

ACTA DE EVALUACIÓN DE LA TESIS DOCTORAL

Año académico 2018/19

DOCTORANDO: **GONZÁLEZ RENTERÍA, XIMENA YADIRA**
D.N.I./PASAPORTE: ****109630

PROGRAMA DE DOCTORADO: **D413-ECOLOGÍA. CONSERVACIÓN Y RESTAURACIÓN DE ECOSISTEMAS**
DPTO. COORDINADOR DEL PROGRAMA: **CIENCIAS DE LA VIDA**
TITULACIÓN DE DOCTOR EN: **DOCTOR/A POR LA UNIVERSIDAD DE ALCALÁ**

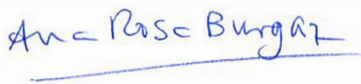
En el día de hoy 29/10/18, reunido el tribunal de evaluación nombrado por la Comisión de Estudios Oficiales de Posgrado y Doctorado de la Universidad y constituido por los miembros que suscriben la presente Acta, el aspirante defendió su Tesis Doctoral, elaborada bajo la dirección de **MARÍA PRIETO ÁLVARO // GREGORIO ARAGÓN RUBIO**.

Sobre el siguiente tema: *COMUNIDADES CRIPTOGÁMICAS EN PÁRAMOS DE ECUADOR*

Finalizada la defensa y discusión de la tesis, el tribunal acordó otorgar la CALIFICACIÓN GLOBAL¹ de (no apto, aprobado, notable y sobresaliente): **SOBRESALIENTE**

Alcalá de Henares, 29 de OCTUBRE de 2018

EL PRESIDENTE



Fdo.: ANA ROSA BURGAZ

EL SECRETARIO



Fdo.: MARCELINO DE URBE

EL VOCAL



Fdo.: VICENTE MAZIMPAKA

Con fecha 19 de noviembre de 2018 la Comisión Delegada de la Comisión de Estudios Oficiales de Posgrado, a la vista de los votos emitidos de manera anónima por el tribunal que ha juzgado la tesis, resuelve:

- Conceder la Mención de "Cum Laude"
 No conceder la Mención de "Cum Laude"

La Secretaria de la Comisión Delegada



FIRMA DEL ALUMNO,


Fdo.: Ximena Yadira González Rentería

¹ La calificación podrá ser "no apto" "aprobado" "notable" y "sobresaliente". El tribunal podrá otorgar la mención de "cum laude" si la calificación global es de sobresaliente y se emite en tal sentido el voto secreto positivo por unanimidad.

INCIDENCIAS / OBSERVACIONES:

NINGUNO

STUDIOS DE SERVICIO

STUDIOS DE SERVICIO P.S.

ALICIA MARIANA

WILSON DE ALBA

Alfonso (Alfonso)
Ximena (Ximena) Castro

El presente documento es una copia de un documento original que se encuentra en el archivo de la institución. El contenido de este documento es el mismo que el del original, pero puede haber diferencias en la presentación o en la calidad de la imagen. Este documento es propiedad de la institución y no debe ser distribuido o utilizado sin el consentimiento expreso de la misma.

El presente documento es una copia de un documento original que se encuentra en el archivo de la institución. El contenido de este documento es el mismo que el del original, pero puede haber diferencias en la presentación o en la calidad de la imagen. Este documento es propiedad de la institución y no debe ser distribuido o utilizado sin el consentimiento expreso de la misma.

En aplicación del art. 14.7 del RD. 99/2011 y el art. 14 del Reglamento de Elaboración, Autorización y Defensa de la Tesis Doctoral, la Comisión Delegada de la Comisión de Estudios Oficiales de Posgrado y Doctorado, en sesión pública de fecha 19 de noviembre, procedió al escrutinio de los votos emitidos por los miembros del tribunal de la tesis defendida por *GONZÁLEZ RENTERÍA, XIMENA YADIRA*, el día 29 de octubre de 2018, titulada *COMUNIDADES CRIPTOGÁMICAS EN PÁRAMOS DE ECUADOR*, para determinar, si a la misma, se le concede la mención "cum laude", arrojando como resultado el voto favorable de todos los miembros del tribunal.

Por lo tanto, la Comisión de Estudios Oficiales de Posgrado **resuelve otorgar** a dicha tesis la

MENCIÓN "CUM LAUDE"

Alcalá de Henares, 20 de noviembre de 2018
EL VICERRECTOR DE INVESTIGACIÓN Y TRANSFERENCIA



F. Javier de la Mata de la Mata

Copia por e-mail a:

Doctorando: GONZÁLEZ RENTERÍA, XIMENA YADIRA

Secretario del Tribunal:

Directores de Tesis: MARÍA PRIETO ÁLVARO // GREGORIO ARAGÓN RUBIO



Universidad
de Alcalá

ESCUELA DE DOCTORADO
Servicio de Estudios Oficiales de
Posgrado

DILIGENCIA DE DEPÓSITO DE TESIS.

Comprobado que el expediente académico de D./D^a _____
reúne los requisitos exigidos para la presentación de la Tesis, de acuerdo a la normativa vigente, y habiendo
presentado la misma en formato: soporte electrónico impreso en papel, para el depósito de la
misma, en el Servicio de Estudios Oficiales de Posgrado, con el nº de páginas: _____ se procede, con
fecha de hoy a registrar el depósito de la tesis.

Alcalá de Henares a _____ de _____ de 20 _____



Fdo. El Funcionario



**Programa de Doctorado Interuniversitario en Ecología,
Conservación y Restauración de Ecosistemas**

COMUNIDADES CRIPTOGÁMICAS EN PÁRAMOS DE ECUADOR

**Tesis doctoral presentada por
XIMENA YADIRA GONZÁLEZ RENTERÍA**

Directores:

DRA. MARÍA PRIETO ÁLVARO

DR. GREGORIO ARAGÓN RUBIO

Alcalá de Henares, Julio de 2018





MARÍA PRIETO ÁRVARO, Profesora de la URJC y Directora de la presente Tesis doctoral,

HACE CONSTAR:

Que el trabajo descrito en la presente memoria, titulado “Comunidades criptogámicas en páramos de Ecuador”, ha sido realizado bajo su dirección por D^a. Ximena Yadira González Rentería dentro del Programa de Doctorado Interuniversitario en Ecología, Conservación y Restauración de Ecosistemas (D413), adscrito al Departamento de Ciencias de la Vida, de la Universidad de Alcalá. Esta tesis reúne todos los requisitos propios de este tipo de trabajo: rigor científico, aportaciones novedosas y aplicación de una metodología adecuada. Por lo tanto, doy mi Visto Bueno a la presentación de dicha Tesis Doctoral.

Móstoles, 6 de Julio de 2018

María Prieto Álvaro

GREGORIO ARAGÓN RUBIO, Profesor titular en la URJC y co-Director de la presente Tesis doctoral,

HACE CONSTAR:

Que el trabajo descrito en la presente memoria, titulado “Comunidades criptogámicas en páramos de Ecuador”, ha sido realizado bajo su dirección por D^a. Ximena Yadira González Rentería dentro del Programa de Doctorado Interuniversitario en Ecología, Conservación y Restauración de Ecosistemas (D413), adscrito al Departamento de Ciencias de la Vida, de la Universidad de Alcalá. Esta tesis reúne todos los requisitos propios de este tipo de trabajo: rigor científico, aportaciones novedosas y aplicación de una metodología adecuada. Por lo tanto, doy mi Visto Bueno a la presentación de dicha Tesis Doctoral.

Móstoles, 6 de Julio de 2018



Gregorio Aragón Rubio



PhD. Miguel Ángel de Zavala Girones, Coordinador de la Comisión Académica del Programa de Doctorado en Ecología, Conservación y Restauración de Ecosistemas.

INFORMA que la Tesis Doctoral titulada “Comunidades criptogámicas en páramos de Ecuador”, presentada por D^a Ximena Yadira González Rentería, bajo la dirección de la Dra. María Prieto Álvaro, reúne los requisitos científicos de originalidad y rigor metodológicos para ser defendida ante un tribunal. Esta Comisión ha tenido también en cuenta la evaluación positiva anual del doctorando, habiendo obtenido las correspondientes competencias establecidas en el Programa.

Para que así conste y surta los efectos oportunos, se firma el presente informe en Alcalá de Henares a 4 de septiembre de 2018

Fdo.:

A Nico, mis padres Manuel y Ximena

y a mi papito Manuel

AGRADECIMIENTOS

Llegó el momento de escribir esta sección de mi Tesis, el final de esta gran aventura está próximo. Darme cuenta que he llegado a esta instancia me llena de orgullo y también de algo de nostalgia, por los momentos vividos, por las personas que he conocido en el camino y por lo mucho que he crecido a nivel científico y sin duda en el plano personal. Llegar a este momento me ha hecho volver a mirar a atrás y recordar a todas las personas que de alguna u otra forma han sido parte de esta experiencia, gente de la que he aprendido y que me ha motivado mucho más a seguir adelante, o aquellos que con su solo estar me hicieron sentir que todo iba a ir bien. A todas estas valiosas personas, les dedico este espacio de mi Tesis.

Recordando cómo empezó todo esto, reconozco nuevamente cuan perfectos son los planes de Dios, como una llamada puede cambiar por completo el futuro de una persona. Y eso fue lo que me pasó, cuando Carlos Iván, me propuso ser becaria de investigación de una postdoc que venía de España y que trabajaba con líquenes. Era María Prieto, una investigadora que con mucha paciencia y carisma me enseñó a encontrar el gusto en unos bichitos coloridos, los líquenes. Gracias *Carlitos Iván* por ser el iniciador de todo esto.

Quiero dar las gracias primeramente a dos instituciones que han formado parte crucial de mi formación. A la *Secretaría de Educación Superior Ciencia, Tecnología e Innovación* (SENESCYT) por otorgarme la beca de estudios, que me permitió cumplir ese gran sueño de estudiar en el extranjero y a la *Universidad Técnica Particular de Loja* (UTPL) por darme en un inicio la beca de doctorado y posteriormente por permitirme formar parte de su institución.

Quiero agradecer a mis directores María y Goyo por todo su tiempo y dedicación para que esta tesis llegué a buen puerto. Gracias *Marí* por tu paciencia, ayuda y por todo lo que me has enseñado, tus observaciones siempre me motivaron a hacer mejor las cosas. Te admiro muchísimo y estoy muy agradecida por tu compromiso y por todo el tiempo que has invertido para que esta tesis salga adelante. He crecido mucho en el ámbito científico con tu ayuda y espero seguir haciéndolo. Gracias *Goyo* por estar siempre dispuesto a ayudarme, por tus observaciones y consejos que siempre me enseñaron algo nuevo. Eres una persona genial, la serenidad que transmites siempre me hizo creer que todo iba a salir bien.

A mis UTPLinos, *Andrea, Augus, Diego V, Itzi, Rodri*, quiero agradecerles por el ánimo que siempre me dieron, por la compañía y consejos. A *Angelito* gracias por toda tu compañía y ayuda en las largas y cansadas jornadas de campo, por el ánimo y por siempre estar dispuesto a brindarme tu ayuda. Y a mi pareja favorita *Mafer y Carlitos*, mis compañeros, amigos y familia de corazón, gracias por estar siempre ahí, en todo momento dispuestos a darme su mano, aún cuando sobrepasaba su paciencia (se que varias veces te hice eso Carlitos), sin duda han sido un gran ejemplo para mí y la mejor compañía en este sueño que ustedes ya han cumplido y que dentro de poco lo haré yo. Dentro de los Uteplinos, tengo que agradecer también a mis chicos biólogos, que con la mejor predisposición decidieron apoyarme en la fase de campo, gracias *Karen, Linda, Geovanny y Fernando*. Gracias también a *Cristi* y nuevamente a *Karen* por su ayuda en el laboratorio, son unas chicas geniales.

Una parte importante de esta gran experiencia, son todas las personas que he conocido y que forman parte de los biodiversos de la URJC, han sido varios años los que me han acogido con la mayor generosidad y me han hecho sentir como en casa. Gracias a *Adri, Ana M., Isabel, Luis, Marcelino, Marcos y Txema* y a todos mis compañeros de despachos y de alguno que otro café (espero no olvidar a ninguno): *Ana G., Ana P., Angela, Augus, Carlos, Concha, Greta, JuanVi, Julia, Mario, Nieves, Oscar, Pilar, Sandra F., Sandra H., Silvia S., Sonia, Talita* y otros más. Gracias chicos por todos los momentos compartidos.

Quiero agradecer así mismo a *Ana Rosa Burgaz* por su buena predisposición y generosidad para enseñarme a identificar químicamente (TLC) a las Cladonias, ha sido para mi un orgullo muy grande trabajar con usted. Y no puedo olvidarme también de agradecer a mis restauradores *Aina, Ana, Andrés, Diego, Esteban, Jorge, Karla, Loreto, Marta y Nadia*, mis compañeros de aula y la mejor compañía en mi primer viaje a Madrid. Gracias “*compañeritos*” por todo el tiempo compartido, he aprendido mucho junto a ustedes, los llevaré siempre en mi corazón.

Quiero agradecer a mi familia en España, tíos y primos gracias por su apoyo y compañía, fue bonito volverlo a ver y compartir son ustedes, aunque siempre mi tiempo fue muy limitado. Gracias también a *Isra y Toni*, a ustedes solo puedo decirles mil gracias por todo. Gracias por hacerme sentir como en casa, por su preocupación por que esté bien, por la compañía, por todos los momentos compartidos. Estoy muy agradecida con Dios porque a miles de kilómetros de casa,

encontré un espacio con personas tan especiales que hicieron más llevaderos mis días de estancia y en donde me sentí siempre acompañada.

Quiero agradecer así también a toda mi familia en Ecuador, a mis abuelitas *Enmita* y *Maru*, a mis tíos y tías, primos y primas por todo el amor y las fuerzas que siempre me dan y sobre todo cuando estaba lejos de ustedes. A mis suegros, cuñados, cuñadas, sobrinos y sobrinas, gracias por todo el cariño que siempre me dan.

A mi familia de corazón, mis amigas y amigos, *Andre*, *Ceci*, *Elvi*, *Mafer T. Mafer C.*, *Moqui*, *Carlitos*, *Diego*, *Freddy*, *José Miguel* y *Paúl*, gracias por apoyarme y por creer en mí, por acompañarme, por regalarme miles de sonrisas y sobretodo por ser los mejores amigos que Dios y la vida me pudo dar.

Quiero agradecer finalmente a mis seis personas favoritas, a mis padres *Manuel* y *Ximena*, a mis hermanas *Vero* y *Nena*, a mi sobrinito *Inti* y al amor de mi vida *Nico*. Gracias papitos por ser los mejores, por siempre enseñarnos a mis hermanas y a mí que tenemos que esforzarnos para alcanzar lo que queremos, gracias por enseñarme a no dejarme vencer por más obstáculos que aparezcan, por motivarme a ser fuerte aún cuando ustedes sufrían más cuando algo me iba mal. Gracias mami por enseñarme con el ejemplo a ser una persona fuerte y determinada, gracias papi por que desde pequeña me has enseñado a esforzarme en mis estudios y a saber que siempre puedo aspirar a más, los amo papitos. Gracias a mis hermanitas por estar siempre ahí para levantarme el ánimo, por acompañarme, por amarme así no compartamos muchas ideas y por ser mi fuerza, y a mi pequeño amor, mi *Inti* solo quiero decirte que tu tía te ama y que tu sonrisa alegra mi alma. Y a mi esposo, mi *Nico*, gracias por compartir este sueño conmigo, por siempre caminar a mi lado y apoyarme durante todo el transcurso de la Tesis, por ser mi ayudante de campo y de laboratorio y por siempre hacerlo con el mayor entusiasmo, a pesar de que no era lo tuyo. Gracias por ser mi mayor motivación y por la fuerza que siempre me transmites. Se que eres quien se ha llevado la peor parte de esto, por todo el tiempo que tuve que estar fuera de casa, pero aún así has sabido ser mi pilar fundamental para que no me rinda y para que de siempre mi mejor esfuerzo. Te amo mi amor, este sueño lo vamos a cumplir juntos.

ÍNDICE

Resumen	1
Antecedentes	5
Objetivos	10
Lista de manuscritos	11
Metodología general.....	13
Capítulo I / Chapter I	35
<i>Evidence of changes in soil cryptogamic communities in tropical Ecuadorean páramos</i>	35
Capítulo II / Chapter II	69
<i>Different environmental variables influence cryptogamic soil communities at different Ecuadorian páramos</i>	69
Capítulo III / Chapter III	111
<i>Cryptogams of Ecuadorian páramos: diversity and distributional patterns</i>	111
Capítulo IVa / Chapter IVa	169
<i>Records of terricolous lichens from páramos of southern Ecuador</i>	169
Capítulo IVb / Chapter IVb	203
<i>Nuevos registros de líquenes terrestres en páramos ecuatorianos</i>	203
Discusión general	223
Conclusiones generales	239

RESUMEN

Conocer cómo influyen los factores ambientales sobre la riqueza y diversidad de los organismos es una pregunta fundamental en ecología, aunque a veces compleja de responder, debido a que estas interacciones dependen de la escala de observación y del organismo considerado. Varias investigaciones han orientado sus esfuerzos en estudiar estas relaciones, en diversos tipos de organismos, pero gran parte de estas se han centrado en ecosistemas templados, destinando pocos esfuerzos a los ecosistemas tropicales y aún menos a los organismos criptogámicos. Concretamente en el Neotrópico, se han realizado pocas investigaciones orientadas a conocer las complejas relaciones entre las criptógamas y los factores ambientales y, especialmente en los páramos. Por este motivo, el objetivo principal de esta tesis es conocer la flora briofítica y líquénica de los páramos de Ecuador y los factores ambientales y edáficos que influyen sobre la riqueza, diversidad y composición de estas comunidades criptogámicas.

Para ello, evaluamos 6 páramos diferentes en Ecuador localizados en las provincias de Azuay (El Cajas), Carchi (El Ángel) y Loja (Punzara, Loma del Oro y Jimbura), situados en un rango altitudinal entre 2700 a 4050 m s.n.m. En una primera aproximación, se evaluaron 5 páramos ubicados a diferentes altitudes (Cajanuma, El Cajas, Jimbura, Loma del Oro y Punzara), con el objetivo de conocer si la altitud, y otras variables ambientales (i.e., pendiente, orientación, cobertura vegetal) influían en la diversidad y composición de los briófitos y líquenes. Para ello, muestreamos 40 cuadrículas (40 x 40 cm) en cada uno de los páramos. En una segunda aproximación, nos centramos en dos páramos distintos, El Ángel y El Cajas, con el objetivo de realizar un estudio a un mayor nivel de detalle, evaluando distintas altitudes dentro de cada páramo. Así, establecimos cuatro parcelas (30 x 30 m) a diferentes altitudes (3800, 3900 y 4000 m s.n.m.), en donde muestreamos 20 cuadrículas (40 x 40 cm) en cada parcela, para determinar qué factores ambientales (altitud, pendiente, orientación, cobertura vegetal) y propiedades del suelo (densidad aparente del suelo, nitrógeno total, materia orgánica) influían en las comunidades de briófitos y líquenes y en sus formas de crecimiento. En ambos muestreos las cuadrículas se colocaron aleatoriamente en áreas no alteradas, en donde se identificaron las especies y se estimó su riqueza y cobertura.

De esta manera, hemos encontrado que al comparar páramos situados a diferentes altitudes, es precisamente la altitud un factor determinante para la diversidad, la riqueza total y la riqueza de

briófitos y líquenes por separado, aunque de manera distinta para cada uno de estos organismos. Así, mientras los briófitos tuvieron sus máximos valores en el páramo situado en altitudes intermedias (3330 m s.n.m.), los líquenes alcanzaron su mayor riqueza en los páramos a mayores altitudes (3930 m s.n.m.). Así mismo, la pendiente tuvo un efecto negativo sobre la riqueza total de especies y de briófitos, la diversidad total y la cobertura de la familia Cladoniaceae.

Por otra parte, cuando comparamos tres altitudes diferentes en dos páramos distintos, encontramos una influencia desigual de la altitud y de las propiedades del suelo sobre las comunidades criptogámicas en función del organismo y del páramo estudiado. Observamos que la riqueza total y la riqueza de briófitos en ambos páramos estuvo relacionada negativamente con la altitud, presentando en este caso un mayor número de especies a menores altitudes. Por otro lado, la altitud influyó en la diversidad de organismos en ambos páramos de manera opuesta, mostrando mayores valores a mayor altitud en El Cajas, mientras que en El Ángel la mayor diversidad se encontró en las altitudes más bajas. Otros factores como la densidad aparente del suelo, la cobertura vegetal, la orientación y el nitrógeno total también afectaron a las comunidades criptogámicas de estos páramos.

En esta segunda aproximación, a diferencia del primer estudio, la riqueza total de líquenes no se vio afectada por la altitud. Sin embargo, sí lo estuvieron sus formas de crecimiento. Así, los líquenes con talo dimórfico y los fruticulosos, que resultaron ser las formas más dominantes de estos páramos (teniendo en cuenta su cobertura), se vieron influenciados por las mayores altitudes en El Ángel. En cuanto a los briófitos, sus formas de crecimiento también se relacionaron principalmente con la altitud, en donde las hepáticas (foliosas y talosas) de ambos páramos y los musgos acrocárpicos (esto solo en El Ángel) estuvieron favorecidos a menores altitudes. Otras variables como la densidad aparente del suelo, la materia orgánica, la orientación, la pendiente y la cobertura vegetal también influyeron a las formas de crecimiento de líquenes y briófitos.

Los inventarios realizados en los 6 páramos estudiados, nos han permitido conocer la flora briofítica y líquénica de estos ecosistemas. Se han identificado 230 especies de criptógamas terrestres (94 briófitos y 136 líquenes) en total, en donde las especies de briófitos pertenecen a 15 órdenes, 36 familias y 51 géneros, mientras que los líquenes pertenecen a 9 órdenes, 18 familias y 33 géneros. Así mismo, se presentan ampliaciones del rango de distribución para 77 especies. Se ha encontrado un nuevo registro para América del sur (*Bryoria nitidula*), 13 nuevos registros para

Ecuador (*Cladonia halei*, *C. melanopoda*, *C. merochlorophaea*, *C. scabriuscula*, *C. subreticulata*, *Cora accipiter*, *C. caucensis*, *C. dalehana*, *C. hafecesweorthensis*, *C. inversa*, *Dictyonema caespitosum*, *Diploschistes diacapsis*, y *D. hypoleucus*), 3 para Ecuador continental (*Cladonia corymbosula*, *C. grayi* y *C. pyxidata*), 1 nuevo quimiotipo (*Cladonia squamosa* QIII) y 59 nuevos registros provinciales.

En función de la composición de briófitos y líquenes de cada páramo hemos observado las similitudes y diferencias entre los mismos mediante el uso de especies comunes y especies indicadoras. Así, El Ángel y El Cajas mostraron una elevada similitud en función de la composición de briófitos y líquenes mientras que Cajanuma, Jimbura y Loma del Oro mostraron mayor similitud en función de la composición de briófitos. Considerando sólo los briófitos, Punzara fue el páramo más diferente al resto. Teniendo en cuenta los líquenes, las similitudes fueron entre los páramos de Cajanuma y Jimbura por un lado y Punzara y Loma del Oro por otro. Hay que destacar, que se ha encontrado únicamente una especie común a los seis páramos, el líquen *Cladia aggregata* (Sw.) Nyl., que presenta una amplia distribución en América del sur, particularmente en ecosistemas de montaña como los páramos.

Como hemos visto anteriormente, en esta tesis, hemos analizado también la diversidad funcional de las comunidades a través de sus formas de crecimiento, teniendo en cuenta su riqueza y su cobertura, ésta última usando la medida ponderada de la comunidad (i.e., *community weighted mean*, CWM). De esta manera, obtuvimos que los líquenes foliáceos y aquellos con talo dimórfico, así como las hepáticas foliosas fueron las formas de crecimiento con mayor riqueza en los 6 páramos estudiados. Mientras que cuando se consideró la cobertura (CWM) los grupos dominantes fueron los líquenes fruticulosos y dimórficos y los musgos acrocárpicos. Cuando se analizaron las diferencias entre los distintos páramos en cuanto a las formas de crecimiento, observamos que dependiendo del páramo dominaban unos grupos sobre otros, probablemente como respuesta a las diferencias en las condiciones ambientales y edáficas de cada páramo.

Así mismo, fijándonos en la distribución de las especies de los páramos estudiados, hemos encontrado una proporción significativa de especies cosmopolitas y sub-cosmopolitas. Además, los briófitos presentaron un marcado componente compartido entre los reinos Holártico, Holantártico y Neotropical, mientras que los líquenes presentaron un importante componente exclusivamente Neotropical. De igual manera que con las formas de crecimiento, hemos observado

diferencias en los patrones de distribución al comparar los distintos páramos. Así, por ejemplo, se han encontrado especies compartidas entre los reinos Neotropical y Paleotropical (especies Pantropicales) únicamente en los páramos de El Cajas y El Ángel.

En conclusión, esta tesis constituye un aporte significativo al conocimiento de la flora briofítica y líquénica de los páramos ecuatorianos, en donde se ha determinado además que la altitud junto con otras variables ambientales a pequeña escala, entre las que destacan la densidad aparente del suelo, la pendiente y la cobertura vegetal, constituyen los principales predictores de la riqueza, diversidad y composición de estas comunidades, así como de sus formas de crecimiento.

ANTECEDENTES

Entender el efecto del ambiente sobre la riqueza y diversidad de los organismos, constituye un reto importante en ecología (Terborgh 1977, Diamond 1988, Gaston 2000, de Bello et al. 2012). Este es un reto complejo debido a que los factores que explican los patrones de diversidad son variados y dependen del organismo evaluado y de la escala de observación (Willis y Whittaker 2002, Dufour et al. 2006).

Numerosas investigaciones se han centrado en estudiar, en diferentes tipos de organismos, cómo la diversidad y riqueza de especies está correlacionada con determinadas condiciones ambientales, tales como la elevación, temperatura, precipitación, propiedades del suelo, entre otras (Vetaas y Grytnes 2002, Willig et al. 2003, Rahbek 2005, Kreft y Jetz 2007, Field et al. 2009, Šímová et al. 2011, Concostrina-Zubiri et al. 2018). Sin embargo, gran parte de estos trabajos se han realizado en ecosistemas templados, y muy pocos en ecosistemas andinos (Wolf 1994, Kelly et al. 2004, Svenning et al. 2009, Schwarzkopf et al. 2011, Ledo et al. 2013, Camelo et al. 2017).

La cordillera de los Andes se extiende a lo largo de la costa occidental de Sudamérica, alcanzando cerca de 9000 km y un ancho máximo aproximado de 700 km en los Andes centrales de Bolivia (Gregory-Wodzicki 2000, Graham 2009). Si bien estas elevaciones surgieron durante el Cenozoico, alcanzaron su actual elevación alrededor del Mio-Plioceno (6–4 Ma) (Graham 2009, Luebert et al. 2011). En estas montañas se reconocen tres subdivisiones: los *Andes del sur*, que se extienden desde las islas del sur de Sudamérica en el mar de Scotia, hasta el Golfo de Penas, los *Andes centrales* que van desde el Golfo de Penas hasta la estructura transversal de Amotape (deflexión de Huancabamba) y los *Andes del norte* que se extienden desde la Cruz de Amotape hasta varios sistemas de fallas en el norte de Sudamérica, que están en contacto con la Placa del Caribe (Gansser 1973, Graham 2009). En los Andes del Norte, el último ascenso tuvo lugar durante el Plioceno, dando lugar a zonas con características climáticas diferentes tales como los encontrados en las zonas montañas tropicales y las tropicales de alta montaña, correspondiendo las últimas al páramo (Van der Hammen 1989), ecosistema de estudio de la presente Tesis.

El páramo, es un ecosistema ubicado en las zonas más altas de los Andes (entre 2800 y 4700 m s.n.m.), en donde forma una distribución tipo archipiélago entre los 11 °N y 8 °S de latitud, alcanzando una superficie aproximada de 35.000 km² (Luteyn 1999, Madriñán et al. 2013). Se distribuye en los Andes del Norte, en el extremo noreste de Suramérica, principalmente en

Venezuela, Colombia y Ecuador, con pequeños espacios en Costa Rica, Panamá y el norte de Perú (Luteyn 1999). Se caracteriza por presentar oscilaciones diarias de temperatura más pronunciadas que las estacionales, debido a las elevadas temperaturas diurnas y las bajas nocturnas, así como por los altos niveles de radiación ultravioleta y humedad relativa (70–85%) (Luteyn 1999, Lüttge 2008). Este ecosistema cumple varias funciones y servicios ambientales, entre los que destaca su papel como principal regulador y proveedor de agua, interviniendo en el almacenamiento y fijación del carbono, siendo un sumidero de este elemento. Es además un corredor biológico para muchas especies y alberga una gran diversidad de paisajes y especies (Hofstede et al. 2003, Buytaert et al. 2006a, Buytaert et al. 2006b).

La evolución de la biota de páramo está vinculada estrechamente a la orogenia andina (Sklenář et al. 2011). Cerca del final del Plioceno (3-5 Ma), los Andes del norte emergieron por encima de la línea de bosques, produciendo vegetación semi-abierta en las cumbres de la región, debido al clima local y las condiciones edáficas (Graham 2009, Penington et al. 2010, Sklenář et al. 2011). Este evento, proporciona una fecha aproximada para el comienzo de la vegetación de páramo, lo que la convierte en la más joven de los ecosistemas naturales de América del sur (Van der Hammen y Cleef 1986, Graham 2009). Uno de los principales atributos de los páramos es su alta diversidad, presentando la mayor riqueza de flora de montaña de las regiones tropicales alpinas, con un número aproximado de 3500 especies de plantas vasculares, y un alto nivel de endemidad (Smith y Cleef 1988, Sklenář et al. 2011, Madriñán et al. 2013, Sklenář et al. 2014). Esta extraordinaria diversidad es el resultado de las adaptaciones exclusivas que han alcanzado diversos organismos en este ambiente extremo, favorecidas por sus elevadas tasas de diversificación (Madriñán et al. 2013).

Desde una perspectiva biogeográfica, aproximadamente la mitad de toda la riqueza de especies de plantas de este ecosistema deriva de linajes provenientes de regiones templadas (Smith y Cleef 1988, Sklenář et al. 2011). Así, importantes géneros de plantas herbáceas de la región holártica (e.g., *Cerastium*, *Draba*, *Hypochaeris* o *Lupinus*), llegaron al páramo a través del istmo de Panamá, produciéndose en esta región una especiación posterior (Sklenář et al. 2011). Los elementos Neotropicales alpinos son también un componente importante dentro del páramo. Éstos provienen de los paramillos (vegetación similar a la del subpáramo, pero en niveles más bajos)

embrionarios del Mio-Plioceno y de los bosques andinos, a partir de los cuales han evolucionado (Van der Hammen y Cleef 1986, Sklenář et al. 2011).

Parte de la diversidad del páramo, la constituyen las criptógamas no vasculares, briófitos y líquenes terrestres, que aportan materia orgánica, mejoran la infiltración en los suelos y la retención de agua, reducen la erosión y favorecen la cohesión del suelo (Pérez 1997, Gradstein y Holz 2005). A pesar su notoriedad en el páramo, los estudios sobre briófitos y líquenes en estos ecosistemas son escasos hasta el momento (Gradstein et al. 1977, Van-Reenen y Gradstein 1983, Gradstein et al. 1989, Ahti 1992, Sipman 1999, Gradstein y Holz 2005, Sipman 2005b, Medina-Merchán 2006, Pulido-Herrera y Ramos-Montaña 2016). Existen pocos trabajos de la biota liquénica y briofítica en páramos, entre los que podemos destacar los trabajos de Gradstein y Holz (2005) y Sipman (2005b) en los páramos de Costa Rica en donde se reportan 233 especies de briófitos y 228 líquenes, respectivamente. Así mismo, en los páramos de Ecuador, la información es también limitada, con trabajos parciales en los que se citan un número muy reducido de especies de briófitos y líquenes (Nöske y Sipman 2004, Paredes 2006, Gradstein et al. 2007, Nöske et al. 2007, Yáñez-Ayabaca 2009), o se presentan nuevos registros o nuevas especies de briófitos (Gradstein y Benitez 2017, Gradstein y León-Yáñez 2018) y líquenes (Lücking et al. 2013, Hestmark 2016, Lücking et al. 2016). Esto refleja el gran vacío que presentan los páramos en cuanto al conocimiento de briófitos y líquenes, más aún cuando estos alcanzan una notable diversidad y especialización en estos. Sin embargo, hay que destacar que, mientras que no existen trabajos florísticos que recopilen los líquenes de Ecuador, la flora briofítica está mejor estudiada en Ecuador, registrándose hasta el momento más de 1720 especies, en donde se incluyen 950 musgos y 770 hepáticas (Churchill et al. 2000, Yáñez-León et al. 2006, Schäfer-Verwimp et al. 2013).

Ante estos vacíos de información, es necesario emprender trabajos que permitan conocer la biota brio-liquénica de estos ecosistemas andinos, como base para comprender cuáles son sus patrones de diversidad y la influencia que las diferentes variables ambientales tienen sobre éstos.

Los briófitos y líquenes por su condición poiquilohídrica y poiquiloterma son muy sensibles a los cambios en las condiciones ambientales, como por ejemplo a la variación de humedad, temperatura y elevación (Lange et al. 1994, Belnap et al. 2004, Belnap et al. 2006, Sun et al. 2013, Li et al. 2017). Estos organismos pueden verse influenciados por factores que operan a distintas escalas, como los factores geográficos, climáticos, edáficos, topográficos y bióticos (Bowker et al.

2016), lo cual puede incidir en las variadas respuestas y patrones encontrados (Eldridge y Tozer 1997, Belnap y Lange 2003, Löffler y Pape 2008, Concostrina-Zubiri et al. 2014a, Bässler et al. 2016).

Entre los principales factores que afectan a las criptógamas terrestres se encuentran las condiciones de humedad (Eldridge y Tozer 1997, Belnap y Lange 2003), las propiedades del suelo, entre las que destacan la textura, el pH, la porosidad, así como la composición en los macro y micro nutrientes (García-Pichel y Belnap 2003, Lalley et al. 2006, Maestre et al. 2009, Ochoa-Hueso et al. 2011, Concostrina-Zubiri et al. 2014a, Bowker et al. 2016, Concostrina-Zubiri et al. 2018). Otros factores relevantes son también la elevación, la pendiente, orientación, micro-topografía, radiación solar, cobertura vegetal y la perturbación (Eldridge y Tozer 1997, García-Pichel y Belnap 2003, Ullmann y Büdel 2003, Lalley et al. 2006, Löbel et al. 2006, Bowker et al. 2016).

Estas variables ambientales constituyen un filtro que selecciona progresivamente las especies mejor adaptadas a las condiciones locales, de acuerdo a sus características funcionales (Weiher y Keddy 1995, Díaz et al. 1998, Webb et al. 2010). El estudio de los rasgos funcionales en briófitos y líquenes pueden ayudar a comprender su respuestas a los factores ambientales (Proctor 1999, Ellis y Coppins 2006, Giordani et al. 2012, Koch et al. 2013, Concostrina-Zubiri et al. 2014b, Giordani et al. 2014, Asplund y Wardle 2015, Matos et al. 2015, Nelson et al. 2015, Henriques et al. 2017, Prieto et al. 2017, Benitez et al. 2018). Así, se ha demostrado como los rasgos funcionales cambian a lo largo de gradientes ambientales o condiciones ambientales contrastadas. Por ejemplo, se ha determinado que la disponibilidad de agua, temperatura, luminosidad y los niveles de perturbación determinan las formas de crecimiento en briófitos y líquenes, así como el tipo de fotobionte o los metabolitos secundarios en líquenes (Bates 1998, Lakatos et al. 2006, Giordani et al. 2012, Concostrina-Zubiri et al. 2014b, Giordani et al. 2014, Merinero et al. 2014, Matos et al. 2015, Nascimbene y Marini 2015, Henriques et al. 2017, Prieto et al. 2017). Dentro de estas características funcionales, hay que destacar las formas de crecimiento las cuales se han utilizado como indicadores de determinados factores ambientales y de estados de perturbación de los ecosistemas (Giordani et al. 2012, Giordani et al. 2014, Benitez et al. 2018).

Otro aspecto a tener en cuenta, son los patrones de distribución de los briófitos y líquenes que habitan los páramos. En general, ambos grupos de organismos, briófitos y líquenes, muestran patrones de distribución similares a otros grupos de organismos (Galloway 2008, Medina et al.

2011). Muchos de ellos presentan amplios rangos de distribución debido principalmente a su exitosa capacidad de dispersión (Tibell 1994, Frahm 2008, Medina et al. 2011, Werth 2011). Sin embargo, mediante el refinamiento de la taxonomía y a través del uso de marcadores moleculares, se ha demostrado que algunas de estas especies de distribuciones más amplias corresponden en realidad a distintos taxones con distribuciones más restringidas (Argüello et al. 2007, Leavitt et al. 2013, Bjelland y Bendiksby 2017, Leavitt et al. 2018). Así, debido también a procesos de dispersión y vicarianza, encontramos briófitos y líquenes con patrones de distribución más restringidos como por ejemplo endémicos, australes, Neotropicales, Paleotropicales, o bipolares, entre otros (Ahti 2000, Galloway 2008, Medina et al. 2011, Werth 2011).

Los briófitos y líquenes de páramos presentan un importante componente Neotropical (Gradstein et al. 1989, Griffin 1990, Ahti 1992, Sipman 1992). En el caso de los briófitos, los elementos tropicales restringidos (i.e., andinos y endémicos) suelen ser más comunes en estos ecosistemas, alcanzando un promedio de 30-45%, así como especies de amplia distribución tropical y aquellas de origen templado, éstas últimas siendo más frecuentes por encima de los 3000 m s.n.m. (Gradstein et al. 1989, Griffin 1990). Por otra parte, una proporción importante de las especies de líquenes (cerca del 50%) están restringidas al Neotrópico, de las cuales una tercera parte se limita al norte de los Andes (Ahti 1992, Sipman 1992). Especies con amplia distribución tropical, así como de zonas templadas son también relevantes dentro de estos ecosistemas (Ahti 1992, Sipman 1992). Es probable que la biota Neotropical y andina ya estuviera presente antes de la emersión de la cordillera, en zonas de paramillos, o es posible que hayan llegado a través de una migración local desde los bosques más bajos, luego de lo cual evolucionaron (Griffin 1990, Sipman 1992). Por su parte, los taxones con distribución templada probablemente se establecieron en los páramos durante el Pleistoceno, un período en el que también llegaron algunos elementos cosmopolitas, como resultado de su amplia dispersión (Griffin 1990). El bajo número de endemismos de estos organismos en el páramo, podría ser debido al escaso tiempo que han tenido para evolucionar tras el surgimiento de los Andes (Sipman 1992). El necesario destacar, que el estudio de estos patrones es importante para el conocimiento de la historia de los páramos y de las criptógamas que en ellos habitan y su ecología, información que puede resultar de gran utilidad para la conservación de estos organismos.

OBJETIVOS

Una de las motivaciones de esta tesis es la contribución al conocimiento de la diversidad de las criptógamas terrestres (briofitos y líquenes) en páramos ecuatorianos, debido al escaso conocimiento existente sobre ellos en estos ecosistemas. El objetivo principal de esta tesis es analizar la composición (taxonómica y funcional) de los briófitos y líquenes del ecosistema páramo de Ecuador, sus patrones de distribución, y su relación con las distintas condiciones ambientales y propiedades del suelo.

Con este fin, hemos realizado muestreos en los distintos páramos para conocer la flora briofítica y liquénica. Así, en una primera instancia analizamos cinco páramos distintos ubicados a diferentes elevaciones, para comparar cómo se estructura la riqueza y composición de briófitos y líquenes, así como para determinar la respuesta de estos organismos frente a las diferencias de elevación y los factores ambientales asociados a ésta. En una segunda parte, nos centramos en dos páramos diferentes para analizar en una escala menor cómo influyen los factores ambientales y las propiedades del suelo en la diversidad, riqueza y composición de las criptógamas terrícolas y en sus formas de crecimiento.

Con todos los datos obtenidos de ambos muestreos se han analizado la diversidad y la riqueza de los briófitos y líquenes terrícolas desde una perspectiva taxonómica y funcional. Además, se han establecido comparaciones entre los páramos en función de su composición (taxonómica y funcional) y de los patrones de distribución de las especies.

Bajo este marco, los objetivos específicos de esta tesis doctoral son los siguientes:

1. Conocer la biota briofítica y liquénica de los páramos de Ecuador, así como las preferencias ecológicas y los patrones de distribución de las especies (Capítulo I, II, III; IVa, IVb).
2. Comparar los patrones de diversidad taxonómica, funcional y de distribución de las criptógamas terrestres en los distintos páramos estudiados para establecer generalidades del ecosistema páramo y las diferencias entre los distintos páramos (Capítulo III).
3. Analizar el efecto de los factores ambientales (incluyendo la elevación) y factores edáficos sobre la riqueza, diversidad y composición de las comunidades de líquenes y briófitos y comparar las respuestas en ambos organismos (Capítulos I y II).

LISTA DE MANUSCRITOS

La tesis incluye cuatro capítulos en inglés y uno en español para su publicación en revistas científicas de ámbito internacional. A continuación, se detalla el título, la lista de coautores y el estado de publicación de cada capítulo:

- | | |
|--------------|--|
| Capítulo I | Y. González, G. Aragón, A. Benítez, and M. Prieto. 2017. Evidence of changes in soil cryptogamic communities in tropical Ecuadorean páramos. <i>Community Ecology</i> 18(1): 11-20 |
| Capítulo II | Y. González, G. Aragón, A. Benítez, and M. Prieto. Different environmental variables influence cryptogamic soil communities at different Ecuadorian páramos. Manuscrito inédito |
| Capítulo III | Y. González, G. Aragón, A. Benítez, and M. Prieto. Cryptogams of Ecuadorian páramos: diversity and distributional patterns. Manuscrito inédito. |
| Capítulo IVa | Yadira González, Gregorio Aragón, Ana Rosa Burgaz & María Prieto. 2017. Records of terricolous lichens from páramos of southern Ecuador. <i>Mycotaxon</i> 132: 153–175 |
| Capítulo IVb | Yadira González, Gregorio Aragón & María Prieto. Nuevos registros de líquenes terrestres en páramos ecuatorianos. En revisión en la revista <i>Caldasia</i> . |

METODOLOGÍA GENERAL

A continuación, se describe de forma general el área de estudio, el diseño de los muestreos, la toma de datos, así como los análisis estadísticos utilizados. La explicación detallada de los métodos utilizados de cada capítulo se encuentra en el apartado de “Materiales y Métodos” de cada uno de ellos.

Área de estudio

Las áreas muestreadas en el total de la tesis corresponden a seis páramos ubicados en las provincias de Azuay, Carchi y Loja (Figura 1).

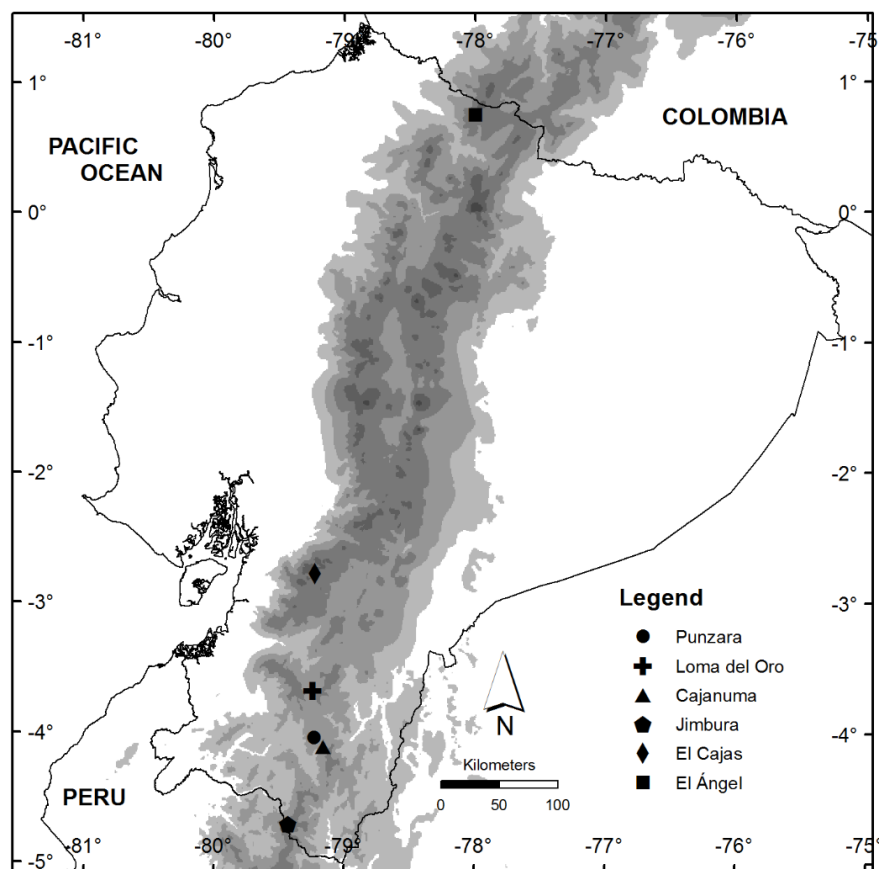


Figura 1. Páramos ecuatorianos estudiados.

