidad funcional de briófitos, sin embargo, los rasgos del hospedador (DBH) fueron factores limitantes.

Palabras clave: riqueza funcional, epífitos, diversidad beta, formas de vida, nitrógeno, fósforo.

ABSTRACT

At present, anthropogenic activities have caused an increase in nutrient availability in tropical forests, with negative effects on the diversity and functioning of these ecosystems. The effects of soil addition of nitrogen (N), phosphorus (P), nitrogen plus phosphorus (N+P) and an unfertilized control treatment (Con) on the taxonomic and functional diversity of epiphytic bryophytes in a montane forest in the southern region of Ecuador were analyzed. Richness and composition were recorded in 320 quadrats of 20 x 30 cm from a total of 80 trees. The effects of treatments on taxonomic and functional diversity were evaluated using generalized linear mixed models and changes in community composition with multivariate analysis. A total of 59 bryophyte species were recorded in the montane forest. The results indicated that there is no effect of soil nutrient addition on the richness, functional richness and composition of epiphytic bryophytes, however tree diameter was a limiting factor. Nutrient treatments in tropical montane forests were not related to bryophyte richness, composition and functional diversity, however host tree traits (DBH) was limiting factor.

Key words: functional richness, epiphytes, beta diversity, life forms, nitrogen, phosphorus

INTRODUCCIÓN

Actividades antropogénicas como ganadería, combustión de biomasa y combustibles fósiles y el uso excesivo de fertilizantes en las últimas décadas (Krupa, 2003; Galloway et al., 2008) han provocado un incremento de la deposición de nutrientes en todas las regiones del mundo. Como consecuencia de estas actividades existen cambios en la diversidad taxonómica y funcional de las comunidades vegetales (Fenn et al., 2003; Helsen et al., 2014; Carter et al., 2017; Báez y Homeier, 2018). Además, otros procesos relacionados con la funcionalidad de los ecosistemas (e.g. biomasa microbiana del suelo, biomasa de raíces finas, producción de hojarasca) son afectados negativamente por la alteración de la disponibilidad de nutrientes (Bobbink et al., 2010; Dise et al., 2011, Homeier et al., 2012; Tischer et al., 2015, Camenzind et al., 2016, Spannl et al., 2016). Estos cambios puede provocar pérdida de la diversidad de especies nativas y permitir la proliferación de especies vegetales invasoras (Ostertag y Verville, 2002; Fenn et al., 2003; Homeier et al., 2012, 2013; Camenzind et al., 2014, 2016).

Los bosques montanos son vulnerables a un incremento de nutrientes, debido a un lento proceso de reciclaje de nutrientes (Homeier et al., 2012, 2013) y presentan menor tasa de descomposición, los suelos son más jóvenes y pocos erosionados en comparación con otros bosques (Wullaert et al., 2010; Fisher et al., 2013). Así, los briófitos epífitos son muy importantes en los bosques montanos relacionados con el ciclo de nutrientes y del agua (Holz y Gradstein, 2005; Benítez et al., 2015), además son indicadores efectivos de cambios ambientales, debido a que captan sus nutrientes a través de la atmósfera y dependen de las condiciones ambientales (Pharo et al., 1999; Gignac, 2001; Gradstein et al., 2003).

En este contexto, previos estudios en otros ecosistemas señalan que cambios en la disponibilidad de nutrientes (e.g. nitrógeno) implican cambios en la diversidad de epífitos como líquenes (Hauck y Wirth, 2010; Johansson et al., 2012) y briófitos (Benner y Vitousek, 2007; Benner, 2011). Por ejemplo, algunos estudios señalan una disminución de la cobertura y abundancia de briófitos (Arróniz-Crespo et al., 2008; Hedwall et al., 2017), efectos en la tasa de crecimiento (Mitchell et al., 2004) y pérdida de biomasa (Shi et al., 2017), pero también la adición de nutrientes a largo plazo aumenta la abundancia y diversidad de musgos (Benner y Vitousek, 2007). A pesar de ello, en los bosques tropicales, específicamente en los bosques montanos la mayor parte de estudios se han enfocado en plantas vasculares (e.g. Homeier et al., 2012).

Además, los estudios señalados anteriormente utilizan la cobertura, riqueza o abundancias de epífitos (e.g. briófitos) para evaluar los efectos de los nutrientes como nitrógeno y fósforo (Benner et al., 2007; Benner y Vitousek, 2007; Gordon et al., 2001). También toma en cuenta pocas especies por presentar ciertas características como tolerancia al nitrógeno (Benner, 2011) o especies comunes (Arróniz-Crespo et al., 2008). Pero no utilizan rasgos funcionales para evaluar efectos de la deposición de nutrientes, a pesar de que previos estudios han utilizado la diversidad funcional de briófitos epífitos para evaluar cambios en las condiciones climáticas de bosques tropicales (Pardow et al., 2012; Gradstein y León-Yáñez, 2020), y además ya se ha evidenciado el uso de la diversidad funcional en respuesta a deposición de nutrientes en plantas vasculares (Adamek et al., 2009, Homeier et al., 2012, Fisher et al., 2013).