Páramos herbáceos de las provincias de Azuay y Loja (Capítulos I, III, IVa)

El área de estudio seleccionada para el capítulo I (y que se ha utilizado también en los capítulos III y IVa) incluye cinco páramos ubicados en el sur de Ecuador: Punzara, Loma del Oro, Cajanuma y Jimbura (provincia de Loja) y El Cajas (provincia del Azuay) (Figuras 1 y 2). Los páramos mencionados se ubican a diferentes altitudes entre los 2700 y 4000 m s.n.m., ya que se pretende analizar el efecto de la elevación en la diversidad y composición de las comunidades criptogámicas. Estos presentan una temperatura media anual entre los 5 °C y los 14 °C, con una precipitación anual entre los 936 y los 1440 mm (MAE, 2010). Los datos correspondientes a cada páramo se incluyen en la Tabla 1 del Capítulo I.

Cajanuma, El Cajas, Jimbura y Loma del Oro son páramos herbáceos, en los que dominan los géneros *Calamagrostis*, *Carex*, *Festuca*, *Paspalum* y *Stipa* (León-Yáñez 2000, Hofstede et al. 2002, Cueva y Chalán). Cajanuma tiene una particularidad frente al resto de páramos, y es que está cerca del páramo arbustivo, así como del bosque montano que se encuentra ubicado por debajo de los 3335 m (Keating 1999). Punzara por su parte, ubicado en la elevación más baja (2700 m s.n.m.) es considerado un páramo azonal debido a la influencia de los fuertes vientos, lo que le confiere una baja humedad.

Páramo herbáceo y de frailejones de las provincias de Azuay y Carchi (Capítulos II, III, IVb)

El muestreo correspondiente al capítulo II (y que se ha utilizado también en el capítulo IVb) se realizó en dos páramos, El Cajas (sur de Ecuador) y El Ángel (norte de Ecuador) ubicados en las provincias de Azuay y Carchi, respectivamente (Figuras 1 y 2). Estos páramos muestran disimilitudes importantes en sus condiciones ambientales, así como en su cobertura vegetal, lo que los hace escenarios idóneos para evaluar cómo los factores ambientales y propiedades del suelo afectan a briófitos y líquenes a menor escala. La temperatura media anual en estos ecosistemas oscila entre los 7.4 °C y los 12°C, y la precipitación media anual entre los 815 a los 1217 mm (Inamhi 2016). Los datos correspondientes a cada páramo se incluyen en la Tabla 1 del Capítulo II.

El Cajas corresponde a un páramo herbáceo o de pajonal, localizado dentro del Parque Nacional El Cajas y El Ángel es un páramo de frailejones, localizado dentro de la Reserva Ecológica El Ángel (Valencia et al. 1999).

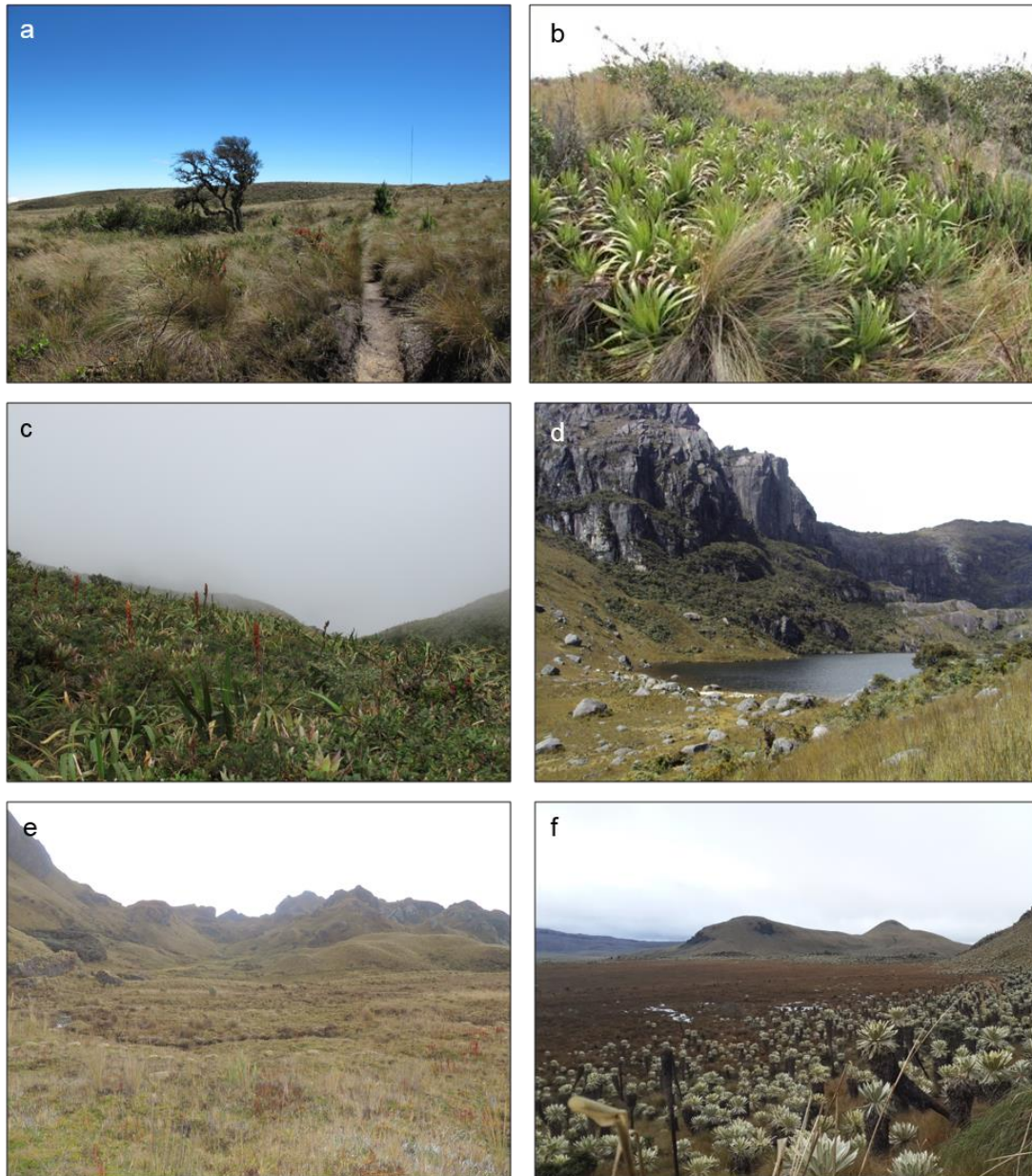


Figura 2. Áreas de estudio en los distintos páramos seleccionados. a) Punzara; b) Loma del Oro; c) Cajanuma; d) Jimbura; e) El Cajas; f) El Ángel.

Diseño de muestreo y toma de datos

Páramos herbáceos de las provincias de Azuay y Loja (Capítulos I, III, IVa)

En cada páramo ubicado a una elevación diferente, se muestrearon 40 cuadrículas de 40 x 40 cm² (Figura 3), colocadas aleatoriamente en zonas no perturbadas (3 ha aproximadamente), con una distancia mínima de 1 m entre ellas. En las 200 cuadrículas se estimaron los valores de cobertura de todas las especies de briófitos y líquenes mediante detección visual. Aquellas especies que no pudieron ser identificadas en el campo fueron recolectadas para su posterior identificación en el laboratorio. Además, en cada cuadrícula se midió la cobertura de plantas vasculares (%), la pendiente (°) y la orientación (coseno transformado).



Figura 3. Cuadrícula de muestreo.

Páramo herbáceo y de frailejones de las provincias de Azuay y Carchi (Capítulos II, III, IVb)

En ambos páramos se seleccionaron tres zonas a diferentes elevaciones (3800, 3900 y 4000 m s.n.m.) (Figura 4). En éstas, se establecieron cuatro parcelas de 30 × 30 m, en donde se muestrearon aleatoriamente, en zonas no perturbadas, 20 cuadrículas (40 x 40 cm²). En total se estudiaron 240 cuadrículas en cada páramo, en las que se estimó la cobertura (%) de briófitos y líquenes, la elevación (m s.n.m.), la cobertura vegetal (%), la pendiente (°), la orientación (coseno

transformado) y se recolectó una muestra compuesta de suelo, que consistió en cuatro submuestras (núcleos circulares de suelo de 5 cm de diámetro x 5 cm de profundidad) extraídas una vez retiradas las comunidades criptogámicas que cubrían la superficie. Las muestras fueron enviadas a laboratorios especializados en análisis de suelos (INIAP y LASA), donde se midió la densidad aparente del suelo, la materia orgánica y el Nitrógeno total.

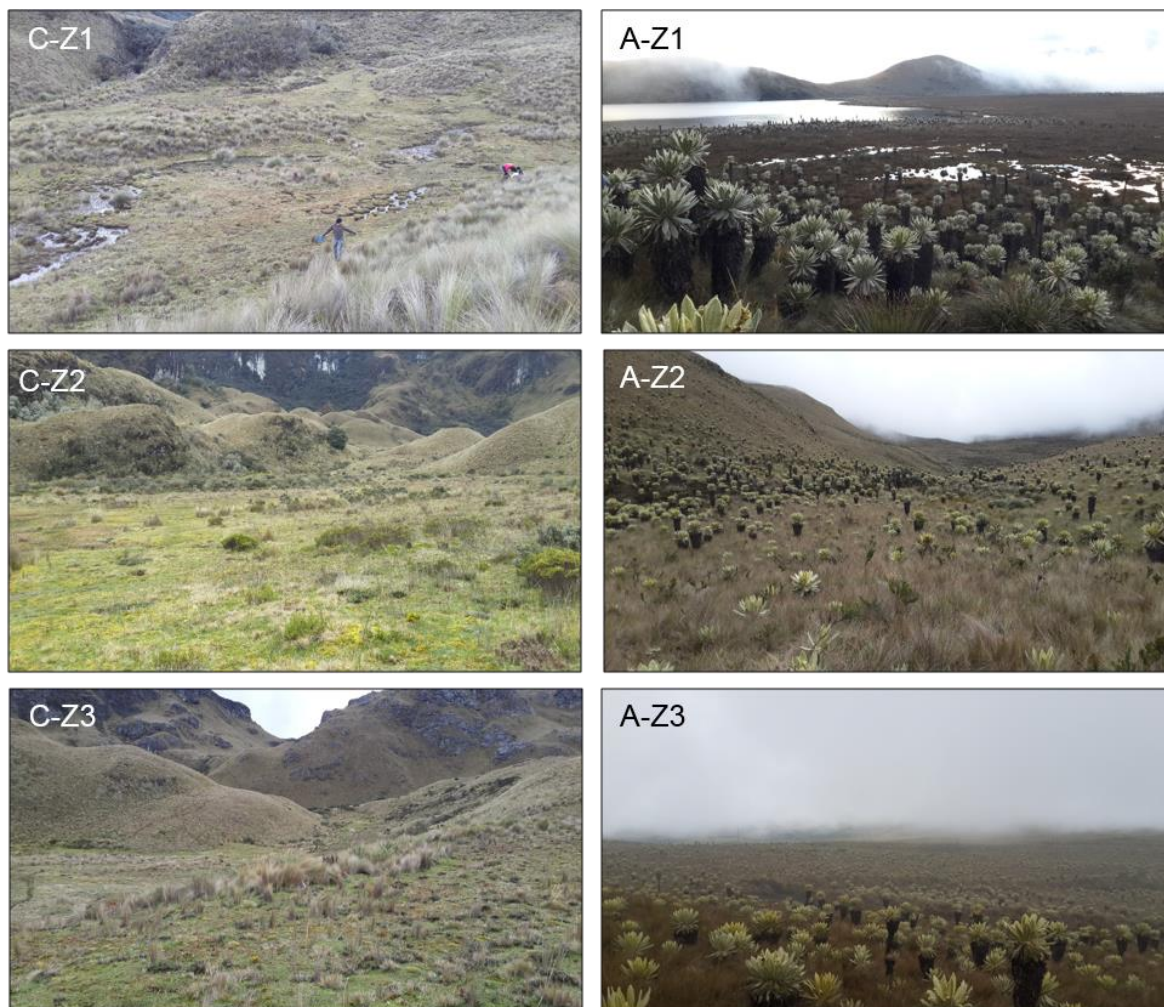


Figura 3. Zonas estudiadas en los páramos de El Cajas (C) y El Ángel (A). Z1= 3800 m s.n.m.; Z2= 3900 m s.n.m.; Z3= 4000 m s.n.m.

Identificación y nomenclatura de criptógamas terrícolas

Las especies de briófitos y líquenes fueron identificadas mediante el uso de claves taxonómicas (Churchill y Linares 1995, Sipman 1997, Ahti 2000, Brodo et al. 2001, Gradstein et al. 2001, Sipman 2002, Gradstein y da Costa 2003, Sipman 2005a, Sipman et al. 2009, Smith et al. 2009, Rivas Plata et al. 2010, Moncada 2012, Lücking et al. 2013, Rincón-Espitia y Mateus 2013, Gradstein 2016a, Gradstein 2016b, Lücking et al. 2016) y con la ayuda de estereomicroscopio (Olympus) y microscopio (Meiji).

Los quimiotipos identificados en la familia Cladoniaceae fueron contabilizados como especies distintas para los posteriores análisis. Además, los especímenes (de briófitos y líquenes) que no pudieron ser identificados, pero que representaban claramente especies diferentes al resto han sido incluidos en los análisis de riqueza y diversidad.

Análisis de datos

En los capítulos I y II se analizaron los efectos de las variables ambientales sobre la riqueza, diversidad de briófitos y líquenes, así como sobre la riqueza de la familia Cladoniaceae (esta última solo en el capítulo I). La diversidad de líquenes y briófitos se midió mediante los índices de Shannon-Wiener, Simpson e igualdad de Pielou.

Para conocer cuál de las variables medidas era el mejor predictor para los atributos de las comunidades, se utilizaron modelos lineales generalizados (GLM) utilizando el paquete “nlme” del programa estadístico R (Capítulo I), así como modelos mixtos lineales generalizados (GLMM) (Bolker et al. 2009) utilizando la función "glmer" (Capítulo II). Para evaluar el efecto de las variables ambientales sobre la media ponderada de la comunidad de las distintas formas de crecimiento (community weighted mean, CWM) de líquenes y briófitos se utilizaron modelos lineales mixtos, con la función "lmer".

Para comparar la composición de especies entre los cinco páramos estudiados en el capítulo I, se utilizaron análisis multivariados basados en permutaciones (PERMANOVA) en el programa estadístico PRIMER versión 6.1.11 (Anderson et al. 2008). Para determinar los principales factores ambientales que influyen en la composición total de especies, así como en la composición de

líquenes y briófitas por separado se utilizó un análisis de ordenación multidimensional no métrico (NMDS) (Capítulo I).

En el Capítulo II se estimó la diversidad β , el índice de disimilitud de Sørensen (β_{sor}), y la disimilitud de Simpson (β_{sim}) con la función "beta.multi" en el paquete "betapart" en R (Baselga y Orme 2012). También se estudió la asociación entre las especies y los distintos páramos a través del paquete "indicspecies" (De Caceres y Legendre 2009), y la función "multipatt", que utiliza una extensión del índice de Valor Indicador original (IndVal) (Capítulo II y III).

La riqueza asintótica de las especies se calculó a través del estimador de riqueza "Chao2", usando la función "specpool". Para estandarizar y así poder comparar las riqueza obtenidas, debido a la diferencia en el número de cuadrículas muestreadas por páramo, se calculó la riqueza de especies de los seis páramos a través de un método de rarefacción, utilizando la función "rarefy" (Gotelli y Colwell 2011), ambas funciones del paquete "vegan". Adicionalmente, también se evaluaron las similitudes de los diferentes páramos, en función de la presencia/ausencia de especies realizando un análisis de conglomerados, utilizando la matriz de disimilitud (índice de disimilitud de Jaccard) para calcular la agrupación jerárquica (Gardener 2014) con el paquete "vegan" (Capítulo III).

REFERENCIAS

- Ahti, T. 2000. Cladoniaceae. Flora Neotropica Monograph No. 78. New York Botanical Garden Press, New York.
- Ahti, T. 1992. Biogeographic aspect of Cladoniaceae in the páramos. Pp. 111-117 *En* Balslev, H. y J. L. Luteyn, (eds.). Páramo, an Andean ecosystem under human influence, Academic Press, London.
- Anderson, M. J., R. N. Gorley, y K. R. Clarke. 2008. PERMANOVA+ for PRIMER: guide to software and statistical methods. PRIMER-E, Plymouth, United Kingdom.
- Argüello, A., R. Del Prado, P. Cubas, y A. Crespo. 2007. *Parmelina quercina* (Parmeliaceae, Lecanorales) includes four phylogenetically supported morphospecies. Biological Journal of the Linnean Society 91:455-467.
- Asplund, J., y D. A. Wardle. 2015. Changes in functional traits of the terricolous lichen *Peltigera aphthosa* across a retrogressive boreal forest chronosequence. 47:187-195.
- Baselga, A., y D. L. Orme. 2012. betapart: an R package for the study of beta diversity. Methods in Ecology and Evolution 3:808-812.
- Bässler, C., M. W. Cadotte, B. Beudert, C. Heibl, M. Blaschke, J. H. Bradtka, T. Langbehn, S. Werth, y J. Müller. 2016. Contrasting patterns of lichen functional diversity and species richness across an elevation gradient. Ecography 39:689-698.
- Bates, J. W. 1998. Is 'life-form' a useful concept in bryophyte ecology? Oikos 82:223-237.
- Belnap, J., y O. L. Lange. 2003. Biological soil crusts: structure, function, and management. Springer, Berlin.
- Belnap, J., S. L. Phillips, y T. Troxler. 2006. Soil lichen and moss cover and species richness can be highly dynamic: The effects of invasion by the annual exotic grass *Bromus tectorum*,

precipitation, and temperature on biological soil crusts in SE Utah. *Applied Soil Ecology* 32:63-76.

Belnap, J., S. L. Phillips, y M. E. Miller. 2004. Response of desert biological soil crusts to alterations in precipitation frequency. *Oecologia* 141:306-316.

Benitez, 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* 86:18-26.

Bjelland, T., y M. Bendiksby. 2017. Geographically disjunct phylogenetic lineages in *Leptogium hibernicum* reveal *Leptogium krogiae* sp. nov. from East Africa. *The Lichenologist* 49:239-251.

Bolker, B. M., M. E. Brooks, C. J. Clark, S. W. Geange, J. R. Poulsen, M. H. H. Stevens, y J. S. White. 2009. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution* 24:127-135.

Bowker, M. A., J. Belnap, B. Büdel, C. Sannier, N. Pietrasiak, y V. Rivera-Aguilar. 2016. Controls on distribution patterns of biological soil crusts at micro- to global scales. Pp. 173-198 *En* Weber, B., B. Büdel, y J. Belnap, (eds.). *Biological Soil Crusts: An Organizing Principle in Drylands*, Springer, Switzerland.

Brodo, I., S. Duran, y S. Sharnoff. 2001. *Lichens of North America*. Yale University Press, London.

Buytaert, W., V. Iñiguez, R. Celleri, B. De Bievre, G. Wyseure, y J. Deckers. 2006a. Analysis of the water balance of small páramo catchments in south Ecuador. Pp. 271-281 *En* Krecek, J. y M. Haigh, (eds.). *Environmental Role of Wetlands in Headwaters*, Springer Netherlands, Dordrecht.

Buytaert, W., J. Deckers, y G. Wyseure. 2006b. Description and classification of nonallophanic Andosols in south Ecuadorian alpine grasslands (páramo). *Geomorphology* 73:207-221.

-
- Camelo, O. J., L. E. Urrego, y S. A. Orrego. 2017. Environmental and socioeconomic drivers of woody vegetation recovery in a human-modified landscape in the Rio Grande basin (Colombian Andes). *Restoration Ecology* 25:912-921.
- Churchill, S. P., D. Griffin, y J. Muñoz. 2000. A checklist of the mosses of the tropical Andean countries. *Ruizia* 17:1-203.
- Churchill, S. P., y E. L. Linares. 1995. *Prodromus Bryologiae Novo-Granatensis. Introducción a la Flora de Musgos de Colombia*. Biblioteca José Jerónimo Triana No. 12, Santafé de Bogotá.
- Concostrina-Zubiri, L., I. Martínez, y A. Escudero. 2018. Lichen-biocrust diversity in a fragmented dryland: Fine scale factors are better predictors than landscape structure. *Science of the Total Environment* 628-629:882-892.
- Concostrina-Zubiri, L., I. Martínez, S. G. Rabasa, y A. Escudero. 2014a. The influence of environmental factors on biological soil crust: from a community perspective to a species level approach. *Journal of Vegetation Science* 25:503-513.
- Concostrina-Zubiri, L., D. S. Pescador, I. Martínez, y A. Escudero. 2014b. Climate and small scale factors determine functional diversity shifts of biological soil crusts in Iberian drylands. *Biodiversity and Conservation* 23:1757-1770.
- Cueva, J., and L. A. Chalán. Loja: Cobertura vegetal y uso actual del suelo de la provincia de Loja. Gráficas Amazonas.
- de Bello, F., S. Lavorel, S. Lavergne, C. H. Albert, I. Boulangeat, F. Mazel, y W. Thuiller. 2012. Hierarchical effects of environmental filters on the functional structure of plant communities: a case study in the French Alps. *Ecography* 36:393-402.
- De Caceres, M., y P. Legendre. 2009. Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. *Ecology* 90:3566-3574.
- Diamond, J. 1988. Factors controlling species diversity: overview and synthesis. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75:117-129.

-
- Díaz, S., C. Marcelo, y F. Casanoves. 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Biogeography* 9:113-122.
- Dufour, A., F. Gadallah, H. H. Wagner, A. Guisan, y A. Buttler. 2006. Plant species richness and environmental heterogeneity in a mountain landscape: effects of variability and spatial configuration. *Ecography* 29:573-584.
- Eldridge, D. J., y M. E. Tozer. 1997. Environmental factors relating to the distribution of terricolous bryophytes and lichens in Semi-Arid Eastern Australia. *The Bryologist* 100:28-39.
- Ellis, C. J., y B. J. Coppins. 2006. Contrasting functional traits maintain lichen epiphyte diversity in response to climate and autogenic succession. *Journal of Biogeography* 33:1643-1656.
- Field, R., B. A. Hawkins, H. V. Cornell, D. J. Currie, A. F. Diniz-Filho, J. Guégan, D. M. Kaufman, J. T. Kerr, E. M. O'Brien, y J. R. Turner. 2009. Spatial species–richness gradients across scales: a meta–analysis. *Journal of Biogeography* 36:132-147.
- Frahm, J. 2008. Diversity, dispersal and biogeography of bryophytes (mosses). *Biodiversity and Conservation* 17:277-284.
- Galloway. 2008. Lichen biogeography. Pp. 315-335 *En* Nash III, T. H., (ed.). *Lichen Biology*, Cambridge University Press, Arizona.
- Gansser, A. 1973. Facts and theories on the Andes. *Journal of the Geological Society* 129:93-131.
- Garcia-Pichel, F. y J. Belnap. 2003. Small-scale environments and distribution of biological soil crusts. Pp. 193-201 *En* Belnap, J. y O. L. Lange, (eds.). *Biological soil crusts: structure, function, and management*, Springer, Berlin.
- Gaston, K. J. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature* 405:220-227.
- Giordani, P., G. Brunialti, G. Bacaro, y J. Nascimbene. 2012. Functional traits of epiphytic lichens as potential indicators of environmental conditions in forest ecosystems. *Ecological Indicators* 18:413-420.

-
- Giordani, P., G. Incerti, G. Rizzi, I. Rellini, P. L. Nimis, y P. Modenesi. 2014. Functional traits of cryptogams in Mediterranean ecosystems are driven by water, light and substrate interactions. *Journal of Vegetation Science* 25:778-792.
- Gotelli, N. J. y R. K. Colwell. 2011. Estimating species richness. Pp. 39-54 *En* Magurran, A. E. y B. J. McGill, (eds.). *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment*, Oxford University press, New York.
- Gradstein, R., y D. P. da Costa. 2003. *The Hepaticae and Anthocerotae of Brazil*. The New York Botanical Garden Press, New York.
- Gradstein, R. S. y I. Holz. 2005. Briófitas de los páramos de Costa Rica. Pp. 361-374 *En* Kappelle, M. y S. P. Horn, (eds.). *Páramos de Costa Rica*, Editorial INBio, Costa Rica.
- Gradstein, S. R., van Reenen, G B A, y D. Griffin III. 1989. Species richness and origin of the bryophyte flora of the Colombian Andes. *Acta Botanica Neerlandica* 38:439-448.
- Gradstein, S. R., A. M. Cleef, y M. H. Fulford. 1977. Studies on Colombian cryptogams. IIA. Hepaticae - Oil body structure and ecological distribution of selected species of tropical Andean Jugermanniales. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen* 80:377-420.
- Gradstein, S. R. 2016a. The genus *Plagiochila* (Marchantiophyta) in Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 40:104-136.
- Gradstein, S. R. 2016b. A new key to the genera of liverworts of Colombia. *Caldasia* 38:225-249.
- Gradstein, S. R., y S. León-Yáñez. 2018. Liverworts (Marchantiophyta) of *Polylepis pauta* forests from Ecuador with description of *Leptoscyphus leoniae* sp. nov. and *Plagiochila pautaphila* sp. nov. *Nova Hedwigia* 106:35-48.
- Gradstein, S. R., y A. Benitez. 2017. Liverworts new to Ecuador with description of *Plagiochila priceana* sp. nov. and *Syzygiella burghardtii* sp. nov. *Cryptogamie, Bryologie* 38:335-348.

-
- Gradstein, S. R., S. P. Churchill, y N. Salazar-Allen. 2001. Guide to the Bryophytes of Tropical America. The New York Botanical Garden Press, New York.
- Gradstein, S. R., C. Bock, N. Mandl, y N. M. Nöske. 2007. 04a Bryophyta: liverworts and hornworts checklist Reserva Biológica San Francisco (Prov. Zamora-Chinchipec, S. Ecuador). *Ecotropical Monographs* 4:69-87.
- Graham, A. 2009. The Andes: a geological overview from a biological perspective. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 96:371-385.
- Gregory-Wodzicki, K. 2000. Uplift history of the Central and Northern Andes: A review. *GSA Bulletin* 112:1091-1105.
- Griffin, D. 1990. Floristics of the south American páramo moss flora. *Tropical Bryology* 2:127-132.
- Henriques, D. S. G., F. Rigal, P. A. V. Borges, C. Ah-Peng, y R. Gabriel. 2017. Functional diversity and composition of bryophyte water-related traits in Azorean native vegetation. *Plant Ecology & Diversity* 10:127-137.
- Hestmark, G. 2016. The lichen genus *Umbilicaria* in Ecuador. *Nordic Journal of Botany* 34:257-268.
- Hofstede, R., P. Segarra, y P. Mena-Vásconez. 2003. Los Paramos del Mundo. Proyecto Atlas Mundial de los Páramos. Global Peatland Initiative/NC-IUCN/EcoCiencia, Quito.
- Hofstede, R., R. Coppins, P. Mena Vásconez, P. Segarra, J. Wolf, y J. Sevink. 2002. El estado de conservación de los páramos de pajonal en el Ecuador. *Ecotropicos* 15:3-18.
- Inamhi. Quito: Boletín climatológico anual 2015. Instituto Nacional de Meteorología e Hidrología. 28 p.
- Keating, P. 1999. Changes in paramo vegetation along an elevation gradient in southern Ecuador. *Journal of the Torrey Botanical Society* 126:159-175.

-
- Kelly, D. L., G. O'Donovan, J. Feehan, S. Murphy, S. O. Drangeid, y L. Marcano-Berti. 2004. The epiphyte communities of a montane rain forest in the Andes of Venezuela: patterns in the distribution of the flora. *Journal of Tropical Ecology* 20:643-666.
- Koch, N. M., S. M. Martins, F. Lucheta, y S. C. Müller. 2013. Functional diversity and traits assembly patterns of lichens as indicators of successional stages in a tropical rainforest. *Ecological Indicators* 34:22-30.
- Kreft, H., y W. Jetz. 2007. Global patterns and determinants of vascular plant diversity. *PNAS* 3:5925-5930.
- Lakatos, M., U. Rascher, y B. Büdel. 2006. Functional characteristics of corticolous lichens in the understory of a tropical lowland rain forest. *The New Phytologist* 172:679-695.
- Lalley, J. S., H. A. Viles, N. Copeman, y C. Cowley. 2006. The influence of multi-scale environmental variables on the distribution of terricolous lichens in a fog desert. *Journal of Vegetation Science* 17:831-838.
- Lange, O. L., A. Meyer, H. Zellner, y U. Heber. 1994. Photosynthesis and water relations of lichen soil crusts: field measurements in the coastal fog zone of the Namib Desert. *Functional Ecology* 8:253-264.
- Leavitt, S. D., F. Fernández-Mendoza, S. Pérez-Ortega, M. Sohrabi, P. K. Divakar, J. Vondrák, H. T. Lumbsch, y L. L. St. Clair. 2013. Local representation of global diversity in a cosmopolitan lichen-forming fungal species complex (*Rhizoplaca*, Ascomycota). *Journal of Biogeography* 40:1792-1806.
- Leavitt, S. D., M. Westberg, M. P. Nelsen, J. A. Elix, E. Timdal, M. Sohrabi, L. L. St. Clair, L. Williams, M. Wedin, y H. T. Lumbsch. 2018. Multiple, distinct intercontinental lineages but isolation of Australian populations in a cosmopolitan lichen-forming fungal taxon, *Psora decipiens* (Psoraceae, Ascomycota). *Frontiers in Microbiology* 9:283.
- Ledo, A., Burslem, David F R P, S. Condés, y F. Montes. 2013. Micro-scale habitat associations of woody plants in a neotropical cloud forest. *Journal of Vegetation Science* 24:1086-1097.

-
- León-Yáñez, S. 2000. La flora de los páramos ecuatorianos. Pp. 6-22 *En* Josse, C., P. A. Mena, y G. Medina, (eds.). La biodiversidad de los páramos. Serie Páramo 7, GTP/Abya Yala., Quito.
- Li, X. R., G. Song, R. Hui, y Z. R. Wang. 2017. Precipitation and topsoil attributes determine the species diversity and distribution patterns of crustal communities in desert ecosystems. *Plant and Soil* 420:163-175.
- Löbel, S., J. Dengler, y C. Hobohm. 2006. Species richness of vascular plants, bryophytes and lichens in dry grasslands: the effects of environment, landscape structure and competition. *Folia Geobotanica* 41:377-393.
- Löffler, J., y R. Pape. 2008. Diversity patterns in relation to the environment in alpine tundra ecosystems of Northern Norway. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 40:373-381.
- Lücking, R., M. Dal-Forno, J. D. Lawrey, F. Bungartz, M. E. Holgado Rojas, J. E. Hernández M., M. P. Marcelli, B. Moncada, E. A. Morales, N. Matthew P., E. Paz, L. Salcedo, A. A. Spielmann, K. Wilk, S. Will-Wolf, y A. Yanez-Ayabaca. 2013. Ten new species of lichenized Basidiomycota in the genera *Dictyonema* and *Cora* (Agaricales: Hygrophoraceae), with a key to all accepted genera and species in the *Dictyonema* clade. *Phytotaxa* 139:1-38.
- Lücking, R., M. Dal Forno, B. Moncada, L. F. Coca, L. Y. Vargas-Mendoza, A. Aptroot, L. J. Arias, B. Besal, F. Bungartz, D. M. Cabrera-Amaya, M. E. S. Cáceres, J. L. Chaves, S. Eliasaro, M. C. Gutiérrez, J. E. Hernández Marin, Herrera-Campos, María de los Ángeles, M. E. Holgado-Rojas, H. Jonitz, M. Kukwa, F. Lucheta, S. Madriñán, M. P. Marcelli, de Azevedo Martins, Suzana Maria, J. A. Mercado-Díaz, J. A. Molina, E. A. Morales, P. R. Nelson, F. Nugra, F. Ortega, T. Paredes, A. L. Patiño, R. N. Peláez-Pulido, R. E. Pérez Pérez, G. B. Perlmutter, E. Rivas-Plata, J. Robayo, C. Rodríguez, D. F. Simijaca, E. Soto-Medina, A. A. Spielmann, A. Suárez-Corredor, J. Torres, C. A. Vargas, A. Yáñez-Ayabaca, G. Weerakoon, K. Wilk, M. C. Pacheco, M. Diazgranados, G. Brokamp, T. Borsch, P. M. Gillevet, M. Sikaroodi, y J. D. Lawrey. 2016. Turbo-taxonomy to assemble a megadiverse lichen genus: seventy new species of *Cora* (Basidiomycota: Agaricales: Hygrophoraceae), honouring David Leslie Hawksworth's seventieth birthday. *Fungal Diversity*:139-207.

-
- Luebert, F., H. Hilger, y M. Weigend. 2011. Diversification in the Andes: age and origins of South American *Heliotropium* lineages (Heliotropiaceae, Boraginales). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 61:90-102.
- Luteyn, J. L. 1999. Páramos: a checklist of plant diversity, geographical distribution, and botanical literature. New York Botanical Garden Press, New York.
- Lüttge, U. 2008. *Physiological ecology of tropical plants*. Springer, Berlin.
- Madriñán, S., A. J. Cortés, y J. E. Richardson. 2013. Páramo is the world's fastest evolving and coolest biodiversity hotspot. *Frontiers in genetics* 4:1-7.
- Maestre, F. T., I. Martínez, C. Escolar, y A. Escudero. 2009. On the relationship between abiotic stress and co-occurrence patterns: an assessment at the community level using soil lichen communities and multiple stress gradients. *Oikos* 118:1015-1022.
- Matos, P., P. Pinho, G. Aragón, I. Martínez, A. Nunes, Soares, Amadeu M V M, y C. Branquinho. 2015. Lichen traits responding to aridity. *Journal of Ecology* 103:451-458.
- Medina, N. G., I. Draper, y F. Lara. 2011. Biogeography of mosses and allies: does size matter? Pp. 209-233 *En* Fontaneto, D., (ed.). *Biogeography of microscopic organisms: Is everything small everywhere?* Cambridge University Press, New York.
- Medina-Merchán, M. 2006. Briófitos y líquenes de los páramos de Moyas y Los Pozos de Aquitania, Boyacá - Colombia. *Ciencias en Desarrollo* 2:17-28.
- Merinero, S., O. Hilmo, y Y. Gauslaa. 2014. Size is a main driver for hydration traits in cyano and cephalolichens of boreal rainforest canopies. *Fungal ecology* 7:59-66.
- Moncada, B. El género *Sticta* (Schreb.) Ach. en Colombia: Taxonomía, Ecogeografía e Importancia. Universidad Nacional de Colombia; 2012. 436 p.

-
- Nascimbene, J., y L. Marini. 2015. Epiphytic lichen diversity along elevational gradients: biological traits reveal a complex response to water and energy. *Journal of Biogeography* 42:1222-1232.
- Nelson, P. R., B. McCune, C. Roland, y S. Stehn. 2015. Non-parametric methods reveal non-linear functional trait variation of lichens along environmental and fire age gradients. *Journal of Vegetation Science* 26:848-865.
- Nöske, N. M., y H. J. M. Sipman. 2004. Cryptogams of the Reserva Biológica San Francisco (Province Zamora-Chinchipec, Southern Ecuador) II. Lichens. *Cryptogamie, Mycologie* 25:91-100.
- Nöske, N. M., N. Mandl, y H. J. M. Sipman. 2007. 05 Lichenes checklist Reserva Biológica San Francisco (Prov. Zamora-Chinchipec, S. Ecuador). *Ecotropical Monographs* 4:101-117.
- Ochoa-Hueso, R., R. R. Hernandez, J. J. Pueyo, y E. Manrique. 2011. Spatial distribution and physiology of biological soil crusts from semi-arid central Spain are related to soil chemistry and shrub cover. *Soil Biology & Biochemistry* 43:1894-1901.
- Paredes, T. 2006. Macrolichens of the Ecological Reserve paramo El Angel and the Guandera Biological Station. *Lyonia* 9:67-73.
- Penington, R. T., M. Lavin, T. Särkinen, G. Lewis, B. Klitgaard B., y C. E. Hughes. 2010. Contrasting plant diversification histories within the Andean biodiversity hotspot. *PNAS* 107:13783-13787.
- Pérez, F. L. 1997. Microbiotic crusts in the high equatorial Andes, and their influence on paramo soils. *Catena* 31:173-198.
- Prieto, M., I. Martínez, G. Aragón, y M. Verdú. 2017. Phylogenetic and functional structure of lichen communities under contrasting environmental conditions. *Journal of Vegetation Science* 28:871-881.

-
- Proctor, M. 1999. Water-relations parameters of some bryophytes evaluated by thermocouple psychrometry. *Journal of Bryology* 21:263-270.
- Pulido-Herrera, K., y C. Ramos-Montaño. 2016. Efecto de borde en la distribución de líquenes y el contenido de clorofilas en fragmentos de *Polylepis quadrijuga* (Rosaceae) en el páramo de La Rusia (Boyacá-Colombia). *Revista de Biología Tropical* 64:1683-1697.
- Rahbek, C. 2005. The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters* 8:224-239.
- Rincón-Espitia, A., y N. Mateus. 2013. Caracterización morfológica y anatómica del género *Stereocaulon* Hoffmann (Ascomycetes-Liquenizados) en Colombia. *Caldasia* 35:241-260.
- Rivas Plata, E., R. Lücking, H. J. M. Sipman, A. Mangold, K. Kalb, y H. T. Lumbsch. 2010. A world-wide key to the thelotremoid Graphidaceae, excluding the Ocellularia- Myriotrema-Stegobolus clade. *The Lichenologist* 42:139-185.
- Schäfer-Verwimp, A., M. Lehnert, y M. Nebel. 2013. Contribution to the knowledge of the bryophyte flora of Ecuador. *Phytotaxa* 128:1-63.
- Schwarzkopf, T., S. J. Riha, T. J. Fahey, y S. Degloria. 2011. Are cloud forest tree structure and environment related in the Venezuelan Andes? *Austral Ecology* 36:280-289.
- Šimová, I., D. Storch, P. Keil, B. Boyle, O. L. Phillips, y B. J. Enquist. 2011. Global species–energy relationship in forest plots: role of abundance, temperature and species climatic tolerances. *Global Ecology & Biogeography* 20:842-856.
- Sipman, H. J. M. 2005a. Identification key and literature guide to the genera of Lichenized Fungi (Lichens) in the Neotropics PROVISIONAL VERSION. November 7, 2016 <http://www.bgbm.fu-berlin.de/sipman/keys/neokeyA.htm#primary>.
- Sipman, H. J. M. 2002. Key to the *Stereocaulon* species in the Neotropics. November 7, 2016 <http://www.bgbm.fu-berlin.de/sipman/keys/Neostereo.htm>.

-
- Sipman, H. J. M. 1999. Lichens. Pp. 41-53 *En* Luteyn, J. L., (ed.). Páramos: a checklist of plant diversity, geographical distribution, and botanical literature, The New York Botanical Garden Press, New York.
- Sipman, H. J. M. 1997. Key to lichens with PODETIA (incl. pseudopodetia) (genera Baeomyces, Cladia, Cladina, Cladonia, Dibaeis, Phyllobaeis) for the highlands of Ecuador (above 2500 m) with chemical guide to the Cladina and Cladonia species. 27 Jun, 2016 <http://www.bgbm.fu-berlin.de/sipman/keys/Ecuclad.htm>.
- Sipman, H. J. M. 2005b. Líquenes de los páramos de Costa Rica. Pp. 343-360 *En* Kappelle, M. y S. P. Horn, (eds.). Páramos de Costa Rica, Editorial INBio, Costa Rica.
- Sipman, H. J. M. 1992. The origin of the liche flora of the Colombian páramos. Pp. 95-109 *En* Balslev, H. y J. L. Luteyn, (eds.). Páramo, an Andean ecosystem under human influence, Academic Press, London.
- Sipman, H. J. M., J. A. Elix, y T. H. Nash III. 2009. Hypotrachyna (Parmeliaceae, Lichenized Fungi). New York Botanical Garden Press, New York.
- Sklenář, P., I. Hedberg, y A. M. Cleef. 2014. Island biogeography of tropical alpine floras. *Journal of Biogeography* 41:287-297.
- Sklenář, P., E. Dušková, y H. Balslev. 2011. Tropical and temperate: evolutionary history of páramo flora. 77:71-108.
- Smith, C. W., A. Aptroop, B. J. Coppins, A. Fletcher, O. L. Gilbert, P. W. James, y P. A. Wolseley. 2009. The Lichens of Great Britain and Ireland. The Natural History Museum Publications, London.
- Smith, J. M. B., y A. M. Cleef. 1988. Composition and origins of the world's tropicalpine floras. *Journal of Biogeography* 15:631-645.
- Sun, S., Y. Wu, G. Wang, J. Zhou, D. Yu, H. Bing, y J. Luo. 2013. Bryophyte species richness and composition along an altitudinal gradient in Gongga mountain, China. *PLoS One* 8:e58131.

-
- Svenning, J., H. Dorthea, M. M. Sørensen, y H. Balslev. 2009. Topographic and spatial controls of palm species distributions in a montane rain forest, southern Ecuador. *Biodiversity & Conservation* 18:219-228.
- Terborgh, J. 1977. Bird species diversity on an Andean elevation gradient. *Ecology* 58:1007-1019.
- Tibell, L. B. 1994. Distribution patterns and dispersal strategies of Caliciales. *Botanical Journal of the Linnean Society* 116:159-202.
- Ullmann, I. y B. Büdel. 2003. Ecological determinants of species composition of biological soil crusts on a Landscape scale. Pp. 203-213 *En* Belnap, J. y O. L. Lange, (eds.). *Biological soil crusts: structure, function, and management*, Springer, Berlin.
- Valencia, R., C. Ceron, W. Palacios, y R. Sierra. 1999. Las formaciones naturales de la Sierra del Ecuador. Pp. 79-108 *En* Sierra, R., (ed.). *Propuesta preliminar de un sistema de clasificación de vegetación para el Ecuador continental*, Proyecto INEFAN/GEF-BIRF y EcoCiencia, Quito.
- Van der Hammen, T. 1989. History of the montane forest of the northern Andes. *Plant Systematics and Evolution* 162:109-114.
- Van der Hammen, T. y A. M. Cleef. 1986. Development of the high Andean páramo flora and vegetation. Pp. 153-201 *En* Vuilleumier, F. y M. Monasterio, (eds.). *High altitude tropical biogeography*, Oxford University press and the American Museum of Natural History, New York.
- Van-Reenen, G. B. A., y S. R. Gradstein. 1983. Studies on Colombian cryptogams XX. A transect analysis of the bryophyte vegetation along an altitudinal gradient on the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Acta Botanica Neerlandica* 32:163-175.
- Vetaas, O. R., y J. Grytnes. 2002. Distribution of vascular plant species richness and endemic richness along the Himalayan elevation gradient in Nepal. *Global Ecology & Biogeography* 11:291-301.

-
- Webb, C. T., J. A. Hoeting, G. M. Ames, M. I. Pyne, y N. L. Poff. 2010. A structured and dynamic framework to advance traits-based theory and prediction in ecology. *Ecology letters* 13:267-283.
- Weiher, E., y P. A. Keddy. 1995. Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. *Oikos* 74:159-164.
- Werth, S. 2011. Biogeography and phylogeography of lichen fungi and their photobionts. Pp. 191-208 *En* Fontaneto, D., (ed.). *Biogeography of microscopic organisms: Is everything small everywhere?* Cambridge University Press, New York.
- Willig, M. R., D. M. Kaufman, y R. D. Stevens. 2003. Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. *Annual review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34:273-309.
- Willis, K. J., y R. J. Whittaker. 2002. Species diversity–scale matters. *Science* 295:1245-1248.
- Wolf, J. H. D. 1994. Factors controlling the distribution of vascular and non-vascular epiphytes in the northern Andes. *Vegetatio* 112:15-28.
- Yáñez-Ayabaca, A. Os gêneros *Hypotrachyna* e *Everniastrum* (Parmeliaceae, Ascomycota liquenizados) nas províncias de Carchi e Imbabura na região andina do Equador. Universidade Federal do Paraná; 2009. 1 p.
- Yáñez-León, S., S. R. Gradstein, y C. Wegner. 2006. Hepáticas (*Marchantiophyta*) y Antoceros (*Anthocerotophyta*) del Ecuador. Publicaciones del Herbario QCA, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito.

Capítulos / Chapters

Evidence of changes in soil cryptogamic communities in tropical Ecuadorean páramos

Yadira González¹, Gregorio Aragón², Angel Benítez¹, and María Prieto²

¹ Departamento de Ciencias Biológicas, Sección de Ecología y Sistemática, Universidad Técnica Particular de Loja, San Cayetano Alto s/n, Loja, Ecuador.

² Departamento de Biología y Geología, Área de Biodiversidad y Conservación ESCET, Universidad Rey Juan Carlos, Móstoles, E- 28933, Madrid, Spain.

Community Ecology 18(1): 11-20, 2017



ABSTRACT

Altitudinal gradients involve macroclimatic changes that can affect the diversity of several organisms. We tested the effects of the elevation and small-scale variables on the diversity and composition of terricolous communities (lichens and bryophytes) in five páramos in southern Ecuador. The altitudinal range considered (from 2700 to 4000 m asl) is associated with changes in rainfall, temperature and irradiance. At each páramo, forty 40 x 40 cm² sample plots were randomly selected in similar areas of vegetation (grass páramo) and conservation status. The presence/absence and cover of lichens and bryophytes were recorded in 200 sample plots. A total of 90 species (46 lichens and 44 bryophytes) were identified. Our results showed that total species richness, lichen and bryophyte richness, Simpson's inverse and Shannon's index were related with elevation and slope. Nevertheless, the response to elevation was dependent on the organism considered. Thus, meanwhile lichens had their maximum richness at the highest elevation (3930 m asl), bryophytes had a maximum peak at middle elevation (3300 m asl). Species composition also differed significantly among the five páramos, especially in bryophytes. We conclude that differences in the elevation of these páramos and small-scale variables as the slope significantly affect the diversity and composition of terricolous communities.

Keywords: altitude, bryophytes, *Cladoniaceae*, climatic conditions, lichens, plant cover, rainfall, slope.

Nomenclature and identification for lichens: Lumbsch 1989, Goward et al. 1995, Sipman 1997, 2002, Ahti 2000, Brodo et al. 2001, Nash et al. 2002, 2004, Smith et al. 2009, Rivas Plata et al. 2010, Moncada 2012, Lücking et al. 2013, Rincón-Espitia and Mateus 2013.

Nomenclature and identification for bryophytes: Churchill and Linares 1995, Gradstein et al. 2001 and Gradstein and Costa 2003.

Abbreviations: PERMANOVA—Permutational Analysis of Variance.

INTRODUCTION

Understanding the relationship between elevation and species richness has been a general challenge addressed over the past years. In various organisms and geographical areas, main findings point to a decrease in species richness with increasing elevation (Terborgh 1977, Stevens 1992) or a humped-shaped relationship, with a peak in richness at intermediate elevations (Rahbek 1997, Grytnes and Vetaas 2002, Krömer et al. 2005, Brehm et al. 2007, Baniya et al. 2010). Apart from the environmental changes associated with the altitude, biotic, abiotic and historical factors have also been discussed as having a possible impact on species richness along these gradients (Rahbek 1995, Lomolino 2001).

The published studies about species richness and diversity along elevational gradients are strongly biased towards plants and temperate zones (Brehm et al. 2007). In tropical areas altitudinal gradients have been considered in several diversity studies (Terborgh 1977, Sipman 1989, Gradstein et al. 1989, Krömer et al. 2005, Brehm et al. 2007, Jankowski et al. 2013). However, very few are focused exclusively on the study of altitudinal gradients in high Andean páramo ecosystems (Sipman 1989, Keating 1999, Sklenář and Ramsay 2001, Paredes 2006, Sklenář et al. 2010). Páramo ecosystems provides several ecological functions and environmental services such as the regulation of hydrology, protection from erosion, carbon storage and its function as a biological corridor for many species of flora and fauna (Hofstede et al. 2003, Buytaert et al. 2006). Furthermore, páramos host the richest high mountain flora of the world (Smith and Cleef 1988), being considered as a hotspot within a hotspot (Myers et al. 2000) with a high endemism and with the fastest diversification rates of all hotspots (Madriñán et al. 2013). In these páramos, climatic factors, orography, age of the substrate, land use or dispersal have an influence on the diversity patterns (Acosta-Solís 1984, Luteyn 1992, Sklenář et al. 2010).

Terricolous cryptogams are an important fraction of the high diversity of these ecosystems and also play a relevant role in terms of biomass, carbon/nutrient cycling, ecosystem functioning, water-storage and soil cohesion (Pérez 1997, Gradstein and Holz 2005, Rai et al. 2010). However, very few studies have focused on their response to altitude in the Neotropics (Sipman 1989, Van Reenen and Gradstein 1983, Gradstein et al. 1989, Kessler 2000) and even less on páramo ecosystems (Paredes 2006).

Although it has been reported that the diversity of soil lichens and bryophytes is structured along an altitudinal gradient in different geographic regions and ecosystems, there is not a clear pattern of changes in the richness and diversity in relation with the elevation. Thus different responses have been found: increases in richness or cover with altitude, decreases, humped relationships with maximum richness at intermediate altitudes or different responses for bryophytes and lichens separately (Thompson et al. 2005, Bruun et al. 2006, Grytnes et al. 2006, Paredes 2006, Grau et al. 2007, Tusiime et al. 2007, Stehn et al. 2010, Vittoz et al. 2010, Sun et al. 2013, Rai et al. 2015). Differences found in these responses could be related with environmental variables operating at different scales. Thus, local factors as slope, aspect, soil properties (pH, texture, acidity, electrical conductivity), micronutrients, moisture, herb and shrub cover, or land use intensity also have a significant effect on the ground communities (Ponzetti and McCune 2001, Bowker et al. 2005). Additionally it has highlighted the role of biotic interactions structuring these communities, affected by the availability of resources like space, nutrients or water (Maestre et al. 2008, 2009, Bowker et al. 2010). Other factors explaining the different patterns found could be related with different scales of the studies, diverse methodologies used or differences in the studied organisms (Grau et al. 2007).

Altitudinal gradients within the tropics constitute an important tool to improve the knowledge of ecosystem ecology and function, as well as to determine its influence on diversity and species distribution (Malhi et al. 2010). Under this context, the main objective of our study was to ascertain whether elevation influences the diversity and composition of terricolous cryptogamic communities of five páramos in southern Ecuador. Specifically, we aimed to address the following questions: (1) Are richness and composition of lichens and bryophytes structured along an altitudinal gradient? (2) Do lichens and bryophytes respond in the same way to these differences in elevation and the ecological factors associated? (3) Which other factors affect these communities?

MATERIALS AND METHODS

Study site

The study area included five páramos located in Loja (Punzara, Loma del Oro, Cajanuma and Jimbura) and Azuay (El Cajas) provinces (southern Ecuador) (Fig. 1). The selected páramos range between 2700 and 4000 m above sea level (Table 1). Punzara is considered an azonal páramo due to the influence of strong winds. The vegetation is characterized by grasses with some shrubs scattered and small herbs (León-Yáñez 2000). The most important genera of grasses are *Calamagrostis*, *Festuca* and *Stipa* (León-Yáñez 2000). Cajanuma, El Cajas, Jimbura and Loma del Oro correspond to grass páramo (Cueva and Chalán 2010, Hofstede et al. 2002). Main genera dominating in these areas are *Calamagrostis*, *Carex*, *Festuca* and *Paspalum* (León-Yáñez 2000). Cajanuma is the only one covered by montane forest close to the páramo and below 3000 m. In the five sampled localities some other common species were *Loricaria thuyoides* (Lam.) Sch. Bip., *Lycopodium clavatum* L., *L. vestitum* Desv., *Oreobolus* sp. and *Puya* sp.

The climate in the Ecuadorian páramos is generally cold and humid throughout the year, with extremely changing daily temperatures. In the five localities the mean annual temperatures range from 5 °C to 14 °C (Table 1) and annual rainfall between 936 – 1440 mm (Table 1). The soils in southern Ecuador páramo ecosystems are highly variable consisting of Paleozoic metamorphic rocks, except in El Cajas, where the soils are enriched with volcanic ash deposits (Podwojewski and Poulenard 2000).

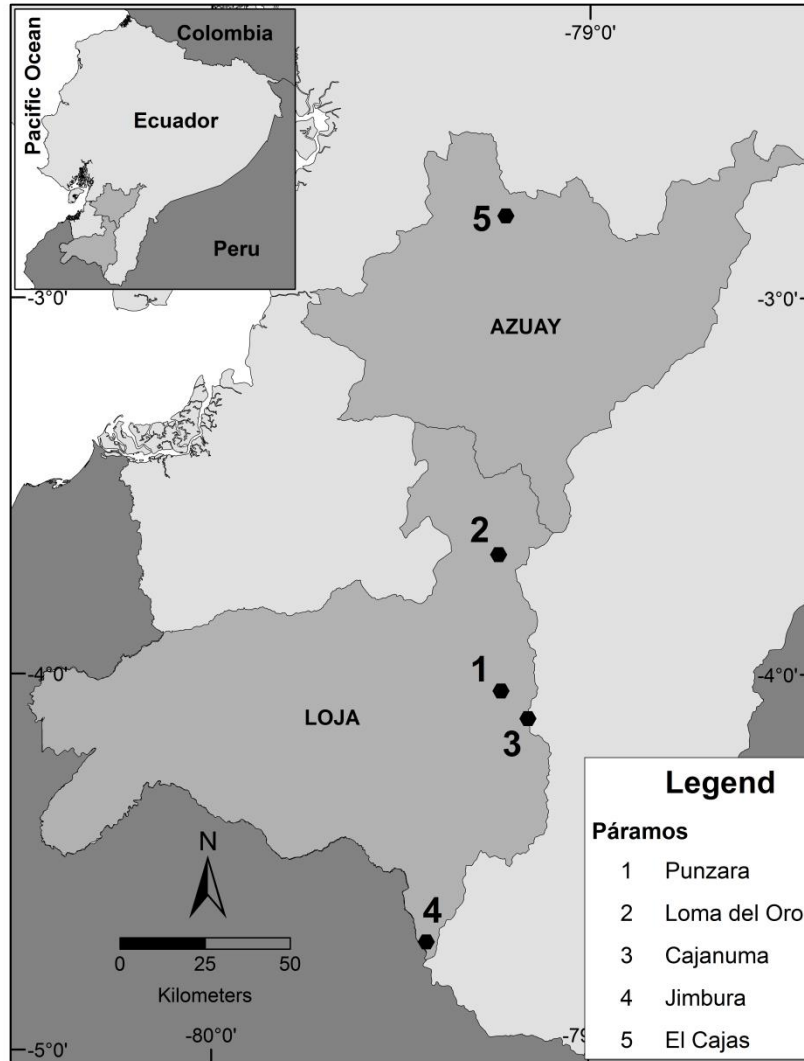


Figure 1. Location of the five studied páramos in Ecuador.

The five studied páramos are similar both in plant composition and conservation status, corresponding to grass páramo of the Ecuadorian southern region with similar floristic composition which differs from the northern Ecuadorian páramos (Valencia et al. 1999, Hofstede et al. 2002).

Table 1. Environmental variables of the five studied páramos.

No.	Zones	Elevation (m asl) (min – max)	Slope (°) mean± S.E.	Aspect (°) mean± S.E.	Annual precipitation (mm)	Average temp. ^a (°C)	Min. temp. ^a (°C)	Max. temp. ^a (°C)
1	Punzara	2770 (2700 – 2900)	33±2.3	0.15±0.11	936	14	9	18
2	Loma del Oro	3245 (3100 – 3300)	25±2.6	-0.11±0.11	1256	10	5	15
3	Cajanuma	3337 (3300 – 3400)	12±1.4	0.06±0.11	1295	10	5	16
4	Jimbura	3450 (3400 – 3500)	17±2	-0.08±0.11	1140	7	2	14
5	Cajas	3930 (3850 – 4000)	22±1.7	-0.03±0.10	1440	5	2	10

^a **Source:** Ministerio del Ambiente, Ecuador, 2010.

Sampling design and data collection

Undisturbed zones were selected within each páramo with the same plant composition and well developed cryptogamic communities (3 ha approximately). Within these zones, forty plots of 40 x 40 cm² were randomly placed, with a minimum distance of 1 m between them to avoid spatial autocorrelation (Maestre et al. 2008).

We estimated the cover values of all terrestrial species of lichens and bryophytes in each sampling unit through visual detection and we collected samples for posterior identification. For lichen nomenclature and identification we used the following literature: Lumbsch 1989, Goward et al. 1995, Sipman 1997, 2002, Ahti 2000, Brodo et al. 2001, Nash et al. 2002, 2004, Smith et al. 2009, Rivas Plata et al. 2010, Moncada 2012, Lücking et al. 2013, Rincón-Espitia and Mateus 2013, and for bryophytes we used Churchill and Linares 1995, Gradstein et al. 2001 and Gradstein and Costa 2003.

Additionally, we measured the cover of vascular plants (%) at plot level and the slope (°) and aspect (compass direction of the slope, cosine transformed) as both are related with microclimatic conditions as irradiance, stability of the substrate, soil temperature or soil moisture

(Garcia-Pichel and Belnap 2001). The macroclimatic variables (annual rainfall, mean annual temperature and monthly mean minimum and maximum temperature) at páramo level were provided by the Ministry of Environment of Ecuador (MAE 2010). We considered the minimum temperature important as a limiting factor because páramo ecosystems reach extreme temperatures at night (León-Yáñez 2000), affecting growth and development of cryptogams (Kappen 2000, Bramley-Alves et al. 2014). Elevation was obtained with a GPS (Garmin GPS).

Data analyses

The community variables analyzed were the Simpson's and Shannon's indices, the Pielou's evenness, the total species richness, the richness of lichens and bryophytes separately and the cover and richness of the lichen family Cladoniaceae (i.e., *Cladia* and *Cladonia*, which were considered together). Cladoniaceae family was analyzed separately because they are very important components of the terricolous communities within páramos and dominate in these habitats (Ahti 1992). Simpson's and Shannon's indices allow to combine species richness and relative abundance into an estimate of diversity when data from multiple sites exist (Gorelick 2006). Simpson's index is determined by the most dominant species and the Shannon's index assumes that the individuals are selected randomly and that all species are represented in the sample (Magurran 2004). Pielou's evenness is calculated as the ratio between the observed diversity and the maximum diversity (Magurran 2004).

To determine the effect of the macroclimatic (elevation, annual rainfall, mean annual temperature, monthly mean minimum and maximum temperature) and the small-scale factors (slope, aspect and plant cover) on the community variables, we used generalized linear models (GLMs). In order to test non-linear relationships we introduced a quadratic term for the elevation. Elevation showed high correlations with annual rainfall, mean annual temperature and monthly mean minimum and maximum temperatures (Pearson's correlation $r^2 > 0.800$, $p < 0.05$ in all cases). Thus, in order to prevent multi-collinearity problems, elevation was the only variable at páramo level included in the model. For total richness, richness of lichens, bryophytes and *Cladoniaceae* we used a Poisson distribution with a "log" link function and for Simpson's inverse, Shannon's index, Pielou's evenness and *Cladoniaceae* cover we used a Gaussian distribution with "identity" link function. Poisson distribution is usually employed to fit count data, and inspection of our data

confirmed that this distribution fitted better than alternative distributions, such as the normal distribution. All statistical analyses were performed in R version 3.1.1

The composition of soil species of the five páramos was compared using the PRIMER multivariate statistical analysis software version 6.1.11 (Anderson et al. 2008). In this analysis, the experimental design included one factor: páramo (five levels) with 40 replicates units per páramo. The cover data (percentage cover per species) were $\log_{10}(x + 1)$ transformed to downplay the influence of abundant taxa. We used the Bray-Curtis distance measure to test whether the five páramos had significantly different composition of cryptogams and we performed a one-factor permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA) on the cover data. For all tests, we allowed 9999 random permutations under the reduced model. Non-metric multidimensional scaling (NMDS) was used to determine the main factors (elevation, slope, aspect and plant cover) influencing total species composition and lichens and bryophytes composition separately. NMDS ordination was performed using 50 random restart. We computed the resemblance matrix using the Bray-Curtis dissimilarity distance. Values of relative species abundance and environmental variables were then fitted onto the first two axes of the NMDS ordination. For these linear fittings squared correlation coefficients (r^2) and empirical p -values (p) were calculated. Variables with $r^2 \geq 0.3$ were considered as correlated. To identify the taxa that contributed most to the similarity and dissimilarity among páramos in the NMDS ordination plot, we used the BVSTEP statistical routine. This routine identifies the smallest subset of species capable of reproducing the differences in community patterns among páramos that were obtained in the NMDS ordination ($\rho = 0.95$, with 100 restarts) (Clarke and Warwick 1998).

RESULTS

We recorded 46 lichens belonging to 16 families and 44 bryophytes belonging to 24 families in the five studied páramos (Appendix 1). The total number of species ranged from 19 in Punzara páramo to 42 in Loma del Oro (Table 2). The number of exclusive taxa ranged from 3 in Jimbura to 14 at the highest elevation (El Cajas) (Table 2, Appendix 1). Lichens dominated in all sampling units, with an average cover between 48% and 63%, while bryophytes cover never exceeded of a 36% (Table 2). The family *Cladoniaceae* was the most predominant and the best represented lichen family with 20 taxa belonging to the two genera *Cladia* (2 species) and *Cladonia* (18 species)

(Appendix 1). Members of the *Cladoniaceae* appeared in 98% of plots, showing an average cover of about 50%. The predominant species were *Cladia aggregata* and *Cladia fuliginosa*, which were presented in 142 and 114 plots, respectively, out of 200 plots in total (Appendix 1).

Table 2. Species richness and exclusive taxa of the five studied páramos.

Páramo	Elevation (m asl)	Total taxa					Exclusive taxa		
		Total number	Bryophyte		Lichen		Total	Bryophyte	Lichen
			Number species	Cover* (%)	Number species	Cover* (%)			
1	2770	19	5	11	14	59	6	1	5
2	3245	42	20	33	22	48	10	3	7
3	3337	39	28	36	11	61	13	11	2
4	3450	31	16	31	15	49	3	2	1
5	3930	39	15	24	24	63	14	3	11

* Average cover for each páramo.

We found significant relationships between the elevation (including the quadratic term) and all community variables, except Pielou's evenness (Fig. 2, Table 3). The slope had a negative and significant effect on the species richness, bryophyte richness, Simpson's inverse, Shannon's index and the *Cladoniaceae* cover (Tables 3 and 4).

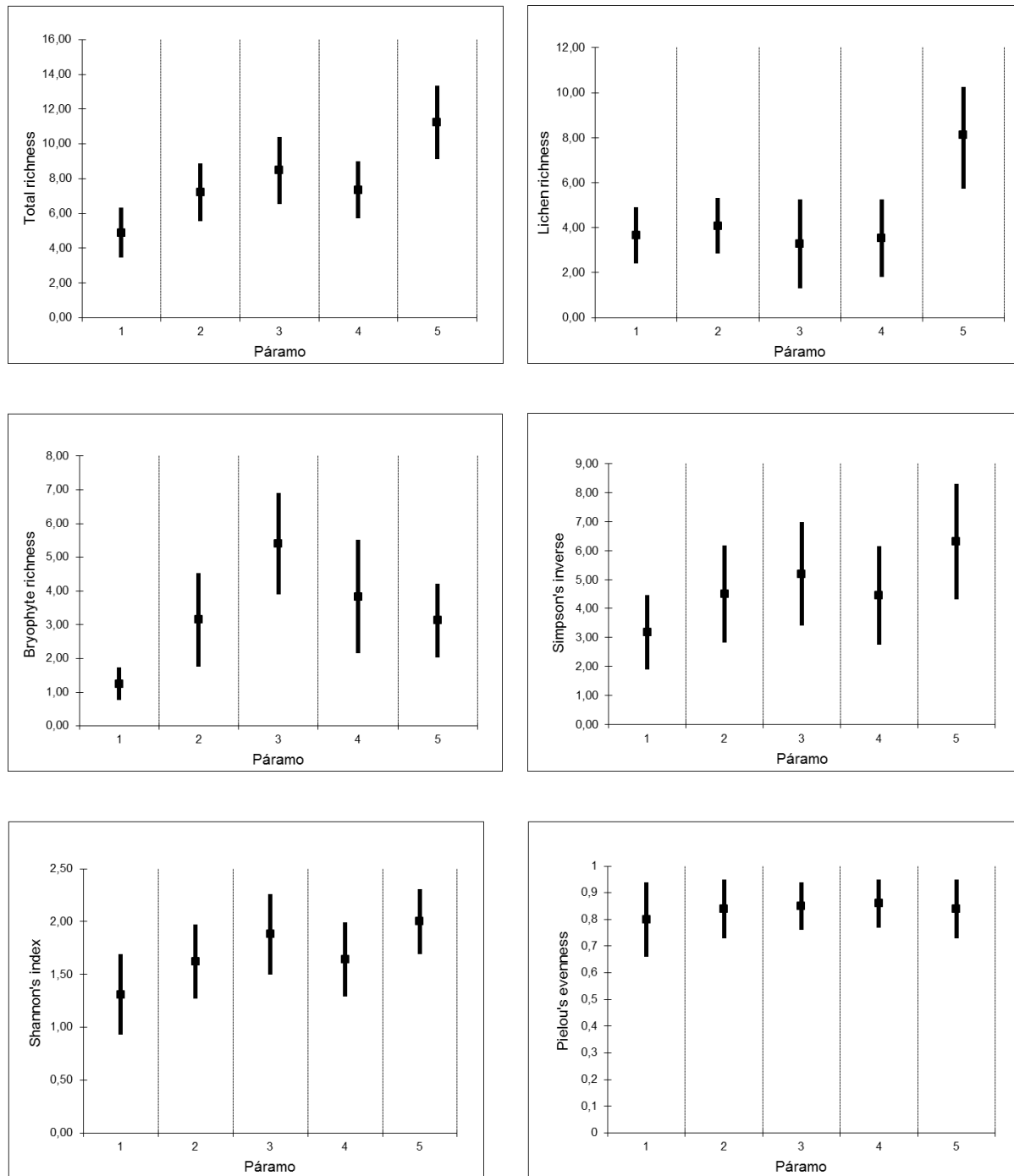


Figure 2. Species richness and diversity patterns in the five studied páramos. Values represent the means (\pm SD) of the 40 plots per páramo.

Table 3. Results of the generalized linear models on the community variables. Coef.: coefficient of the variable in the model, S.E.: standard error.

	Coef. (S.E.)	t-value	p-value
<i>Species richness</i>			
Elevation	0.0044 (0.0012)	3.657	0.0003
Elevation ²	-6.1×10^{-7} (1.8×10^{-7})	-3.454	0.0006
Plant cover	0.0017 (0.0014)	1.199	0.2306
Slope	-0.0056 (0.0020)	-2.777	0.0055
Aspect	0.0293 (0.0376)	0.778	0.4365
<i>Lichen richness</i>			
Elevation	-0.0035 (0.0016)	-2.211	0.0270
Elevation ²	5.4×10^{-7} (2.3×10^{-7})	2.337	0.0194
Plant cover	0.0010 (0.0018)	0.549	0.5828
Slope	-0.0051 (0.0028)	-1.846	0.0649
Aspect	0.0457 (0.0519)	0.882	0.3781
<i>Bryophyte richness</i>			
Elevation	0.0156 (0.0020)	7.707	<0.001
Elevation ²	-2.3×10^{-6} (2.9×10^{-7})	-7.593	<0.001
Plant cover	0.0024 (0.0021)	1.126	0.2603
Slope	-0.0060 (0.0030)	-2.008	0.0447
Aspect	0.0108 (0.0547)	0.196	0.8443
<i>Simpson's inverse</i>			
Elevation	0.0122 (0.0060)	2.042	0.0425
Elevation ²	1.6×10^{-6} (8.8×10^{-7})	-1.833	0.0683

Plant cover	0.0127 (0.0071)	1.793	0.0745
Slope	-0.0267 (0.0101)	-2.638	0.0090
Aspect	0.1157 (0.1984)	0.583	0.5603
<i>Shannon's index</i>			
Elevation	0.0038 (0.0012)	3.186	0.0017
Elevation^2	-5.1 x 10 ⁻⁷ (1.8 x 10 ⁻⁷)	-2.931	0.0038
Plant cover	0.0030 (0.0014)	2.165	0.0316
Slope	-0.0066 (0.0020)	-3.265	0.0013
Aspect	0.0377 (0.0394)	0.957	0.3396
<i>Pielou's evenness</i>			
Elevation	0.0003 (0.0003)	0.883	0.3785
Elevation^2	-4.0 x 10 ⁻⁸ (5.0 x 10 ⁻⁸)	-0.802	0.4235
Plant cover	0.0008 (0.0004)	1.950	0.0526
Slope	-0.0010 (0.0006)	-1.745	0.0825
Aspect	0.0039 (0.0112)	0.348	0.7279

p-values <0.05 are considered significant and marked in bold.

Table 4. Results of the generalized linear mixed models on the Cladoniaceae richness and cover. Coef.: coefficient of the variable in the model. S.E.: standard error.

	Coef. (S.E.)	<i>t</i> -value	<i>p</i> -value
<i>Cladoniaceae richness</i>			
Elevation	0.0003 (0.0003)	1.140	0.2556
Plant cover	0.0042 (0.0052)	0.803	0.4230
Slope	-0.0138 (0.0070)	-1.955	0.0520

Aspect	0.2356 (0.1459)	1.615	0.1080
<i>Cladoniaceae cover</i>			
Elevation	0.0013 (0.0044)	0.289	0.7729
Plant cover	-0.0895 (0.0831)	-1.076	0.2832
Slope	-0.2484 (0.1129)	-2.201	0.0290
Aspect	1.2107 (2.3369)	0.518	0.6050

A significant component of the variation of the species composition was associated with the spatial scale of the páramo (Table 5). NMDS ordination for the total species composition showed that the highest variability was explained by the elevation (Axis 1= -0.36; Axis 2=+0.93; $r^2=0.38$; $p= 0.000999$). This variable was weakly correlated with lichen (Axis 1= -0.99; Axis 2=-0.03; $r^2=0.08$; $p= 0.000999$) and bryophyte composition (Axis 1= -0.24; Axis 2=-0.97; $r^2=0.21$; $p= 0.000999$) (Fig. 3). The NMDS ordination showed a clear separation between páramos for total and bryophyte composition (Fig. 3A, C). Although significant, the correlations were weak ($r^2<0.15$) for the remaining variables (slope, aspect and plant cover). Ninety-five percent of the variation in the NMDS ordination was explained by ten taxa. Of the ten species identified by the BVSTEP routine six were bryophytes (*Breutelia tomentosa*, *Campylopus richardii*, *Leptodontium* sp., *Polytrichum juniperidium*, *Rhacocarpus purpurascens* and *Racomitrium lanuginosum*) and four were lichens (*Cladia aggregata*, *C. fuliginosa*, *Cladonia arbuscula* subsp. *boliviana* and *C. calycantha*). When these species were excluded, the next-best model contained 22 species, which explained 90% of the observed pattern.

Table 5. Results of one-factor PERMANOVA analysis by páramo ecosystem. Values for the total composition, lichen composition and bryophyte composition. Degrees of freedom (df); mean sum of squares (MS); F value by permutation (Pseudo-F); significance level (*P*); coefficient of variation (CV).

Source	Df	MS	Pseudo- <i>F</i>	<i>P</i>	CV (%)
Total					
Páramo	4	50453	23.738	0.0001	34.759
Residual	195	2125.4			46.102
Lichens					
Páramo	4	30863	12.868	0.0001	26.676
Residual	195	2398.4			48.974
Bryophytes					
Páramo	4	84177	44.917	0.0001	45.36
Residual	195	1874			43.29

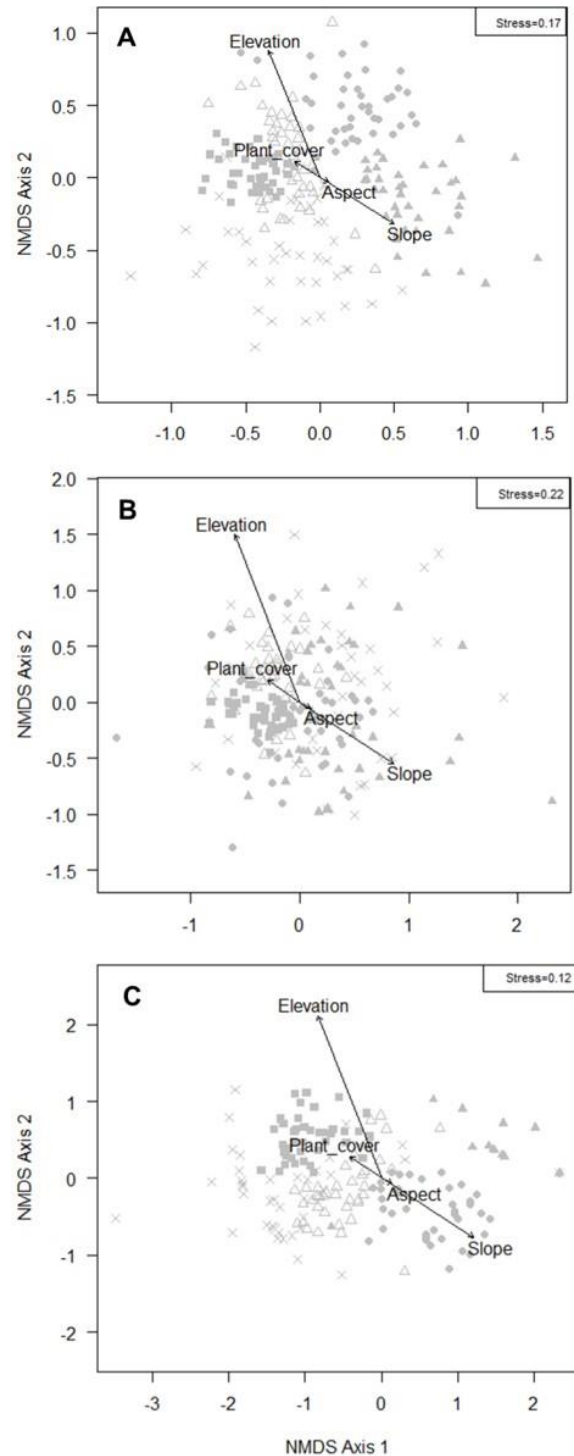


Figure 3. Non-metric multidimensional scaling analysis for species composition of sampled units (plots) in the five studied páramos: Punzara (▲), Loma del Oro (x), Cajanuma (■), Jimbura (△) and El Cajas (●). (A) Total species composition; (B) lichen composition; (C) bryophyte composition.

DISCUSSION

In this study we found evidence of changes in the richness, diversity and composition of soil cryptogamic communities, comparing for the first time páramo ecosystems (grass páramo) situated at different altitudes.

Main changes are related with elevation and slope. However, when we consider lichens and bryophytes separately, we found different and contrasting patterns with elevation. Meanwhile lichen richness is maximum at the highest elevation, bryophyte richness showed a hump-shaped relationship. Several authors found similar patterns with a higher richness of lichens at elevations above 3000 m (Sipman 1989, Paredes 2006, Baniya et al. 2010) and the highest diversity at middle elevations for bryophytes (Grau et al. 2007, Sun et al. 2013), although these studies included different ecosystems at different altitudes.

As the studied páramos are similar in plant composition and disturbance level, differences in altitude might rather reflect a gradient in precipitation, temperature and irradiance, with a trend showing an increase of precipitation and irradiance (Kessler 2002), and a decrease in mean annual temperature with altitude. Thus, differences observed in the patterns for different groups along the same gradient may be attributed to different physiological responses to the changing environmental conditions (Bhattarai and Vetaas 2003, Ah-Peng et al. 2012). Although bryophyte richness usually increases with humidity (Sun et al. 2013), the highest species richness was not found in the páramo with the highest rainfall, but instead at middle altitudes, with less rainfall. In general terms, with increasing altitude, the substrate tends to dry faster by the more intense solar radiation meanwhile in the lower elevation, a similar pattern occurs with the raise in temperature (Vittoz et al. 2010), increasing the evapotranspiration and making the air drier. Thus, dessication and air temperature may be affecting species of bryophytes that only survive in more favorable sites situated at middle elevations (Walker et al. 2006, Vittoz et al. 2010, Sun et al. 2013). The highest bryophyte richness found in Cajanuma páramo (at middle elevation) was also associated with an increase of the number of exclusive species (11 exclusive species). This highest richness could also be related with the proximity of montane forests that can serve as a source of species to colonize the nearby páramo.

By other hand, lichen richness was maximum at the highest elevation, with more precipitation, less average temperature and higher inputs of solar radiation (Kessler 2002). Certain

lichens show preferences for high light levels, adjusting their physiology to high light intensities by increasing thallus thickness or the concentration of protective pigments (Gauslaa and Solhaug 2001, Kranner et al. 2008). Moreover, lichens possess several mechanisms assuring cell functioning at low temperatures (Barták et al. 2007). The increase in lichen richness at higher altitudes has been previously found in Paredes (2006) in páramos but different patterns have also been found including broader altitudinal ranges and different ecosystems (Baniya et al. 2010, Vittoz et al. 2010, Rai et al. 2015). Although the lichen family Cladoniaceae is an important component of the páramo communities, we did not find the same altitudinal pattern as in the total lichen richness. Soto-Medina (2013) found two peaks in the Cladoniaceae at 0–1000 m and 2000–3000 m; however, these results are not fully comparable since the altitude considered and the geographic range was much greater.

Another significant variable structuring these communities at all levels (total species, bryophytes, lichens and Cladoniaceae richness and diversity) is the slope, showing an inverse relationship. Slope is related with the stability of the substrate, radiation levels, soil temperature and soil moisture (Garcia-Pichel and Belnap 2001). Thus, microclimatic conditions related with the slope are affecting richness and composition of terricolous communities, a fact that has been demonstrated for bryophytes and lichens separately (Hauck et al. 2007, Mandl et al. 2009).

The composition of terricolous communities in ecuadorian páramos is also correlated with the elevation, with a stronger pattern in the bryophytes, evidencing the influence of environmental variables related to differences in elevation (temperature, solar irradiation, humidity, rainfall) on the structure of these communities as the small scale variables at the páramo level as slope or plant cover. Although other studies (e.g. Sipman 1989) found a different floristic zonation with altitude, they compared different ecosystems (e.g. superpáramo, páramo, montane forest...) and different substrates (trees, soils, rocks), contrary to this study in which we found floristic differences comparing the same type of habitat (grass páramo) and substrate (soils).

We therefore conclude that elevation and slope are important factors affecting the diversity and composition of terricolous communities of tropical páramos, probably related with changes in rainfall, humidity, temperature and irradiance. Patterns of response to elevations were different in lichens and bryophytes. The maximum lichen richness was found at the highest elevation. For bryophytes, a humped relationship between the amount of species and elevations below 4000 m

asl was found, probably linked to the less hospitable climate at higher and lower altitudes or the proximity of more suitable areas serving as a source of species. Many factors such as temperature, rainfall, radiation, soil conditions and human disturbance should be assessed along elevational gradients in páramo ecosystems to gain better understanding of diversity and composition of lichens and bryophytes in these ecosystems.

ACKNOWLEDGMENTS: Financial support for this study was received from the Universidad Técnica Particular de Loja (UTPL) and a scholarship to the first author provided by Secretaría Nacional de Educación Superior, Ciencia, Tecnología e Innovación (SENESCYT) of Ecuador. We also thank A. R. Burgaz for helping in species identification and M. de la Cruz for comments in the manuscript and help with analyses.

REFERENCES

- Acosta-Solís, M. 1984. *Los páramos andinos del Ecuador*. Publicaciones científicas MAS, Quito.
- Ah-Peng, C., N. Wilding, J. Kluge, B. Descamps-Julien, J. Bardat, M. Chuah-Petiot, D. Strasberg and T.A.J. Hedderson. 2012. Bryophyte diversity and range size distribution along two altitudinal gradients: continent vs. island. *Acta Oecol.* 42: 58-65.
- Ahti, T. 1992. Biogeographic aspects of *Cladoniaceae* in the páramos. In: H. Balslev and J.L. Luteyn (eds.), *Páramo: an Andean ecosystem under human influence*. Academic Press, London. pp. 111-117.
- Ahti, T. 2000. *Cladoniaceae. Flora Neotropica Monograph No. 78*. New York Botanical Garden Press, New York.
- Anderson, M.J., R.N. Gorley and K.R. Clarke. 2008. *PERMANOVA+ for PRIMER: guide to software and statistical methods*. PRIMER-E, Plymouth, United Kingdom.
- Baniya, C.B., T. Solhøy, Y. Gauslaa and M.W. Palmer. 2010. The elevation gradient of lichen species in Nepal. *Lichenologist* 42: 83-96.
- Barták, M., P. Váczi, J. Hájek and J. Smykla. 2007. Low-temperature limitation of primary photosynthetic processes in Antarctic lichens *Umbilicaria antarctica* and *Xanthoria elegans*. *Polar Biol.* 31: 47-51.
- Bhattarai, K.R. and O.R. Vetaas. 2003. Variation in plant species richness of different life forms along a subtropical elevation gradient in the Himalayas, east Nepal. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 12: 327-340.
- Bowker, M.A., J. Belnap, D.W. Davidson and S.L. Phillips. 2005. Evidence for micronutrient limitation of biological soil crusts: importance to arid-lands restoration. *Ecol. Appl.* 15: 1941-1951.
- Bowker, M.A., S. Soliveres and F.T. Maestre. 2010. Competition increases with abiotic stress and regulates the diversity of biological soil crusts. *J. Ecol.* 98: 551-560.

- Bramley-Alves, J., D.H. King, S.A. Robinson and R.E. Miller. 2014. Dominating the Antarctic environment: Bryophytes in a time of change. In: D.T. Hanson and S.K. Rice (eds.), *Photosynthesis in bryophytes and early land plants*. Springer, Netherlands. pp. 309-324.
- Brehm, G., R.K. Colwell and J. Kluge. 2007. The role of environment and mid-domain effect on moth species richness along a tropical elevational gradient. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 16: 205-219.
- Brodo, I., S. Duran and S. Sharnoff. 2001. *Lichens of North America*. Yale University Press, London.
- Bruun, H.H., J. Moen, R. Virtanen, J-A Grytnes, L. Oksanen and A. Angerbjörn. 2006. Effects of altitude and topography on species richness of vascular plants, bryophytes and lichens in alpine communities. *J. Veg. Sci.* 17: 37-46.
- Buytaert, W., V. Iñiguez, R. Celleri, D. De Bièvre, G. Wyseure and J. Deckers. 2006. Analysis of the water balance of small páramo catchments in south Ecuador. In: J. Krecek and M. Haigh (eds.), *Environmental role of wetlands in headwaters*. Springer, Netherlands. pp. 271-281.
- Churchill, S.P. and E. Linares. 1995. *Prodromus Bryologiae Novo-Granatensis. Introducción a la Flora de Musgos de Colombia*. Biblioteca José Jerónimo Triana, Santafé de Bogotá.
- Clarke, K.R. and R.M. Warwick. 1998. Quantifying structural redundancy in ecological communities. *Oecologia* 113: 278-289.
- Cueva, J. and L. Chalán. 2010. *Cobertura vegetal y uso actual del suelo de la provincia de Loja*. Informe Técnico. Departamento de Ciencias de la Información Geográfica de Naturaleza and Cultura internacional. Gráficas Amazonas, Loja.
- García-Pichel, F. and J. Belnap. 2001. Small-scale environments and distribution of biological soil crusts. In: J. Belnap and O.L. Lange (eds.), *Biological soil crusts: structure, function, and management*. Springer-Verlag, Berlin. pp. 193-201.
- Gauslaa, Y. and K.A. Solhaug. 2001. Fungal melanins as a sun screen for symbiotic green algae in the lichen *Lobaria pulmonaria*. *Oecologia* 126: 462-471.

-
- Gorelick, R. 2006. Combining richness and abundance into a single diversity index using matrix analogues of Shannon's and Simpson's indices. *Ecography* 29: 525-530.
- Goward, T., B. Goffinet and O. Vitikainen. 1995. Synopsis of the genus *Peltigera* (lichenized Ascomycetes) in British Columbia, with a key to the North American species. *Can. J. Bot.* 73: 91-111.
- Gradstein, S.R., G.B.A. Van Reenen and D. Griffin III. 1989. Species richness and origin of the bryophyte flora of the Colombian Andes. *Acta Bot. Neerl.* 38: 439-448.
- Gradstein, S.R., S.P. Churchill and N. Salazar. 2001. *Guide to the Bryophytes of tropical America*. Memoirs of the New York Botanical Garden. Vol. 86. New York Botanical Garden Press, New York.
- Gradstein, S.R. and D.P. Costa. 2003. *The Hepaticae and Anthocerotae of Brazil*. Memoirs of the New York Botanical Garden. Vol. 87. New York Botanical Garden Press, New York.
- Gradstein, S.R. and I. Holz. 2005. Briófitas de los páramos de Costa Rica. In: M. Kappelle, and S.P. Horn (eds.), *Páramos de Costa Rica*. Editorial INBio, Costa Rica. pp. 361-374.
- Grau, O., J.A. Grytnes and H.J.B Birks. 2007. A comparison of altitudinal species richness patterns of bryophytes with other plant groups in Nepal, Central Himalaya. *J. Biogeogr.* 34: 1907-1915.
- Grytnes, J.A. and O.R. Vetaas. 2002. Species richness and altitude: a comparison between null models and interpolated plant species richness along the Himalayan altitudinal gradient, Nepal. *Am. Nat.* 159: 294-304.
- Grytnes, J.A., E. Heegaard and P.G. Ihlen. 2006. Species richness of vascular plants, bryophytes, and lichens along an altitudinal gradient in western Norway. *Acta Oecol.* 29: 241-246.
- Hauck, M., C. Dulamsuren and M. Mühlenberg. 2007. Lichen diversity on steppe slopes in the northern Mongolian mountain taiga and its dependence on microclimate. *Flora* 202: 530-546.
- Hofstede, R., R. Coppus, P. Mena Vásquez, P. Segarra, J. Wolf and J. Sevink. 2002. El estado de conservación de los páramos de pajonal en el Ecuador. *Ecotropicos* 15: 3-18.
- Hofstede, R., P. Segarra and P. Mena Vásquez. 2003. *Los Páramos del Mundo*. Global Peatland Initiative/NC-IUCN/EcoCiencia, Quito.

- Jankowski, J.E., C.L. Merkord, W. Farfan Rios, K. García Cabrera, N. Salinas Revilla and M.R. Silman. 2013. The relationship of tropical bird communities to tree species composition and vegetation structure along an Andean elevational gradient. *J. Biogeogr.* 40: 950-962.
- Kappen, L. 2000. Some aspects of the great success of lichens in Antarctica. *Antarct. Sci.* 12: 314-324.
- Keating, P. 1999. Changes in páramo vegetation along an elevation gradient in southern Ecuador. *J. Torrey Bot. Soc.* 126: 159-175.
- Kessler, M. 2000. Altitudinal zonation of Andean cryptogam communities. *J. Biogeogr.* 27: 275-282.
- Kessler, M. 2002. The elevational gradient of Andean plant endemism: varying influences of taxon-specific traits and topography at different taxonomic levels. *J. Biogeogr.* 29: 1159-1165.
- Krömer, T., M. Kessler, S.R. Gradstein and A. Acebey. 2005. Diversity patterns of vascular epiphytes along an elevational gradient in the Andes. *J. Biogeogr.* 32: 1799-1809.
- Kranner, I., R. Beckett, A. Hochman and T.H. Nash III. 2008. Desiccation-Tolerance in Lichens: A Review. *Bryologist* 111: 576-593
- León-Yáñez, S. 2000. La Flora de los páramos ecuatorianos. In: C. Josse, P. Mena Vásconez and G. Medina (eds.), *La Biodiversidad de los Páramos*. Serie Páramo 7. GTP/ Abya Yala, Quito. pp. 6-23.
- Lomolino, M.V. 2001. Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 10: 3-13.
- Lücking, R., M. Dal-Forno, J.D. Lawrey, F. Bungartz, M.E. Holgado, J.E. Hernández, M. Marcelli, B. Moncada, E.A. Morales, M.P. Nelsen, E. Paz, L. Salcedo, A.A. Spielmann, K. Wilk, S. Will-Wolf and A. Yáñez Ayabaca. 2013. Ten new species of lichenized Basidiomycota in the genera *Dictyonema* and *Cora* (Agaricales: Hygrophoraceae), with a key to all accepted genera and species in the *Dictyonema* clade. *Phytotaxa* 139: 1-38.
- Lumbsch, H.T. 1989. Die holarktischen Vertreter der Flechtengattung *Diploschistes* (Thelotre mataceae). *J. Hattori Bot. Lab.* 66: 133-196.