Por lo tanto, se analizó los efectos de la adición de nutrientes (N, P y N+P) en el suelo sobre la diversidad taxonómica y funcional de briófitos epífitos en bosques montanos de la Región Sur de Ecuador, debido a que previos estudios en la zona han documentado efectos significativos de la adición de nutrientes sobre los rasgos del hospedador (e.g. diámetro de los árboles) que son limitantes para los organismos epífitos (Benítez et al., 2015). Para ello nos planteamos la siguiente pregunta de investigación: 1) ¿Cómo se relaciona la diversidad taxonómica y funcional de briófitos con la deposición de nutrientes en bosques montanos tropicales?

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se realizó en la Reserva Biológica San Francisco ubicada entre las provincias de Loja y Zamora Chinchipe a 2020 - 2120 m s.n.m. (S 3° 58' W 79° 04') (Homeier et al., 2012, 2013). Gran parte de la reserva es bosque natural correspondiente a un bosque siempreverde montano con un dosel no superior a 20 metros y una riqueza de epífitas no vasculares y vasculares (Homeier et al., 2008; Gradstein, 2008). El área de estudio tiene una precipitación anual media de 2200 mm y temperatura promedio anual de 15 °C, la mayor parte del año con presencia de neblina en las partes altas (Bendix et al., 2008).

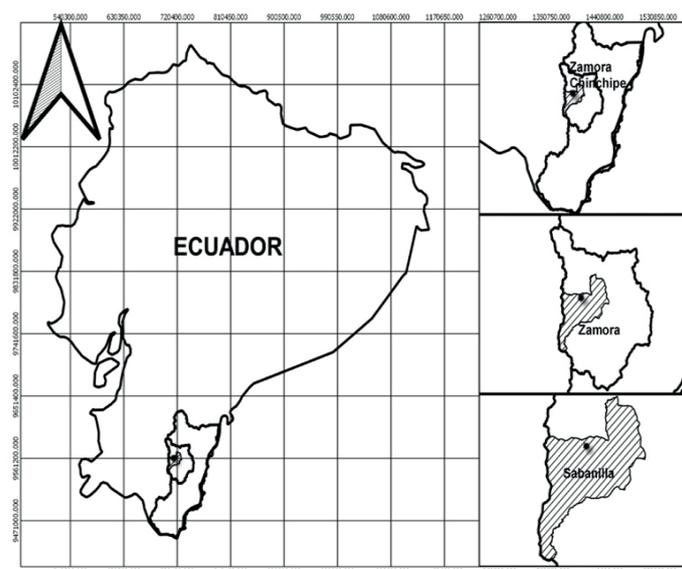


Figura 1. Ubicación del área de estudio de la Reserva San Francisco en la parte sur del Ecuador entre la vía Loja – Zamora.

Diseño y colección de datos

Se realizó un diseño aleatorio estratificado en bloques conocido como Numex (Ecuadorian Nutrient Manipulation Experiment), se establecieron 16 parcelas de 20 x 20 m (400 m²), los tratamientos se ubicaron al azar siguiendo la secuencia: nitrógeno (N), fósforo (P), nitrógeno y fósforo (N+P) y un tratamiento control sin fertilizar (Con). Para cada tratamiento se realizaron cuatro repeticiones, separados por lo menos 10 m uno del otro (Homeier et al., 2013).

En el año 2016, después de ocho años de manipulación de nutrientes, en cada parcela elegimos cinco árboles al azar, en cada árbol se registró la presencia y cobertura briófitos epífitos en cuatro cuadrantes de 20 x 30 cm, a 1 y 2 metros desde el suelo en orientaciones norte y sur (Benítez et al., 2015), Se registró también el DBH (diámetro a la altura del pecho) relacionado con la estructura del bosque. La diversidad funcional se evaluó en función de las formas de vida (Tabla 1), que están relacionadas con la distribución y las condiciones ambientales como la disponibilidad de agua (Mägdefrau, 1982; Bates, 1998; Holz et al., 2002).

Tabla 1. Forma de vida de briófitos epífitos clasificados con su código

Briófitos	Forma de vida	Códigos
		Cojines = Cu; Plumas = Fe; Esteras = Ma;
		Colas = Ta; Césped = Tu; Colgantes = Pe;
		Arbolitos = Tr; Tramas = We

La identificación de los briófitos se realizó mediante claves taxonómicas observando sus características morfológicas que presentan estos organismos para lograr su determinación hasta llegar a género y especie (Sharp et al., 1994; Churchill y Linares 1995; Gradstein et al., 2001; Gradstein y Costa, 2003). Las muestras fueron depositadas en el herbario de la Universidad Técnica Particular de Loja (HUTPL), colección de briófitos y líquenes.