- Luteyn, J.L. 1992. Páramos: why study them? In: H. Balslev and J.L. Luteyn (eds.), *Páramo, an Andean ecosystem under human influence*. Academic. Press, Londres. pp. 1-14.
- Madriñán, S., A.J. Cortés and J.E. Richardson. 2013. Páramo is the world's fastest evolving and coolest biodiversity hotspot. *Front. Genet.* 4: 1-7.
- Maestre, F.T., C. Escolar, I. Martínez and A. Escudero. 2008. Are soil lichen communities structured by biotic interactions? A null model analysis. *J. Veg. Sci.* 19: 261-266.
- Maestre, F.T., I. Martínez, C. Escolar and A. Escudero. 2009. On the relationship between abiotic stress and co-occurrence patterns: an assessment at the community level using soil lichen communities and multiple stress gradients. *Oikos* 118: 1015-1022.
- Magurran, A. 2004. *Measuring biological diversity*. Backwell Publishing. Oxford.
- Malhi, Y., M. Silman, N. Salinas, M. Bush, P. Meir and S. Saatchi. 2010. Introduction: elevation gradients in the tropics: laboratories for ecosystem ecology and global change research. *Glob. Chang. Biol.* 16: 3171-3175.
- Mandl, N.A., M. Kessler and S.R. Gradstein. 2009. Effects of environmental heterogeneity on species diversity and composition of terrestrial bryophyte assemblages in tropical montane forests of southern Ecuador. *Plant Ecol. Divers.* 2: 313-321.
- Ministerio del Ambiente Ecuador. 2010. *Representación cartográfica de los Ecosistemas del Ecuador Continental*. Informe técnico. Quito.
- Moncada, B. 2012. *El género Sticta (Schreb.) Ach. en Colombia: taxonomía, ecogeografía e importancia (Doctoral dissertation)*. Universidad Nacional de Colombia.
- Myers, N., R.A. Mittermeier, C.G. Mittermeier, G.A.B. da Fonseca and J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- Nash III, T.H., B.D. Ryan, P. Diederich, C. Gries and F. Bungartz. 2002. *Lichen Flora of the Greater Sonoran Desert Region*. Vol. I. Thomson-Shore, Inc., Dexter, Michigan.
- Nash III, T.H., B.D. Ryan, P. Diederich, C. Gries and F. Bungartz. 2004. *Lichen Flora of the Greater Sonoran Desert Region*. Vol. II. Thomson-Shore, Inc., Dexter, Michigan.

- Paredes, T. 2006. Macrolichens of the Ecological Reserve Páramo El Angel and the Guandera Biological Station. *Lyonia* 9: 67-73.
- Pérez, F.L. 1997. Microbiotic crusts in the high equatorial Andes, and their influence on paramo soils. *Catena* 31: 173-198.
- Podwojewski, P. and J. Poulenard. 2000. Los suelos de los páramos del Ecuador. In: P. Mena Vásconez, C. Josse and G. Medina (eds.), *Los Suelos del Páramo*. Serie Páramo 5. GTP/ Abya Yala, Quito. pp. 7-26.
- Ponzetti, J.M. and B.P. McCune 2001. Biotic soil crusts of Oregon's shrub steppe: community composition in relation to soil chemistry, climate, and livestock activity. *Bryologist* 104: 212-225.
- Rahbek, C. 1995. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography* 18: 200-205.
- Rahbek, C. 1997. The relationship among area, elevation, and regional species richness in neotropical birds. *Am. Nat.* 149: 875-902.
- Rai, H., P. Nag, D.K. Upreti and R.K. Gupta. 2010. Climate warming studies in alpine habitats of Indian Himalaya, using lichen based passive temperature-enhancing system. *Nat. Sci.* 8: 104-106.
- Rai, H., R. Khare, C.B. Baniya, D.K Upreti and R.K. Gupta. 2015. Elevational gradients of terricolous lichen species richness in the Western Himalaya. *Biodivers. Conserv.* 24: 1155-1174.
- Rincón-Espitia, A. and N. Mateus. 2013. Morphological and anatomical characterization of the genus *Stereocaulon* Hoffmann (Lichenized Ascomycetes) in Colombia. *Caldasia* 35: 241-260.
- Rivas Plata, E., R. Lücking, H.J.M. Sipman, A. Mangold, K. Kalb and T. Lumbsch. 2010. A world-wide key to the thelotremoid *Graphidaceae*, excluding the *Ocellularia-Myriotrema-Stegobolus* clade. *Lichenologist* 42: 139-185.

- Sipman, H.J.M. 1989. Lichen zonation in the Parque Los Nevados transect. In: T. van der Hammen, S. Díaz-Piedrahita and V.J. Alvarez (eds.), *Studies on tropical andean ecosystems*. 3. Cramer, Berlin. pp. 461-483.
- Sipman, H.J.M. 1997. *Key to lichens with podetia (incl. pseudopodetia) (genera Baeomyces, Cladia, Cladina, Cladonia, Dibaeis, Phyllobaeis) for the highlands of Ecuador (above 2500 m) with chemical guide to the Cladina and Cladonia species*. (On line). Botanic Garden and Botanical Museum Berlin-Dahlem. Free University of Berlin. <http://www.bgbm.org/sipman/keys/Ecuclad.htm>
- Sipman, H.J.M. 2002. *Key to the Stereocaulon species in the Neotropics* (On line). Botanic Garden and Botanical Museum Berlin-Dahlem. Free University of Berlin. <http://www.bgbm.org/sipman/keys/Neostereo.htm>
- Sklenář, P. and P. Ramsay. 2001. Diversity of zonal páramo plant communities in Ecuador. *Divers. Distrib.* 7: 113-124.
- Sklenář, P., P. Kovár, Z. Palice, D. Stancik and Z. Soldán. 2010. Primary succession of high-altitude Andean vegetation on lahars of Volcán Cotopaxi, Ecuador. *Phytocoenologia* 40: 15-28.
- Smith, J.M.B. and A.M. Cleef. 1988. Composition and origins of the world's tropicalpine floras. *J. Biogeogr.* 15: 631-645.
- Smith, C.W., A. Aptroot, B.J. Coppins, A. Fletcher, O.L. Gilbert, P.W. James and P.A. Wolseley. 2009. *The Lichens of Great Britain and Ireland*. Natural History Museum Publications, London.
- Soto-Medina, E.A. 2013. Patterns of species richness of family Cladoniaceae in the Neotropics. *Cryptogamie Mycol.* 34: 137-148.
- Stehn, S.E., C.R. Webster, J.M. Glime and M.A. Jenkins. 2010. Elevational gradients of bryophyte diversity, life forms, and community assemblage in the southern Appalachian Mountains. *Can. J. For. Res.* 40: 2164-2174.
- Stevens, G.C. 1992. The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *Am. Nat.* 140: 893-911.

- Sun, S-Q., Y-H. Wu, G-X. Wang, J. Zhou, D. Yu, H-J. Bing and J. Luo. 2013. Bryophyte Species Richness and Composition along an Altitudinal Gradient in Gongga Mountain, China. *PLoS ONE* 8: e58131.
- Terborgh, J. 1977. Bird species diversity on an Andean elevational gradient. *Ecology* 58: 1007-1019.
- Thompson, D.B., L.R. Walker, F.H. Landau and L.R. Stark. 2005. The influence of elevation, shrub species, and biological soil crust on fertile islands in the Mojave Desert, USA. *J. Arid Environ.* 61: 609-629.
- Tusiime, F.M., S.M. Byarujali and J.W. Bates. 2007. Diversity and distribution of bryophytes in three forest types of Bwindi Impenetrable National Park, Uganda. *Afr. J. Ecol.* 45: 79-87.
- Valencia, R., C. Cerón, W. Palacios and R. Sierra. 1999. Las formaciones naturales de la Sierra del Ecuador. In: R. Sierra (ed.), *Propuesta preliminar de un sistema de clasificación de vegetación para el Ecuador continental*. Proyecto INEFAN/GEF-BIRF y EcoCiencia, Quito. pp. 79-114.
- Van Reenen, G.B.A. and S.R. Gradstein. 1983. Studies on Colombian cryptogams XX. A transect analysis of the bryophyte vegetation along an altitudinal gradient on the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Acta Bot. Neerl.* 32: 163-175.
- Vittoz, P., M. Camenisch, R. Mayor, L. Miserere, M. Vust and J-P. Theurillat. 2010. Subalpine-nival gradient of species richness for vascular plants, bryophytes and lichens in the Swiss Inner Alps. *Bot. Helv.* 120: 139-149.
- Walker, M.D., C.H. Wahren, R.D. Hollister, G.H.R. Henry, L.E. Ahlquist, J.M. Alatalo, M.S. Bret-Harte, M.P. Calef, T.V. Callaghan, A.B. Carroll, H.E. Epstein, I.S. Jónsdóttir, J.A. Klein, B. Magnússon, U. Molau, S.F. Oberbauer, S.P. Rewa, C.H. Robinson, G.R. Shaver, K.N. Suding, C.C. Thompson, A. Tolvanen, Ø. Totland, P.L. Turner, C.E. Tweedle, P.J. Webber and P.A. Wookey. 2006. Plant community responses to experimental warming across the tundra biome. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 103: 1342-1346.

Appendix 1. Number of sampling units and mean cover on which each species appear in each of the five páramos. 1: Punzara, 2: Loma del Oro, 3: Cajanuma, 4: Jimbura, 5: El Cajas.

Páramo species	N° sampling units					Mean cover				
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
LICHENS										
<i>Acarospora</i> sp. Acarosporaceae	3	0	0	0	0	0,375	0	0	0	0
<i>Alectoria ochroleuca</i> (Hoffm.) A. Massal. Parmeliaceae	0	0	0	2	8	0	0	0	0,375	2,375
<i>Arthrorhaphis alpina</i> (Schaer.) R. Sant Arthrorhaphidaceae	5	8	0	0	0	0,8	0,75	0	0	0
<i>Bryoria nitidula</i> (Th.Fr.) Brodo and D. Hawksw. Parmeliaceae	0	0	0	0	5	0	0	0	0	1,625
<i>Bunodophoron melanocarpum</i> (Sw.) Wedin Sphaerophoraceae	0	0	4	0	0	0	0	2,525	0	0
<i>Cetraria</i> sp. Parmeliaceae	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0,825
<i>Cladia aggregata</i> (Sw.) Nyl. Cladoniaceae	25	16	40	33	28	5,950	4,125	14,5	12,65	9,775
<i>Cladia fuliginosa</i> Filson Cladoniaceae	21	21	26	14	32	10,55	9,3	9	4,725	15,5
<i>Cladonia aleuropoda</i> Vain. Cladoniaceae	18	0	0	0	0	5,025	0	0	0	0
<i>Cladonia andesita</i> Vain. Cladoniaceae	0	4	0	0	15	0	1,275	0	0	3,1
<i>Cladonia arbuscula</i> subsp. <i>arbuscula</i> (Wallr.) Flot. Cladoniaceae	0	0	0	9	11	0	0	0	5,075	3
<i>Cladonia arbuscula</i> subsp. <i>boliviana</i> (Ahti) Ahti and DePriest Cladoniaceae	13	7	19	22	29	3,125	3,375	6,675	9,525	13,55
<i>Cladonia calycantha</i> Delise ex Nyl. Cladoniaceae	0	15	37	24	8	0	5,2	14,03	6,45	2,05
<i>Cladonia coccifera</i> (L.) Willd. Cladoniaceae	7	12	0	2	9	0,9	1,75	0	0,15	1,1
<i>Cladonia confusa</i> f. <i>bicolor</i> (Müll. Arg.) Ahti and DePriest Cladoniaceae	13	6	0	20	0	5,225	1,55	0	7,65	0
<i>Cladonia corniculata</i> Ahti and Kashiw. Cladoniaceae	0	4	13	0	0	0	0,375	2,55	0	0

Páramo species	Nº sampling units					Mean cover				
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
<i>Cladonia crispata</i> (Ach.) Flot. Cladoniaceae	5	0	0	0	0	1,375	0	0	0	0
<i>Cladonia didyma</i> (Fée) Vain. Cladoniaceae	0	3	0	0	0	0	0,45	0	0	0
<i>Cladonia leprocephala</i> Ahti and S. Stenroos Cladoniaceae	0	0	0	0	8	0	0	0	0	1,15
<i>Cladonia lopezii</i> S. Stenroos Cladoniaceae	11	11	0	0	4	1,8	3,375	0	0	0,65
<i>Cladonia macilenta</i> Hoffm. Cladoniaceae	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0,25
<i>Cladonia melanopoda</i> Ahti Cladoniaceae	0	6	0	0	0	0	1,05	0	0	0
<i>Cladonia aff. portentosa</i> (Dufour) Coem. Cladoniaceae	0	9	0	0	0	0	4,125	0	0	0
<i>Cladonia rangiferina</i> subsp. <i>abbayesii</i> (Ahti) Ahti and DePriest Cladoniaceae	0	0	0	0	15	0	0	0	0	5
<i>Cladonia squamosa</i> (Scop.) Hoffm. Cladoniaceae	3	3	1	0	0	0,35	0,275	0,2	0	0
<i>Cladonia subreticulata</i> Ahti Cladoniaceae	0	3	0	0	0	0	0,75	0	0	0
<i>Collema</i> sp. Collemataceae	13	0	0	0	0	7,5	0	0	0	0
<i>Cora ciferri</i> (Thomas.) Lücking, Grall and Thüs Hygrophoraceae	9	0	0	3	10	4,075	0	0	0,95	2,5
<i>Cora reticulifera</i> Vain. Hygrophoraceae	0	10	0	0	0	0	3,875	0	0	0
<i>Cora pavonia</i> (Sw.) Fr. Hygrophoraceae	0	0	13	0	0	0	0	4,525	0	0
<i>Dibaeis columbiana</i> (Vain.) Kalb and Gierl lcmadophilaceae	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0
<i>Diploschistes cinereo-caesius</i> (Sw.) Vain. Graphidaceae	0	1	0	0	0	0	0,5	0	0	0
<i>Diploschistes diacapsis</i> (Ach.) Lumbsch Graphidaceae	0	3	0	1	1	0	1,075	0	0,25	0,2
<i>Diploschistes hypoleucus</i> Zahlbr. Graphidaceae	5	0	0	0	0	2,25	0	0	0	0

Páramo species	Nº sampling units					Mean cover				
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
<i>Hypotrachyna cirrhata</i> (Fr.) Divakar, Crespo, Sipman, Elix and Lumbsch Parmeliaceae	0	0	1	1	1	0	0	0,5	0,5	0,1
<i>Leptogium corticola</i> (Taylor) Tuck. Collembataceae	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0,875
<i>Normandina pulchella</i> (Borrer) Nyl. Verrucariaceae	0	1	0	1	0	0	0,125	0	0,125	0
<i>Peltigera andensis</i> Vitik. Peltigeraceae	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0,125
<i>Phyllobaeis imbricata</i> (Hook.) Kalb and Gierl Baeomycetaceae	0	2	7	0	0	0	0,325	1,7	0	0
<i>Stereocaulon obesum</i> Th. Fr. Stereocaulaceae	0	1	0	0	0	0	0,625	0	0	0
<i>Stereocaulon ramulosum</i> Raeusch. Stereocaulaceae	0	0	0	0	5	0	0	0	0	1,075
<i>Stereocaulon tomentosum</i> Th. Fr. Stereocaulaceae	0	0	0	0	7	0	0	0	0	2,5
<i>Sticta orizabana</i> Nyl. Lobariaceae	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0,35
<i>Teloschistes</i> sp. Teloschistaceae	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0,25
<i>Thamnotia vermicularis</i> (Sw.) Schaer lcmadophilaceae	0	0	14	2	13	0	0	5,45	0,25	2,875
<i>Trapeliopsis</i> sp. Agyriaceae	0	1	0	1	0	0	1,25	0	0,2	0
BRYOPHYTES										
<i>Anastrophyllum auritum</i> (Lehm.) Stephani Anastrophyllaceae	0	1	17	0	0	0	0,05	1,175	0	0
<i>Anastrophyllum piligerum</i> (Reinw. and Blume and Ness) Stephani Anastrophyllaceae	0	0	1	0	0	0	0	0,25	0	0
<i>Anastrophyllum nigrescens</i> (Mitt.) Stephani Anastrophyllaceae	0	3	0	0	2	0	1,825	0	0	0,125
<i>Aneura pinguis</i> (L.) Dumort. Aneuraceae	0	0	0	3	0	0	0	0	0,2	0
<i>Bazzania falcata</i> (Lindenb.) Trevis. Lepidoziaceae	0	0	2	0	0	0	0	0,175	0	0

Páramo species	Nº sampling units					Mean cover				
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
<i>Bazzania hookeri</i> (Lindenb.) Trevis.										
Lepidoziaceae	0	0	3	0	2	0	0	0,375	0	0,075
<i>Breutelia tomentosa</i> (Sw. ex Brid.) A. Jaeger										
Bartramiaceae	0	9	39	32	13	0	2,8	7,9	7,125	2,25
<i>Bryum</i> sp.										
Bryaceae	1	0	0	0	0	0,125	0	0	0	0
<i>Calypogeia peruviana</i> Nees and Mont.										
Calypogeiaceae	0	2	2	3	0	0	0,175	0,1	0,3	0
<i>Campylopus jamesonii</i> (Hook.) A. Jaeger										
Dicranaceae	9	0	5	1	13	1,625	0	0,675	0,125	1,55
<i>Campylopus richardii</i> Brid.										
Dicranaceae	0	29	17	24	1	0	8,975	3,075	5,175	0,125
<i>Campylopus</i> sp. 1										
Dicranaceae	0	0	0	0	9	0	0	0	0	1
<i>Campylopus</i> sp. 2										
Dicranaceae	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Campylopus</i> sp. 3										
Dicranaceae	0	4	0	0	3	0	0,5	0	0	0,125
<i>Cephalozia crassifolia</i> (Lindenb. and Gottsche) Fulford										
Cephaloziaceae	0	0	0	3	0	0	0	0,025	0,15	0
<i>Dicranum frigidum</i> Müll. Hal.										
Dicranaceae	0	0	15	3	0	0	0	2,375	0,4	0
<i>Dicranum</i> sp.										
Dicranaceae	0	1	0	0	1	0	0,125	0,075	0	0,075
<i>Dicranella</i> sp.										
Dicranaceae	0	0	1	0	0	0	0	0,075	0	0
<i>Frullania brasiliensis</i> Raddi										
Frullaniaceae	0	0	2	0	0	0	0	0,5	0	0
<i>Gongylanthus liebmannianus</i> (Lindenb. and Gottsche) Steph.										
Arneliaceae	2	4	0	0	0	0,625	0,625	0	0	0
<i>Herbertus acanthelius</i> Spruce										
Herbertaceae	0	0	2	4	0	0	0	0,475	0,825	0
<i>Herbertus</i> aff. <i>pensilis</i> (Taylor) Spruce										
Herbertaceae	0	0	2	0	0	0	0	0,425	0	0
<i>Isotachis multiceps</i> (Lindenb. and Gottsche) Gottsche										
Balantiopsaceae	1	0	4	0	0	0,125	0	0,15	0	0
<i>Jamesoniella rubricaulis</i> (Nees) Grolle										
Jungermanniaceae	0	21	28	1	0	0	4,35	6,25	0,125	0

Páramo species	Nº sampling units					Mean cover				
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
<i>Jensenia spinosa</i> (Lindenb. and Gottsche)										
Grolle Pallaviciniaceae	0	3	10	15	0	0	0,325	0,825	1,6	0
<i>Kurzia capillaris</i> (Sw.) Grolle										
Lepidoziaceae	0	2	0	0	0	0	0,075	0	0	0
<i>Lepicolea pruinosa</i> (Taylor) Spruce										
Lepicoleaceae	0	0	2	0	0	0	0	0,2	0	0
<i>Lepidozia cupressina</i> (Sw.) Lindenb.										
Lepidoziaceae	0	0	5	0	0	0	0	0,2	0	0
<i>Lophocolea bidentata</i> (L.) Dumort.										
Lophocoleaceae	0	0	1	0	0	0	0,025	0,1	0	0
<i>Lophocolea trapezoides</i> Mont.										
Lophocoleaceae	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0,125
<i>Leptodontium viticulosoides</i> (P. Beauv.)										
Wijk and Margad. Pottiaceae	0	0	22	0	0	0	0	3,75	0	0
<i>Leptodontium longicaule</i> Mitt. Pottiaceae	0	0	0	0	32	0	0	0	0	5,75
<i>Leptodontium</i> sp. Pottiaceae	0	1	0	0	0	0	0,125	0	0	0
<i>Odontoschisma denudatum</i> (Nees)										
Dumort. Cephaloziaceae	0	5	5	0	0	0	0,725	0,275	0	0
<i>Plagiochila bifaria</i> Dumort.										
Plagiochilaceae	0	1	2	0	0	0	0,125	0,175	0	0
<i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt.										
Hylocomiaceae	0	0	0	3	4	0	0	0	0,225	0,4
<i>Polytrichum juniperinum</i> Hedw.										
Polytrichaceae	37	4	0	0	14	8,05	0,625	0	0	1,7
<i>Racomitrium lanuginosum</i> (Hedw.) Brid.										
Grimmiaceae	0	0	0	12	30	0	0	0	4,025	8,95
<i>Rhacocarpus purpurascens</i> (Brid.) Paris										
Rhacocarpaceae	0	19	31	20	10	0	8,4	4,625	6,525	1,25
<i>Riccardia digitiloba</i> (Spruce) Pagan										
Aneuraceae	0	8	6	25	2	0	1,3	0,75	3,5	0,5
<i>Sphagnum magellanicum</i> Brid.										
Sphagnaceae	0	1	2	3	0	0	0,75	0,375	0,325	0

Páramo species	Nº sampling units					Mean cover				
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
<i>Syzygiella anomala</i> (Lindenb. and Gottsche) Stephani Jungermanniaceae	0	0	6	0	0	0	0	0,6	0	0
<i>Telaranea nematodes</i> (Austin) M. Howe Lepidoziaceae	0	5	1	2	0	0	0,175	0,025	0,05	0
<i>Tylimanthus laxus</i> (Lehm. and Lindenb.) Stephani Acrobolbaceae	0	0	4	0	0	0	0	0,25	0	0

Different environmental variables influence cryptogamic soil communities at different Ecuadorian páramos

Yadira González ¹, Gregorio Aragón², Angel Benitez¹, María Prieto²

¹ Departamento de Ciencias Biológicas, Sección de Ecología y Sistemática, Universidad Técnica Particular de Loja, San Cayetano Alto s/n, Loja, Ecuador.

² Departamento de Biología y Geología, Área de Biodiversidad y Conservación ESCET, Universidad Rey Juan Carlos, Móstoles, E- 28933, Madrid, Spain.

Manuscrito inédito



ABSTRACT

Although cryptogamic soil communities are dominant components of páramo ecosystems, very little is known about factors determining their richness and composition and even less studying the functional attributes of these communities. In this study, we evaluated the influence of different environmental variables and soil properties (elevation, aspect, slope, vegetation cover, apparent soil density, organic matter, and total nitrogen) on the richness, diversity, and growth forms of cryptogamic communities in two different páramo ecosystems (El Cajas and El Ángel). Our results showed that these communities and their growth forms vary with changing environmental conditions associated with altitude and soil properties differently depending on the organism considered and on the studied páramo. Thus, total species and bryophyte richness were related to elevation in both páramos and also were co-influenced differently by apparent soil density in El Cajas and by vegetation cover and aspect in El Ángel. Diversity was influenced by altitude in an opposite way in both páramos and related to apparent soil density, vegetation cover, and nitrogen only in El Cajas. Although total lichen richness was not affected by the studied factors, their growth forms did, as the bryophytic growth forms did; however, they were affected by different predictors in both páramos. Finally, total species, bryophyte, and lichen composition were mostly affected by elevation and vegetation cover.

Our findings encourage the studies focused on functional traits of terricolous cryptogams to analyze the response of these organisms to environmental changes in extreme habitats like páramos.

KEYWORDS: alpine, bryophytes, community weighted mean (CWM), diversity, functional traits, growth forms, species richness, terricolous lichens, tropical.

INTRODUCTION

Determining the relationship between species and their abiotic or biotic environments has been an outstanding topic in ecology. Environmental factors are considered reliable drivers of species distribution and their assemblages so that numerous investigations have focused in elucidating species patterns related to different environmental conditions (Lalley et al. 2006, Bergamini et al. 2007, Lennon et al. 2011, Vašutová et al. 2017). Elevation, humidity, soil properties, as well as biotic interactions are several relevant factors determining community attributes (Lalley et al. 2006, Körner 2007, Méndez-Toribio et al. 2016). However, when environmental conditions are extreme and variable, such as those found in the highest part of the Tropical Andes, community responses can be very varied (Rundel et al. 1994, León-Yáñez 2000).

Páramo ecosystem takes up the highest elevations of the tropical Andes and is characterized by an extreme environment, generally cold and wet and with a significant spatial variability (Buytaert et al. 2006a, Madriñán et al. 2013). These ecosystems play several ecological functions, such as the regulation of hydrology, protection from erosion, carbon storage and are biological corridors for many species of flora and fauna (Hofstede et al. 2003, Buytaert et al. 2006b). They harbor a high endemism and have the fastest diversification rates of all fast evolving biomes, being considered a hotspot within a hotspot (Madriñán et al. 2013).

Terricolous cryptogams including bryophytes and lichens constitute an essential component of the high diversity of these ecosystems, and they also contribute to its functionality by their biomass, carbon/nutrient cycling, water-storage or soil cohesion (Pérez 1997, Gradstein and Holz 2005). These organisms are sensitive to environmental changes by their poikilohydric nature since they equilibrate their water content with environmental moisture varying their physiological activity (Green and Lange 1995). However, soil properties and attributes (e.g. pH, texture, acidity, organic carbon, electrical conductivity, slope, aspect, and moisture) also constitute remarkable variables determining the floristic variation in soil organisms at a local scale (Eldridge and Tozer 1997, Ponzetti and McCune 2001, Belnap and Lange 2003, Bowker et al. 2005). In the Neotropical region, the complex relationships between terricolous cryptogams and environmental factors and soil properties have received little attention and even less in páramo ecosystems (Van-Reenen and Gradstein 1983, González et al. 2017). In the later study centered on different páramos situated at different altitudes in Ecuador, the authors found a relationship between the species richness,

diversity, and composition of cryptogamic communities with the elevation and slope. However, this study was based on the comparison between five different páramos and neither micro-environmental conditions or soil properties were analyzed.

Lately, ecological studies are trying to scale up species richness or composition to more generalizable ecological theories through a more inclusive approach based on functional traits (Cornwell et al. 2006, Kraft et al. 2007). Functional traits, regardless of species richness and composition, are an expression of the species fitness in a given environment (Webb et al. 2010) and provide relevant ecological information. Recently, this approach has started to be applied for lichens (Ellis and Coppins 2006, Koch et al. 2013, Concostrina-Zubiri et al. 2014, Giordani et al. 2014, Asplund and Wardle 2015, Matos et al. 2015, Nelson et al. 2015a, Chilito López et al. 2016, Prieto et al. 2017, Benitez et al. 2018), demonstrating that the lichen functional traits are significant predictors of ecological adaptations to the environment.

Growth form is an important functional trait for bryophyte and lichens and has been used as a reliable indicator of the response of these organisms to climate and human disturbance (Büdel and Scheidegger 2008, Giordani et al. 2012, Rai et al. 2012, Nascimbene and Marini 2015, Li et al. 2017, Prieto et al. 2017, Benitez et al. 2018). Specifically, this functional trait has been associated with environmental factors, as temperature, precipitation or light intensity or with habitat disturbance. Thus, crustose lichens has been related to increasing temperatures while foliose lichens with decreasing values (Nascimbene and Marini 2015); leafy and thalloid liverworts are associated with low light intensity (Bates 1998); crustose, fruticose, and squamulose lichens have been related to low water availability (Büdel and Scheidegger 2008, Prieto et al. 2017) while foliose lichens and mosses are favored by high water availability (Büdel and Scheidegger 2008, Li et al. 2017). Also, fruticose and foliose lichen species with narrow lobes have been found as indicative of habitat disturbance (Rai et al. 2012, Benitez et al. 2018).

The primary goal of this study was to determine the environmental factors and soil properties influencing terricolous cryptogams (bryophytes and lichens) and their growth forms at a local scale. To achieve this target we selected two different páramo ecosystems (El Cajas and El Ángel) and proposed the following specific questions: 1) Which factors influence richness, diversity, and composition of cryptogamic communities in each páramo? 2) Are growth forms

correlated with the studied factors? 3) Are all these community properties influenced by the same environmental factors and soil properties in each páramo?

MATERIALS AND METHODS

Study area

The study was carried out in two different páramos in Ecuador: (1) El Cajas National Park, located in Azuay province, in the South subregion (2°47" S, 79°12" W), and (2) El Ángel Ecological Reserve, located in Carchi province, in the North and Center subregion (0°4" N, 78°1" W), both in the Cordillera Occidental (Valencia et al. 1999). El Cajas National Park is a protected area with a moderate conservation status (Hofstede et al. 2002). Flora present in this area is composed of *Azorella pedunculata*, *Baccharis* spp., *Bartsia laticrenata*, *Calamagrostis intermedia*, *Chuquiraga insignis*, *Halenia* spp., *Hypochoeris* sp., *Neurolepis nana*, *Oritrophium* sp., *Plantago rigida*, *Senecio chionogeton*, *Stipa rosea*, *Valeriana imbricata*, and *V. convallaroides* (Valencia et al. 1999). Although El Ángel Ecological Reserve is a protected area, it experiences direct impacts from human activities such as burning, native vegetation clearing, and cattle grazing (Moscol Olivera and Cleef 2009). The vegetation is dominated by *Agrostis* sp., *Azorella* sp., *Calamagrostis* sp., *Espeletia pycnophylla* ssp. *angelensis*, *Festuca* sp., *Puya hamata*, *Stipa ichu* (Valencia et al. 1999, Chimbolema et al. 2014). The environmental variables of both páramos are shown in Table 1. The soils of these páramos correspond to Andosols composed of volcanic ashes and are characterized by a very high amount of organic carbon (Podwojewski and Paulenard 2000).

Sampling design and data collection

Within both páramos, we sampled three undisturbed zones at different elevations (3800, 3900, and 4000 m asl) where we established four plots (30 × 30 m) with well-developed cryptogamic communities. Within each plot, twenty sampling units of 40 x 40 cm were randomly placed, with a minimum distance of 1 m between them to avoid spatial autocorrelation (Maestre et al. 2008). In total, 240 sampling units were surveyed in each páramo in which we estimated the species cover.

Species of cryptogams were identified using Churchill & Linares (1995), Gradstein et al. (2001), Gradstein and da Costa (2003), and Gradstein (2016a, 2016b) for bryophytes. For lichens we used Krog (1982), Lumbsch (1989), Goward (1995), Sipman (1997, 2002, 2005a, 2005b), Vitikainen (1998), Ahti (2000), Brodo et al. (2001), Kantvilas and Elix (2002), Sipman et al. (2009), Smith (2009), Randlane et al. (2009), Rivas Plata et al. (2010), Moncada (2012), Rincón-Espitia and Mateus (2013), and Lücking et al. (2013, 2016). Additionally, for the identification of Cladoniaceae (lichens), secondary metabolites were identified by spot tests and thin layer chromatography (TLC) in the solvent A and C (Culberson and Kristinsson 1970).

Species richness was calculated as the total number of species in each sampling unit. The composition of terricolous species was estimated as the mean cover (%) of each species per sampling unit. For each sampling unit, we measured the elevation (m asl), vegetation cover (%), slope (°), aspect (cosine transformed) and one composite soil sample was collected to measure soil variables. Each composite soil sample consisted of four subsamples (circular soil cores of 5 cm diameter \times 5 cm depth) extracted after carefully removing the surface covered by cryptogamic communities. The soil variables measured were apparent soil density, organic matter, and total nitrogen. These variables were selected because they may act as potential surrogates to explain the abundance patterns of cryptogamic communities (Ullmann and Büdel 2003, Martínez et al. 2006). Information of environmental and soil variables are shown in Table 1.

Table 1. Environmental variables of El Cajas and El Ángel páramos (mean ± standard error).

Páramo	Elevat	App den (g cm ⁻³)	Aspect (°)	Total N (°)	Org mat (%)	Slope (%)	Veg cov (%)	Ann prec (mm)	Ave temp (min–max) (°C)
El Cajas	3669 –	0.13±	0.34±	2.05±	62.93±	11.1±	46.31±1.09	1217 ^a	7.4 (3.6–
	4039	0.005	0.03	0.03	0.62	0.5			
El Ángel	3750 –	0.18±	0.14±	0.42±	48.11±	14±	60.30±1.55	815 ^b	12 (4.7–
	3965	0.003	0.04	0.01	0.30	0.56			

Elevat= Elevation range; App den= Apparent soil density; Total N= Total nitrogen; Org mat= Organic matter; Veg cov= Vegetation cover; Ann prec= Annual precipitation; Ave temp= Average temperature

Bryophytes were classified according to their growth forms: leafy (LL) and thalloid liverworts (TL), acrocarpous (AM) and pleurocarpous mosses (PM) as well as lichens: crustose (C), dimorphic thallus (DT), foliose (F), and fruticose (Fr). We calculated the community weighted mean (CWM) per sampling unit as the sum of the cover of all species sharing a trait divided by the total species cover. CWM is defined as the mean trait value in the community weighted by its relative abundance (Lavorel et al. 2008), reflecting the most dominant trait in a community (Moretti et al. 2013).

Data analysis

All statistics were performed in R environment version 3.4.0 (R Core Team 2017) applying the different packages mentioned below.

We analyzed the effect of the studied variables (elevation, slope, aspect, vegetation cover, apparent soil density, organic matter, and total nitrogen) on the community attributes such as total species, bryophyte, and lichen richness, and species diversity (Simpson inverse, Shannon, and Pielou indices) in both páramos. Considering that the diversity, as well as the evenness, is highest when

the species are equally abundant, Pielou's evenness was calculated as the ratio between the observed diversity and the maximum diversity (Routledge 1983, Magurran 2004).

Beta-diversity defined as the variability in species composition among sites was calculated using the method by Baselga (2010). We estimated the overall β -diversity, Sørensen dissimilarity index (β_{sor}), as well as their respective turnover, Simpson dissimilarity (β_{sim}) with "beta.multi" function in the "betapart" package in R (Baselga and Orme 2012). The association between a species and the sites was analyzed using the R package "indicspecies" (De Caceres and Legendre 2009) with the "multipatt" function which uses an extension of the original Indicator Value index (IndVal). The statistical significance of this relationship was tested using a permutation test.

We used generalized linear mixed models (GLMMs) (Bolker et al. 2009) with a Poisson error distribution and a log-link function, to test the effects of environmental and soil variables on the community attributes within both páramos using the "glmer" function. To evaluate the effect of the same variables on the CWMs of growth forms (LL, TL, AM, PM, C, DT, F, Fr) we performed linear mixed models, with the "lmer" function. Both functions are included in "lme4" package. Environmental and soil variables were treated as fixed factors and the sampling units as the random factor. The Akaike information criterion (AIC) and the significance of the factors were used to select the best models (Zuur et al. 2009). To analyze the correlation between the explanatory variables, we used Spearman's nonparametric correlations. Differences between the growth forms CWMs of each páramo was tested with Wilcoxon test.

RESULTS

A total of 188 terricolous species were identified in both páramos, 116 in El Cajas (73 lichens and 43 bryophytes) and 113 species in El Ángel (71 lichens and 42 bryophytes) (Appendix 1). The highest richness of bryophytes and lichens in both páramos were found in the lowest elevations (Fig. 1). Indicator value analysis showed that El Cajas and El Ángel presented 44 and 32 indicator species, respectively (Table 2). The dissimilarity index ($\beta_{sor} = 0.99$) and species turnover ($\beta_{sim} = 0.99$) were relevant between páramos. Spearman correlations showed that environmental and soil variables studied were not correlated ($r_s < 0.7$) (Dormann et al. 2013).

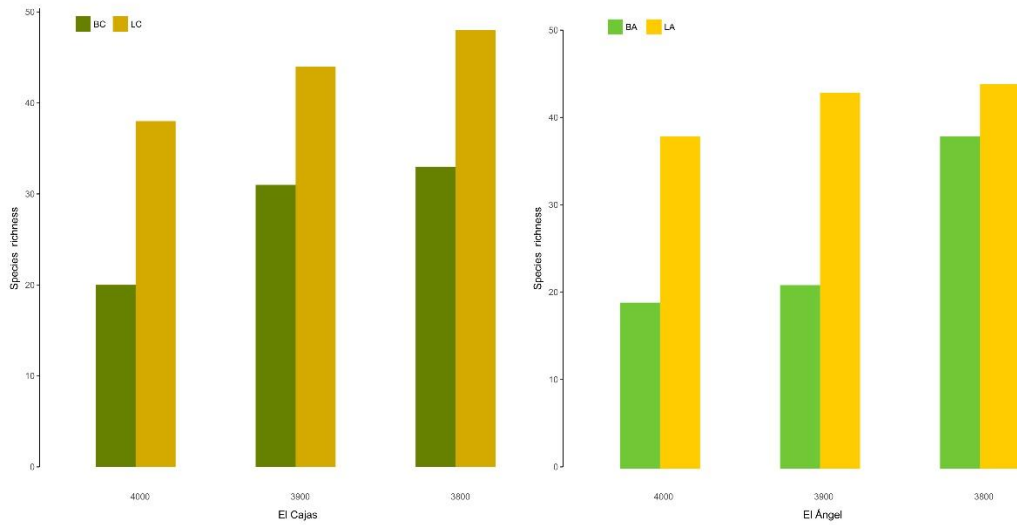


Figure 1. Species richness of terricolous cryptogams by elevation in El Cajas and El Ángel páramos. BC=Bryophytes of El Cajas; LC=Lichens of El Cajas; BA=Bryophytes of El Ángel; LC=Lichens of El Ángel

Table 2. Indicator species of El Cajas and El Ángel based on the Indicator species analysis. The statistical significance was tested using a permutation test (p-values).

Páramos	Indicator species	stat	p-values
El Cajas	<i>Cladonia confusa</i> f. <i>confusa</i>	0.746	0.001 ***
	<i>Campylopus reflexisetus</i>	0.698	0.001 ***
	<i>Leptodontium viticulosoides</i>	0.685	0.001 ***
	<i>Aneura pinguis</i>	0.603	0.001 ***
	<i>Racomitrium lanuginosum</i>	0.563	0.001 ***
	<i>Cladonia furcata</i>	0.479	0.001 ***
	<i>Cladonia squamosa</i> QII	0.457	0.001 ***
	<i>Dicranum frigidum</i>	0.452	0.001 ***
	<i>Campylopus pyriformis</i>	0.433	0.001 ***

Influence of environmental variables on cryptogamic communities

Páramos	Indicator species	stat	p-values
	<i>Cladonia squamosa</i> QI	0.398	0.001 ***
	<i>Pleurozium schreberi</i>	0.395	0.001 ***
	<i>Cladonia halei</i>	0.377	0.001 ***
	<i>Bryoria nitidula</i>	0.376	0.001 ***
	<i>Rhacocarpus purpurascens</i>	0.365	0.001 ***
	<i>Thamnozia vermicularis</i>	0.348	0.001 ***
	<i>Pseudocephalozia quadriloba</i>	0.342	0.001 ***
	<i>Peltigera austroamericana</i>	0.337	0.001 ***
	<i>Cladonia calycantha</i>	0.335	0.001 ***
	<i>Cephalozia crassifolia</i>	0.335	0.001 ***
	<i>Rhodobryum beyrichianum</i>	0.335	0.001 ***
	<i>Cladonia leprocephala</i>	0.316	0.001 ***
	<i>Cladonia arbuscula</i> subsp. <i>arbuscula</i>	0.316	0.001 ***
	<i>Cladonia coccifera</i>	0.289	0.001 ***
	<i>Calypogeia peruviana</i>	0.289	0.001 ***
	<i>Leptoscyphus porphyrius</i>	0.289	0.001 ***
	<i>Cladonia confusa</i> f. <i>bicolor</i>	0.28	0.005 **
	<i>Lophocolea bidentata</i>	0.279	0.002 **
	<i>Cladonia chlorophaea</i>	0.275	0.001 ***
	<i>Cladia fuliginosa</i>	0.274	0.001 ***
	<i>Cladonia rappii</i>	0.266	0.001 ***
	<i>Leptogium corticola</i>	0.261	0.001 ***
	<i>Campylopus areodictyon</i>	0.258	0.001 ***

Páramos	Indicator species	stat	p-values
	<i>Riccardia</i> aff. <i>chamedryfolia</i>	0.25	0.001 ***
	<i>Campylopus</i> aff. <i>anderssonii</i>	0.242	0.001 ***
	<i>Symphyogyna brasiliensis</i>	0.224	0.001 ***
	<i>Sticta pseudobeauvoisii</i>	0.214	0.002 **
	<i>Radula javanica</i>	0.204	0.001 ***
	<i>Campylopus</i> sp 2.	0.194	0.003 **
	<i>Alectoria ochroleuca</i>	0.183	0.015 *
	<i>Noteroclada confluens</i>	0.171	0.024 *
	<i>Cladonia</i> sp 4.	0.158	0.034 *
	<i>Disploschistes diacapsis</i>	0.158	0.029 *
	<i>Peltigera andensis</i>	0.158	0.032 *
El Ángel	<i>Cladonia isabellina</i> QI	0.658	0.001 ***
	<i>Campylopus jamesonii</i>	0.655	0.001 ***
	<i>Cladonia meridensis</i>	0.639	0.001 ***
	<i>Campylopus richardii</i>	0.604	0.001 ***
	<i>Phyllobaeis imbricata</i>	0.504	0.001 ***
	<i>Campylopus</i> sp 3	0.474	0.001 ***
	<i>Cladonia squamosa</i> QIII	0.452	0.001 ***
	<i>Cladonia corymbosula</i>	0.413	0.001 ***
	<i>Isotachis lopezii</i>	0.348	0.001 ***
	<i>Jensenia florschuetzii</i>	0.329	0.001 ***
	<i>Lepidozia inaequalis</i>	0.316	0.001 ***
	<i>Telaranea nematodes</i>	0.31	0.001 ***

Influence of environmental variables on cryptogamic communities

Páramos	Indicator species	stat	p-values
	<i>Diploschistes hypoleucus</i>	0.31	0.001 ***
	<i>Riccardia digitiloba</i>	0.303	0.001 ***
	<i>Fissidens</i> sp.	0.266	0.001 ***
	<i>Plagiochila corrugata</i>	0.266	0.001 ***
	<i>Peltigera polydactylon</i>	0.26	0.001 ***
	<i>Cladonia didyma</i> QII	0.259	0.001 ***
	<i>Cladonia isabellina</i> QII	0.25	0.001 ***
	<i>Campylopus</i> sp 5	0.242	0.001 ***
	<i>Sphaerophorus</i> sp	0.224	0.001 ***
	<i>Lophocolea trapezoides</i>	0.213	0.030 *
	<i>Cladonia macilenta</i> QII	0.21	0.019 *
	<i>Mnioloma nephrostipum</i>	0.204	0.005 **
	<i>Siphula fastigiata</i>	0.194	0.005 **
	<i>Plagiomnium</i> sp.	0.194	0.004 **
	<i>Peltigera neopolydactyla</i>	0.184	0.028 *
	<i>Peltigera dolichorrhiza</i>	0.183	0.006 **
	<i>Cladonia isabellina</i> QIV	0.171	0.015 *
	<i>Trapeliopsis</i> sp.	0.171	0.014 *
	<i>Flakea papillata</i>	0.158	0.035 *
	<i>Campylopus</i> sp 6	0.158	0.030 *

Significant values are shown as: '***' 0.001, '**' 0.01, '*' 0.05

GLMM analysis showed that these communities were diversely influenced by the different variables in both páramos. Although elevation negatively influenced total species and bryophyte richness in both páramos, diversity indices were correlated with altitude in an opposite way (positive relation in El Cajas but negative in El Ángel). Other variables influenced communities in El Cajas, as the apparent soil density (with a negatively influence on the total and bryophyte richness, and Shannon and Pielou indices), vegetation cover (negatively influence on Shannon’s index and Pielou evenness), and total nitrogen (a negative relation with Shannon’s index). Contrary, in el Ángel, variables as the vegetation cover influenced negatively the total species richness and aspect negatively affected bryophyte richness. In both páramos, lichen richness showed no significant relationship with any variable (Table 3).

Table 3. Summary of the Generalized Linear Mixed Models on the community variables in El Cajas and El Ángel páramos.

Variables	Páramos	App den	Aspect	Elevation	Total N	Veg cov
<i>Total species richness</i>	El Cajas	-1.1627**		-0.0008*		
	El Ángel			-0.0019***		-0.0025*
<i>Lichen richness</i>	El Cajas					
	El Ángel					
<i>Bryophyte richness</i>	El Cajas	-2.2716***		-0.0013*		
	El Ángel		-0.1491*	-0.0055***		
<i>Shannon’s index</i>	El Cajas	-1.112***		0.0013**	-0.0671*	-0.0014*
	El Ángel			-0.0010**		
<i>Simpson’s inverse</i>	El Cajas			0.0092**		
	El Ángel			-0.0155***		

Variables	Páramos	App den	Aspect	Elevation	Total N	Veg cov
<i>Pielou's</i>	El Cajas	-0.2199**		0.0009***		-0.0005*
<i>evenness</i>	El Ángel			-0.0004**		

App den= Apparent soil density; Total N= Total nitrogen; Veg cov= Vegetation cover. Coeficients of significant variables in the model are indicated. Significant values are shown as: *** $P < 0.0001$, ** $P < 0.005$, * $P < 0.05$

The distribution of different growth forms measured by the CWMs per páramo is shown in Figure 2. Lichens with dimorphic thallus, fruticose lichens, and acrocarpous mosses were the dominant growth forms. All CWMs showed significant differences in both páramos except the foliose lichen and leafy liverworts. Thus, meanwhile acrocarpous and pleurocarpous mosses, thalloid liverworts and fruticose lichens were dominant in El Cajas, crustose, foliose and lichens with dimorphic thallus were dominant in El Ángel.

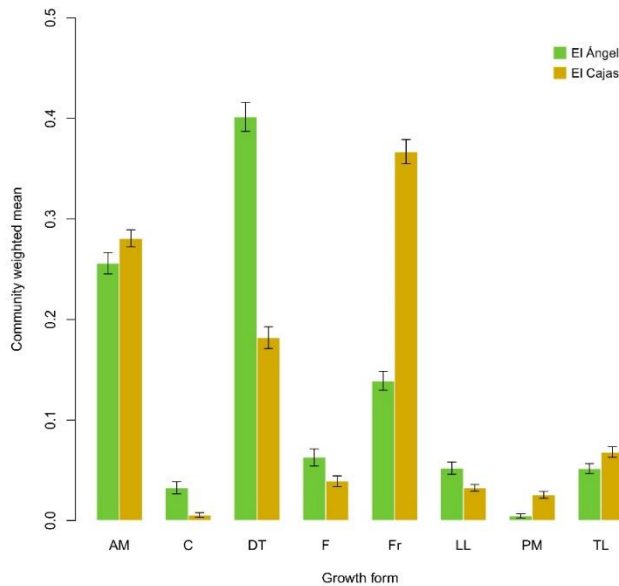


Figure 2. Community weighted mean with standard error bars in the y-axis of growth forms of terricolous cryptogams in El Cajas and El Ángel páramos. DT= lichens with dimorphic thallus; F= foliose lichens; Fr= fruticose lichens; C= crustose lichens; LL= leafy liverworts; TL= thalloid liverworts; AM= acrocarpous mosses; PM= pleurocarpous mosses.

Growth forms were related to different predictors depending on the studied páramo (Table 4). Apparent soil density and elevation were the main drivers of the growth forms CWMs. Thus, apparent soil density was positively related with crustose lichens in both páramos and with lichens with dimorphic thallus only in El Cajas showing a negative relation with leafy and thalloid liverworts in El Cajas and with acrocarpous mosses in El Ángel. The elevation was negatively related with leafy and thalloid liverworts in both páramos and with acrocarpous mosses in El Ángel, showing an opposite relation with fruticose and lichens with dimorphic thallus in El Ángel. Other variables also influenced these growth forms, as vegetation cover (positively related with thalloid liverworts in both páramos and pleurocarpous mosses in El Cajas), aspect (with a negative relation with leafy liverworts in El Cajas and acrocarpous mosses in El Ángel), organic matter (with an opposite relation in crustose lichens of both páramos), and slope (positively related with crustose lichens in El Ángel).

Table 4. Summary of the Linear Mixed Models on the community weighted mean of the growth forms in the studied páramos.

Traits	Páramos	App den	Aspect	Elevation	Org mat	Slope	Veg cov
<i>Crustose lichens</i>	El Cajas	0.2780***			0.0005*		
	El Ángel	0.4104**			-0.0039*	0.0016*	
<i>Lichens with dimorphic thallus</i>	El Cajas	0.4666*					
	El Ángel			0.0012**			
<i>Foliose lichens</i>	El Cajas						
	El Ángel						

Traits	Páramos	App den	Aspect	Elevation	Org mat	Slope	Veg cov
<i>Fruticose lichens</i>	El Cajas						
	El Ángel			0.0007***			
<i>Leafy liverworts</i>	El Cajas	-0.1027*	-0.0180*	-0.0001*			
	El Ángel			-0.0006***			
<i>Thalloid liverworts</i>	El Cajas	-0.4552***		-0.0002*			0.0007*
	El Ángel			-0.0004***			0.0007**
<i>Acrocarpous mosses</i>	El Cajas						
	El Ángel	-0.5974*	-0.0548**	-0.0005*			
<i>Pleurocarpous mosses</i>	El Cajas						0.0003**
	El Ángel						

App den= Apparent soil density; Org mat= Organic matter; Veg cov= Vegetation cover. Coefficients of significant variables in the model are indicated. Significant values are shown as: *** $P < 0.0001$, ** $P < 0.005$, * $P < 0.05$

DISCUSSION

This study reveals that terricolous cryptogamic communities in páramo ecosystems vary with changing environmental conditions associated with altitude and soil properties. These limiting factors are different depending on the organism considered and on the studied páramo.

In tropical alpine environments, microclimatic conditions and gradients influence the growth and survival of species (Rundel et al. 1994). Particularly noteworthy are soil conditions, determining the structure and composition of terricolous cryptogamic communities at a local scale (Ullmann and Büdel 2003). Here, we evaluated the influence of apparent soil density, total nitrogen, organic matter, slope, aspect, and vegetation cover on the cryptogamic communities. The

results obtained show different soil variables determining species richness and diversity in two Ecuadorian páramos. Although lichen richness was not influenced by soil attributes and other variables (aspect and vegetation cover), their growth forms did as bryophytic growth forms also did.

Both páramos (El Cajas and El Ángel) evidence clear dissimilarities not only in its environmental conditions but also in soil properties. Thus, El Cajas is colder and wetter than El Ángel, and presented higher total nitrogen and organic matter, and lower vegetation cover in the studied plots. This environmental heterogeneity is probably the cause of the high dissimilarity found in the species composition between páramos, and the low species turnover, which is shown by the low proportion of species shared and the low replacement within both sites (Qian et al. 2005). Thus, we found a high number of indicator species for each páramo like *Cladonia confusa*, *Campylopus reflexisetus*, or *Leptodontium viticulosoides* in El Cajas, and *Cladonia isabellina*, *C. meridensis* or *Campylopus jamesonii* in El Ángel. Apart from the species composition, the dissimilarities of both páramos also produced differences in the community growth forms. Thus, fruticose lichens are dominant in El Cajas while lichens with dimorphic thalli were dominant in El Ángel. Generally, fruticose lichens are favoured by open areas, with more light irradiance (Giordani et al. 2012), conditions not observed in El Ángel due to the presence of high grasses, which also produce bare soil spaces between them. These latter conditions could favour the entrance and appearance of lichens with dimorphic thalli, which need more space for colonizing due to its primary (horizontal) thallus formed by squamules (Ahti 2000).

In both páramos, richness, diversity, and functional attributes (i.e. growth forms) of cryptogamic communities were influenced by elevation. Our results evidenced the highest richness of bryophytes and lichens at the lowest elevations, which differ from previous studies in páramo ecosystem. Thus, earlier results found the maximum richness at the highest elevation in lichens and a maximum peak at middle elevation for bryophytes (González et al. 2017) when páramos at different altitudes were compared. The higher richness found at low altitudes of the present study is probably due to the smaller scale used here, which results in a significant change in the community and in the species attributes produced by small changes in elevation (differences of 100 m between zones).

Altitude influence is not detected in the lichen richness, but it is evident when growth forms are analysed. Thus, dominant lichens (with dimorphic thallus and fruticose) were benefited by the elevation only in El Ángel. These responses could be related with the highest radiation levels and the reduction of water availability at the highest elevations that could be magnified in the drier páramo (El Ángel). This could favour these growth forms due to its ability to rehydrate quickly relative compared to other growth forms at equal elevations (Larson 1981, Nelson et al. 2015b). Also, leafy and thalloid liverworts and acrocarpous mosses were favoured at lower elevations (the later only in El Ángel), probably because they are shaded-adapted organisms and are sensitive to changes in humidity or temperature resulting from an increased radiation at higher altitudes (Bates 1998, Marschall and Proctor 2004, Nelson and Halpern 2005), even more noticeable in the drier páramo. The opposite effect on species diversity found by altitude may imply that meanwhile the most favourable environmental conditions in El Cajas are located at the highest altitudes, the best conditions allowing a higher species diversity (heterogeneity) are located at the lowest elevations in El Ángel.

Apparent soil density is another major predictor for the cryptogamic communities. Species richness (total and bryophytic), leafy and thalloid liverworts, and total diversity in El Cajas, and acrocarpous mosses in El Ángel are benefited by a low apparent soil density, which is the result of high humidity (precipitation, dew, and fog) and accumulation of organic matter (Van-Reenen and Gradstein 1983, Podwojewski and Paulenard 2000). This relationship could be explained by the less stable soils with high humidity, favouring those organisms (bryophytes in general) adapted to permanent or seasonal moist open habitats and less tolerant to desiccation (Longton 1988, Marschall and Proctor 2004). We observed that highest soil compaction favoured crustose and lichens with dimorphic thallus (the latter only in El Cajas), probably related with the stability of the substrate and the dryness produced by the reduction of water infiltration (Stenroos 1995, Baniya et al. 2012). In a study centered on temperate-alpine habitats, Rai et al. (2012) also found an influence of the apparent soil density in total soil lichen diversity, and diversity of particular lichen growth forms (leprose, fruticose, and dimorphic).

Other variables affecting lichens and bryophytes differently were vegetation cover, slope, and aspect. By one hand, vegetation cover promote thalloid liverworts and pleurocarpous mosses (the latter only in El Cajas), which can be due to the damp habitats provided by plants that offer

them shade and moisture (Briggs and Morgan 2008, Glime 2017). By another hand, total richness in El Ángel and species diversity in El Cajas were unfavoured by vegetation cover possibly by the reduction of soil surface available for colonization (Belnap and Lange 2003). The influence of the slope on crustose lichens in El Ángel is related probably by the light exposure (Nash III et al. 1977, Davidson et al. 2002, Hauck et al. 2007), which could be even more noticeable at the higher latitudes as in the northernmost situated páramo of El Ángel. Finally, aspect negatively influenced bryophyte richness probably related with the changes in the photosynthetically active radiation (PAR) and moisture (George et al. 2000, Davidson et al. 2002, Bowker et al. 2006).

Overall, our results confirm the relevant role of environmental variables conditioning the richness and diversity of poikilohydric organisms in the páramo ecosystem. The changes in species composition are related to species functional traits and their different responses to the environment in each páramo, showing how the availability and variability of these factors can determine patterns at micro-scale. Our findings endorse the usage of functional traits of terricolous cryptogams to study the response of these organisms to environmental changes in extreme habitats like páramos.

ACKNOWLEDGMENTS

Financial support for this study was granted by the Universidad Técnica Particular de Loja a scholarship to the first author provided by Secretaría Nacional de Educación Superior, Ciencia, Tecnología e Innovación (SENESCYT) of Ecuador. We also thank A. R. Burgaz for helping in species identification and to C. Vásquez, F. Gaona, G. Cango, K. Cordova and L. Pazmiño for his help in field work and laboratory.

REFERENCES

- Ahti, T. 2000. Cladoniaceae. Flora Neotropica Monograph No. 78. New York Botanical Garden Press, New York.
- Asplund, J., and D. A. Wardle. 2015. Changes in functional traits of the terricolous lichen *Peltigera aphthosa* across a retrogressive boreal forest chronosequence. 47:187-195.
- Baniya, C. B., T. Solhøy, Y. Gauslaa, and M. W. Palmer. 2012. Richness and composition of vascular plants and cryptogams along a high elevational gradient on Buddha Mountain, Central Tibet. *Folia Geobotanica* 47:135-151.
- Baselga, A., and D. L. Orme. 2012. betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution* 3:808-812.
- Baselga, A. 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* 19:134-143.
- Bates, J. W. 1998. Is 'life-form' a useful concept in bryophyte ecology? *Oikos* 82:223-237.
- Belnap, J., and O. L. Lange. 2003. Biological soil crusts: structure, function, and management. Springer, Berlin.
- Benitez, A., G. Aragón, Y. González, and M. Prieto. 2018. Functional traits of epiphytic lichens in response to forest disturbance and as predictors of total richness and diversity. *Ecological indicators* 86:18-26.
- Bergamini, A., S. Stofer, J. Bolliger, and C. Scheidegger. 2007. Evaluating macrolichens and environmental variables as predictors of the diversity of epiphytic microlichens. *The Lichenologist* 39:475-489.
- Bolker, B. M., M. E. Brooks, C. J. Clark, S. W. Geange, J. R. Poulsen, M. H. H. Stevens, and J. S. White. 2009. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution* 24:127-135.

- Bowker, M. A., J. Belnap, D. W. Davidson, and H. Goldstein. 2006. Correlates of biological soil crust abundance across a continuum of spatial scales: support for a hierarchical conceptual model. *Journal of Applied Ecology* 43:152-163.
- Bowker, M. A., J. Belnap, D. W. Davidson, and S. L. Phillips. 2005. Evidence for micronutrient limitation of biological soil crusts: importance to arid-lands restoration. *Ecological Applications* 15:1941-1951.
- Briggs, A., and J. W. Morgan. 2008. Morphological diversity and abundance of biological soil crusts differ in relation to landscape setting and vegetation type. *Australian Journal of Botany* 56:246-253.
- Brodo, I., S. Duran, and S. Sharnoff. 2001. *Lichens of North America*. Yale University Press, London.
- Büdel, B., and C. Scheidegger. 2008. Thallus morphology and anatomy. Pages 40-68 *In* Nash III, T. H., editor. *Lichen Biology*, Cambridge University press, Arizona.
- Buytaert, W., V. Iñiguez, R. Celleri, B. De Bievre, G. Wyseure, and J. Deckers. 2006a. Analysis of the water balance of small páramo catchments in south Ecuador. Pages 271-281 *In* Anonymous *Environmental Role of Wetlands in Headwaters*, Springer Netherlands, Dordrecht.
- Buytaert, W., J. Deckers, and G. Wyseure. 2006b. Description and classification of nonallophanic Andosols in south Ecuadorian alpine grasslands (páramo). *Geomorphology* 73:207-221.
- Chilito López, L. G., E. A. Soto Medina, and A. M. Peña. 2016. Effects of microclimate on species diversity and functional traits of corticolous lichens in the Popayan Botanical Garden (Cauca, Colombia). *Cryptogamie, Mycologie* 37:205-215.
- Chimbolema, S., D. Suárez-Duque, M. Peñafiel Cevallos, C. Acurio, and T. Paredes. 2014. *Guía de Plantas de la Reserva Ecológica El Ángel*. Smaak Graphic Studio, Quito.

- Churchill, S. P., and E. L. Linares. 1995. *Prodromus Bryologiae Novo-Granatensis*. Introducción a la Flora de Musgos de Colombia. Biblioteca José Jerónimo Triana No. 12, Santafé de Bogota.
- Concostrina-Zubiri, L., D. S. Pescador, I. Martínez, and A. Escudero. 2014. Climate and small scale factors determine functional diversity shifts of biological soil crusts in Iberian drylands. *Biodiversity and Conservation* 23:1757-1770.
- Cornwell, W. K., D. W. Schilck, and D. D. Ackerly. 2006. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology* 87:1465-1471.
- Culberson, C. F., and H. Kristinsson. 1970. A standardized method for the identification of lichen products. *Journal of Chromatography* 46:85-93.
- Davidson, D. W., M. Bowker, D. George, S. L. Phillips, and J. Belnap. 2002. Treatment effects on performance of N-fixing lichens in disturbed soil crusts of the Colorado Plateau. *Ecological Applications* 12:1391-1405.
- De Caceres, M., and P. Legendre. 2009. Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. *Ecology* 90:3566-3574.
- Dormann, C. F., J. Elith, S. Bacher, C. Buchmann, G. Carl, Gabriel Carré, J. R. García Marquéz, B. Gruber, B. Lafourcade, P. J. Leitão, T. Münkemüller, C. McClean, P. E. Osborne, B. Reineking, B. Schröder, A. K. Skidmore, D. Zurell, and S. Lautenbach. 2013. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography* 36:27-46.
- Eldridge, D. J., and M. E. Tozer. 1997. Environmental factors relating to the distribution of terricolous bryophytes and lichens in Semi-Arid Eastern Australia. *The Bryologist* 100:28-39.
- Ellis, C. J., and B. J. Coppins. 2006. Contrasting functional traits maintain lichen epiphyte diversity in response to climate and autogenic succession. *Journal of Biogeography* 33:1643-1656.

- George, D. B., D. W. Davidson, K. C. Schliep, and L. J. Patrell-Kim. 2000. Microtopography of microbiotic crusts on the Colorado Plateau, and distribution of component organisms. *Western North American Naturalist* 60:343-354.
- Giordani, P., G. Brunialti, G. Bacaro, and J. Nascimbene. 2012. Functional traits of epiphytic lichens as potential indicators of environmental conditions in forest ecosystems. *Ecological Indicators* 18:413-420.
- Giordani, P., G. Incerti, G. Rizzi, I. Rellini, P. L. Nimis, and P. Modenesi. 2014. Functional traits of cryptogams in Mediterranean ecosystems are driven by water, light and substrate interactions. *Journal of Vegetation Science* 25:778-792.
- Glime, J. M. 2017. Water Relations: Habitats. Chapt. 7-8. *In* Glime, J. M., editor. *Bryophyte Ecology. Volume 1. Physiological Ecology*. Ebook sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists., Last updated 7 March 2017.
- González, Y., G. Aragón, A. Benítez, and M. Prieto. 2017. Changes in soil cryptogamic communities in tropical Ecuadorean páramos. *Community Ecology* 18:11-20.
- Goward, T., B. Goffinet, and O. Vitikainen. 1995. Synopsis of the genus *Peltigera* (lichenized Ascomycetes) in British Columbia, with a key to the North American species. *Canadian Journal of Botany* 73:91-111.
- Gradstein, R., and D. P. da Costa. 2003. *The Hepaticae and Anthocerotae of Brazil*. The New York Botanical Garden Press, New York.
- Gradstein, S. R., and I. Holz. 2005. Briófitas de los páramos de Costa Rica. Pages 361-374 *In* Kappelle, M., and S. P. Horn, editors. *Páramos de Costa Rica*, Editorial INBio, Costa Rica.
- Gradstein, S. R. 2016a. A new key to the genera of liverworts of Colombia. *Caldasia* 38:225-249.
- Gradstein, S. R. 2016b. The genus *Plagiochila* (Marchantiophyta) in Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 40:104-136.

- Gradstein, S. R., S. P. Churchill, and N. Salazar-Allen. 2001. Guide to the Bryophytes of Tropical America. The New York Botanical Garden Press, New York.
- Green, T. G. A., and O. L. Lange. 1995. Photosynthesis in poikilohydric plants: A comparison of lichens and bryophytes. Pages 319-341 *In* Schulze, E., and M. M. Caldwell, editors. Ecophysiology of photosynthesis, Springer-Verlag, Berlin.
- Hauck, M., C. Dulamsuren, and M. Mühlenberg. 2007. Lichen diversity on steppe slopes in the northern Mongolian mountain taiga and its dependence on microclimate. *Flora* 202:530-546.
- Hofstede, R., P. Segarra, and P. Mena-Vásquez. 2003. Los Paramos del Mundo. Proyecto Atlas Mundial de los Páramos. Global Peatland Initiative/NC-IUCN/EcoCiencia, Quito.
- Hofstede, R., R. Coppus, P. Mena Vásquez, P. Segarra, J. Wolf, and J. Sevink. 2002. El estado de conservación de los páramos de pajonal en el Ecuador. *Ecotropicos* 15:3-18.
- Inamhi. Quito: Boletín climatológico anual 2015. Instituto Nacional de Meteorología e Hidrología. 28 p.
- Kantvilas, G., and J. A. Elix. 2002. The taxonomy, chemistry and morphology of some South American species of *Siphula*. *Herzogia* 15:1-12.
- Koch, N. M., S. M. Martins, F. Lucheta, and S. C. Müller. 2013. Functional diversity and traits assembly patterns of lichens as indicators of successional stages in a tropical rainforest. *Ecological Indicators* 34:22-30.
- Körner, C. 2007. The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution* 22:569-574.
- Kraft, N. J. B., W. K. Cornwell, C. O. Webb, and D. D. Ackerly. 2007. Trait evolution, community assembly, and the phylogenetic structure of ecological communities. *The American Naturalist* 170:271-283.

- Krog, H. 1982. *Punctelia*, a new lichen genus in the Parmeliaceae. *Nordic Journal of Botany* 2:287-292.
- Lalley, J. S., H. A. Viles, N. Copeman, and C. Cowley. 2006. The influence of multi-scale environmental variables on the distribution of terricolous lichens in a fog desert. *Journal of Vegetation Science* 17:831-838.
- Larson, D. W. 1981. Differential wetting in some lichens and mosses: The role of morphology. *The Bryologist* 84:1-15.
- Lavorel, S., K. Grigulis, S. McIntyre, N. S. G. Williams, D. Garden, J. Dorrough, S. Berman, F. Quétier, A. Thébault, and A. Bonis. 2008. Assessing functional diversity in the field – methodology matters. *Functional Ecology* 22:134-147.
- Lennon, J. J., C. M. Beale, C. L. Reid, M. Kent, and R. J. Pakeman. 2011. Are richness patterns of common and rare species equally well explained by environmental variables? *Ecography* 34:529-539.
- León-Yáñez, S. 2000. La flora de los páramos ecuatorianos. Pages 6-22 *In* Josse, C., P. A. Mena, and G. Medina, editors. *La biodiversidad de los páramos. Serie Páramo 7, GTP/Abya Yala., Quito.*
- Li, X. R., G. Song, R. Hui, and Z. R. Wang. 2017. Precipitation and topsoil attributes determine the species diversity and distribution patterns of crustal communities in desert ecosystems. *Plant and Soil* 420:163-175.
- Longton, R. E. 1988. *The biology of polar bryophytes and lichens.* Cambridge University Press, New York.
- Lücking, R., M. Dal-Forno, J. D. Lawrey, F. Bungartz, M. E. Holgado Rojas, J. E. Hernández M., M. P. Marcelli, B. Moncada, E. A. Morales, N. Matthew P., E. Paz, L. Salcedo, A. A. Spielmann, K. Wilk, S. Will-Wolf, and A. Yanez-Ayabaca. 2013. Ten new species of lichenized Basidiomycota in the genera *Dictyonema* and *Cora* (Agaricales: Hygrophoraceae), with a key to all accepted genera and species in the *Dictyonema* clade. *Phytotaxa* 139:1-38.

- Lücking, R., M. Dal Forno, B. Moncada, L. F. Coca, L. Y. Vargas-Mendoza, A. Aptroot, L. J. Arias, B. Besal, F. Bungartz, D. M. Cabrera-Amaya, M. E. S. Cáceres, J. L. Chaves, S. Eliasaro, M. C. Gutiérrez, J. E. Hernández Marin, Herrera-Campos, María de los Ángeles, M. E. Holgado-Rojas, H. Jonitz, M. Kukwa, F. Lucheta, S. Madriñán, M. P. Marcelli, de Azevedo Martins, Suzana Maria, J. A. Mercado-Díaz, J. A. Molina, E. A. Morales, P. R. Nelson, F. Nugra, F. Ortega, T. Paredes, A. L. Patiño, R. N. Peláez-Pulido, R. E. Pérez Pérez, G. B. Perlmutter, E. Rivas-Plata, J. Robayo, C. Rodríguez, D. F. Simijaca, E. Soto-Medina, A. A. Spielmann, A. Suárez-Corredor, J. Torres, C. A. Vargas, A. Yáñez-Ayabaca, G. Weerakoon, K. Wilk, M. C. Pacheco, M. Diazgranados, G. Brokamp, T. Borsch, P. M. Gillevet, M. Sikaroodi, and J. D. Lawrey. 2016. Turbo-taxonomy to assemble a megadiverse lichen genus: seventy new species of *Cora* (Basidiomycota: Agaricales: Hygrophoraceae), honouring David Leslie Hawksworth's seventieth birthday. *Fungal Diversity*:139-207.
- Lumbsch, H. T. 1989. Die holarktischen Vertreter der Flechtengattung *Diploschistes* (Thelotremataceae). *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 66:133-196.
- Madriñán, S., A. J. Cortés, and J. E. Richardson. 2013. Páramo is the world's fastest evolving and coolest biodiversity hotspot. *Frontiers in genetics* 4:1-7.
- Maestre, F., C. Escolar, I. Martinez, and A. Escudero. 2008. Are soil lichen communities structured by biotic interactions? A null model analysis. *Journal of Vegetation Science* 19:261-266.
- Magurran, A. E. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Publishing, Oxford.
- Marschall, M., and M. C. F. Proctor. 2004. Are bryophytes shade plants? Photosynthetic light responses and proportions of chlorophyll a, Chlorophyll b and Total Carotenoids. *Annals of Botany* 94:593-603.
- Martínez, I., A. Escudero, F. T. Maestre, A. de la Cruz, C. Guerrero, and A. Rubio. 2006. Small-scale patterns of abundance of mosses and lichens forming biological soil crusts in two semi-arid gypsum environments. *Australian Journal of Botany* 54:339-348.
- Matos, P., P. Pinho, G. Aragón, I. Martínez, A. Nunes, Soares, Amadeu M V M, and C. Branquinho. 2015. Lichen traits responding to aridity. *Journal of Ecology* 103:451-458.

- Méndez-Toribio, M., J. A. Meave, I. Zermeño-Hernández, and G. Ibarra-Manríquez. 2016. Effects of slope aspect and topographic position on environmental variables, disturbance regime and tree community attributes in a seasonal tropical dry forest. *Journal of Vegetation Science* 27:1094-1103.
- Moncada, B. El género *Sticta* (Schreb.) Ach. en Colombia: Taxonomía, Ecogeografía e Importancia. Universidad Nacional de Colombia; 2012. 436 p.
- Moretti, M., F. de Bello, S. Ibanez, S. Fontana, G. B. Pezzatti, F. Dziock, C. Rixen, and S. Lavorel. 2013. Linking traits between plants and invertebrate herbivores to track functional effects of land-use changes. *Journal of Vegetation Science* 24:949-962.
- Moscol Olivera, M. C., and A. M. Cleef. 2009. Vegetation composition and altitudinal distribution of Andean rain forests in El Angel and Guandera reserves, northern Ecuador. *Phytocoenologia* 39:175-204.
- Nascimbene, J., and L. Marini. 2015. Epiphytic lichen diversity along elevational gradients: biological traits reveal a complex response to water and energy. *Journal of Biogeography* 42:1222-1232.
- Nash III, T. H., S. L. White, and J. E. Marsh. 1977. Lichen and moss distribution and biomass in hot desert ecosystems. *The Bryologist* 80:470-479.
- Nelson, C. R., and C. B. Halpern. 2005. Short-term effects of timber harvest and forest edges on ground-layer mosses and liverworts. *Canadian Journal of Botany* 83:610-620.
- Nelson, P. R., B. McCune, and D. K. Swanson. 2015a. Lichen traits and species as indicators of vegetation and environment. *The Bryologist* 118:252-263.
- Nelson, P. R., B. McCune, C. Roland, and S. Stehn. 2015b. Non-parametric methods reveal non-linear functional trait variation of lichens along environmental and fire age gradients. *Journal of Vegetation Science* 26:848-865.

- Pérez, F. L. 1997. Microbiotic crusts in the high equatorial Andes, and their influence on paramo soils. *Catena* 31:173-198.
- Podwojewski, P., and J. Paulenard. 2000. Los suelos de los Páramos del Ecuador. Pages 75 *In* Mena, P., C. Josse, and G. Medina, editors. *Los suelos del Páramo*, Abya Yala, Quito.
- Ponzetti, J. M., and B. P. McCune. 2001. Biotic soil crusts of Oregon's shrub steppe: community composition in relation to soil chemistry, climate, and livestock activity. *The Bryologist* 104:212-225.
- Prieto, M., I. Martínez, G. Aragón, and M. Verdú. 2017. Phylogenetic and functional structure of lichen communities under contrasting environmental conditions. *Journal of Vegetation Science* 28:871-881.
- Qian, H., R. E. Ricklefs, and P. S. White. 2005. Beta diversity of angiosperms in temperate floras of eastern Asia and eastern North America. *Ecology Letters* 8:15-22.
- R Core Team. 2017. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. 3.4.0:.
- Rai, H., D. K. Upreti, and R. K. Gupta. 2012. Diversity and distribution of terricolous lichens as indicator of habitat heterogeneity and grazing induced trampling in a temperate-alpine shrub and meadow. *Biodiversity and Conservation* 21:97-113.
- Randlane, T., T. Tõrra, A. Saag, and L. Saag. 2009. Key to European *Usnea* species. Pages 419-462 *In* Thell, A., M. R. D. Seaward, and T. Feuerer, editors. *The Diversity of Lichenology: Jubilee Volume*. *Bibliotheca Lichenologica*, Berlin.
- Rincón-Espitia, A., and N. Mateus. 2013. Caracterización morfológica y anatómica del género *Stereocaulon* Hoffmann (Ascomycetes-Liquenizados) en Colombia. *Caldasia* 35:241-260.
- Rivas Plata, E., R. Lücking, H. J. M. Sipman, A. Mangold, K. Kalb, and H. T. Lumbsch. 2010. A world-wide key to the thelotremoid Graphidaceae, excluding the Ocellularia- Myriotrema-Stegobolus clade. *The Lichenologist* 42:139-185.

Routledge, R. D. 1983. Evenness indices: Are any admissible? *Oikos* 40:149-151.

Rundel, P. W., A. P. Smith, and F. C. Meinzer. 1994. Tropical alpine environments: Plant form and function. Cambridge University Press, Great Britain.

Sipman, H. J. M. 2005a. Identification key and literature guide to the genera of Lichenized Fungi (Lichens) in the Neotropics PROVISIONAL VERSION. November 7, 2016 <http://www.bgbm.fu-berlin.de/sipman/keys/neokeyA.htm#primary>.

Sipman, H. J. M. 2005b. MASON HALE's key to Parmotrema, revised edition: key to wide-lobed parmelioid species occurring in Tropical America (genera Canomaculina, Parmotrema, Rimelia, Rimeliella). July 27, 2015 <http://www.bgbm.fu-berlin.de/sipman/keys/Neoparmo.htm>.

Sipman, H. J. M. 2002. Key to the Stereocaulon species in the Neotropics. November 7, 2016 <http://www.bgbm.fu-berlin.de/sipman/keys/Neostereo.htm>.

Sipman, H. J. M. 1997. Key to lichens with PODETIA (incl. pseudopodetia) (genera Baeomyces, Cladia, Cladina, Cladonia, Dibaeis, Phyllobaeis) for the highlands of Ecuador (above 2500 m) with chemical guide to the Cladina and Cladonia species. 27 Jun, 2016 <http://www.bgbm.fu-berlin.de/sipman/keys/Ecuclad.htm>.

Sipman, H. J. M., J. A. Elix, and T. H. Nash III. 2009. Hypotrachyna (Parmeliaceae, Lichenized Fungi). New York Botanical Garden Press, New York.

Smith, C. W., A. Aptroop, B. J. Coppins, A. Fletcher, O. L. Gilbert, P. W. James, and P. A. Wolseley. 2009. The Lichens of Great Britain and Ireland. The Natural History Museum Publications, London.

Stenroos, S. 1995. Cladoniaceae (Lecanorales, lichenized Ascomycotina) in the flora of Chile. *Gayana Botanica* 52:89-131.

- Ullmann, I., and B. Büdel. 2003. Ecological determinants of species composition of biological soil crusts on a Landscape scale. Pages 203-213 *In* Belnap, J., and O. L. Lange, editors. Biological soil crusts: structure, function, and management, Springer, Berlin.
- Valencia, R., C. Ceron, W. Palacios, and R. Sierra. 1999. Las formaciones naturales de la Sierra del Ecuador. Pages 79-108 *In* Sierra, R., editor. Propuesta preliminar de un sistema de clasificación de vegetación para el Ecuador continental, Proyecto INEFAN/GEF-BIRF y EcoCiencia, Quito.
- Van-Reenen, G. B. A., and S. R. Gradstein. 1983. Studies on Colombian cryptogams XX. A transect analysis of the bryophyte vegetation along an altitudinal gradient on the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Acta Botanica Neerlandica* 32:163-175.
- Vašutová, M., M. Edwards-Jonášová, P. Baldrian, M. Čermák, and P. Cudlín. 2017. Distinct environmental variables drive the community composition of mycorrhizal and saprotrophic fungi at the alpine treeline ecotone. *Fungal Ecology* 27:116-124.
- Vitikainen, O. 1998. Taxonomic notes on Neotropical species of *Peltigera*. Pages 135-139 *In* Marcelli, M. P., and M. R. D. Seaward, editors. Lichenology in Latin America History, Current Knowledge and Application, CETESB, São Paulo.
- Zuur, A. F., E. F. Ieno, N. J. Walker, A. A. Savelief, and G. M. Smith. 2009. Mixed effects models and extensions in ecology with R. Springer, New York.

Appendix 1. Species list of terricolous cryptogams in Ecuadorian páramo and its abbreviations (Abbr.). C: El Cajas; A: El Ángel.

	Species	Family	Growth form	Location	
				C	A
LICHENS					
1.	<i>Alectoria ochroleuca</i> (Schrank) A. Massal.	Parmeliaceae	Fr	×	
2.	<i>Biatora</i> sp.	Ramalinaceae	C		×
3.	<i>Bryoria nitidula</i> (Th. Fr.) Brodo & D. Hawksw.	Parmeliaceae	Fr	×	
4.	<i>Cladia aggregata</i> (Sw.) Nyl. QI	Cladoniaceae	Fr	×	×
5.	<i>Cladia aggregata</i> (Sw.) Nyl. QIII	Cladoniaceae	Fr		×
6.	<i>Cladia fuliginosa</i> Filson	Cladoniaceae	Fr	×	
7.	<i>Cladonia</i> aff. <i>portentosa</i> (Dufour) Coem.	Cladoniaceae	Fr	×	
8.	<i>Cladonia</i> aff. <i>scabriuscula</i> (Delise) Leight.	Cladoniaceae	DT		×
9.	<i>Cladonia aleuropoda</i> Vain. QI	Cladoniaceae	DT	×	×
10.	<i>Cladonia aleuropoda</i> Vain. QII	Cladoniaceae	DT	×	×
11.	<i>Cladonia andesita</i> Vain. QI	Cladoniaceae	DT	×	
12.	<i>Cladonia andesita</i> Vain. QII	Cladoniaceae	DT	×	×
13.	<i>Cladonia andesita</i> Vain. QIII	Cladoniaceae	DT		×
14.	<i>Cladonia arbuscula</i> subsp. <i>arbuscula</i> (Wallr.) Flot.	Cladoniaceae	Fr	×	
15.	<i>Cladonia calycantha</i> Delise ex Nyl.	Cladoniaceae	DT	×	
16.	<i>Cladonia cartilaginea</i> Müll. Arg. QI	Cladoniaceae	DT	×	×
17.	<i>Cladonia cartilaginea</i> Müll. Arg. QII	Cladoniaceae	DT	×	×

	Species	Family	Growth form	Location	
				C	A
18.	<i>Cladonia chlorophaea</i> (Flörke ex Sommerf.) Spreng.	Cladoniaceae	DT	×	×
19.	<i>Cladonia coccifera</i> (L.) Willd.	Cladoniaceae	DT	×	
20.	<i>Cladonia confusa</i> f. <i>bicolor</i> (Müll. Arg.) Ahti & DePriest	Cladoniaceae	Fr	×	×
21.	<i>Cladonia confusa</i> f. <i>confusa</i> (R. Sant.) Follmann & Ahti	Cladoniaceae	Fr	×	×
22.	<i>Cladonia corniculata</i> Ahti & Kashiw.	Cladoniaceae	DT	×	×
23.	<i>Cladonia corymbites</i> Nyl.	Cladoniaceae	DT		×
24.	<i>Cladonia corymbosula</i> Nyl.	Cladoniaceae	DT		×
25.	<i>Cladonia cryptochlorophaea</i> Asahina	Cladoniaceae	DT		×
26.	<i>Cladonia didyma</i> (Fée) Vain. QI	Cladoniaceae	DT		×
27.	<i>Cladonia didyma</i> (Fée) Vain. QII	Cladoniaceae	DT	×	×
28.	<i>Cladonia furcata</i> subsp. <i>furcata</i> (Huds.) Schrad	Cladoniaceae	DT	×	
29.	<i>Cladonia granulosa</i> (Vain.) Ahti	Cladoniaceae	DT	×	×
30.	<i>Cladonia grayi</i> G. Merr. ex Sandst. QII	Cladoniaceae	DT	×	
31.	<i>Cladonia halei</i> (Ahti) Ahti & DePriest	Cladoniaceae	Fr	×	×
32.	<i>Cladonia imbricarica</i> Kristinsson	Cladoniaceae	DT		×
33.	<i>Cladonia isabellina</i> Vain. QI	Cladoniaceae	DT		×
34.	<i>Cladonia isabellina</i> Vain. QII	Cladoniaceae	DT		×
35.	<i>Cladonia isabellina</i> Vain. QIV	Cladoniaceae	DT		×
36.	<i>Cladonia leprocephala</i> Ahti & S. Stenroos	Cladoniaceae	DT	×	×

	Species	Family	Growth form	Location	
				C	A
37.	<i>Cladonia macilenta</i> Hoffm. QII	Cladoniaceae	DT	×	×
38.	<i>Cladonia meridensis</i> Ahti & S. Stenroos	Cladoniaceae	DT	×	×
39.	<i>Cladonia merochlorophaea</i> Asahina	Cladoniaceae	DT	×	×
40.	<i>Cladonia mexicana</i> Vain. QI	Cladoniaceae	DT	×	
41.	<i>Cladonia ochrochlora</i> Flörke	Cladoniaceae	DT	×	
42.	<i>Cladonia pyxidata</i> (L.) Hoffm. QI	Cladoniaceae	DT	×	
43.	<i>Cladonia pyxidata</i> (L.) Hoffm. QII	Cladoniaceae	DT	×	×
44.	<i>Cladonia rangiferina</i> (L.) Weber ex F.H. Wigg	Cladoniaceae	Fr	×	
45.	<i>Cladonia subcervicornis</i> (Vain.) Kernst.	Cladoniaceae	DT	×	
46.	<i>Cladonia</i> sp 1.	Cladoniaceae	DT		×
47.	<i>Cladonia</i> sp 2.	Cladoniaceae	DT		×
48.	<i>Cladonia</i> sp 3.	Cladoniaceae	DT	×	
49.	<i>Cladonia</i> sp 4.	Cladoniaceae	DT	×	
50.	<i>Cladonia squamosa</i> var. <i>squamosa</i> (Scop.) Hoffm. QI	Cladoniaceae	DT	×	
51.	<i>Cladonia squamosa</i> var. <i>squamosa</i> (Scop.) Hoffm. QII	Cladoniaceae	DT	×	×
52.	<i>Cladonia squamosa</i> var. <i>squamosa</i> (Scop.) Hoffm. QIII	Cladoniaceae	DT		×
53.	<i>Cladonia subradiata</i> (Vain.) Sandst.	Cladoniaceae	DT	×	×
54.	<i>Cladonia subsquamosa</i> Kremp.	Cladoniaceae	DT	×	×

	Species	Family	Growth form	Location	
				C	A
55.	<i>Cora accipiter</i> Moncada, Madriñán & Lücking	Hygrophoraceae	F		×
56.	<i>Cora caucensis</i> Moncada, M.C. Gut. & Lücking	Hygrophoraceae	F		×
57.	<i>Cora ciferrii</i> (Tomas.) Lücking, A. Grall & Thüs	Hygrophoraceae	F	×	×
58.	<i>Cora dalehana</i> Moncada, Madriñán & Lücking	Hygrophoraceae	F		×
59.	<i>Cora dewisanti</i> Moncada, Suár.-Corr. & Lücking	Hygrophoraceae	F		×
60.	<i>Cora hafecesweorthensis</i> Moncada, Lücking & R.-E. Peláez	Hygrophoraceae	F		×
61.	<i>Cora inversa</i> Lücking & Moncada	Hygrophoraceae	F	×	
62.	<i>Cora pichinchensis</i> Paredes, Jonitz & Dal-Forno	Hygrophoraceae	F		×
63.	<i>Cora squamiformis</i> Wilk, Lücking & Yáñez-Ayabaca	Hygrophoraceae	F	×	
64.	<i>Dictyonema caespitosum</i> (Johow) Lücking	Hygrophoraceae	F		×
65.	<i>Diploschistes diacapsis</i> (Ach.) Lumbsch	Graphidaceae	C	×	
66.	<i>Diploschistes hypoleucus</i> Zahlbr.	Graphidaceae	C		×
67.	<i>Flakea papillata</i> O.E. Erikss.	Verrucariaceae	F		×
68.	<i>Hypotrachyna andensis</i> Hale	Parmeliaceae	F	×	
69.	<i>Hypotrachyna brevirhiza</i> (Kurok.) Hale	Parmeliaceae	F	×	
70.	<i>Hypotrachyna densirhizinata</i> (Kurok.) Hale	Parmeliaceae	F	×	

	Species	Family	Growth form	Location	
				C	A
71.	<i>Hypotrachyna ensifolia</i> (Kurok.) Hale	Parmeliaceae	F	×	
72.	<i>Hypotrachyna exsplendens</i> (Hale) Hale	Parmeliaceae	F	×	×
73.	<i>Hypotrachyna fragilis</i> (Sipman) Divakar, A. Crespo, Sipman, Elix & Lumbsch	Parmeliaceae	F		×
74.	<i>Hypotrachyna sorocheila</i> (Vain.) Divakar, A. Crespo, Sipman, Elix & Lumbsch	Parmeliaceae	F		×
75.	<i>Hypotrachyna</i> sp.	Parmeliaceae	F	×	
76.	<i>Lecidea berengeriana</i> (A. Massal.) Nyl.	Lecideaceae	C	×	×
77.	<i>Lepraria</i> sp 1.	Stereocaulaceae	C	×	
78.	<i>Lepraria</i> sp 2.	Stereocaulaceae	C		×
79.	<i>Leptogium corticola</i> (Taylor) Tuck.	Collemataceae	F	×	×
80.	<i>Myelochroa degelii</i> (Hale) Elix & Hale	Parmeliaceae	F	×	
81.	<i>Parmotrema bangii</i> (Vain.) Hale	Parmeliaceae	F	×	
82.	<i>Peltigera</i> aff. <i>degenii</i> Gyeln.	Peltigeraceae	F		×
83.	<i>Peltigera andensis</i> Vitik.	Peltigeraceae	F	×	
84.	<i>Peltigera austroamericana</i> Zahlbr.	Peltigeraceae	F	×	×
85.	<i>Peltigera collina</i> (Ach.) Schrad.	Peltigeraceae	F		×
86.	<i>Peltigera didactyla</i> (With.) J.R. Laundon	Peltigeraceae	F	×	
87.	<i>Peltigera dolichorrhiza</i> f. <i>dolichorrhiza</i> (Nyl.) Nyl.	Peltigeraceae	F		×
88.	<i>Peltigera leucophlebia</i> (Nyl.) Gyeln.	Peltigeraceae	F	×	
89.	<i>Peltigera microdactyla</i> Nyl.	Peltigeraceae	F		×