Análisis de datos

La riqueza específica (Magurran, 2004) se determinó como el número de especies encontradas a nivel de árbol en cada uno de los tratamientos. Además, la riqueza de especies por cada categoría de rasgo funcional se calculó como el número de especies por árbol, que mide el espacio en función de las formas de crecimiento para un conjunto de especies (Laliberte y Legendre, 2010). El efecto de los tratamientos y diámetro a la altura del pecho (DBH) sobre la riqueza y diversidad funcional (Fric) se analizó mediante modelos lineales generalizados mixtos (GLMM), donde se incluyó bloque como factor aleatorio y tratamientos y DBH como factores fijos.

Un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) permitió ilustrar la similitud de briófitos epífitos en función de los diferentes tratamientos en cada bloque, como medida de similitud se utilizó la distancia Bray-Curtis (Benitez et al., 2015). Los efectos de los tratamientos y DBH en la composición de las comunidades se examinó con análisis multivariado basado en permutaciones (PERMANOVA). Los análisis se realizaron el software estadístico R (R Core Team, 2020), con los paquetes “vegan” (Oksanen et al., 2017), “nlme” (Pinheiro et al., 2017) y “FD” (Laliberte et al., 2014).

RESULTADOS

Se registró un total de 46 especies de briófitos epífitos, de los cuales tenemos 10 musgos y 36 hepáticas. Un total de 32 especies para en tratamiento nitrógeno, 30 especies para el tratamiento nitrógeno con fósforo, 29 especies para en el tratamiento control y 27 especies para fósforo. Las curvas de rarefacción en los cuatro tratamientos son casi iguales, así como el estimador de riqueza Chao 2 (Fig. 2).

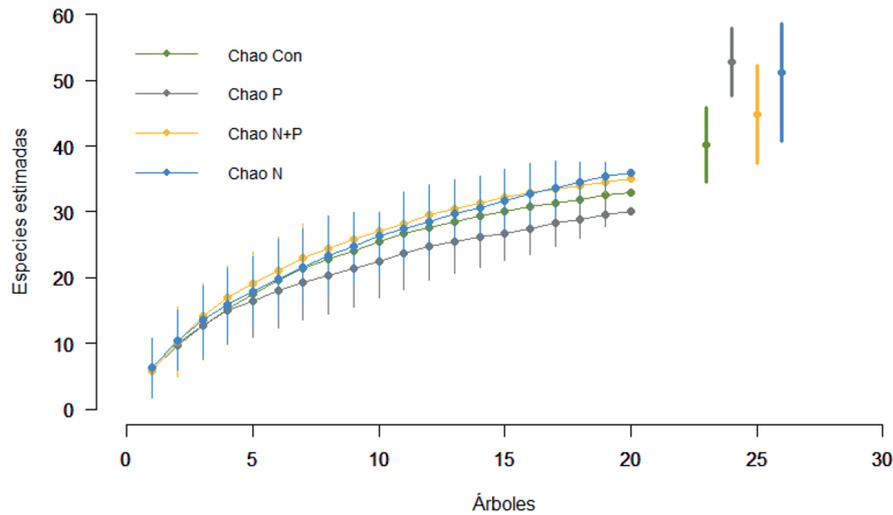


Figura 2 Curva de rarefacción y estimador Chao 2 (puntos a la derecha de la figura) de cuatro tratamientos con nutrientes en bosques montanos. Control (Con); Nitrógeno (N); Fósforo (P); Nitrógeno más Fósforo (N+P).

El diagrama de cajas señaló que la riqueza y diversidad funcional (Fric) de briófitos epífitos es similar en cada uno de los tratamientos (Fig. 3).

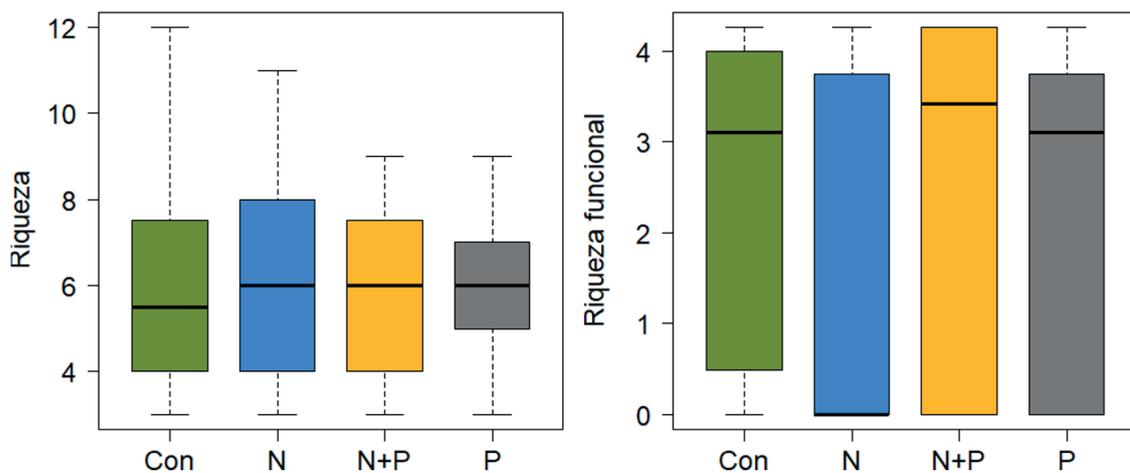


Figura 3: Diagrama de cajas que no indican cambios en la riqueza y riqueza funcional por cada tratamiento de nutrientes.