	Species	Family	Growth form	Location	
				C	A
90.	<i>Peltigera neopolydactyla</i> (Gyeln.) Gyeln.	Peltigeraceae	F	×	×
91.	<i>Peltigera polydactylon</i> (Neck.) Hoffm.	Peltigeraceae	F	×	×
92.	<i>Peltigera</i> sp 1.	Peltigeraceae	F	×	
93.	<i>Peltigera</i> sp 2.	Peltigeraceae	F		×
94.	<i>Peltigera</i> sp 3.	Peltigeraceae	F		×
95.	<i>Phyllobaeis imbricata</i> (Hook.) Kalb & Gierl	Baeomycetaceae	DT		×
96.	<i>Punctelia darrowii</i> (J.W. Thomson) Krog	Parmeliaceae	F	×	
97.	<i>Punctelia rudecta</i> (Ach.) Krog	Parmeliaceae	F	×	
98.	<i>Siphula fastigiata</i> (Nyl.) Nyl.	Icmadophilaceae	Fr		×
99.	<i>Sphaerophorus</i> sp.	Sphaerophoraceae	Fr		×
100.	<i>Stereocaulon tomentosum</i> var. <i>alpestre</i> Flot.	Stereocaulaceae	Fr		×
101.	<i>Stereocaulon tomentosum</i> var. <i>tomentosum</i> Th. Fr.	Stereocaulaceae	Fr	×	×
102.	<i>Sticta</i> aff. <i>phyllidiata</i> Moncada & Lücking	Lobariaceae	F	×	
103.	<i>Sticta</i> aff. <i>rhizinata</i> Moncada & Lücking	Lobariaceae	F	×	
104.	<i>Sticta beauvoisii</i> Delise	Lobariaceae	F		×
105.	<i>Sticta ciliolaciniata</i> (cianomorfo)	Lobariaceae	F	×	
106.	<i>Sticta pseudobauvoisii</i> Moncada & Ardila	Lobariaceae	F	×	
107.	<i>Thamnolia vermicularis</i> subsp. <i>vermicularis</i> (Sw.) Schaer.	Icmadophilaceae	Fr	×	
108.	<i>Toninia</i> sp.	Ramalinaceae	C		×

	Species	Family	Growth form	Location	
				C	A
109.	<i>Trapeliopsis glaucolepidea</i> (Nyl.) Gotth. Schneid.	Agyriaceae	C		×
110.	<i>Trapeliopsis granulosa</i> (Hoffm.) Lumbsch	Agyriaceae	C		×
111.	<i>Trapeliopsis</i> sp.	Agyriaceae	C		×
112.	<i>Usnea</i> aff. <i>breweriana</i> Vareschi	Parmeliaceae	Fr	×	
113.	<i>Usnea glabrescens</i> (Nyl. ex Vain.) Vain.	Parmeliaceae	Fr	×	
114.	<i>Usnea lapponica</i> Vain.	Parmeliaceae	Fr	×	
115.	<i>Usnea</i> sp.	Parmeliaceae	Fr	×	

BRYOPHYTES

1.	<i>Anastrophyllum auritum</i> (Lehm.) Steph.	Anastrophyllaceae	LL	×	×
2.	<i>Anastrophyllum nigrescens</i> (Mitt.) Steph.	Anastrophyllaceae	LL	×	
3.	<i>Anastrophyllum</i> sp.	Anastrophyllaceae	LL	×	
4.	<i>Aneura pinguis</i> (L.) Dumort.	Aneuraceae	TL	×	×
5.	<i>Anthocero</i> sp.	Anthocerotaceae	A		×
6.	<i>Breutelia tomentosa</i> (Sw. ex Brid.) A. Jaeger	Bartramiaceae	AM	×	×
7.	<i>Bryum</i> sp.	Bryaceae	AM		×
8.	<i>Calypogeia peruviana</i> Nees & Mont.	Calypogeiaceae	LL	×	
9.	<i>Campylopus areodictyon</i> (Müll. Hal.) Mitt.	Dicranaceae	AM	×	
10.	<i>Campylopus</i> aff. <i>anderssonii</i> (Müll. Hal.) A. Jaeger	Dicranaceae	AM	×	
11.	<i>Campylopus albidovirens</i> Herzog	Dicranaceae	AM	×	

	Species	Family	Growth form	Location	
				C	A
12.	<i>Campylopus jamesonii</i> (Hook.) A. Jaeger	Dicranaceae	AM		×
13.	<i>Campylopus lamprodictyon</i> (Hampe) Mitt.	Dicranaceae	AM	×	
14.	<i>Campylopus pyriformis</i> (Schultz) Brid.	Dicranaceae	AM	×	
15.	<i>Campylopus reflexisetus</i> (Müll. Hal.) Broth.	Dicranaceae	AM	×	
16.	<i>Campylopus richardii</i> Brid.	Dicranaceae	AM	×	×
17.	<i>Campylopus</i> sp 1.	Dicranaceae	AM		×
18.	<i>Campylopus</i> sp 2.	Dicranaceae	AM	×	
19.	<i>Campylopus</i> sp 3.	Dicranaceae	AM		×
20.	<i>Campylopus</i> sp 4.	Dicranaceae	AM	×	
21.	<i>Campylopus</i> sp 5.	Dicranaceae	AM		×
22.	<i>Campylopus</i> sp 6.	Dicranaceae	AM		×
23.	<i>Cephalozia crassifolia</i> (Lindenb. & Gottsche)	Cephaloziaceae	LL	×	
24.	<i>Cephaloziella</i> cf. <i>granatensis</i> (J.B. Jack ex Steph.)	Cephaloziellaceae	LL		×
25.	<i>Dicranum frigidum</i> Müll. Hal.	Dicranaceae	AM	×	
26.	<i>Dicranum</i> sp.	Dicranaceae	AM		×
27.	<i>Fissidens</i> sp.	Fissidentaceae	AM		×
28.	<i>Gongylanthus liebmannianus</i> (Lindenb. & Gottsche) Steph.	Arnelliaceae	LL	×	
29.	<i>Heteroscyphus</i> sp.	Lophocoleaceae	LL		×
30.	<i>Hypnum cupressiforme</i> Hedw.	Hypnaceae	LL	×	

	Species	Family	Growth form	Location	
				C	A
31.	<i>Isotachis lopezii</i> (R.M. Schust.) Gradst.	Balantiopsaceae	LL		×
32.	<i>Jensenia florschuetzii</i> Gronde	Pallaviciniaceae	TL		×
33.	<i>Jensenia spinosa</i> (Lindenb. & Gottsche) Grolle	Pallaviciniaceae	TL	×	
34.	<i>Lejeunea</i> sp.	Lejeuneaceae	LL	×	
35.	<i>Lepidozia inaequalis</i> (Lehm. & Lindenb.) Lehm. & Lindenb.	Lepidoziaceae	LL		×
36.	<i>Lepidozia macrocolea</i> Spruce	Lepidoziaceae	LL		×
37.	<i>Leptodontium</i> sp.	Pottiaceae	AM		×
38.	<i>Leptodontium viticulosoides</i> (P. Beauv.) Wijk & Margad.	Pottiaceae	AM	×	×
39.	<i>Leptoscyphus porphyrius</i> (Nees) Grolle	Jungermanniales	LL	×	
40.	<i>Lophocolea bidentata</i> (L.) Dumort.	Lophocoleaceae	LL	×	×
41.	<i>Lophocolea trapezoides</i> Mont.	Lophocoleaceae	LL	×	×
42.	<i>Marsupella</i> sp.	Gymnomitriaceae	LL		×
43.	<i>Mnioloma nephrostipum</i> (Spruce) R.M. Schust.	Calypogeiaceae	LL		×
44.	<i>Noteroclada confluens</i> Taylor ex Hook. f. & Wilson	Pelliaceae	LL	×	
45.	<i>Philonotis</i> sp.	Bartramiaceae	AM		×
46.	<i>Plagiochila corrugata</i> (Nees) Nees & Mont.	Plagiochilaceae	LL		×
47.	<i>Plagiochila dependula</i> Taylor	Plagiochilaceae	LL	×	

	Species	Family	Growth form	Location	
				C	A
48.	<i>Plagiomnium</i> sp.	Mniaceae	AM		×
49.	<i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt.	Hylocomiaceae	PM	×	×
50.	<i>Pleurozium</i> sp.	Hylocomiaceae	PM		×
51.	<i>Polytrichum juniperinum</i> Hedw.	Polytrichaceae	PM	×	×
52.	<i>Pseudocephalozia quadriloba</i> (Steph.) R.M. Schust.	Lepidoziaceae	LL	×	
53.	<i>Pseudomarsupidium decipiens</i> (Hook.) Grolle	Adelanthaceae	LL		×
54.	<i>Racomitrium lanuginosum</i> (Hedw.) Brid.	Grimmiaceae	AM	×	
55.	<i>Radula javanica</i> Gottsche	Radulaceae	LL	×	
56.	<i>Radula</i> sp.	Radulaceae	LL		×
57.	<i>Radula voluta</i> Taylor ex Gottsche, Lindenb. & Nees	Radulaceae	LL	×	
58.	<i>Rhacocarpus purpurascens</i> (Brid.) Paris	Rhacocarpaceae	PM	×	
59.	<i>Rhodobryum beyrichianum</i> (Hornsch.) Paris	Bryaceae	AM	×	
60.	<i>Rhodobryum</i> sp.	Bryaceae	AM	×	
61.	<i>Riccardia</i> aff. <i>chamedryfolia</i> (With.) Grolle	Aneuraceae	TL	×	
62.	<i>Riccardia amazonica</i> (Spruce) Schiffn. ex Gradst. & Hekkin	Aneuraceae	TL	×	×
63.	<i>Riccardia digitiloba</i> (Spruce) Pagan	Aneuraceae	TL		×
64.	<i>Riccardia tenuicula</i> (Spruce) Schiffn. ex Meenks	Aneuraceae	TL		×

	Species	Family	Growth form	Location	
				C	A
65.	<i>Sematophyllum subsimplex</i> (Hedw.) Mitt.	Sematophyllaceae	PM		×
66.	<i>Sphenolobus austroamericanus</i> (Váňa) Váňa	Anastrophyllaceae	LL	×	
67.	<i>Symphyogyna brasiliensis</i> Nees	Pallaviciniaceae	LL	×	
68.	<i>Syrrhopodon</i> sp.	Calymperaceae	AM		×
69.	<i>Syzygiella anomala</i> (Lindenb. & Gottsche) Steph.	Adelanthaceae	LL		×
70.	<i>Syzygiella perfoliata</i> (Sw.) Spruce	Adelanthaceae	LL	×	×
71.	<i>Syzygiella</i> sp.	Adelanthaceae	LL	×	
72.	<i>Telaranea nematodes</i> (Gottsche ex Austin) M. Howe	Lepidoziaceae	LL	×	×
73.	<i>Tylimanthus laxus</i> (Lehm. & Lindenb.) Spruce	Acrobolbaceae	LL		×

Cryptogams of Ecuadorian páramos: diversity and distributional patterns

Yadira González ¹, Gregorio Aragón², Angel Benitez¹, María Prieto²

¹ Departamento de Ciencias Biológicas, Sección de Ecología y Sistemática, Universidad Técnica Particular de Loja, San Cayetano Alto s/n, Loja, Ecuador.

² Departamento de Biología y Geología, Área de Biodiversidad y Conservación ESCET, Universidad Rey Juan Carlos, Móstoles, E- 28933, Madrid, Spain.

Manuscrito inédito



Cladia aggregata (Sw.) Nyl.

ABSTRACT

Terricolous cryptogams of páramo ecosystems are little known despite the remarkable diversity and functionality showed in these habitats. In this study, we analyzed and compared the diversity, richness, growth forms, and distributional patterns of the bryophytes and lichens of six different Ecuadorian páramos. We found a total of 230 terricolous cryptogams in all páramos, with the highest total species richness in El Cajas (114 species) followed by El Ángel (88 species). The highest diversity was found in Cajanuma and El Cajas and the lowest in Punzara. Based on these organisms we assessed the similarity between the sampled páramos by the study of common and indicator species. Lichens with dimorphic thallus, foliose species, and leafy liverworts were the richest growth forms in these páramos, while when taking cover into account (using the CWM), the dominant groups were fruticose and dimorphic lichens and acrocarpous mosses. However, the analysis by páramo showed differences in the dominant growth forms depending on the considered páramo. A significant proportion of bryophytes and lichens are cosmopolitan and sub-cosmopolitan. Meanwhile, the Neotropical element in lichens was highly represented, in bryophytic organisms the second most represented is a shared component including Holarctic, Holantarctic, and Neotropical species. Both El Cajas and El Ángel presented Pantropical species. These findings constitute an important contribution to the knowledge of bryophytes and lichens in Ecuadorian páramos showing their usefulness to characterize these ecosystems.

KEYWORDS: bryophytes, community weighed mean (CWM), growth forms, indicator species, lichens, richness.

INTRODUCTION

Explaining and assessing patterns of species diversity has been a challenge for ecologists and biogeographers for several years (Gaston 2000, Wiens 2007). This dare can be even more interesting in the Neotropical region, given that it harbors important centers of speciation, including the páramo ecosystem where the evolution has played an important role (Van der Hammen and Cleef 1986). Andean páramo is a unique geographic area hosting the richest tropical alpine flora

with over 3500 species of vascular plants (Sklenář et al. 2011, Sklenář et al. 2014). Organisms that inhabit páramo ecosystems are the results of unique adaptations to an extreme environment that evolved during the Andes formation, conditions that have favored the fast diversification rates and fast-evolving biodiversity with a very high number of endemisms (Myers et al. 2000, Madriñán et al. 2013). These characteristics highlight the potential of the area to study and understand the diversity patterns of its components, particularly of non-vascular organisms for which very little is known compared to vascular plants (Sklenář and Jørgensen 1999, Kessler 2001, Sklenář and Ramsay 2001, Krömer et al. 2005).

Bryophytes and lichens play important roles in ecosystem functions participating in water storage, nutrient and carbon cycles, and soil cohesion (Pérez 1997, Sipman 2005c, Gradstein and Holz 2005). The diversity of these organisms is related to a high variability of microhabitats, characterized by a combination of different environmental factors as elevation, light, precipitation, soil pH and moisture, slope, temperature, and other factors related with the ecosystem's conservation status as the disturbance level or anthropogenic pressures (Holz et al. 2002, Löffler and Pape 2008, Corrales et al. 2010, Baniya et al. 2014, Bässler et al. 2016). Considering species-rich communities, it is complicated to understand how they are organized or how they respond to the environmental changes (Lewis and Ellis 2010).

An approach based on assembly rules in which the species can be aggregated into groups sharing similar traits may be a useful tool for the comprehension of community patterns (Keddy 1992). In this respect, functional traits are an expression of the species fitness in a given environment, which act as a filter excluding those traits with low local aptitude (Webb et al. 2010). Trait-based approaches in cryptogamic organisms have tried to elucidate the response of organisms to environmental factors, understand ecosystem functioning or have been used as ecological indicators of climate change (Proctor 1999, Ellis and Coppins 2006, Koch et al. 2013, Concostrina-Zubiri et al. 2014, Giordani et al. 2014, Asplund and Wardle 2015, Matos et al. 2015, Nelson et al. 2015a, Chilito López et al. 2016, Henriques et al. 2017, Prieto et al. 2017, Benitez et al. 2018). Different bryophyte and lichen functional traits have been associated with distinct environmental factors or habitat conditions. Thus, growth forms are related to water uptake and loss, temperature, and light (Bates 1998, Büdel and Scheidegger 2008, Giordani et al. 2012, Matos et al. 2015, Nascimbene and Marini 2015, Li et al. 2017, Prieto et al. 2017), and can be used as a reliable

indicator of the response to climate and human disturbance (Giordani et al. 2012, Benitez et al. 2018). Photobiont type have been associated with water and light availability and temperature (Lakatos et al. 2006, Marini et al. 2011, Concostrina-Zubiri et al. 2014, Giordani et al. 2014, Merinero et al. 2014). Reproductive strategy can be considered a reliable indicator of successional stages (Koch et al. 2013), and secondary metabolites can also be associated with water availability or photoprotection (Hauck and Willenbruch 2009, Concostrina-Zubiri et al. 2014).

Generally, the biogeographical regions based on the cryptogamic species do not correspond to those established for vascular plants because they are usually larger and often fail to reflect fine scaled palaeogeographical history (Lücking et al. 2003). The distributional patterns in cryptogams are caused by long-distance dispersal, vicariance, and the relatively long-time since these species emerged, allowing them sufficient time to achieve wide ranges (Schofield and Crum 1972, Gradstein et al. 1983, Tibell 1994, Feuerer and Hawksworth 2007, Frahm 2008, Galloway 2008). Meanwhile, some species appear to have very restricted ranges; others are extremely widely distributed or have well-defined disjunction patterns (Schofield and Crum 1972, Printzen et al. 2003, Galloway 2008, Garrido-Benavent et al. 2017). Families and large genera of bryophytes are often cosmopolitan while lichens frequently show holarctic and pantropical distributions (Groth et al. 2003, Feuerer and Hawksworth 2007). Lately, it has been shown that species that were thought to have broad distributional ranges constituted different species (Argüello et al. 2007, Leavitt et al. 2013, Bjelland et al. 2017, Leavitt et al. 2017).

A remarkable component of Andean species (narrow-ranging tropical species) has also been registered for both bryophytes and lichens in some Neotropical ecosystems (Gradstein et al. 1989, Sipman 1992), even though by its wide distribution ranges few species are expected to be restricted to this zone (Sipman 2002b, Sipman 2005c, Gradstein and Holz 2005). Oppositely, in these Andean ecosystems, the high diversification and the high species turnover registered is causing quite distinct flora from one mountain to another (Madriñán et al. 2013, Sklenář et al. 2014).

Based on the premises of the scarcity of knowledge about cryptogams in páramo ecosystems the goal of this study is to know the diversity of these organisms from different points of view. Thus, we will study and compare the composition, richness, diversity, growth forms, and distribution of the cryptogamic species living in six different páramos which will permit us to characterize these ecosystems in Ecuador.

MATERIALS AND METHODS

Study area

The survey was carried out in six páramos distributed in the Ecuadorian Andes located in the provinces of Azuay (El Cajas), Carchi (El Ángel), and Loja (Cajanuma, Jimbura, Loma del Oro, and Punzara) (Fig. 1). The selected páramos are situated at elevational ranges from 2770 to 4050 m a.s.l. and present different environmental variables associated (Table 1). A detailed description of the geographical location of the study areas is given in González et al. (2017; under review).

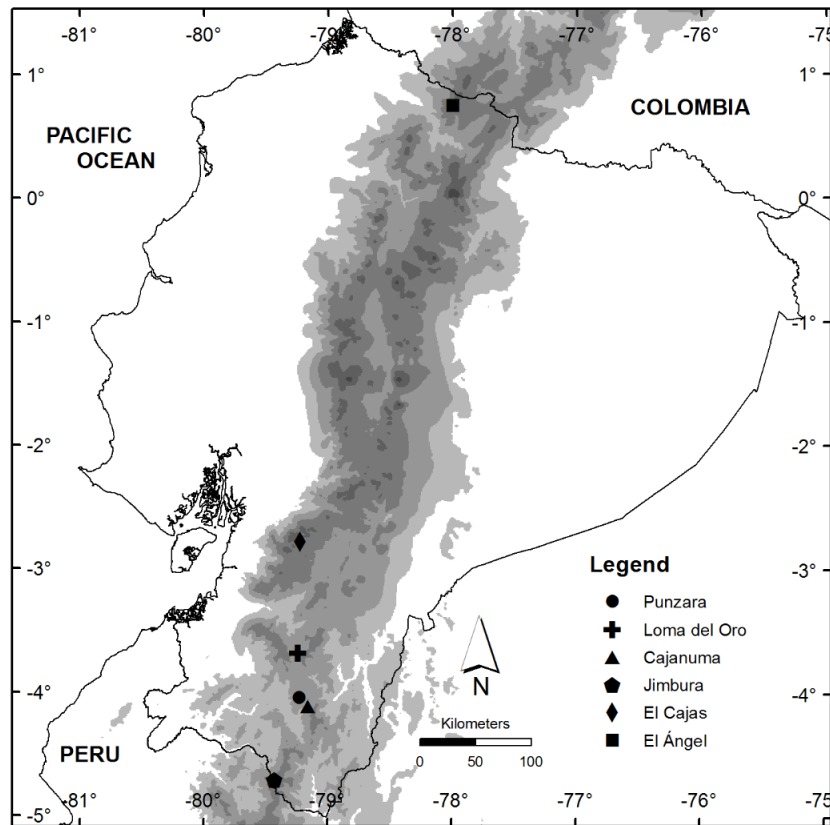


Figure 1. Location of the six studied páramos in Ecuador. The shaded zones correspond to the Andes range.

Table 1. Environmental variables of the studied páramos.

Páramo	Elevation (m asl)	Annual precipitation (mm)	Average temperature (min–max) (°C)
Punzara	2700 – 2900	936 ^a	14 (9–18) ^a
Loma del Oro	3100 – 3300	1256 ^a	10 (5–15) ^a
Cajanuma	3300 – 3400	1295 ^a	10 (5–16) ^a
Jimbura	3400 – 3500	1140 ^a	7 (2–14) ^a
El Cajas	3669 – 4039	1440 ^a	5 (2–12.7) ^{a b}
El Ángel	3750 – 3965	815 ^c	12 (4.7–19.7) ^c

^a Ministerio del Ambiente Ecuador 2010.

^b Mamamag weather station located in El Cajas páramo.

^c Inamhi 2016

Sampling design and data collection

In Cajanuma, El Cajas, Jimbura, Loma del Oro, and Punzara we studied forty sampling units of 40 × 40 cm. These were randomly placed in undisturbed areas of each páramo, with a minimum distance of 1 m between them to avoid spatial autocorrelation (Maestre et al. 2008). In El Ángel and El Cajas, four plots (30 × 30 m) were established at different elevations (3800, 3900, and 4000 m asl), using 20 sampling units of 40 × 40 cm in the same way as in the first sampling. Cryptogamic species cover was estimated within each sampling unit where we collected the samples in order to identify them, with the help of a microscope and stereomicroscope. These specimens were identified using Churchill and Linares (1995), Gradstein et al. (2001), Gradstein and da Costa (2003), and Gradstein (2016a, 2016b) for bryophytes and Krog (1982), Lumbsch (1989), Goward (1995), Sipman (1997, 2002a, 2005a, 2005b), Vitikainen (1998), Ahti (2000), Brodo et al. (2001), Kantvilas and Elix (2002), Nash III et al. (2002, 2004), Sipman et al. (2009), Smith (2009), Randlane et al. (2009), Rivas Plata et al. (2010), Moncada (2012), Rincón-Espitia and Mateus (2013), and Lüicking et al. (2013, 2016) for lichens. Members of the family

Cladoniaceae were identified with the help of the chemical composition studied by thin layer chromatography (TLC) using solvents A and C (Culberson and Kristinsson 1970).

Richness, diversity, and composition

We calculated total species richness, bryophyte, and lichen richness separately, Simpson and Shannon diversity indices, and Pielou evenness for each páramo. The Simpson index was determined by the most dominant species, Shannon index was based on the assumption that individuals were randomly selected and that all species were represented in the sample, and Pielou's evenness was calculated as the ratio between the observed diversity and the maximum diversity (Magurran 2004). Differences in the diversity between páramos were analyzed using the Duncan test. We performed all statistics in R environment version 3.4.0 (R Core Team 2017). Generally, the observed richness rarely reaches an asymptote, despite intensive sampling, so that asymptotic richness estimators can be useful to provide lower-bound estimates for taxon-rich groups (Gotelli and Colwell 2001). We measured the asymptotic richness of páramo species through the Chao2 species richness estimator (Gotelli and Colwell 2011), using “specpool” function in the “vegan” package in R environment. The richness of the six páramos was compared using a rarefaction method sample-based due to the different number of plots considered in the páramos sampled (Gotelli and Colwell 2001). We used the “rarefy” function in the R package “vegan”.

We performed cluster analysis to assess similarities between the different páramos, based on the species presence/absence per páramo. We analyzed the total species and the bryophyte and lichen species separately. We used the dissimilarity matrix (Jaccard index of dissimilarity) to work out the hierarchical clustering (Gardener 2014).

In order to find whether there are indicator species for each páramo we considered the cover data (bryophytes and lichens) of each páramo employing the R package “indicspecies” (De Cáceres and Legendre 2009) with the “multipatt” function. This function uses an extension of the original Indicator Value index (IndVal) to found the association between the species and the different páramos. The statistical significance of this relationship was tested using a permutation test (999 permutations).

Growth forms

Each lichen and bryophyte species was associated with a growth form category as follows: leafy (LL) and thalloid liverworts (TL), acrocarpous (AM) and pleurocarpous mosses (PM) for bryophytes and crustose (C), dimorphic thallus (DT), foliose (F), and fruticose (Fr) species for lichens. This was done based on specialized bibliography (Ahti 2000, Gradstein et al. 2001, Gradstein and da Costa 2003, Nash III et al. 2004, Burgaz and Ahti 2009, Sipman et al. 2009, Moncada 2012, Lücking et al. 2016).

We calculated the richness and the community weighted mean (CWM) of each growth form per páramo and for all páramos together. The CWM, defined as the mean trait value in the community weighted by its relative abundance (Lavorel et al. 2008) indicates the most common traits in a community (Lepš et al. 2006). We calculated the CWM at sampling unit level as the sum of the cover of all species sharing a trait divided by the total species cover. Total CWM per páramo was calculated as the sum of all CWM per sampling unit.

Distributional patterns

All the species were associated with the floristic kingdom occupied, according to Takhtajan (1986). The geographical distribution of each species were characterized based on records published in monographies, guides, studies of particular groups (Ahti 2000, Gradstein et al. 2001, Gradstein and da Costa 2003, Nash III et al. 2004, Burgaz and Ahti 2009, Sipman et al. 2009, Moncada 2012, Lücking et al. 2016), and using the Database for the Rapid Identification of Lichens (www.lias.net) and Checklist of lichens (www.lichens.uni-hamburg.de).

RESULTS

Richness, biodiversity, and composition

A total of 230 species of terricolous cryptogams (94 bryophytes and 136 lichens) were identified in the six studied páramos (Cajanuma, El Ángel, El Cajas, Jimbura, Loma del Oro, and Punzara) (Appendix 1). Bryophyte species belonged to 15 orders, 36 families, and 51 genera, while the lichenized fungi belonged to 9 orders, 18 families, and 33 genera. The most species-rich

bryophytic orders were Jugermanniales (including the families Anastrophyllaceae, Lepidoziaceae, and Lophocoleaceae), Dicranales (with including Dicranaceae, Calymperaceae, Fissidentaceae), and Metzgeriales (Aneuraceae). The richest genera of bryophytes were *Campylopus*, *Riccardia*, *Anastrophyllum*, and *Lepidozia*. Regarding lichens, the most species-rich orders were Lecanorales (including Cladoniaceae, Parmeliaceae, and Stereocaulaceae) and Peltigerales (with Collemataceae, Lobariaceae, Peltigeraceae). *Cladonia*, *Cora*, *Hypotrachyna*, and *Peltigera* were the genera with the highest number of species.

The highest species richness was observed in El Cajas with 114 species (41 bryophytes and 73 lichens), followed by El Ángel with 88 species and Loma del Oro with 45 species (Fig. 2; Table 2). Although the observed species in most páramos were greater or equal to the 70% of the Chao estimator (Table 2), bryophytes of Punzara and bryophytes and lichens of Loma del Oro were lower or equal to 51% of the estimated richness (Table 2). The highest total richness (bryophyte and lichens) and lichen richness per plot were found in El Cajas (Fig. 3a, Fig. 3c), while the highest bryophyte richness was found in Cajanuma (Fig. 3b). Cajanuma and El Cajas showed the highest diversity values (Simpson and Shannon indices) meanwhile Punzara presented the lowest diversity. Both, Loma del Oro and Punzara were the páramos with the lowest evenness (Fig. 4; Table 3).

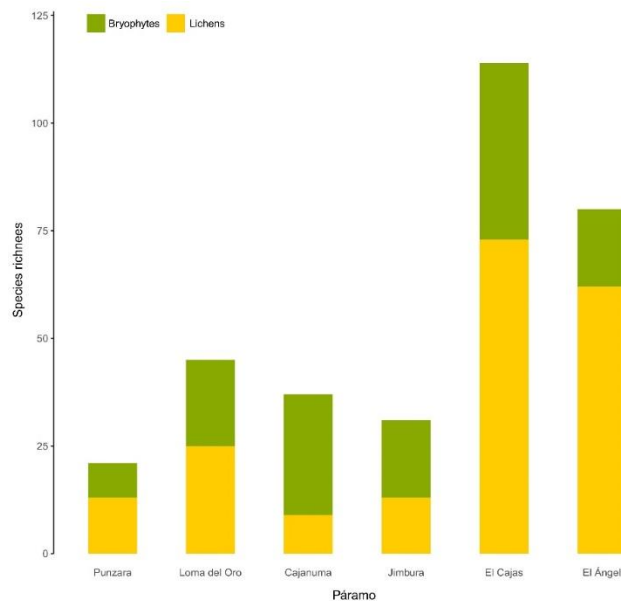


Figure 2. Total richness of terricolous cryptogams by páramo.

Table 2. Species richness of terricolous cryptogams and their dissimilarity index at páramo level.

Páramos	Bryophytes		Lichens	
	Observed species (Chao; SE)	Bray-Curtis dissimilarity (%)	Observed species (Chao; SE)	Bray-Curtis dissimilarity (%)
Punzara	8 (23; 13.2)	49.61	13 (14; 2.23)	77.81
Loma del Oro	20 (59; 47.9)	74.82	25 (49; 30.3)	86.30
Cajanuma	28 (30; 2.1)	60.46	9 (9; 0)	57.93
Jimbura	18 (24; 7.1)	69.28	13 (17; 5.2)	70.50
El Cajas	41 (44; 3.5)	74.66	73 (106; 18.9)	77.81
El Angel	26 (28; 3.4)	82.23	62 (88; 16.1)	82.25

Chao estimates of total richness are shown in brackets. SE= standard error.

Table 3. Diversity indices by páramo of terricolous cryptogams (bryophytes and lichens).

Páramos	<i>Simpson index</i>	<i>Shannon index</i>	<i>Pielou evenness</i>
Punzara	0.58	1.14	0.80
Loma del Oro	0.72	1.56	0.83
Cajanuma	0.80	1.94	0.85
Jimbura	0.73	1.60	0.85
El Cajas	0.82	1.91	0.88
El Ángel	0.74	1.59	0.88

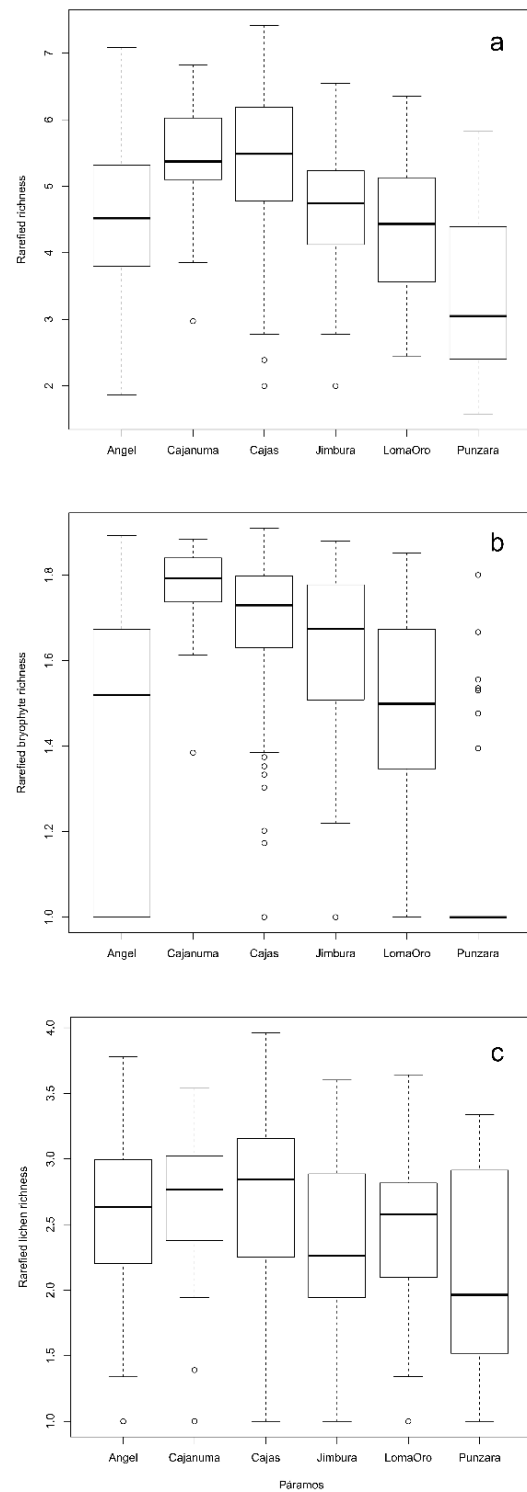


Figure 3. Relative richness by plot in six Ecuadorian páramos. a) total terricolous cryptogams; b) bryophytes; c) lichens.

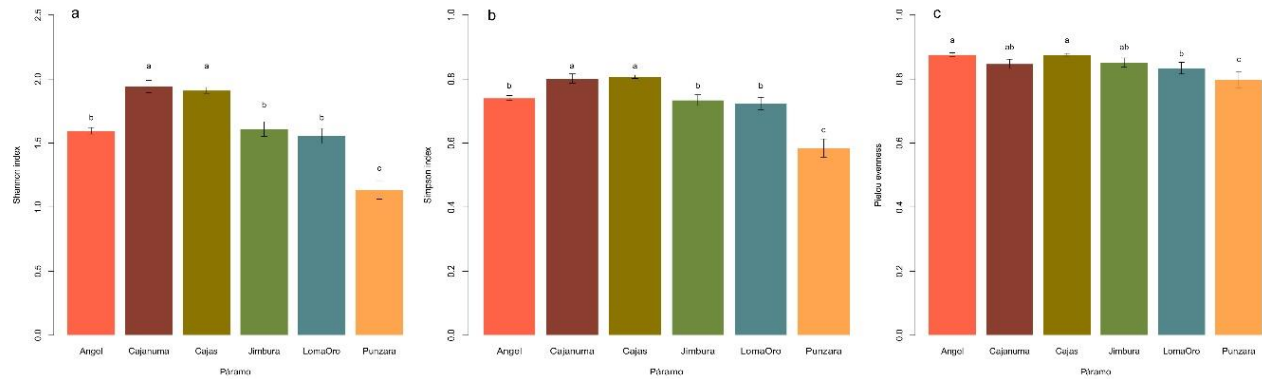


Figure 4. Diversity indices by páramo of terricolous cryptogams. a) Shannon index; b) Pielou evenness. Significant differences between areas are showed with different letters above bars ($P < 0.05$) based on Duncan's test

The similarity between different páramos varied depending on the organism considered. The cluster analyses showed three main groups for total species (Fig. 5a), bryophytes (Fig. 5b), and lichens (Fig. 5c), but the relationships between these groups were different in all cases. Dendrograms representing both total and bryophyte species showed a higher similarity between Jimbura, Loma del Oro, and Cajanuma. This clade was more related with Punzara when taking into account the total species composition and with a clade comprising by El Cajas and El Ángel when only bryophyte species are considered (Fig. 5a, b). In lichens, Cajanuma and Jimbura were more closely related and closer to a clade comprising Punzara and Loma del Oro. These two clades were distantly related to El Cajas and El Ángel clade (Fig. 5c).

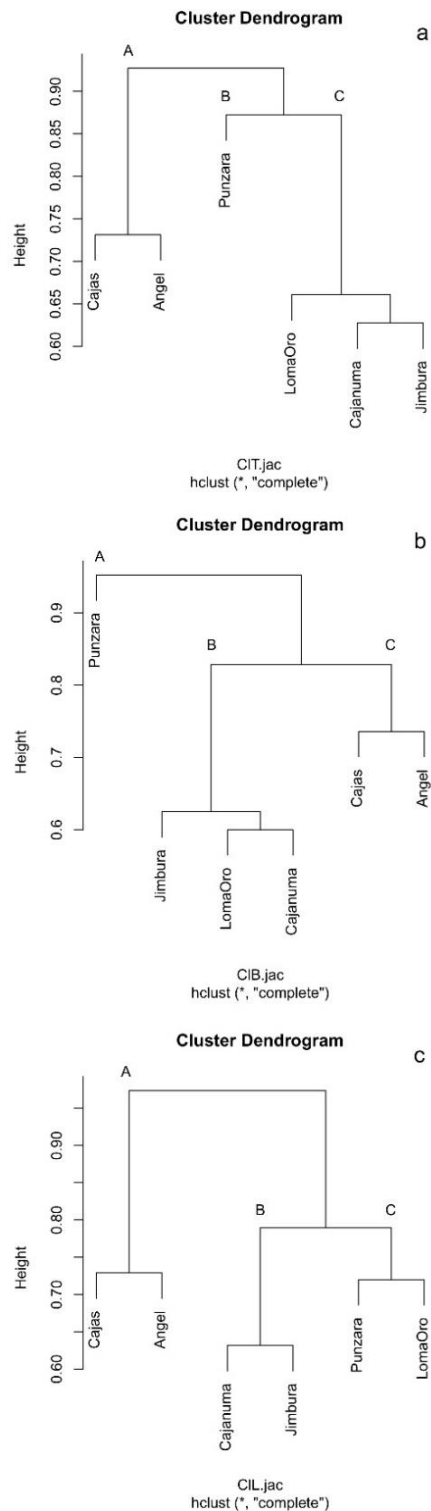


Figure 5. Hierarchical cluster of cryptogamic species of Ecuadorian páramos based on Jaccard dissimilarity values. a) Total terricolous cryptogams; b) bryophytes; c) lichens.

Only one species was shared by the six páramos, *Cladia aggregata*, which presented the highest cover in almost all studied páramos. The indicator species analysis showed several species significantly associated with each páramo. The number of these indicators varied depending on the studied páramo. Punzara, Loma del Oro, and Jimbura presented the lowest number of indicator species (Table 4), with 2 (e.g., *Polytrichum juniperinum*), 6 (e.g., *Cora reticulifera*), and 1 (*Cladonia arbuscula* subsp. *arbuscula*) species respectively. El Ángel, Cajanuma, and El Cajas showed a higher number of indicator species with 10 species in El Ángel (e.g., *Cladonia corymbosula*, *C. isabellina*), 13 species in Cajanuma (e.g., *Anastrophyllum auritum*, *Cora ciferrii*), and 20 indicator species in El Cajas (e.g., *Aneura pinguis*, *Campylopus reflexisetus*) (Table 4).

Table 4. Species significantly associated with each páramo based on the Indicator species analysis.

Páramos	Species	stat	p.value
Punzara	<i>Polytrichum juniperinum</i>	0.903	0.001***
	<i>Cladonia crispata</i>	0.354	0.001***
Loma del Oro	<i>Cora reticulifera</i>	0.5	0.001***
	<i>Cladonia portentosa</i>	0.466	0.001***
	<i>Cladonia melanopoda</i>	0.332	0.001***
	<i>Cladonia subreticulata</i>	0.274	0.004**
	<i>Anastrophyllum nigrescens</i>	0.269	0.008**
	<i>Diploschistes diacapsis</i>	0.265	0.005**
Cajanuma	<i>Anastrophyllum auritum</i>	0.526	0.001***
	<i>Thamnotia vermicularis</i>	0.513	0.001***
	<i>Cora ciferrii</i>	0.499	0.001***
	<i>Dicranum frigidum</i>	0.469	0.001***
	<i>Cladonia corniculata</i>	0.441	0.001***
	<i>Lepidozia cupressina</i>	0.354	0.001***
	<i>Syzygiella anomala</i>	0.325	0.001***
	<i>Bunodophoron melanocarpum</i>	0.309	0.001***
	<i>Tylimanthus laxus</i>	0.293	0.001***

Páramos	Species	stat	p.value
	<i>Bazzania hookeri</i>	0.274	0.003**
	<i>Bazzania falcate</i>	0.224	0.019*
	<i>Herbertus pensilis</i>	0.224	0.019*
	<i>Lepicolea pruinosa</i>	0.224	0.014*
Jimbura	<i>Cladonia arbuscula</i> subsp. <i>arbuscula</i>	0.415	0.001***
El Cajas	<i>Cladonia confusa</i> f. <i>confusa</i>	0.745	0.001***
	<i>Campylopus reflexisetus</i>	0.698	0.001***
	<i>Aneura pinguis</i>	0.594	0.001***
	<i>Cladonia furcata</i>	0.479	0.001***
	<i>Campylopus pyriformis</i>	0.433	0.001***
	<i>Cladonia squamosa</i> QI	0.398	0.001***
	<i>Cladonia halei</i>	0.383	0.001***
	<i>Bryoria nitidula</i>	0.376	0.001***
	<i>Pseudocephalozia quadroloba</i>	0.342	0.001***
	<i>Peltigera austroamericana</i>	0.336	0.001***
	<i>Rhodobryum beyrichianum</i>	0.335	0.002**
	<i>Cladonia leprocephala</i>	0.315	0.005**
	<i>Leptoscyphus porphyrius</i>	0.289	0.003**
	<i>Cladonia chlorophaea</i>	0.267	0.016*
	<i>Cladonia rappii</i>	0.266	0.009**
	<i>Leptogium corticola</i>	0.262	0.014*
	<i>Campylopus aerodictyon</i>	0.258	0.01**
	<i>Riccardia</i> aff. <i>chamedryfolia</i>	0.25	0.019*
	<i>Campylopus</i> aff. <i>anderssonii</i>	0.242	0.026*
	<i>Symphyogyna brasiliensis</i>	0.224	0.049*
El Ángel	<i>Cladonia meridensis</i>	0.662	0.001***
	<i>Cladonia isabellina</i> QI	0.658	0.001***
	<i>Cladonia squamosa</i> QIII	0.452	0.001***
	<i>Cladonia corymbosula</i>	0.413	0.001***
	<i>Isotachis lopezzi</i>	0.348	0.001***

Páramos	Species	stat	p.value
	<i>Jensenia florschuetzii</i>	0.329	0.001***
	<i>Lepidozia inaequalis</i>	0.316	0.001***
	<i>Plagiochila corrugata</i>	0.266	0.011*
	<i>Peltigera polydactylon</i>	0.257	0.019*
	<i>Cladonia isabellina</i> QII	0.25	0.026*

Significant values are shown as: '***' 0.001, '**' 0.01, '*' 0.05

Growth form

Considering the richness of growth forms, we found that lichens with dimorphic thallus, foliose species, and leafy liverworts were the richest groups in these páramos, with 47, 42, and 39 species, respectively (Fig. 6a). On the other hand, based on the CWM, the dominant groups were fruticose lichens, lichens with dimorphic thallus, and acrocarpous mosses (Fig. 6b). The analysis by páramo showed that leafy liverworts were the richest bryophyte growth forms in four out of six páramos followed by acrocarpous mosses (Fig. 7a), while based on the CWM the acrocarpous mosses were dominant (Fig. 8a). In contrast, in Punzara, mosses were dominant over liverworts showing the highest richness in acrocarpous mosses, and a highest CWM of pleurocarpous mosses. Regarding lichens, the highest richness was represented by lichens with dimorphic thallus in all páramos except in Jimbura and Cajanuma, where fruticose species were the richest groups (Fig. 7b). In El Cajas and El Ángel foliose lichens also exhibit a significant richness (Fig. 7b) meanwhile in Punzara they were absent. On the other hand, based on the CWM, the fruticose species were dominant in all páramos except in El Ángel, where lichens with dimorphic thallus dominated over the rest (Fig. 8b). In El Cajas, lichens with dimorphic thallus were also outstanding.

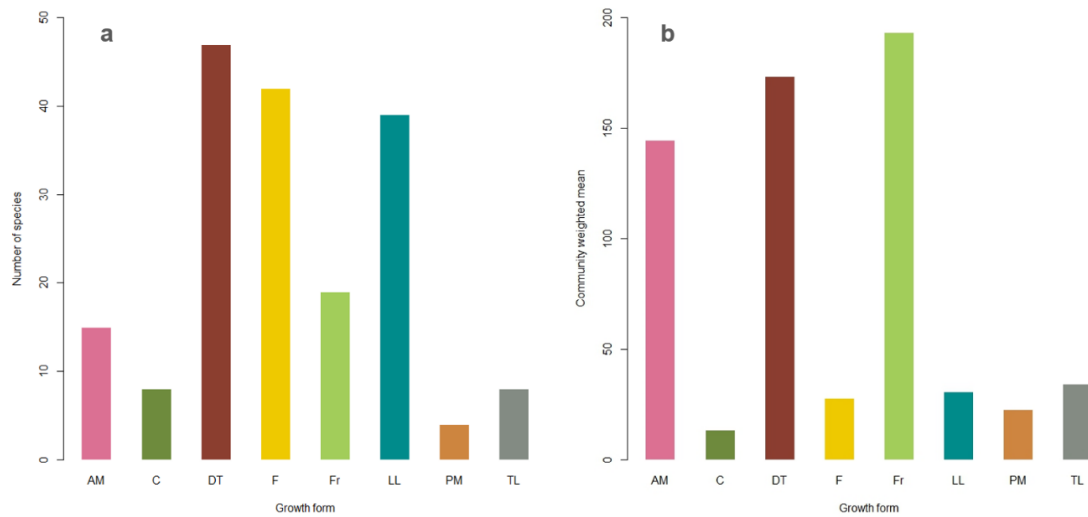


Figure 6. a) Growth form richness of terricolous cryptogams and b) Community weighted mean in all studied páramos. Fr= Fruticose lichens; DT= lichens with dimorphic thallus; F= Foliose lichens; C= Crustose lichens; LL= Leafy liverworts; TL= Thalloid liverworts; AM= Acrocarpous mosses; PM= Pleurocarpous mosses.

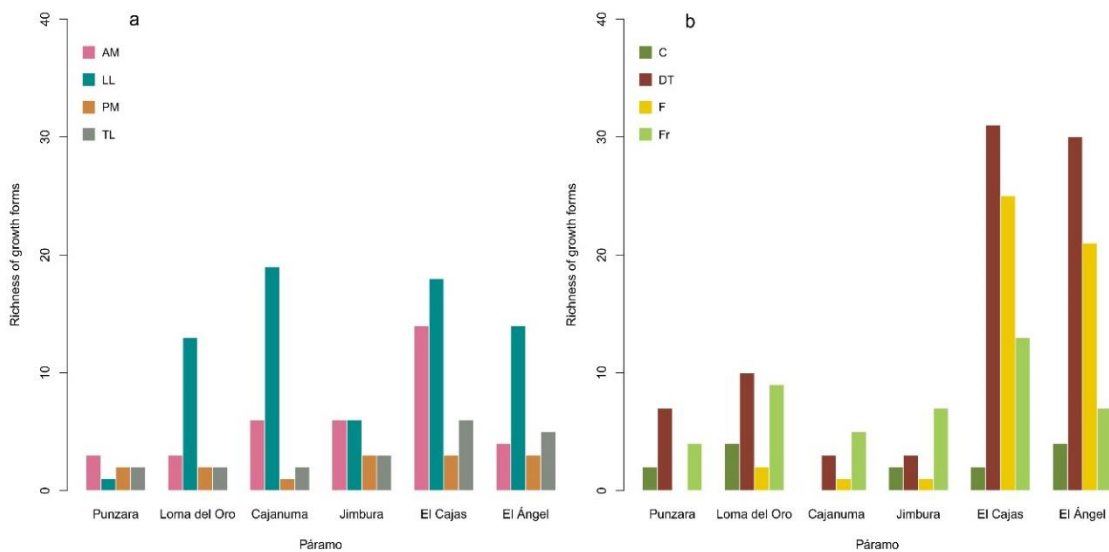


Figure 7. Growth form richness in all studied páramos. a) bryophytes; b) lichens. Fr= fruticose lichens; DT= lichens with dimorphic thallus; F= foliose lichens; C= crustose lichens; LL= leafy liverworts; TL= thalloid liverworts; AM= acrocarpous mosses; PM= pleurocarpous mosses.

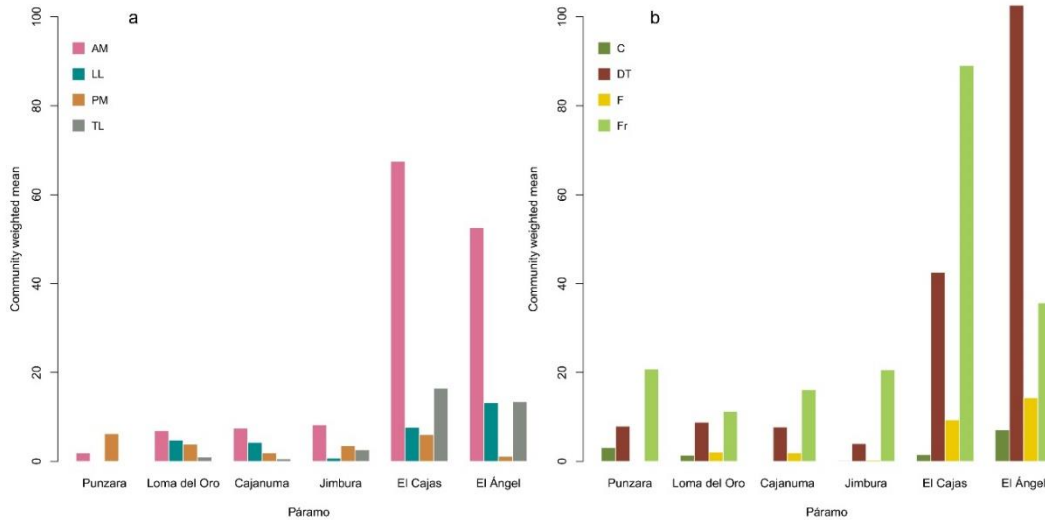


Figure 8. Community weighted mean of each growth form per páramo. a) bryophytes; b) lichens. Fr= fruticose lichens; DT= lichens with dimorphic thallus; F= foliose lichens; C= crustose lichens; LL= leafy liverworts; TL= thalloid liverworts; AM= acrocarpous mosses; PM= pleurocarpous mosses.

Distributional patterns

A large proportion of terricolous cryptogams found in Ecuadorian páramos are cosmopolitan and sub-cosmopolitan species (37.9% in bryophytes and 33.6% in lichens). A high percentage of lichens are Neotropical (34.5%), while in bryophytes, the second most represented group was composed by a shared component including Holarctic, Holantarctic, and Neotropical species (47%, Fig. 9). In lichens, the shared components between the Holarctic-Holantarctic-Neotropical and Holarctic-Neotropical represented the 18.1%. The Neotropical element in bryophytes is represented by the 12.1%. Only a small proportion of lichens (2.6%) were shared between Neotropical and Palearctic kingdoms, while these elements were absent in bryophytes (Fig. 9).

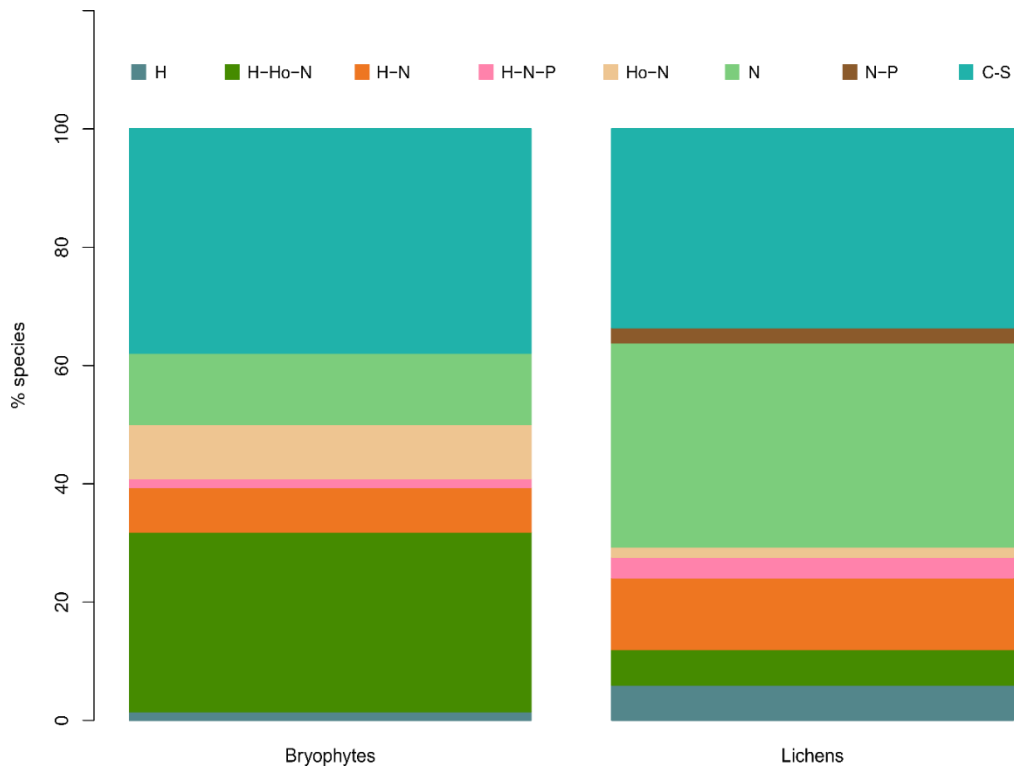


Figure 9. Distributional patterns of cryptogamic species according to floristic kingdoms defined by Takhtajan (1986). Values represent percentage of species in each component. N= Neotropical kingdom; H= Holarctic kingdom; H-N= Holarctic and Neotropical kingdom; Ho-N= Holantarctic and Neotropical kingdom; N-P= Neotropical and Paleotropical; H-Ho-N= Holarctic, Holantarctic, and Neotropical kingdom; H-N-P= Holarctic, Neotropical, and Paleotropical kingdom; C-S= Cosmopolitan and Subcosmopolitan distribution.

When comparing different páramos, we found a dominance of bryophytes shared between the Holarctic-Neotropical, Holantarctic-Neotropical, and the Holantarctic-Holarctic-Neotropical regions in all páramos, followed by species with a cosmopolitan and sub-cosmopolitan distribution (ranging from 33% in Punzara to 51% in El Cajás). The Neotropical element in bryophytes was only present in 3 out of the 6 páramos (Loma del Oro, El Cajás, and El Ángel, Fig 10a). Taking lichens into account, the cosmopolitan and sub-cosmopolitan elements were dominant in all páramos followed by Neotropical species. Both Punzara and Cajanuma did not present any shared species with the Holantarctic region and the Pantropical species (shared between the Neotropics

and Palearctic) and exclusive Holarctic species (Fig. 10b) were only present in El Cajas an El Ángel.

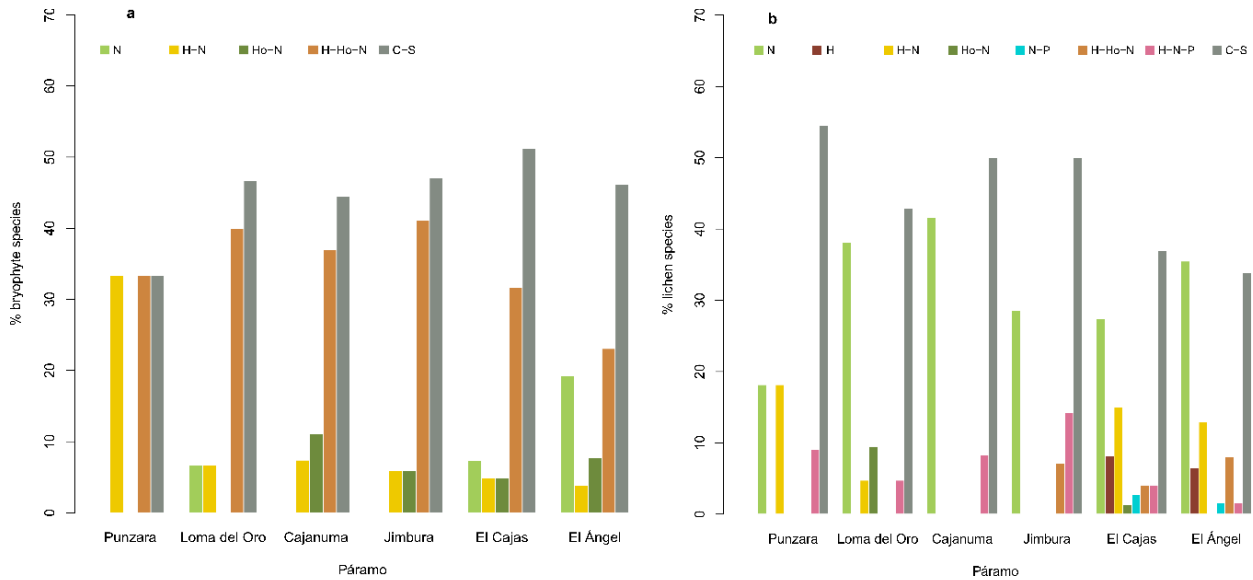


Figure 10. Distributional patterns of cryptogamic species in each páramo according to the floristic kingdom defined by Takhtajan (1986). Values represent percentage of species in each component. a) bryophytes; b) lichens. N= Neotropical kingdom; H= Holarctic kingdom; H-N= Holarctic and Neotropical kingdom; Ho-N= Holantartic and Neotropical kingdom; N-P= Neotropical and Palearctic; H-Ho-N= Holarctic, Holantartic, and Neotropical kingdom; H-N-P= Holarctic, Neotropical, and Palearctic kingdom; C-S= Cosmopolitan and Subcosmopolitan.

DISCUSSION

Our data evidence the notable richness of terricolous cryptogams (94 bryophytes and 136 lichens) in the Andean páramo, which is in accordance with the high floristic richness produced as a result of the large dimension of the Andes, the connections to temperate zones, and the age of the mountains (Smith and Cleef 1988, Simpson and Todzia 1990, Sklenář and Ramsay 2001). These findings constitute an important contribution to the knowledge of this group of organisms in the páramo ecosystem, which for many years has been considered still very incomplete (Lücking 1999, Sipman 2011).

The most representative orders found were Jugermanniales and Lecanorales that have been previously considered as the largest bryophyte and lichen groups in the Neotropical flora (Gradstein et al. 2001, Sipman 2002b). Our results also show that Dicranales and Peltigerales were also very well represented in the páramos. Families like Cladoniaceae, Dicranaceae, Lepidoziaceae, Parmeliaceae, and Stereocaulaceae and the genera *Campylopus*, *Cladonia*, and *Hypotrachyna* are the most noteworthy in these páramos, previously recognized as the most relevant for the Neotropics and Andean ecosystems (Gradstein et al. 2001, Sipman 2002b). Additionally, other families like Aneuraceae and Peltigeraceae and the genera *Cora* and *Peltigera* have also been identified as important components in the studied páramos.

Although the highest total species number found in El Ángel and El Cajas could be related with the highest number of sampling units studied in these páramos, the correlation with the highest value in the Chao estimator sustain the species abundance in these zones. This could be related with more favorable environmental conditions (e.g., precipitation and temperature) found in these two páramos and their northernmost location allowing the entrance of species of other regions, which could also be related with the high number of indicator species found. Cajanuma also presented a high richness, diversity, and number of indicator species, especially when considering bryophytes. This could be associated with the proximity of montane forests to this páramo, which can serve as a source of species to colonize it (González et al. 2017).

A noticeable proportion of terricolous cryptogams of Ecuadorian páramos showed wide ranges of distribution. Biogeographic pattern based on studies at the species level, highlight the fact that distribution of cryptogams are often far more widespread than those of flowering plants, as indicated by the few biogeographic regions that could be defined based on floristic similarities (Feuerer and Hawksworth 2007, Medina et al. 2011, Lücking et al. 2014). This can be the result of its dispersal ability over long distances (Buschbom 2007, Frahm 2008, Medina et al. 2011, Werth 2011) or can be related to limited information on species and its genetic population structure. In this sense, which has led to calling the same way to the species, remaining unclear the real distribution of most cosmopolitan species (Argüello et al. 2007, Leavitt et al. 2018). However, we also found in the lichens a remarked number of Neotropical elements, a similar proportion found in the Colombian páramos for lichens species (Sipman 1992). These findings highlight the relevance of tropical mountains, with wet climates such as páramos, where a remarkable

diversification has occurred recently in geological time (Lücking et al. 2014). Oppositely, bryophytes showed a low exclusive Neotropical component but shared with Holarctic and Holantarctic kingdoms. This low presence of restricted Neotropical species can be related with long-distance dispersal (Medina et al. 2011), and the great flow of elements from Holarctic and the Austral kingdoms by a floristic pathway provided by the cordillera stretching from Alaska to Tierra del Fuego (Frahm et al. 2003). Although this pattern has been previously found (low Neotropical component in liverworts and high temperate component in lichens (Ahti 1992, Sipman 1992, Gradstein 1999) and a high presence of Neotropical bryophytes (Frahm 1990, Churchill and Griffin III 1999, Holz and Gradstein 2005). It is interesting to underline the Pantropical element found in both El Cajas and El Ángel, which can suggest the existence of a shared Western Gondwanan element (Lücking 2003). The presence of exclusive Holarctic elements in these two páramos can be associated to their northernmost location.

Based on the species composition, the similarity of the páramos was somewhat different between lichens and bryophytes, or when both together were considered. In all cases, El Ángel and El Cajas were similar with a high number of shared species between them as *Cladonia subradiata*, *C. subsquamosa*, *C. merochlophaea*, *C. aleuropoda* QII, *C. grayi*, *Lecidea berengeriana*, *Stereocaulon tomentosum* and *Riccardia amazonica*. Interestingly these two páramos present similar distributional patterns of the species. Punzara is the most deviant páramo, probably due to its azonal condition produced by strong winds, which create the driest conditions compared with the rest of páramos, and affect especially the bryophytic species (Frahm et al. 2003). In this páramo, only eight bryophyte species were found, all of them showing broad distributional ranges. The lowest precipitation seems to affect less severely to lichens, and get Punzara and Loma del Oro close when lichens are considered, sharing species as *Cladonia coccifera*, *C. lopezii*, and *Arthrorhaphis alpina*. Contrary, when considering bryophytes, Loma del Oro showed more similarities with Cajanuma and Jimbura, sharing the cosmopolitan bryophyte *Rhacocarpus purpurascens* (Sharp et al. 1994).

Interestingly, when growth forms were analyzed, we found differences when considering CWM or richness. Thus, meanwhile the richest growth forms found in the Andean páramo were lichens with dimorphic thallus, foliose species, and leafy liverworts, the groups with the highest CWM were fruticose lichens, lichens with dimorphic thallus, and acrocarpous mosses. Foliose and

fruticose lichens and acrocarpous mosses have already been identified previously as the most representatives of the Andes (Churchill and Griffin III 1999, Sipman 2002b). The divergence between the number of species and cover is associated to the species size and habit; in some cases, the growth forms with the highest richness (e.g., foliose lichens and leafy liverworts) are precisely those forms that have less cover. Thus, although the leafy liverworts had a notable richness, these tend to group in mats (e.g., *Frullania*, *Radula*) or wefts (e.g., *Bazzania*, *Lepidozia*) which occupies less surface, just like the foliose lichens (e.g., *Cora*, *Hypotrachyna*). Contrary, acrocarpous mosses and fruticose lichens, forms with the highest CWM, were grouped in turfs (e.g., *Campylopus*, *Dicranum*, *Leptodontium*, *Cladia aggregata*, *Cladonia confusa* f. *confusa*) or cushions (e.g., *Cladonia subreticulata*), which allowed them to gain the highest horizontal spread (Bates 1998, Ahti 2000). The dominance of leafy liverworts could be favored by humid, shaded, and cooler habitats (Longton 1988, Gradstein et al. 1989, Bates 1998, Bruun et al. 2006, Turner et al. 2006), meanwhile acrocarpous mosses were more frequent in drier zones, like in Punzara (Gradstein et al. 1989, Bates 1998).

Usually, both dimorphic and fruticose lichens are benefited by the substrate stability, high luminosity, and by its ability for fast wetting/drying cycles (Stenroos 1995, Giordani et al. 2012, Rai et al. 2012, Koch et al. 2013, Nelson et al. 2015b) which make them dominant at high elevations in these alpine ecosystems. Dimorphic species are richer in general, but fruticose forms have more cover, except in El Ángel, which could be related with the size and grouping mode of these organisms. The highest richness of foliose lichens found in El Ángel and El Cajas could be associated with the higher bryophyte cover (Nelson et al. 2015b) and the lower disturbance (Eldridge and Rosentreter 1999) found in these páramos.

Our findings show that both bryophytes and lichens are good organisms to characterize páramos, using the species composition, growth forms, and distributional patterns. Define the shared species could be allowed to define similarities and dissimilarities between páramos, establishing in this way bases for the knowledge of these ecosystems. For instance, the most humid páramos could be have the greatest richness of cryptogamic organisms mainly bryophytes as leafy liverworts and lichens with fruticose and foliose forms, while in the driest páramos the most common cryptogamic forms could be acrocarpous mosses and crustose forms.

ACKNOWLEDGMENTS

Financial support for this study was received from the Universidad Técnica Particular de Loja (UTPL) and a scholarship to the first author provided by Secretaría Nacional de Educación Superior, Ciencia, Tecnología e Innovación (SENESCYT) of Ecuador.

REFERENCES

- Ahti, T. 2000. Cladoniaceae. Flora Neotropica Monograph No. 78. New York Botanical Garden Press, New York.
- Ahti, T. 1992. Biogeographic aspect of Cladoniaceae in the páramos. Pages 111-117 *In* Balslev, H., and J. L. Luteyn, editors. Páramo, an Andean ecosystem under human influence, Academic Press, London.
- Argüello, A., R. Del Prado, P. Cubas, and A. Crespo. 2007. *Parmelina quercina* (Parmeliaceae, Lecanorales) includes four phylogenetically supported morphospecies. *Biological Journal of the Linnean Society* 91:455-467.
- Asplund, J., and D. A. Wardle. 2015. Changes in functional traits of the terricolous lichen *Peltigera aphthosa* across a retrogressive boreal forest chronosequence. 47:187-195.
- Baniya, C. B., H. Rai, and D. K. Upreti. 2014. Terricolous lichens in Himalayas: patterns of species richness along elevation gradient. Pages 33-52 *In* Rai, H., and D. K. Upreti, editors. *Terricolous Lichens in India. Volume 1: Diversity patterns and distribution ecology*, Springer, New York.
- Bässler, C., M. W. Cadotte, B. Beudert, C. Heibl, M. Blaschke, J. H. Bradtka, T. Langbehn, S. Werth, and J. Müller. 2016. Contrasting patterns of lichen functional diversity and species richness across an elevation gradient. *Ecography* 39:689-698.
- Bates, J. W. 1998. Is 'life-form' a useful concept in bryophyte ecology? *Oikos* 82:223-237.
- Benitez, A., G. Aragón, Y. González, and M. Prieto. 2018. Functional traits of epiphytic lichens in response to forest disturbance and as predictors of total richness and diversity. *Ecological indicators* 86:18-26.
- Brodo, I., S. Duran, and S. Sharnoff. 2001. *Lichens of North America*. Yale University Press, London.

- Bruun, H. H., J. Moen, R. Virtanen, J. Grytnes, L. Oksanen, and A. Angerbjörn. 2006. Effects of altitude and topography on species richness of vascular plants, bryophytes and lichens in alpine communities. *Journal of Vegetation Science* 17:37-46.
- Büdel, B., and C. Scheidegger. 2008. Thallus morphology and anatomy. Pages 40-68 *In* Nash III, T. H., editor. *Lichen Biology*, Cambridge University press, Arizona.
- Burgaz, A. R., and T. Ahti. 2009. Cladoniaceae. *Flora Liquenológica Ibérica*, vol. 4. Sociedad Española de Liquenología (SEL), Madrid.
- Buschbom, J. 2007. Migration between continents: geographical structure and long-distance gene flow in *Porpidia flavicunda* (lichen-forming Ascomycota). *Molecular Ecology* 16:1835-1846.
- Chilito López, L. G., E. A. Soto Medina, and A. M. Peña. 2016. Effects of microclimate on species diversity and functional traits of corticolous lichens in the Popayan Botanical Garden (Cauca, Colombia). *Cryptogamie, Mycologie* 37:205-215.
- Churchill, S. P., and D. Griffin III. 1999. Mosses. Pages 53-64 *In* Luteyn, J. L., editor. *Páramos: a checklist of plant diversity, geographical distribution, and botanical literature*, The New York Botanical Garden Press, New York.
- Churchill, S. P., and E. L. Linares. 1995. *Prodromus Bryologiae Novo-Granatensis*. Introducción a la Flora de Musgos de Colombia. Biblioteca José Jerónimo Triana No. 12, Santafé de Bogota.
- Concostrina-Zubiri, L., D. S. Pescador, I. Martínez, and A. Escudero. 2014. Climate and small scale factors determine functional diversity shifts of biological soil crusts in Iberian drylands. *Biodiversity and Conservation* 23:1757-1770.
- Corrales, A., A. Duque, J. Uribe, and V. Londoño. 2010. Abundance and diversity patterns of terrestrial bryophyte species in secondary and planted montane forests in the northern portion of the Central Cordillera of Colombia. *The Bryologist* 113:8-21.
- Culberson, C. F., and H. Kristinsson. 1970. A standardized method for the identification of lichen products. *Journal of Chromatography* 46:85-93.

- De Caceres, M., and P. Legendre. 2009. Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. *Ecology* 90:3566-3574.
- Eldridge, D. J., and R. Rosentreter. 1999. Morphological groups: a framework for monitoring microphytic crusts in arid landscapes. *Journal of Arid Environments* 41:11-25.
- Ellis, C. J., and B. J. Coppins. 2006. Contrasting functional traits maintain lichen epiphyte diversity in response to climate and autogenic succession. *Journal of Biogeography* 33:1643-1656.
- Feurerer, T., and D. L. Hawksworth. 2007. Biodiversity of lichens, including a world-wide analysis of checklist data based on Takhtajan's floristic regions. *Biodiversity and Conservation* 16:85-98.
- Frahm, J. 2008. Diversity, dispersal and biogeography of bryophytes (mosses). *Biodiversity and Conservation* 17:277-284.
- Frahm, J. 1990. The origin and distribution of Neotropical species of *Campylopus*. *Tropical bryology* 3:1-18.
- Frahm, J., T. Pócs, B. O'shea, T. Koponen, S. Piippo, J. Enroth, P. Rao, and Y. Fang. 2003. Manual of tropical bryology. *Tropical bryology* 23:1-195.
- Galloway. 2008. Lichen biogeography. Pages 315-335 *In* Nash III, T. H., editor. *Lichen Biology*, Cambridge University Press, Arizona.
- Gardener, M. 2014. Community ecology. Analytical methods using R and Excel. Pelagic Publ, Exeter.
- Garrido-Benavent, I., A. de los Ríos, and F. Fernández-Mendoza. 2017. No need for stepping stones: Direct, joint dispersal of the lichen-forming fungus *Mastodia tessellata* (Ascomycota) and its photobiont explains their bipolar distribution. *Journal of Biogeography* 45:213-224.
- Gaston, K. J. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature* 405:220-227.

- Giordani, P., G. Brunialti, G. Bacaro, and J. Nascimbene. 2012. Functional traits of epiphytic lichens as potential indicators of environmental conditions in forest ecosystems. *Ecological Indicators* 18:413-420.
- Giordani, P., G. Incerti, G. Rizzi, I. Rellini, P. L. Nimis, and P. Modenesi. 2014. Functional traits of cryptogams in Mediterranean ecosystems are driven by water, light and substrate interactions. *Journal of Vegetation Science* 25:778-792.
- González, Y., G. Aragón, A. Benítez, and M. Prieto. 2017. Changes in soil cryptogamic communities in tropical Ecuadorian páramos. *Community Ecology* 18:11-20.
- Gotelli, N. J., and R. K. Colwell. 2011. Estimating species richness. Pages 39-54 *In* Magurran, A. E., and B. J. McGill, editors. *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment*, Oxford University press, New York.
- Gotelli, N. J., and R. K. Colwell. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4:379-391.
- Goward, T., B. Goffinet, and O. Vitikainen. 1995. Synopsis of the genus *Peltigera* (lichenized Ascomycetes) in British Columbia, with a key to the North American species. *Canadian Journal of Botany* 73:91-111.
- Gradstein, R., and D. P. da Costa. 2003. *The Hepaticae and Anthocerotae of Brazil*. The New York Botanical Garden Press, New York.
- Gradstein, R. S., and I. Holz. 2005. Briófitas de los páramos de Costa Rica. Pages 361-374 *In* Kappelle, M., and S. P. Horn, editors. *Páramos de Costa Rica*, Editorial INBio, Costa Rica.
- Gradstein, S. R., van Reenen, G B A, and D. Griffin III. 1989. Species richness and origin of the bryophyte flora of the Colombian Andes. *Acta Botanica Neerlandica* 38:439-448.
- Gradstein, S. R., T. Pócs, and J. Vána. 1983. Disjunct hepaticae in tropical America and Africa. *Acta Botanica Hungarica* 29:127-171.

- Gradstein, S. R. 2016a. The genus *Plagiochila* (Marchantiophyta) in Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 40:104-136.
- Gradstein, S. R. 1999. Hepatics. Pages 65-73 *In* Luteyn, J. L., editor. *Páramos: a checklist of plant diversity, geographical distribution, and botanical literature*, The New York Botanical Garden Press, New York.
- Gradstein, S. R., S. P. Churchill, and N. Salazar-Allen. 2001. *Guide to the Bryophytes of Tropical America*. The New York Botanical Garden Press, New York.
- Gradstein, S. R. 2016b. A new key to the genera of liverworts of Colombia. *Caldasia* 38:225-249.
- Groth, H., M. Lindner, R. Wilson, F. A. Hartmann, M. Schnull, S. R. Gradstein, and J. Heinrichs. 2003. Biogeography of *Plagiochila* (Hepaticae): natural species groups span several floristic kingdoms. *Journal of Biogeography* 30:965-978.
- Hauck, M., and K. Willenbruch. 2009. Lichen substances prevent lichens from nutrient deficiency. *Journal of chemical ecology* 35:71-73.
- Henriques, D. S. G., F. Rigal, P. A. V. Borges, C. Ah-Peng, and R. Gabriel. 2017. Functional diversity and composition of bryophyte water-related traits in Azorean native vegetation. *Plant Ecology & Diversity* 10:127-137.
- Holz, I., and R. Gradstein. 2005. Phytogeography of the bryophyte floras of oak forests and páramo of the Cordillera de Talamanca, Costa Rica. *Journal of Biogeography* 32:1591-1609.
- Holz, I., R. S. Gradstein, J. Heinrichs, and M. Kappelle. 2002. Bryophyte diversity, microhabitat differentiation, and distribution of life forms in Costa Rican upper montane *Quercus* forest. *The Bryologist* 105:334-348.
- Kantvilas, G., and J. A. Elix. 2002. The taxonomy, chemistry and morphology of some South American species of *Siphula*. *Herzogia* 15:1-12.

- Keddy, P. A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3:157-164.
- Kessler, M. 2001. Patterns of diversity and range size of selected plant groups along an elevational transect in the Bolivian Andes. *Biodiversity and Conservation* 10:1897-1921.
- Koch, N. M., S. M. Martins, F. Lucheta, and S. C. Müller. 2013. Functional diversity and traits assembly patterns of lichens as indicators of successional stages in a tropical rainforest. *Ecological Indicators* 34:22-30.
- Krog, H. 1982. *Punctelia*, a new lichen genus in the Parmeliaceae. *Nordic Journal of Botany* 2:287-292.
- Krömer, T., M. Kessler, S. R. Gradstein, and A. Acebey. 2005. Diversity patterns of vascular epiphytes along an elevational gradient in the Andes. *Journal of Biogeography* 32:1799-1809.
- Lakatos, M., U. Rascher, and B. Büdel. 2006. Functional characteristics of corticolous lichens in the understory of a tropical lowland rain forest. *The New Phytologist* 172:679-695.
- Lavorel, S., K. Grigulis, S. McIntyre, N. S. G. Williams, D. Garden, J. Dorrough, S. Berman, F. Quétier, A. Thébault, and A. Bonis. 2008. Assessing functional diversity in the field – methodology matters. *Functional Ecology* 22:134-147.
- Leavitt, S. D., M. Westberg, M. P. Nelsen, J. A. Elix, E. Timdal, M. Sohrabi, L. L. St. Clair, L. Williams, M. Wedin, and H. T. Lumbsch. 2018. Multiple, distinct intercontinental lineages but isolation of Australian populations in a cosmopolitan lichen-forming fungal taxon, *Psora decipiens* (Psoraceae, Ascomycota). *Frontiers in Microbiology* 9:283.
- Lepš, J., F. De Bello, S. Lavorel, and S. Berman. 2006. Quantifying and interpreting functional diversity of natural communities: practical considerations matter. *Preslia* 78:481-501.
- Lewis, J. E. J., and C. J. Ellis. 2010. Taxon- compared with trait-based analysis of epiphytes, and the role of tree species and tree age in community composition. *Plant Ecology & Diversity* 3:203-210.

- Li, X. R., G. Song, R. Hui, and Z. R. Wang. 2017. Precipitation and topsoil attributes determine the species diversity and distribution patterns of crustal communities in desert ecosystems. *Plant and Soil* 420:163-175.
- Löffler, J., and R. Pape. 2008. Diversity patterns in relation to the environment in alpine tundra ecosystems of Northern Norway. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 40:373-381.
- Longton, R. E. 1988. *The biology of polar bryophytes and lichens*. Cambridge University Press, New York.
- Lücking, R., V. Wirth, L. I. Ferraro, and M. E. S. Cáceres. 2003. Foliicolous lichens from Valdivian temperate rain forest of Chile and Argentina: evidence of an austral element, with the description of seven new taxa. *Global Ecology and Biogeography* 12:21-36.
- Lücking, R. 2003. Takhtajan's floristic regions and foliicolous lichen biogeography: a compatibility analysis. *The Lichenologist* 35:33-53.
- Lücking, R. 1999. Foliicolous lichens and their lichenicolous fungi from Ecuador, with a comparison of lowland and montane rain forest. *Willdenowia* 29:299-335.
- Lücking, R., M. Dal-Forno, M. Sikaroodi, P. M. Gillevet, F. Bungartz, B. Moncada, A. Yáñez-Ayabaca, J. L. Chaves, L. F. Coca, and J. D. Lawrey. 2014. A single macrolichen constitutes hundreds of unrecognized species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 111:11091-11096.
- Lücking, R., M. Dal-Forno, J. D. Lawrey, F. Bungartz, M. E. Holgado Rojas, J. E. Hernández M., M. P. Marcelli, B. Moncada, E. A. Morales, N. Matthew P., E. Paz, L. Salcedo, A. A. Spielmann, K. Wilk, S. Will-Wolf, and A. Yanez-Ayabaca. 2013. Ten new species of lichenized Basidiomycota in the genera *Dictyonema* and *Cora* (Agaricales: Hygrophoraceae), with a key to all accepted genera and species in the *Dictyonema* clade. *Phytotaxa* 139:1-38.
- Lücking, R., M. Dal Forno, B. Moncada, L. F. Coca, L. Y. Vargas-Mendoza, A. Aptroot, L. J. Arias, B. Besal, F. Bungartz, D. M. Cabrera-Amaya, M. E. S. Cáceres, J. L. Chaves, S. Eliasaro, M. C. Gutiérrez, J. E. Hernández Marin, Herrera-Campos, María de los Ángeles, M.

- E. Holgado-Rojas, H. Jonitz, M. Kukwa, F. Lucheta, S. Madriñán, M. P. Marcelli, de Azevedo Martins, Suzana Maria, J. A. Mercado-Díaz, J. A. Molina, E. A. Morales, P. R. Nelson, F. Nugra, F. Ortega, T. Paredes, A. L. Patiño, R. N. Peláez-Pulido, R. E. Pérez Pérez, G. B. Perlmutter, E. Rivas-Plata, J. Robayo, C. Rodríguez, D. F. Simijaca, E. Soto-Medina, A. A. Spielmann, A. Suárez-Corredor, J. Torres, C. A. Vargas, A. Yáñez-Ayabaca, G. Weerakoon, K. Wilk, M. C. Pacheco, M. Diazgranados, G. Brokamp, T. Borsch, P. M. Gillevet, M. Sikaroodi, and J. D. Lawrey. 2016. Turbo-taxonomy to assemble a megadiverse lichen genus: seventy new species of *Cora* (Basidiomycota: Agaricales: Hygrophoraceae), honouring David Leslie Hawksworth's seventieth birthday. *Fungal Diversity*:139-207.
- Lumbsch, H. T. 1989. Die holarktischen Vertreter der Flechtengattung *Diploschistes* (Thelotremataceae). *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 66:133-196.
- Madriñán, S., A. J. Cortés, and J. E. Richardson. 2013. Páramo is the world's fastest evolving and coolest biodiversity hotspot. *Frontiers in genetics* 4:1-7.
- Maestre, F., C. Escolar, I. Martinez, and A. Escudero. 2008. Are soil lichen communities structured by biotic interactions? A null model analysis. *Journal of Vegetation Science* 19:261-266.
- Magurran, A. E. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Publishing, Oxford.
- Marini, L., J. Nascimbene, and P. L. Nimis. 2011. Large-scale patterns of epiphytic lichen species richness: Photobiont-dependent response to climate and forest structure. *Science of the Total Environment* 409:4381-4386.
- Matos, P., P. Pinho, G. Aragón, I. Martínez, A. Nunes, Soares, Amadeu M V M, and C. Branquinho. 2015. Lichen traits responding to aridity. *Journal of Ecology* 103:451-458.
- Medina, N. G., I. Draper, and F. Lara. 2011. Biogeography of mosses and allies: does size matter? Pages 209-233 *In* Fontaneto, D., editor. *Biogeography of microscopic organisms: Is everything small everywhere?* Cambridge University Press, New York.
- Merinero, S., O. Hilmo, and Y. Gauslaa. 2014. Size is a main driver for hydration traits in cyano and cephalolichens of boreal rainforest canopies. *Fungal ecology* 7:59-66.

- Moncada, B. El género *Sticta* (Schreb.) Ach. en Colombia: Taxonomía, Ecogeografía e Importancia. Universidad Nacional de Colombia; 2012. 436 p.
- Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. da Fonseca, and J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853-858.
- Nascimbene, J., and L. Marini. 2015. Epiphytic lichen diversity along elevational gradients: biological traits reveal a complex response to water and energy. *Journal of Biogeography* 42:1222-1232.
- Nash III, T. H., B. D. Ryan, C. Gries, and F. Bungartz. 2002. Lichen flora of the greater Sonoran Desert region. Lichens Unlimited, Arizona State University, Tempe, Arizona.
- Nash III, T. H., B. D. Ryan, P. Diederich, C. Gries, and F. Bungartz. 2004. Lichen flora of the greater Sonoran Desert region. Lichens Unlimited, Arizona State University, Tempe, Arizona.
- Nelson, P. R., B. McCune, and D. K. Swanson. 2015a. Lichen traits and species as indicators of vegetation and environment. *The Bryologist* 118:252-263.
- Nelson, P. R., B. McCune, C. Roland, and S. Stehn. 2015b. Non-parametric methods reveal non-linear functional trait variation of lichens along environmental and fire age gradients. *Journal of Vegetation Science* 26:848-865.
- Pérez, F. L. 1997. Microbiotic crusts in the high equatorial Andes, and their influence on paramo soils. *Catena* 31:173-198.
- Prieto, M., I. Martínez, G. Aragón, and M. Verdú. 2017. Phylogenetic and functional structure of lichen communities under contrasting environmental conditions. *Journal of Vegetation Science* 28:871-881.
- Printzen, C., S. Ekman, and T. Tønsberg. 2003. Phylogeography of *Cavernularia hultenii*: evidence of slow genetic drift in a widely disjunct lichen. *Molecular Ecology* 12:1473-1486.

- Proctor, M. 1999. Water-relations parameters of some bryophytes evaluated by thermocouple psychrometry. *Journal of Bryology* 21:263-270.
- Rai, H., D. K. Upreti, and R. K. Gupta. 2012. Diversity and distribution of terricolous lichens as indicator of habitat heterogeneity and grazing induced trampling in a temperate-alpine shrub and meadow. *Biodiversity and Conservation* 21:97-113.
- Randlane, T., T. Tõrra, A. Saag, and L. Saag. 2009. Key to European *Usnea* species. Pages 419-462 *In* Thell, A., M. R. D. Seaward, and T. Feuerer, editors. *The Diversity of Lichenology: Jubilee Volume*. Bibliotheca Lichenologica, Berlin.
- Rincón-Espitia, A., and N. Mateus. 2013. Caracterización morfológica y anatómica del género *Stereocaulon* Hoffmann (Ascomycetes-Liquenizados) en Colombia. *Caldasia* 35:241-260.
- Rivas Plata, E., R. Lücking, H. J. M. Sipman, A. Mangold, K. Kalb, and H. T. Lumbsch. 2010. A world-wide key to the thelotremoid Graphidaceae, excluding the Ocellularia- Myriotrema-Stegobolus clade. *The Lichenologist* 42:139-185.
- Schofield, W. B., and H. A. Crum. 1972. Disjunctions in bryophytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* Vol. 59:174-202.
- Sharp, A. J., H. A. Crum, and P. M. Eckel. 1994. The moss flora of Mexico. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, New York.
- Simpson, B. B., and C. Todzia A. 1990. Patterns and processes in the development of the high Andean flora. *American Journal of Botany* 11:1419-1432.
- Sipman, H. J. M. 2005a. MASON HALE's key to Parmotrema, revised edition: key to wide-lobed parmelioid species occurring in Tropical America (genera Canomaculina, Parmotrema, Rimelia, Rimeliella). July 27, 2015 <http://www.bgbm.fu-berlin.de/sipman/keys/Neoparmo.htm>.

- Sipman, H. J. M. 2005b. Identification key and literature guide to the genera of Lichenized Fungi (Lichens) in the Neotropics PROVISIONAL VERSION. November 7, 2016 <http://www.bgbm.fu-berlin.de/sipman/keys/neokeyA.htm#primary>.
- Sipman, H. J. M. 2002a. Key to the Stereocaulon species in the Neotropics. November 7, 2016 <http://www.bgbm.fu-berlin.de/sipman/keys/Neostereo.htm>.
- Sipman, H. J. M. 1997Key to lichens with PODETIA (incl. pseudopodetia) (genera Baeomyces, Cladia, Cladina, Cladonia, Dibaeis, Phyllobaeis) for the highlands of Ecuador (above 2500 m) with chemical guide to the Cladina and Cladonia species. 27 Jun, 2016 <http://www.bgbm.fu-berlin.de/sipman/keys/Ecuclad.htm>.
- Sipman, H. J. M. 2011. Diversity of lichenized fungi in the Tropical Andes. Pages 220-223 *In* Herzog, S. K., R. Martinez, P. M. Jørgensen, and H. Tiessen, editors. Climate changes and biodiversity in the Tropical Andes, Inter-American Institute for Global Change Research (IAI) and SCOPE, Brazil.
- Sipman, H. J. M. 2005c. Líquenes de los páramos de Costa Rica. Pages 343-360 *In* Kappelle, M., and S. P. Horn, editors. Páramos de Costa Rica, Editorial INBio, Costa Rica.
- Sipman, H. J. M. 2002b. The significance of the Northern Andes for lichens. *The Botanical Review* 68:88-99.
- Sipman, H. J. M. 1992. The origin of the liche flora of the Colombian páramos. Pages 95-109 *In* Balslev, H., and J. L. Luteyn, editors. Páramo, an Andean ecosystem under human influence, Academic Press, London.
- Sipman, H. J. M., J. A. Elix, and T. H. Nash III. 2009. *Hypotrachyna* (Parmeliaceae, Lichenized Fungi). New York Botanical Garden Press, New York.
- Sklenář, P., and P. M. Jørgensen. 1999. Distribution patterns of páramo plants in Ecuador. *Journal of Biogeography* 26:681-691.

- Sklenář, P., and P. M. Ramsay. 2001. Diversity of zonal páramo plant communities in Ecuador. *Journal of Biogeography* 7:113-124.
- Sklenář, P., I. Hedberg, and A. M. Cleef. 2014. Island biogeography of tropical alpine floras. *Journal of Biogeography* 41:287-297.
- Sklenář, P., E. Dušková, and H. Balslev. 2011. Tropical and temperate: evolutionary history of páramo flora. *Journal of Biogeography* 77:71-108.
- Smith, C. W., A. Aptrop, B. J. Coppins, A. Fletcher, O. L. Gilbert, P. W. James, and P. A. Wolseley. 2009. *The Lichens of Great Britain and Ireland*. The Natural History Museum Publications, London.
- Smith, J. M. B., and A. M. Cleef. 1988. Composition and origins of the world's tropicalpine floras. *Journal of Biogeography* 15:631-645.
- Stenroos, S. 1995. Cladoniaceae (Lecanorales, lichenized Ascomycotina) in the flora of Chile. *Gayana Botanica* 52:89-131.
- Takhtajan, A. 1986. *Floristic regions of the world*. University of California press, Berkeley.
- Tibell, L. B. 1994. Distribution patterns and dispersal strategies of Caliciales. *Botanical Journal of the Linnean Society* 116:159-202.
- Turner, P. A. M., J. B. Kirkpatrick, and E. J. Pharo. 2006. Bryophyte relationships with environmental and structural variables in Tasmanian old-growth mixed eucalypt forest. *Australian Journal of Botany* 54:239-247.
- Van der Hammen, T., and A. M. Cleef. 1986. Development of the high Andean páramo flora and vegetation. Pages 153-201 *In* Vuilleumier, F., and M. Monasterio, editors. *High altitude tropical biogeography*, Oxford University press and the American Museum of Natural History, New York.