Corroborando nuestros hallazgos la riqueza y diversidad funcional no señalaron cambios significativos en los diferentes tratamientos según el GLMM, sin embargo, el DBH influyó significativamente en la riqueza taxonómica y funcional (Tabla 2).

Tabla 2. Resultados del Modelo lineal generalizado mixto sobre la riqueza y riqueza funcional de briófitos epífitos para cada uno de los cuatro tratamientos. Diferencias significativas con un valor $p < 0,05$. N = nitrógeno, N+P = nitrógeno con fósforo, P = fósforo, DBH = diámetro a la altura del pecho.

Riqueza				
	Estimador	SD	T	P-valor
Control	3,537	0,663	2,848	0,57
N	0,349	0,628	0,572	0,568
N+P	-0,125	0,628	-0,205	0,837
P	0,326	0,628	0,53	0,597
DBH	0,14	0,062	2,243	0,028
Riqueza funcional				
	Estimador	SD	T	P-valor
Control	0,656	0,041	0,63	0,53
N	-1,045	0,574	-1,818	0,073
N+P	-0,271	0,575	-0,472	0,638
P	-0,261	0,579	-0,45	0,653
DBH	0,116	0,057	2,007	0,048

Por otra parte, el NMDS señaló que no hay diferencias en la composición de los briófitos epífitos en relación a los tratamientos en bosques montanos (Fig. 4).

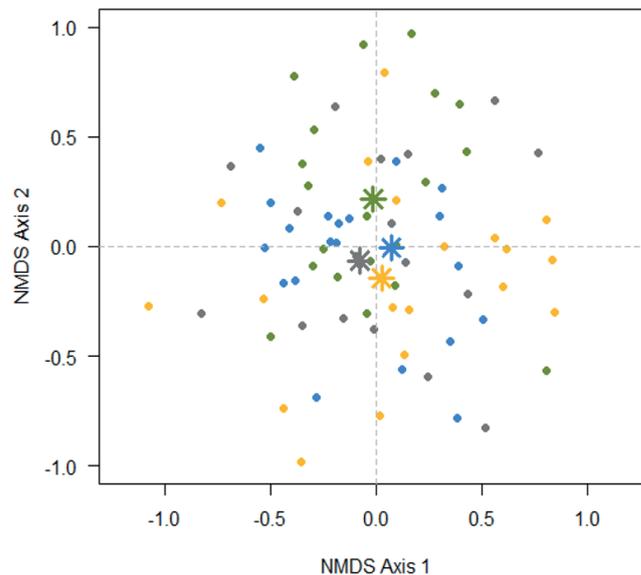


Figura 4. NMDS de la distribución de las especies en función del tratamiento. Los asteriscos muestran los centroides de cada tratamiento. Control (círculo verde), nitrógeno (círculo azul), nitrógeno y fósforo (círculo amarillo), fósforo (círculo gris).

De manera similar el análisis basado en permutaciones (Permanova) señaló un débil efecto de los tratamientos en la composición de las especies al igual que el DBH, donde la variable tratamiento explico un 6% de variabilidad de los briófitos, mientras que el DBH solo es un 1% (Tabla 3).

Tabla 3. Resultado del Permanova de las especies y los tratamientos. Df= grados de libertad, MS= cuadrados medios, F= estadístico de F, R2= coeficiente de variación, P=nivel de significancia.

Variabes	Df	MS	F	R2	P
Tratamiento	3	0,645	1,859	0,068	0,001
DBH	1	0,353	1,019	0,012	0,001
Residuos	73	0,347		0,919	
Total	79			1	

DISCUSIÓN

Los resultados indicaron que la riqueza, composición y diversidad funcional de briófitos epífitos no estuvieron influenciadas por los diferentes tratamientos aplicados en el suelo (nitrógeno (N), fósforo (P), nitrógeno y fósforo (N+P) y un tratamiento control) del bosque montano. Sin embargo, el DBH fue un factor limitante. En contraste con nuestros resultados, en bosques montanos del archipiélago de Hawái que son fertilizados con fósforo la riqueza y abundancia de líquenes y briófitos epífitos en el dosel se incrementó, demostrando que pueden causar cambios en la comunidad epífita (Benner y Vitousek, 2007). Así mismo la aplicación de fósforo en el suelo aumenta la abundancia de epífitos no vasculares (*Pseudocyphellaria crocata*) en un bosque montano hawaiano (Benner et al., 2007). Una máxima concentración de fósforo 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 este contexto en nuestra área de estudio más que la adición de nutrientes la diversidad taxonómica y funcional de briófitos se encuentran limitados por el diámetro de los árboles (Benítez et al., 2015), además de otros factores como el microclima y la estructura del bosque, como se ha documentado previamente en otros estudios (Holz y Gradstein, 2005; Gradstein, 2008; Benítez et al., 2015).

Por otra parte, los 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 varios estudios experimentales relacionados con una fertilización sobre líquenes y briófitos 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 y 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 y Verville, 2002). Así mismo, Johansson et al. (2012) señala que una fertilización de nitrógeno en altas dosis en ecosistemas boreales disminuye la riqueza de líquenes. Por lo tanto, las características de los diferentes tipos de bosques (topografía, grado de alteración) influyen sobre factores importantes como la cobertura arbolada, microclima, luz, humedad (Frahm y Gradstein, 1991; Acebey et al., 2003; Martínez et al.,

2011; Benítez et al., 2012). Además, las características del hospedador como el tipo de corteza, pH de la corteza y nutrientes del sustrato (Frahm y Gradstein 1991; Wolf 1993; Acebey et al., 2003; Gradstein y Culmsee, 2010) influyen sobre la diversidad taxonómica y funcional de briófitos epífitos.

A pesar de que la adición de nutrientes en el suelo de las zonas estudiadas produce un aumento en la producción de hojarasca, del área foliar y el incremento del DBH (Homeier et al., 2012; Fisher et al., 2013), los efectos no se observaron en la diversidad taxonómica y funcional de briófitos. El DBH se ha identificado como un factor limitante de la riqueza, composición y diversidad funcional de las comunidades de epífitos no vasculares incluyendo briófitos (Gradstein, 2008; Gradstein y Culmsee, 2010; Benítez et al., 2015; Benítez et al., 2018), por ello se esperaba que el incremento del DBH relacionado con la adición de nutrientes implicaría cambios en la diversidad de briófitos. La riqueza taxonómica y funcional de briófitos estuvo influenciado por el DBH. Así, estudios previos demuestran que a mayor diámetro de los árboles hay mayor espacio disponible para el establecimiento y desarrollo de briófitos epífitos (Gradstein y Culmsee, 2010; Benítez et al., 2012; Benítez et al., 2015; Boch et al., 2013).

En este contexto se ha documentado que los factores microclimáticos son limitantes de la diversidad taxonómica y funcional en los bosques montanos, por ejemplo Gradstein y Leon-Yanez (2020) reportan cambios en la diversidad funcional de diferentes bosques montanos de *Polylepis* debido a las afectaciones climáticas como la humedad (Pardow et al., 2012). En nuestro caso, las formas de vida de los briófitos epífitos de tipo césped y esteras fueron las más dominantes en estos bosques montanos. En favor de nuestros resultados varios estudios señalan que la forma de vida de tipos césped y esteras son típicas de los bosques montanos (Holz et al., 2002; Acebey et al., 2003; Holz y Gradstein, 2005; Ah-Peng et al., 2014). Por lo tanto la riqueza funcional en nuestra zona de estudio representado por las formas de vida, están más relacionados por cambios en la disponibilidad de agua y luz, es decir cambios microclimáticos (Bates, 1998; Pardow et al., 2012) y no por la adición de nutrientes.

■ CONCLUSIONES

La riqueza, composición y diversidad funcional de briófitos epífitos no estuvo relacionada con la adición de nutrientes en el suelo (tratamientos) del bosque tropical montano, sin embargo, el DBH fue un factor limitante. Por lo tanto, evidenciamos que la adición de nutrientes de forma indirecta (e.g. suelo) no es un limitante en la diversidad de briófitos epífitos, donde factores relacionados con el microclima (e.g. luz y humedad) y rasgos del hospedador (e.g. pH, diámetro y tipo de corteza) condicionan la diversidad taxonómica y funcional de briófitos epífitos.

■ BIBLIOGRAFÍA

- Acebey, A., S. R. Gradstein y K. Thorsten. 2003. Species richness and habitat diversification of bryophytes in submontane rain forest and fallows of Bolivia. *Journal of Tropical Ecology* 19(01): pp. 9–18.
- Adamek, M., M. D. Corre y D. Hölscher. 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(06): p. 637.
- Ah-Peng, C., O. Flores, N. Wilding, J. Bardat, L. Marline, T. A. J. Hedderson y D. Strasberg. 2014. Functional diversity of subalpine bryophyte communities in an oceanic island (La Réunion). *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 46(4): 841–851. DOI: 10.1657/1938-4246-46.4.841.

- Arróniz-Crespo, M., J. R. Leake, P. Horton y G. K. Phoenix. 2008. Bryophyte physiological responses to , and recovery from , long-term nitrogen deposition and phosphorus fertilisation in acidic grassland. *New Phytologist* 180(4): 864–874. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2008.02617.x
- Báez, S., y J. Homeier. 2018. Functional traits determine tree growth and ecosystem productivity of a tropical montane forest: Insights from a long-term nutrient manipulation experiment. *Global Change Biology* 24(1): 399–409. DOI: 10.1111/gcb.13905.
- Bates, J. W. 1998. Is “life-form” a useful concept in *bryophyte ecology*. *Oikos* 82(2): 223–237.
- Bendix, J., R. Rollenbeck, M. Richter, P. Fabian y P. Emck. 2008. Climate. In: Beck, E., J. Bendix, I. Kottke, F. Makeschin, R. Mosandl (eds.). *Gradients in a Tropical Mountain Ecosystem of Ecuador*. 2008. Springer. Berlin, Germany. Pp. 63–73. DOI:10.1007/978-3-540-73526-7.
- Benítez, A., M. Prieto, Y. González y G. Aragón. 2012. Effects of tropical montane forest disturbance on epiphytic macrolichens. *Science of the Total Environment* 441(2012): 169–175. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2012.09.072
- Benítez, A. G. Aragón, Y. González y M. Prieto. 2018. Functional traits of epiphytic lichens in response to forest disturbance and as predictors of total richness and diversity. *Ecological Indicators*, 86(2018): 18–26. DOI: 10.1016/j.ecolind.2017.12.021.
- Benítez, A., M. Prieto, y G. Aragón. 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: 10.1093/forestry/cpv022
- Benner, J. W., S. Conroy, C. K. Lunch, N. Toyoda y P. M. Vitousek. 2007. Phosphorus Fertilization Increases the Abundance and Nitrogenase Activity of the Cyanolichen *Pseudocyphellaria crocata* in Hawaiian Montane Forests. *Biotropica* 39(3):400–405. DOI: 10.1111/j.1744-7429.2007.00267.x
- Benner, J. W. 2011. Epiphytes preferentially colonize high-phosphorus host trees in unfertilized Hawaiian montane forests. *The Bryologist* 114(2): 335–345. DOI: 10.1639/0007-2745-114.2
- Benner, J. W. y P. M. Vitousek. 2007. Development of a diverse epiphyte community in response to phosphorus fertilization. *Ecology Letters* 10(7):628–636. DOI: 0.1111/j.1461-0248.2007.01054.x
- Bobbink, R., K. Hicks, J. Galloway, T. Spranger, R. Alkemade, M. Ashmore, M. Bustamante, S. Cinderby, E. Davidson, F. Dentener, B. Emmett, J. W. Erisman, M. Fenn, F. Gillian, A. Nordin, L. Pardo y W. De Vries. 2010. Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity : a synthesis. *Ecological Applications* 20(1): 30–59.
- Boch, S., J. Müller, D. Prati, S. Blaser y M. Fischer. 2013. Up in the tree - The overlooked richness of bryophytes and lichens in tree crowns. *PLoS ONE* 8(12): 1–8. DOI: 10.1371/journal.pone.0084913.
- Camenzind, T., S. Hempel, J. Homeier, S. Horn, A. Velescu y W. Wilcke. 2014. Nitrogen and phosphorus additions impact arbuscular mycorrhizal abundance and molecular diversity in a tropical montane forest. *Global Change Biology* 20(12): 3646–3659. DOI: 10.1111/gcb.12618
- Camenzind, T., H. Papathanasiou, A. Förster, K. Dietrich, D. Hertel, J. Homeier, Y. Oelmann, P. Olsson, J. P. Suárez y M. Rillig. 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*, 3:89. DOI: 10.3389/feart.2015.00089

- Carter, T. S., C. M. Clark, M. E. Fenn, S. Jovan, S. S. Perakis, J. Riddell, P. G. Schaberg, T. L. Greaver y M. G. Hastings. 2017. Mechanisms of nitrogen deposition effects on temperate forest lichens and trees. *Ecosphere* 8(3). DOI: 10.1002/ecs2.1717.
- Churchill, S. y E. Linares. 1995. *Prodromus Bryologiae Novo-Granatensis*. Introducción a la flora de musgos de Colombia. Santafé de Bogotá: Instituto de Ciencias Naturales - Museo de Historia Natural.
- Dirkse, G. M., y G. F. P. Martakis. 1992. Effects of fertilizer on bryophytes in Swedish experiments on forest fertilization. *Biological Conservation* 59(2–3): 155–161. DOI: 10.1016/0006-3207(92)90576-9
- Dise, N. B., M. Ashmore, S. Belyazid, A. Bleeker, R. Bobbink, W. de Vries, J. W. Erisman, T. Spranger y C. S. L. van den Berg. 2011. Nitrogen as a threat to European terrestrial biodiversity. In: Sutton, M. A., C. M. Howard, J. W. Erisman, G. Billen, A. Bleeker, P. Grennfelt, H. van Grinsven y B. Grizzetti (eds.). *The European Nitrogen Assessment: Sources, Effects and Policy Perspectives*. 2011. Cambridge University Press. Cambridge, UK. Pp 463–494. DOI: 10.1017/CBO9780511976988.023.
- Fenn, M. E., J. S. Baron, E. B. Allen, H. M. Rueth, K. R. Nydick, L. Geiser, W. D. Bowman, J. O. Sickman, T. Meixner, D. W. Johnson y P. Neitlich. 2003. Ecological Effects of Nitrogen Deposition in the Western United States. *BioScience* 53(4): 404–420. DOI: 10.1641/0006-3568(2003)053[0404:eeondi]2.0.co;2
- Fisher, J. B., Y. Malhi, I. Cuba Torres, D. B. Metcalfe, M. J. van de Weg, P. Meier, J. E. Silva-Espejo y W. Huaraca Huasco. 2012. Nutrient limitation in rainforests and cloud forests along a 3,000-m elevation gradient in the Peruvian Andes. *Oecologia* 172(3): 889–902. DOI: 10.1007/s00442-012-2522-6)
- Frahm, J. P., y R. Gradstein. 1991 An altitudinal zonation of tropical rain forests using bryophytes. *Journal of Biogeography*, 18(6): 669–678.
- Galloway, J. N., A. R. Townsend., J. W. Erisman., M. Bekunda., Z. Cai., J. R. Freney., L. A. Martinelli., S. P. Seitzinger y M. A. Sutton. 2008. Transformation of the Nitrogen Cycle. *Science* 320: 889–892. DOI: 10.1126/science.1136674.
- Gignac, L. D. 2001. Bryophytes as Indicators of Climate Change. *The Bryologist* 104(3): 410–420. DOI:10.1639/0007-2745(2001)104[0410:BAIOCC]2.0.CO;2
- Gordon, C., J. M. Wynn., y S. J. Woodin. 2001. Impacts of increased nitrogen supply on high Arctic heath : the importance of bryophytes and phosphorus availability. *New Phytologist* 149(3): 461–471. DOI:10.1046/j.1469-8137.2001
- Gradstein, R. 2008. Epiphytes of tropical montane forest-impact of deforestation and climate change. In Gradstein, S. R., J. Homeier y D. Gansert. (eds). *The Tropical Mountain Forest-Patterns and Processes in a Biodiversity Hotspot*. Göttingen. Pp 51–65.
- Gradstein, R., S. Churchill, N. Salazar-Allen. 2001. *Guide to the bryophytes of Tropical America*. New York: *Memoirs of the New York Botanical Garden*.
- Gradstein, R. y H. Culmsee. 2010. Bryophyte diversity on tree trunks in montane forests of Central Sulawesi, Indonesia. *Bryophyte Diversity and Evolution* 31(1): 95–105. DOI: 10.11646/bde.31.1.16.
- Gradstein, R. D. Pinheiro da Costa. 2003. *The Hepaticae and Anthocerotae of Brazil*. New York: *Memoirs of the New York Botanical Garden* Vol. 87.
- Gradstein, S. R., N. M. Nadkarni, T. Krömer. I. Holz y N. Nöske 2003. A Protocol for Rapid and Representative Sampling of Vascular and Non-Vascular Epiphyte Diversity of Tropical Rain Forest. *Selbyana* 24(1): 105–111.

- Gradstein, S. R. y S. León-Yáñez. 2020. Liverwort diversity in *Polylepis pauta* forests of Ecuador under different climatic conditions. *Neotropical Biodiversity* 6(1):138–146. DOI: 10.1080/23766808.2020.1809273.
- Hauck, M. y V. Wirth. 2010. Preference of lichens for shady habitats is correlated with intolerance to high nitrogen levels. *Lichenologist* 42(4): 475–484. DOI: 10.1017/S0024282910000046.
- Hedwall, P. O., J. Bergh y J. Brunet. 2017. Phosphorus and nitrogen co-limitation of forest ground vegetation under elevated anthropogenic nitrogen deposition. *Oecologia* 185(2): 317–326. DOI: 10.1007/s00442-017-3945-x.
- Helsen, K., T. Ceulemans, C. J. Stevens, y O. Honnay. 2014. Increasing Soil Nutrient Loads of European Semi-natural Grasslands Strongly Alter Plant Functional Diversity Independently of Species Loss. *Ecosystems* 17:169–181. DOI: 10.1007/s10021-013-9714-8.
- Holz, I., S. R. Gradstein, J. Heinrichs, M. Kappelle 2002. Bryophyte Diversity, Microhabitat Differentiation, and Distribution of Life Forms in Costa Rican Upper Montane *Quercus* Forest. *The Bryologist* 105(3):334–348.
- Holz, I. R. S. Gradstein. 2005. Cryptogamic epiphytes in primary and recovering upper montane oak forests of Costa Rica - Species richness, community composition and ecology. *Plant Ecology*, 178(1): 89–109. DOI: 10.1007/s11258-004-2496-5.
- Homeier, J. F. A. Werner, S. R. Gradstein, S. W. Breckle, M. Richter. 2008. Potential vegetation and floristic composition of Andean forests in South Ecuador, with a focus on the RBSF. In Beck, E., J. Bendix., I. Kottke, F. Markeschin y R. Mosandl. (eds). *Gradients in a Tropical Mountain Ecosystem of Ecuador*. 2008. Springer. Berlin, Germany: Springer. Pp. 87–100.
- Homeier, J., D. Hertel, T. Camenzind, N. L. Cumbicus, M. Maraun, G. O. Martinson, L. N. Poma, M. C. Rillig, D. Sandmann, S. Scheu, E. Veldkamp, W. Wilcke, H. Wullaert y C. Leuschner. 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(10). DOI: 10.1371/journal.pone.0047128
- Homeier, J., C. Leuschner, A. Brauning, N. Cumbicus, D. Hertel, G. Martinson, S. Spannll y E. Veldkamp. 2013. Effects of Nutrient Addition on the Productivity of Montane Forests and Implications for the Carbon Cycle. In Bendix, J., E. Beck, A. Brauning, F. Markeschin, R. Mosandl, S. Scheu, W. Wilcke (eds). *Ecosystem Services, Biodiversity and Environmental Change in a Tropical Mountain Ecosystem of South Ecuador*. Springer. Berlin, Germany. Pp 315–329.
- Johansson, O., K. Palmqvist y J. Olofsson 2012. Nitrogen deposition drives lichen community changes through differential species responses. *Global Change Biology* 18(8): 2626-2635. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2012.02723.x
- Krupa, S. V. 2003. Effects of atmospheric ammonia (NH₃) on terrestrial vegetation: A review. *Environmental Pollution* 124(2): 179–221. DOI: 10.1016/S0269-7491(02)00434-7.
- Laliberte, E. y P. Legendre. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91(1): 299–305. DOI: 10.1890/08-2244.1.
- Laliberte, E., P. Legendre Y B. Shipley. 2014. FD: measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology. R package version 1.0-12.

- Mägdefrau, K. 1982. Life-forms of Bryophytes. In A. J. E. Smith (ed). *Bryophyte Ecology*. Chapman and Hall. London. Pp 45–58.
- Magurran, A. 2004. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Publishing.
- Martínez, I., R. Belinchón, M otárola, G. Aragón, M. Prieto y A. Escudero. 2011. Efectos de la fragmentación de los bosques sobre los líquenes epífitos en la Región Mediterránea. *Ecosistemas* 20(2): 54–67.
- Mitchell, R., M. A. Sutton, A. Truscott, J. D. Leith, J. N. Cape, C. E. R. Pitcairn y N Van Dijk. 2004. Growth and tissue nitrogen of epiphytic Atlantic bryophytes : effects of increased and decreased. *Functional Ecology* 18: 322–329.
- Oksanen, J., F. G. Blanchet, M. Friendly, R. Kint, P. Legendre, D. McGlinn, P. R. Minchin, R. B. O'Hara, G. L. Simson, P. Solymos, M. H. Stevens, E. Szoecs y H. Wagner. 2019. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-6. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Ostertag, R. y J. H. Verville. 2002. Fertilization with nitrogen and phosphorus increases abundance of non-native species in Hawaiian montane forests. *Plant Ecology* 162: 77–90.
- Pardow, A., C. Gehrig-Downie, R. Gradstein, M. Lakatos. 2012. Functional diversity of epiphytes in two tropical lowland rainforests, French Guiana: Using bryophyte life-forms to detect areas of high biodiversity. *Biodiversity and Conservation* 21(14): 3637–3655. DOI: 10.1007/s10531-012-0386-z.
- Pharo, E. J., A. J. Beattie y D. Binns. 1999. Vascular Plant Diversity as a Surrogate for Bryophyte and Lichen Diversity. *Conservation Biology* 13(2): 289–292.
- Pinheiro, J., D. Bates, S. DebRoy, D. Sarkar, R core Team 2020. *nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models*. R package version 3.1-144. <https://CRAN.R-project.org/package=nlme>.
- R Core Team 2020 *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.r-project.org/>.
- Sharp, A., H. Crum y P. Eckel. 1994. *The Moss Flora of Mexico*. Edited by The New York Botanical Garden. Bronx, New York.
- Shi, X. M., L. Song, W. Y. Liu, H. Z. Lu, J. H. Qi, S. Li, X. Chen, J. F. Wu, S. Liu y C. S. Wu. 2017. Epiphytic bryophytes as bio-indicators of atmospheric nitrogen deposition in a subtropical montane cloud forest: Response patterns, mechanism, and critical load. *Environmental Pollution* 229: 932–941. DOI: 10.1016/j.envpol.2017.07.077.
- Spannl, S., J. Homeier y A. Bräuning. 2016. Nutrient-induced modifications of wood anatomical traits of alchornea lojaensis (Euphorbiaceae). *Frontiers in Earth Science* 4:50. DOI: 10.3389/feart.2016.00050.
- Tischer, A., M. Werisch, F. Dobbelin, T. Camenzind, M. Rillig, K. Potthast, U. Hamer 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.
- 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(4): 928–960.
- Wullaert, H., J. Homeier, C. Valarezo, W. Wilcke 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(9):1434–1445.