- Vitikainen, O. 1998. Taxonomic notes on Neotropical species of *Peltigera*. Pages 135-139 *In* Marcelli, M. P., and M. R. D. Seaward, editors. Lichenology in Latin America History, Current Knowledge and Application, CETESB, São Paulo.
- Webb, C. T., J. A. Hoeting, G. M. Ames, M. I. Pyne, and N. L. Poff. 2010. A structured and dynamic framework to advance traits-based theory and prediction in ecology. *Ecology letters* 13:267-283.
- Werth, S. 2011. Biogeography and phylogeography of lichen fungi and their photobionts. Pages 191-208 *In* Fontaneto, D., editor. Biogeography of microscopic organisms: Is everything small everywhere? Cambridge University Press, New York.
- Wiens, J. J. 2007. Global patterns of diversification and species richness in amphibians. 170:S106.

Appendix 1. Species list of terricolous cryptogams in Ecuadorian páramo and its abbreviations (Abbr.). P: Punzara; LO: Loma del Oro, CJ: Cajanuma; J: Jimbura; C: El Cajas; A: El Ángel.

Species	Family	Growth form	Location						Distribution patterns
			P	LO	CJ	J	C	A	
LICHENS									
1. <i>Acarospora</i> sp.	Acarosporaceae	C	×						--
2. <i>Alectoria ochroleuca</i> (Schrank) A. Massal.	Parmeliaceae	Fr					×	×	S
3. <i>Arthrorhaphis alpina</i> (Schaer.) R. Sant.	Arthrorhaphidaceae	C	×	×					C
4. <i>Biatora</i> sp.	Ramalinaceae	C						×	--
5. <i>Bryoria nitidula</i> (Th. Fr.) Brodo & D. Hawksw.	Parmeliaceae	Fr						×	H
6. <i>Bunodophoron melanocarpum</i> (Sw.) Wedin	Sphaerophoraceae	Fr			×				S
7. <i>Cetraria</i> sp.	Parmeliaceae	F						×	--
8. <i>Cladia aggregata</i> (Sw.) Nyl. QI	Cladoniaceae	Fr	×	×	×	×	×	×	S
9. <i>Cladia aggregata</i> (Sw.) Nyl. QIII	Cladoniaceae	Fr						×	H-Ho-N
10. <i>Cladia fuliginosa</i> Filson	Cladoniaceae	Fr	×	×	×	×	×		A-Ho-N
11. <i>Cladonia</i> aff. <i>portentosa</i> (Dufour) Coem.	Cladoniaceae	Fr		×				×	H-N

	Species	Family	Growth form	Location					Distribution patterns		
				P	LO	CJ	J	C		A	
12.	<i>Cladonia</i> aff. <i>scabriuscula</i> (Delise) Leight.	Cladoniaceae	DT						×	S	
13.	<i>Cladonia aleuropoda</i> Vain. QI	Cladoniaceae	DT	×					×	×	H-N
14.	<i>Cladonia aleuropoda</i> Vain. QII	Cladoniaceae	DT						×	×	H-N
15.	<i>Cladonia andesita</i> Vain. QI	Cladoniaceae	DT						×		N
16.	<i>Cladonia andesita</i> Vain. QII	Cladoniaceae	DT		×				×	×	N-P
17.	<i>Cladonia andesita</i> Vain. QIII	Cladoniaceae	DT							×	N
18.	<i>Cladonia arbuscula</i> subsp. <i>arbuscula</i> (Wallr.) Flot.	Cladoniaceae	Fr					×	×		H-Ho-N
19.	<i>Cladonia arbuscula</i> subsp. <i>boliviana</i> (Ahti) Ahti & DePriest QI	Cladoniaceae	Fr		×	×	×	×			N
20.	<i>Cladonia arbuscula</i> subsp. <i>boliviana</i> (Ahti) Ahti & DePriest QII	Cladoniaceae	Fr	×		×	×	×			N
21.	<i>Cladonia calycantha</i> Delise ex Nyl.	Cladoniaceae	DT		×	×	×	×			N
22.	<i>Cladonia cartilaginea</i> Müll. Arg. QI	Cladoniaceae	DT						×	×	H-N
23.	<i>Cladonia cartilaginea</i> Müll. Arg. QII	Cladoniaceae	DT						×	×	N

	Species	Family	Growth form	Location						Distribution patterns
				P	LO	CJ	J	C	A	
24.	<i>Cladonia chlorophaea</i> (Flörke ex Sommerf.) Spreng.	Cladoniaceae	DT					×	×	S
25.	<i>Cladonia coccifera</i> (L.) Willd.	Cladoniaceae	DT	×	×		×	×		H-N-P
26.	<i>Cladonia confusa</i> f. <i>bicolor</i> (Müll. Arg.) Ahti & DePriest	Cladoniaceae	Fr	×	×		×	×	×	Ho-N-P
27.	<i>Cladonia confusa</i> f. <i>confusa</i> (R. Sant.) Follmann & Ahti	Cladoniaceae	Fr					×	×	S
28.	<i>Cladonia corniculata</i> Ahti & Kashiw.	Cladoniaceae	DT		×	×		×	×	S
29.	<i>Cladonia corymbites</i> Nyl.	Cladoniaceae	DT						×	H-N
30.	<i>Cladonia corymbosula</i> Nyl.	Cladoniaceae	DT						×	H-N
31.	<i>Cladonia crispata</i> var. <i>crispata</i> (Ach.) Flot.	Cladoniaceae	DT	×						C
32.	<i>Cladonia cryptochlorophaea</i> Asahina	Cladoniaceae	DT						×	S
33.	<i>Cladonia didyma</i> (Fée) Vain. QI	Cladoniaceae	DT						×	S
34.	<i>Cladonia didyma</i> (Fée) Vain. QII	Cladoniaceae	DT		×			×	×	S
35.	<i>Cladonia furcata</i> subsp. <i>furcata</i> (Huds.) Schrad	Cladoniaceae	DT					×		S

	Species	Family	Growth form	Location						Distribution patterns
				P	LO	CJ	J	C	A	
36.	<i>Cladonia granulosa</i> (Vain.) Ahti	Cladoniaceae	DT					×	×	H-Ho-N
37.	<i>Cladonia grayi</i> G. Merr. ex Sandst. QII	Cladoniaceae	DT					×		C
38.	<i>Cladonia halei</i> (Ahti) Ahti & DePriest	Cladoniaceae	Fr					×	×	N
39.	<i>Cladonia imbricarica</i> Kristinsson	Cladoniaceae	DT						×	H-Ho-N
40.	<i>Cladonia isabellina</i> Vain. QI	Cladoniaceae	DT						×	N
41.	<i>Cladonia isabellina</i> Vain. QII	Cladoniaceae	DT						×	N
42.	<i>Cladonia isabellina</i> Vain. QIV	Cladoniaceae	DT						×	N
43.	<i>Cladonia leprocephala</i> Ahti & S. Stenroos	Cladoniaceae	DT					×	×	N
44.	<i>Cladonia lopezii</i> S. Stenroos	Cladoniaceae	DT	×	×			×		N
45.	<i>Cladonia macilenta</i> Hoffm. QII	Cladoniaceae	DT					×	×	S
46.	<i>Cladonia melanopoda</i> Ahti	Cladoniaceae	DT		×					Ho-N
47.	<i>Cladonia meridensis</i> Ahti & S. Stenroos	Cladoniaceae	DT					×	×	N
48.	<i>Cladonia merochlorophaea</i> Asahina	Cladoniaceae	DT					×	×	C
49.	<i>Cladonia mexicana</i> Vain. QI	Cladoniaceae	DT					×		H-N
50.	<i>Cladonia ochrochlora</i> Flörke	Cladoniaceae	DT					×		S

	Species	Family	Growth form	Location						Distribution patterns
				P	LO	CJ	J	C	A	
51.	<i>Cladonia pyxidata</i> (L.) Hoffm. QI	Cladoniaceae	DT					×		S
52.	<i>Cladonia pyxidata</i> (L.) Hoffm. QII	Cladoniaceae	DT					×	×	S
53.	<i>Cladonia rangiferina</i> (L.) Weber ex F.H. Wigg	Cladoniaceae	Fr					×		H-N
54.	<i>Cladonia</i> sp 1.	Cladoniaceae	DT						×	--
55.	<i>Cladonia</i> sp 2.	Cladoniaceae	DT						×	--
56.	<i>Cladonia</i> sp 3.	Cladoniaceae	DT					×		--
57.	<i>Cladonia</i> sp 4.	Cladoniaceae	DT					×		--
58.	<i>Cladonia squamosa</i> var. <i>squamosa</i> (Scop.) Hoffm. QI	Cladoniaceae	DT					×		S
59.	<i>Cladonia squamosa</i> var. <i>squamosa</i> (Scop.) Hoffm. QII	Cladoniaceae	DT	×	×	×		×	×	S
60.	<i>Cladonia squamosa</i> var. <i>squamosa</i> (Scop.) Hoffm. QIII	Cladoniaceae	DT						×	N
61.	<i>Cladonia subcervicornis</i> (Vain.) Kernst.	Cladoniaceae	DT					×		H-N-P
62.	<i>Cladonia subradiata</i> (Vain.) Sandst.	Cladoniaceae	DT					×	×	S

	Species	Family	Growth form	Location					Distribution patterns	
				P	LO	CJ	J	C		A
63.	<i>Cladonia subreticulata</i> Ahti	Cladoniaceae	Fr		×					N
64.	<i>Cladonia subsquamosa</i> Kremp.	Cladoniaceae	DT					×	×	S
65.	<i>Collema</i> sp.	Collemataceae	F	×						--
66.	<i>Cora accipiter</i> Moncada, Madriñán & Lücking	Hygrophoraceae	F						×	N
67.	<i>Cora caucensis</i> Moncada, M.C. Gut. & Lücking	Hygrophoraceae	F						×	N
68.	<i>Cora ciferrii</i> (Tomas.) Lücking, A. Grall & Thüs	Hygrophoraceae	F			×		×	×	N
69.	<i>Cora dalehana</i> Moncada, Madriñán & Lücking	Hygrophoraceae	F						×	N
70.	<i>Cora dewisanti</i> Moncada, Suár.-Corr. & Lücking	Hygrophoraceae	F						×	N
71.	<i>Cora hafecesweorthensis</i> Moncada, Lücking & R.-E. Peláez	Hygrophoraceae	F						×	N
72.	<i>Cora inversa</i> Lücking & Moncada	Hygrophoraceae	F					×		N
73.	<i>Cora pichinchensis</i> Paredes, Jonitz & Dal-Forno	Hygrophoraceae	F						×	N

	Species	Family	Growth form	Location						Distribution patterns
				P	LO	CJ	J	C	A	
74.	<i>Cora reticulifera</i> (Spreng.) Fr.	Hygrophoraceae	F		×					N
75.	<i>Cora squamiformis</i> Wilk, Lücking & Yáñez-Ayabaca	Hygrophoraceae	F					×		N
76.	<i>Dibaeis columbiana</i> (Vain) Kalb & Gierl	Icmadophilaceae	DT				×			N
77.	<i>Dictyonema caespitosum</i> (Johow) Lücking	Hygrophoraceae	F (Fi)						×	N
78.	<i>Diploschistes cinereocaesius</i> (Sw.) Vain.	Graphidaceae	C		×					S
79.	<i>Diploschistes diacapsis</i> (Ach.) Lumbsch	Graphidaceae	C		×		×	×		A-H-N
80.	<i>Diploschistes hypoleucus</i> Zahlbr.	Graphidaceae	C	×					×	H-N
81.	<i>Flakea papillata</i> O.E. Erikss.	Verrucariaceae	F						×	S
82.	<i>Hypotrachyna andensis</i> Hale	Parmeliaceae	F					×		N
83.	<i>Hypotrachyna brevirhiza</i> (Kurok.) Hale	Parmeliaceae	F					×		Ho-N-P
84.	<i>Hypotrachyna cirrhata</i> (Fr.) Divakar, A. Crespo, Sipman, Elix & Lumbsch	Parmeliaceae	F			×	×	×		H-N-P
85.	<i>Hypotrachyna densirhizinata</i> (Kurok.) Hale	Parmeliaceae	F					×		S
86.	<i>Hypotrachyna ensifolia</i> (Kurok.) Hale	Parmeliaceae	F					×		H-Ho-N

	Species	Family	Growth form	Location						Distribution patterns
				P	LO	CJ	J	C	A	
87.	<i>Hypotrachyna exsplendens</i> (Hale) Hale	Parmeliaceae	F					×	×	H-N
88.	<i>Hypotrachyna fragilis</i> (Sipman) Divakar, A. Crespo, Sipman, Elix & Lumbsch	Parmeliaceae	F						×	N
89.	<i>Hypotrachyna sorocheila</i> (Vain.) Divakar, A. Crespo, Sipman, Elix & Lumbsch	Parmeliaceae	F						×	S
90.	<i>Hypotrachyna</i> sp.	Parmeliaceae	F					×		--
91.	<i>Lecidea berengeriana</i> (A. Massal.) Nyl.	Lecideaceae	C					×	×	H-N
92.	<i>Lepraria</i> sp 1.	Stereocaulaceae	C					×		--
93.	<i>Lepraria</i> sp 2.	Stereocaulaceae	C						×	--
94.	<i>Leptogium corticola</i> (Taylor) Tuck.	Collemataceae	F					×	×	S
95.	<i>Myelochroa degelii</i> (Hale) Elix & Hale	Parmeliaceae	F					×		N
96.	<i>Normandina pulchella</i> (Borrer) Nyl.	Verrucariaceae	C (S)		×		×			C
97.	<i>Parmotrema bangii</i> (Vain.) Hale	Parmeliaceae	F					×		N-P
98.	<i>Peltigera</i> aff. <i>degenii</i> Gyeln.	Peltigeraceae	F						×	H-N
99.	<i>Peltigera andensis</i> Vitik.	Peltigeraceae	F					×		Ho-N

Species	Family	Growth form	Location						Distribution patterns
			P	LO	CJ	J	C	A	
100. <i>Peltigera austroamericana</i> Zahlbr.	Peltigeraceae	F					×	×	N
101. <i>Peltigera collina</i> (Ach.) Schrad.	Peltigeraceae	F						×	H-Ho-N
102. <i>Peltigera didactyla</i> (With.) J.R. Laundon	Peltigeraceae	F					×		S
103. <i>Peltigera dolichorrhiza</i> f. <i>dolichorrhiza</i> (Nyl.) Nyl.	Peltigeraceae	F						×	S
104. <i>Peltigera leucophlebia</i> (Nyl.) Gyeln.	Peltigeraceae	F					×		H-N
105. <i>Peltigera microdactyla</i> Nyl.	Peltigeraceae	F						×	N
106. <i>Peltigera neopolydactyla</i> (Gyeln.) Gyeln.	Peltigeraceae	F					×	×	H-N
107. <i>Peltigera polydactylon</i> (Neck.) Hoffm.	Peltigeraceae	F					×	×	H-N
108. <i>Peltigera</i> sp 1.	Peltigeraceae	F					×		--
109. <i>Peltigera</i> sp 2.	Peltigeraceae	F						×	--
110. <i>Peltigera</i> sp 3.	Peltigeraceae	F						×	--
111. <i>Phyllobaeis imbricata</i> (Hook.) Kalb & Gierl	Baeomycetaceae	DT		×	×			×	N
112. <i>Punctelia darrowii</i> (J.W. Thomson) Krog	Parmeliaceae	F					×		S
113. <i>Punctelia rudecta</i> (Ach.) Krog	Parmeliaceae	F					×		S

Species	Family	Growth form	Location						Distribution patterns	
			P	LO	CJ	J	C	A		
114. <i>Siphula fastigiata</i> (Nyl.) Nyl.	Icmadophilaceae	Fr						×	A-Ho-N	
115. <i>Sphaerophorus</i> sp.	Sphaerophoraceae	Fr						×	--	
116. <i>Stereocaulon obesum</i> Th. Fr.	Stereocaulaceae	Fr		×					N	
117. <i>Stereocaulon ramulosum</i> Raesch.	Stereocaulaceae	Fr						×	H-N	
118. <i>Stereocaulon tomentosum</i> var. <i>alpestre</i> Flot.	Stereocaulaceae	Fr						×	N	
119. <i>Stereocaulon tomentosum</i> var. <i>tomentosum</i> Th. Fr.	Stereocaulaceae	Fr						×	×	H-N
120. <i>Sticta</i> aff. <i>phyllidiata</i> Moncada & Lücking	Lobariaceae	F						×		N
121. <i>Sticta</i> aff. <i>rhizinata</i> Moncada & Lücking	Lobariaceae	F						×		N
122. <i>Sticta beauvoisii</i> Delise	Lobariaceae	F							×	H-Ho-N
123. <i>Sticta ciliolaciniata</i> (cianomorfo)	Lobariaceae	F						×		N
124. <i>Sticta orizabana</i> Nyl.	Lobariaceae	F						×		N
125. <i>Sticta pseudobauvoisii</i> Moncada & Ardila	Lobariaceae	F						×		N
126. <i>Teloschistes</i> sp.	Teloschistaceae	Fr						×		--

Species	Family	Growth form	Location						Distribution patterns
			P	LO	CJ	J	C	A	
127. <i>Thamnotia vermicularis</i> subsp. <i>vermicularis</i> (Sw.) Schaer.	Icmadophilaceae	Fr			×	×	×	S	
128. <i>Toninia</i> sp.	Ramalinaceae	C					×	--	
129. <i>Trapeliopsis glaucolepidea</i> (Nyl.) Gotth. Schneid.	Agyriaceae	C					×	H-N-P	
130. <i>Trapeliopsis granulosa</i> (Hoffm.) Lumbsch	Agyriaceae	C					×	S	
131. <i>Trapeliopsis</i> sp. 1	Agyriaceae	C					×	--	
132. <i>Trapeliopsis</i> sp. 2	Agyriaceae	C		×		×		--	
133. <i>Usnea</i> aff. <i>breweriana</i> Vareschi	Parmeliaceae	Fr					×	H-N	
134. <i>Usnea glabrescens</i> (Nyl. ex Vain.) Vain.	Parmeliaceae	Fr					×	H-N	
135. <i>Usnea lapponica</i> Vain.	Parmeliaceae	Fr					×	H-N	
136. <i>Usnea</i> sp.	Parmeliaceae	Fr					×	--	
BRYOPHYTES									
74. <i>Anastrophyllum auritum</i> (Lehm.) Steph.	Anastrophyllaceae	LL		×	×		×	×	S
75. <i>Anastrophyllum nigrescens</i> (Mitt.) Steph.	Anastrophyllaceae	LL		×			×		N

	Species	Family	Growth form	Location					Distribution patterns	
				P	LO	CJ	J	C		A
76.	<i>Anastrophyllum piligerum</i> (Nees) Steph.	Anastrophyllaceae	LL			×				S
77.	<i>Anastrophyllum</i> sp.	Anastrophyllaceae	LL					×		--
78.	<i>Aneura pinguis</i> (L.) Dumort.	Aneuraceae	TL				×	×	×	C
79.	<i>Anthocero</i> sp.	Anthocerotaceae	A						×	--
80.	<i>Bazzania falcata</i> (Lindenb.) Trevis.	Lepidoziaceae	LL			×				H-Ho-N
81.	<i>Bazzania hookeri</i> (Lindenb.) Trevis.	Lepidoziaceae	LL			×	×			H-Ho-N
82.	<i>Breutelia tomentosa</i> (Sw. ex Brid.) A. Jaeger	Bartramiaceae	AM		×	×	×	×	×	S
83.	<i>Bryum</i> sp. 1	Bryaceae	AM						×	--
84.	<i>Bryum</i> sp. 2	Bryaceae	AM	×						--
85.	<i>Calypogeia peruviana</i> Nees & Mont.	Calypogeiaceae	LL		×	×	×	×		S
86.	<i>Campylopus areodictyon</i> (Müll. Hal.) Mitt.	Dicranaceae	AM					×		Ho-N
87.	<i>Campylopus</i> aff. <i>anderssonii</i> (Müll. Hal.) A. Jaeger	Dicranaceae	AM					×		H-Ho-N
88.	<i>Campylopus albidovirens</i> Herzog	Dicranaceae	AM					×		H-Ho-N
89.	<i>Campylopus jamesonii</i> (Hook.) A. Jaeger	Dicranaceae	AM	×		×	×	×	×	S

	Species	Family	Growth form	Location						Distribution patterns
				P	LO	CJ	J	C	A	
90.	<i>Campylopus lamprodictyon</i> (Hampe) Mitt.	Dicranaceae	AM					×		H-N
91.	<i>Campylopus pyriformis</i> (Schultz) Brid.	Dicranaceae	AM					×		C
92.	<i>Campylopus reflexisetus</i> (Müll. Hal.) Broth.	Dicranaceae	AM					×		H-Ho-N
93.	<i>Campylopus richardii</i> Brid.	Dicranaceae	AM		×	×	×	×	×	H-Ho-N
94.	<i>Campylopus</i> sp 1.	Dicranaceae	AM						×	--
95.	<i>Campylopus</i> sp 2.	Dicranaceae	AM					×		--
96.	<i>Campylopus</i> sp 3.	Dicranaceae	AM						×	--
97.	<i>Campylopus</i> sp 4.	Dicranaceae	AM					×		--
98.	<i>Campylopus</i> sp 5.	Dicranaceae	AM						×	--
99.	<i>Campylopus</i> sp 6.	Dicranaceae	AM						×	--
100.	<i>Campylopus</i> sp 7.	Dicranaceae	AM		×					--
101.	<i>Campylopus</i> sp 8.	Dicranaceae	AM		×			×		--
102.	<i>Cephalozia crassifolia</i> (Lindenb. & Gottsche)	Cephaloziaceae	LL				×	×		H-Ho-N
103.	<i>Cephaloziella</i> cf. <i>granatensis</i> (J.B. Jack ex Steph.)	Cephaloziellaceae	LL						×	H-Ho-N

Species	Family	Growth form	Location						Distribution patterns
			P	LO	CJ	J	C	A	
104. <i>Dicranella</i> sp.	Dicranaceae	AM			×				--
105. <i>Dicranum frigidum</i> Müll. Hal.	Dicranaceae	AM			×	×	×		H-Ho-N
106. <i>Dicranum</i> sp. 1	Dicranaceae	AM						×	--
107. <i>Dicranum</i> sp. 2	Dicranaceae	AM	×					×	--
108. <i>Fissidens</i> sp.	Fissidentaceae	AM						×	--
109. <i>Frullania brasiliensis</i> Raddi	Frullaniaceae	LL			×				H-Ho-N
110. <i>Gongylanthus liebmannianus</i> (Lindenb. & Gottsche) Steph.	Arnellaceae	LL						×	H-Ho-N
111. <i>Heteroscyphus</i> sp.	Lophocoleaceae	LL						×	--
112. <i>Herbertus</i> aff. <i>pensilis</i> (Taylor) Trevis.	Herbertaceae	LL			×				H-Ho-N
113. <i>Herbertus acanthelius</i> Spruce	Herbertaceae	LL			×	×			Ho-N
114. <i>Hypnum cupressiforme</i> Hedw.	Hypnaceae	LL						×	H-N
115. <i>Isotachis lopezii</i> (R.M. Schust.) Gradst.	Balantiopsaceae	LL						×	N
116. <i>Isotachis multiceps</i> (Lindenb. & Gottsche)	Balantiopsaceae	LL	×		×				H-N
117. <i>Jamesoniella rubricaulis</i> (Nees) Grolle	Jugermanniaceae	LL		×	×	×			H-N

Species	Family	Growth form	Location						Distribution patterns
			P	LO	CJ	J	C	A	
118. <i>Jensenia florschuetzii</i> Gronde	Pallaviciniaceae	TL						×	N
119. <i>Jensenia spinosa</i> (Lindenb. & Gottsche) Grolle	Pallaviciniaceae	TL		×	×	×	×		S
120. <i>Kurzia capillaris</i> (Sw.) Grolle	Lepidoziaceae	LL		×					S
121. <i>Lejeunea</i> sp.	Lejeuneaceae	LL						×	--
122. <i>Lepicolea pruinosa</i> (Taylor) Spruce	Lepicoleaceae	LL			×				Ho-N
123. <i>Lepidozia cupressina</i> (Sw.) Lindenb.	Lepidoziaceae	LL			×				S
124. <i>Lepidozia inaequalis</i> (Lehm. & Lindenb.) Lehm. & Lindenb.	Lepidoziaceae	LL						×	N
125. <i>Lepidozia macrocolea</i> Spruce	Lepidoziaceae	LL						×	Ho-N
126. <i>Leptodontium longicaule</i> Mitt	Pottiaceae	AM						×	S
127. <i>Leptodontium</i> sp. 1	Pottiaceae	AM						×	--
128. <i>Leptodontium</i> sp. 2	Pottiaceae	AM		×					--
129. <i>Leptodontium viticulosoides</i> (P. Beauv.) Wijk & Margad.	Pottiaceae	AM			×		×	×	S
130. <i>Leptoscyphus porphyrius</i> (Nees) Grolle	Jungermanniales	LL						×	H-Ho-N

Species	Family	Growth form	Location					Distribution patterns	
			P	LO	CJ	J	C		A
131. <i>Lophocolea bidentata</i> (L.) Dumort.	Lophocoleaceae	LL			×		×	×	S
132. <i>Lophocolea trapezoides</i> Mont.	Lophocoleaceae	LL						×	Ho-N-P
133. <i>Marsupella</i> sp.	Gymnomitriaceae	LL						×	--
134. <i>Mnioloma nephrostipum</i> (Spruce) R.M. Schust.	Calypogeiaceae	LL						×	N
135. <i>Noteroclada confluens</i> Taylor ex Hook. f. & Wilson	Pelliaceae	LL						×	S
136. <i>Odontoschisma denudatum</i> (Mart.) Dumort.	Cephaloziaceae	LL		×	×				H-Ho-N
137. <i>Philonotis</i> sp.	Bartramiaceae	AM						×	--
138. <i>Plagiochila bifaria</i> (Sw.) Lindenb.	Plagiochilaceae	LL		×	×				H-Ho-N
139. <i>Plagiochila corrugata</i> (Nees) Nees & Mont.	Plagiochilaceae	LL						×	Ho-N-P
140. <i>Plagiochila dependula</i> Taylor	Plagiochilaceae	LL						×	N
141. <i>Plagiomnium</i> sp.	Mniaceae	AM						×	--
142. <i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt.	Hylocomiaceae	PM				×	×	×	H-Ho-N
143. <i>Pleurozium</i> sp.	Hylocomiaceae	PM						×	--

Species	Family	Growth form	Location						Distribution patterns	
			P	LO	CJ	J	C	A		
144. <i>Polytrichum juniperinum</i> Hedw.	Polytrichaceae	PM	×	×				×	×	H-Ho-N
145. <i>Pseudocephalozia quadriloba</i> (Steph.) R.M. Schust.	Lepidoziaceae	LL						×		S
146. <i>Pseudomarsupidium decipiens</i> (Hook.) Grolle	Adelanthaceae	LL							×	H-N-P
147. <i>Racomitrium lanuginosum</i> (Hedw.) Brid.	Grimmiaceae	AM				×	×			S
148. <i>Radula javanica</i> Gottsche	Radulaceae	LL						×		S
149. <i>Radula</i> sp.	Radulaceae	LL							×	--
150. <i>Radula voluta</i> Taylor ex Gottsche, Lindenb. & Nees	Radulaceae	LL						×		S
151. <i>Rhacocarpus purpurascens</i> (Brid.) Paris	Rhacocarpaceae	PM		×	×	×	×	×		S
152. <i>Rhodobryum beyrichianum</i> (Hornsch.) Paris	Bryaceae	AM						×		Ho-N
153. <i>Rhodobryum</i> sp.	Bryaceae	AM						×		--
154. <i>Riccardia</i> aff. <i>chamedryfolia</i> (With.) Grolle	Aneuraceae	TL						×		H-N
155. <i>Riccardia amazonica</i> (Spruce) Schiffn. ex Gradst. & Hekkin	Aneuraceae	TL						×	×	S
156. <i>Riccardia digitiloba</i> (Spruce) Pagan	Aneuraceae	TL		×	×	×	×	×	×	H-Ho-N

Species	Family	Growth form	Location						Distribution patterns
			P	LO	CJ	J	C	A	
157. <i>Riccardia tenuicula</i> (Spruce) Schiffn. ex Meenks	Aneuraceae	TL						×	N
158. <i>Sematophyllum subsimplex</i> (Hedw.) Mitt.	Sematophyllaceae	PM						×	H-N
159. <i>Sphagnum magellanicum</i> Brid.	Sphagnaceae	AM		×	×	×			H-Ho-N
160. <i>Sphenobolus austroamericanus</i> (Váňa) Váňa	Anastrophyllaceae	LL						×	N
161. <i>Symphyogyna brasiliensis</i> Nees	Pallaviciniaceae	LL						×	S
162. <i>Syrrhopodon</i> sp.	Calymperaceae	AM						×	--
163. <i>Syzygiella anomala</i> (Lindenb. & Gottsche) Steph.	Adelanthaceae	LL			×			×	Ho-N
164. <i>Syzygiella perfoliata</i> (Sw.) Spruce	Adelanthaceae	LL				×	×	×	H-Ho-N
165. <i>Syzygiella</i> sp.	Adelanthaceae	LL				×	×		--
166. <i>Telaranea nematodes</i> (Gottsche ex Austin) M. Howe	Lepidoziaceae	LL		×	×	×	×	×	S
167. <i>Tylimanthus laxus</i> (Lehm. & Lindenb.) Spruce	Acrobolbaceae	LL			×			×	C

Growth forms. DT= lichens with dimorphic thallus; F= foliose lichens; Fr= fruticose lichens; C= crustose lichens; LL= leafy liverworts; TL= thalloid liverworts; AM= acrocarpous mosses; PM= pleurocarpous mosses.

Distributional patterns based on the kingdom defined by Takhtajan (1986). N= Neotropical kingdom; H= Holartic kingdom; Ho= Holantarctic; P= Paleotropical; A= Australian; C= Cosmopolitan and S= Subcosmopolitan distribution.

Records of terricolous lichens from páramos of southern Ecuador

Yadira González¹, Gregorio Aragón², Ana Rosa Burgaz³ & María Prieto²

¹Departamento de Ciencias Biológicas, Universidad Técnica Particular de Loja, Loja, Apartado postal 11-01-618, Ecuador

²Departamento de Biología y Geología, Área de Biodiversidad y Conservación, Universidad Rey Juan Carlos, Móstoles, 28933, Spain

³Departamento de Biología Vegetal I, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Complutense, Madrid, 28040, Spain

Mycotaxon 132: 153–175, 2017



Cladonia squamosa (Scop.) Hoffm.

ABSTRACT

Ecological studies of five páramos in Azuay and Loja provinces recorded one lichen species new to South America (*Bryoria nitidula*), five new to Ecuador (*Cladonia halei*, *C. melanopoda*, *C. merochlorophaea*, *C. subreticulata*, *Diploschistes diacapsis*), two new to mainland Ecuador (*Cladonia grayi*, *C. pyxidata*), and 20 new provincial records. Brief morphological descriptions, with remarks on distribution and ecology, are provided.

KEY WORDS: Andes, biodiversity, Cladoniaceae, Neotropics, new records.

INTRODUCTION

The páramo is a Neotropical ecosystem located between the upper forest line and the permanent snow line. In southern Ecuador these ecosystems are found from 2800 m altitude, due to local factors such as climate, soil, and the degree of human intervention (León-Yáñez 2000, Medina & Mena 2001).

The páramo flora is extremely diverse and it is considered the richest high mountain flora of the world (Smith & Cleef 1988, Luteyn 1999). Unfortunately, its lichen communities are relatively poorly studied (Sipman 2002a). Within the relevant published information we should underline the studies by Sipman (1992, 1999, 2005), which reported a total of 463 lichen species for Neotropical páramos (264 species from Colombia, 204 from Costa Rica, and 191 from Ecuador). Also, in monographs on *Cladoniaceae* (Ahti 1992, 2000), 50 species of this family were reported from the Andean páramos and subpáramos from Costa Rica to Bolivia, 39 of them above 2800 m in páramo ecosystems in Ecuador.

Despite these previous studies, the lichen biota of Neotropical páramos still deserves further studies since the detailed distributions of these taxa are not well known (Ahti 1992, Sipman 2002a). Overall, lichen flora in Ecuador has been poorly studied (Lücking 1999, Nöske & Sipman 2004, Paredes 2006). Our ongoing studies of the Ecuadorian lichen biota have compiled ca. 900 lichen species for mainland Ecuador (Cevallos 2012); comparison with the ca. 800 species reported from the Galapagos Islands (Bungartz et al. 2013) and the estimate of 2700 species for Ecuador (Lücking et al. 2009), supports the idea that the lichen flora in Ecuador deserves further investigation.

Thus, the objective of this study is to contribute to the knowledge of the lichen flora in páramo ecosystems and to the lichen flora of Ecuador.

MATERIAL AND METHODS

The specimens were collected in five páramos in Loja and Azuay provinces, southern Ecuador: Cajanuma, El Cajas, Jimbura, Loma del Oro, and Punzara, located at altitudes between 2770 and 4040 m. The samples were collected during ecological studies carried out in 2010 and 2014 (González et al. 2017). For the study of morphological characters dried specimens were analyzed under the stereomicroscope and the anatomical details were studied with a compound microscope. For species identification we followed Lumbsch (1989), Ahti (2000), Brodo et al. (2001), Smith et al. (2009), and Rivas Plata et al. (2010). Detection of secondary compounds was done by spot tests and thin-layer chromatography (TLC). Measures provided for the specimens and nomenclature of chemotypes follow Ahti (2000). The specimens are stored in the Herbarium of Universidad Técnica Particular de Loja, Loja, Ecuador (H-UTPL).

RESULTS

We found one species new to South America (marked ***), five new to Ecuador (marked **), and two new to mainland Ecuador (marked *), as well as 20 new provincial records.

Alectoria ochroleuca (Hoffm.) A. Massal., Sched. Critic. 2: 47. 1855.

This species is characterized by having a shrubby thallus, erect or becoming decumbent, with greenish yellow branches darkening towards the tips (Brodo et al. 2001).

Spot test: cortex KC+ yellow, PD–; medulla KC+ yellow or KC–, CK+ yellow-gold, PD–.

It is widespread in Asia, Central and North America, Europe, and Oceania (Guzmán-Dávalos & Álvarez 1987, Smith et al. 2009). In South America it is distributed in Argentina, Bolivia, Chile, Colombia, Costa Rica, Ecuador, Peru, and Venezuela (Nylander 1861, Galloway & Quilhot 1998, Calvelo & Liberatore 2002, Umaña-Tenorio et al. 2002, Sipman 1999, Ramos 2014).

This species grows on the ground or rarely on shrubs and preferably in arctic-alpine ecosystems (Brodo et al. 2001). In Ecuador, it was previously cited in Chimborazo, Cotopaxi, Loja, and Pichincha provinces (Zahlbruckner 1905, 1907, Arvidsson 1991, Sklenář et al. 2010, Benítez et al. 2012). Here it is reported for the first time in Azuay province (in El Cajas páramo).

SPECIMENS EXAMINED — **ECUADOR, AZUAY**. Cuenca: Parque Nacional El Cajas, 2°46'53"S 79°13'21"W, 3930 m, páramo, 27.7.2010, A. Benítez, Y. González & M. Prieto (H-UTPL YG-0060); 2°46'47"S 79°12'20"W, 3788 m, 13.3.2014, A. Benítez & Y. González (H-UTPL YG-0303); 2°47'39"S 79°12'09"W, 3894 m, 26.3.2014 (H-UTPL YG-0304); 2°47'03"S 79°13'30"W, 4009 m, 15.2.2014 (H-UTPL YG-0305).

Arthrorhaphis alpina (Schaer.) R. Sant. in Hawskworth, James & Coppins, Lichenologist 12: 106. 1980.

The thallus is composed of more or less rounded, convex, bullate squamules, up to 1 mm diameter, yellow to yellowish green, matt, and with roughened surface more or less pruinose. Apothecia are infrequent, located between the squamules, blackish grey-green.

It is widespread in Asia, Europe, North America, and Oceania (Obermayer 1994, Esslinger & Egan 1995, Elix & McCarthy 1998, Aptroot & Feijen 2002, Aptroot & Sparrius 2003). In South America is distributed in Bolivia, Colombia, Chile, Costa Rica, Ecuador, and Venezuela (Hafellner & Obermayer 1995, Sipman 1999, Galloway & Quilhot 1998). The species grows on soil and among mosses (Smith et al. 2009).

This is the first record in Loja province; previously found in Ecuador in Pichincha province (Arvidsson 1991).

SPECIMENS EXAMINED — **ECUADOR, LOJA**. Loja: Punzara, 4°02'36"S 79°13'59"W, 2770 m, páramo, 19.7.2010, A. Benítez, Y. González & M. Prieto (H-UTPL YG-0105); Saraguro: Loma del Oro, 3°40'52"S 79°14'24"W, 3245 m, páramo, 19.8.2010, A. Benítez, Y. González & M. Prieto (H-UTPL YG-0106).

****Bryoria nitidula* (Th. Fr.) Brodo & D. Hawksw., Op. Bot. 42: 107. 1977. FIG. 1

Fruticose, shrubby thallus of 4–8 cm, erect or spreading horizontally over the ground, branching anisotomic and usually dichotomous towards the apices. Branches dark brown to black, darker at the base, shiny and terete, of 0.5–0.9 mm in diameter, with few lateral perforations or fissures of 0.4–0.8 mm, and lacking soredia or isidia.

Substances detected by TLC: none.

The species is present in Asia, Europe, and North America, growing on arctic and subarctic heaths (Smith et al. 2009). It was found for the first time in Ecuador being locally common in El Cajas páramo, at an elevation range between 3750 to 4020 m. This is the first record in South America.

SPECIMENS EXAMINED — **ECUADOR, AZUAY.** Cuenca: Parque Nacional El Cajas, 2°46'53"S 79°13'21"W, 3930 m, páramo, 27.7.2010, A. Benítez, Y. González & M. Prieto (H-UTPL YG-0057); 2°47'39"S 79°12'09"W, 3890 m, 26.3.2014, A. Benítez & Y. González (H-UTPL YG-00301); 2°46'47"S 79°12'21"W, 3789 m, 13.3.2014 (H-UTPL YG-00298).

Our specimens closely resemble those described from North America, but the Ecuadorian samples not contain fumarprotocetraric acid.

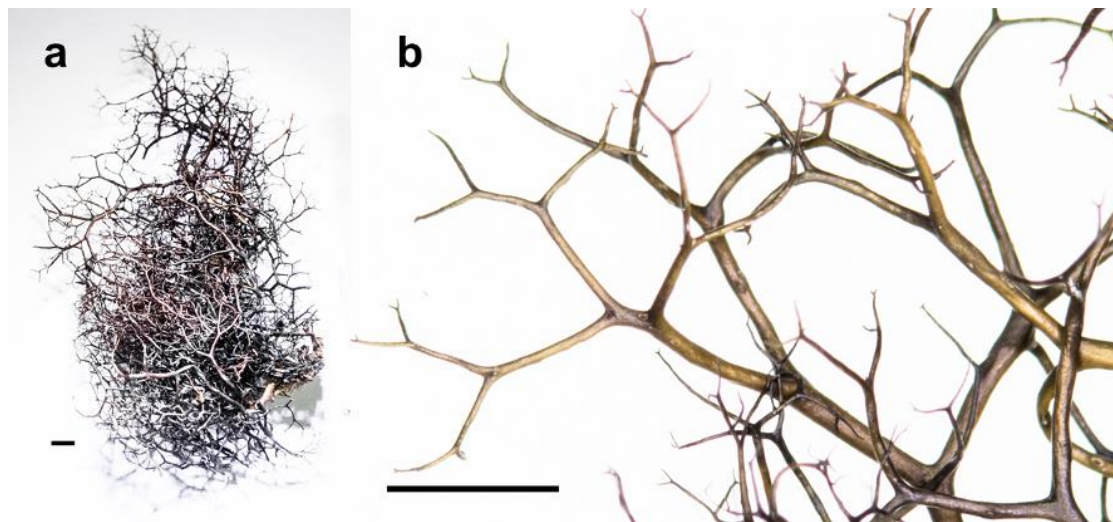


Figure 1. *Bryoria nitidula*: a. Tallus. b. Branching of podetia. Scale bar: a = 5 mm; b = 2 mm

Cladia aggregata (Sw.) Nyl., Bull. Soc. Linn. Normandie, Ser. 2, 4: 167. 1870.

The thallus of this species is characterized by its dark brown to blackish, pale yellowish to straw-colored or pale green pseudopodetia, of 0.5–15 cm tall and 0.5–8 mm in diameter. The pseudopodetial wall is cartilaginous with scarce or abundant rounded to elliptic perforations and the surface of the central canal is white and loosely arachnoid (Ahti 2000).

Although within the *Cladia aggregata* complex several species have been described (Parnmen et al. 2012, 2013) with the same chemosyndrome, the distribution and the morphology of these species does not fit with our samples. Moreover, the barcoding molecular sequences produced for our samples (nuITS region) place our samples as *Cladia aggregata* s.str.

Substances detected by TLC: barbatic and 4-O-demethylbarbatic acids (chemotype I).

Cladia aggregata s.lat. is distributed in the Southern Hemisphere, including Australasia, Southeast Asia to South Japan and India, and South Africa (Ahti 2000). In the Neotropical region it is widespread, from Mexico and the West Indies to the subantarctic islands, but it is absent in lowland and arid regions (Ahti 2000). It is very common in montane areas, on soil, and wood (Ahti 2000). In Ecuador four chemotypes (II, III, IV, and VII) have previously been reported (Ahti 2000). The chemotype I was for the first time found in mainland Ecuador, growing in páramos of Azuay and Loja provinces. This chemotype was previously reported in Galapagos Islands (Yáñez-Ayabaca et al. 2013). Our specimens constitute the first records from Loja province.

SPECIMENS EXAMINED — **ECUADOR, LOJA.** Loja: Parque Nacional Podocarpus, Cajanuma, 4°06'59"S 79°09'41"W, 3337 m, páramo, 29.6.2010, A. Benítez, Y. González & M. Prieto (H-UTPL YG-0064); 13.7.2010 (H-UTPL YG-0079); Punzara, 4°02'36"S 79°13'59"W, 2770 m, páramo, 19.7.2010, A. Benítez, Y. González & M. Prieto (H-UTPL YG-0100); Saraguro: Loma del Oro, 3°40'52"S 79°14'24"W, 3245 m, páramo, 19.8.2010, A. Benítez, Y. González & M. Prieto (H-UTPL YG-0005 and H-UTPL YG-0006); Espíndola: Jimbura, 4°42'37"S 79°25'46"W, 3450 m, páramo, 8.7.2010, A. Benítez, Y. González & M. Prieto (H-UTPL YG-0082 and H-UTPL YG-0083).

Cladia fuliginosa Filson, Victorian Nat. 87: 325. 1970

This species has green to blackish brown pseudopodetia, up to 7 cm tall and 2 mm thick, with perforations and an irregular branching. The pseudopodetia are characterized by being mostly filled by a dark brown to black inner medulla (Ahti 2000).

Substances detected by TLC: divaricatic and usnic acids.

It is distributed in the Andes, from Colombia to Peru, but it is also present in Australia and New Zealand (Ahti 2000), growing on soil in páramos. In Ecuador, it was previously cited in Azuay, Imbabura, and Pichincha provinces (Arvidsson 1991, Ahti 2000). This species was found in Azuay and Loja provinces, constituting the first record of this species in the latter province.

SPECIMENS EXAMINED — **ECUADOR, LOJA.** Loja: Parque Nacional Podocarpus, Cajanuma, 4°06'59"S 79°09'41"W, 3337 m, páramo, 29.6.2010, A. Benítez, Y. González & M. Prieto (H-UTPL YG-0081); Punzara, 4°02'36"S 79°13'59"W, 2770 m, páramo, 19.7.2010, A. Benítez, Y. González & M. Prieto (H-UTPL YG-0098 and H-UTPL YG-0099); Saraguro: Loma del Oro, 3°40'52"S 79°14'24"W, 3245 m, páramo, 7.7.2010, A. Benítez, Y. González & M. Prieto (H-UTPL YG-0001 and H-UTPL YG-0002); Espindola: Jimbura, 4°42'37"S 79°25'46"W, 3450 m, páramo, 8.7.2010, A. Benítez, Y. González & M. Prieto (H-UTPL YG-0091).

Cladonia aleuropoda Vain., Hedwigia 38: 190. 1899.

The thallus has whitish to brownish gray podetia, of 3–10 cm tall, unbranched or sparsely branched. The tips of podetia are subulate at first and later producing scyphi of 1–7 mm wide (Ahti 2000).

Substances detected by TLC: fumarprotocetraric and often quaesitic acids (chemotype I) and grayanic acid (chemotype II).

It is distributed along the Andes in Colombia, Costa Rica, Ecuador, Guatemala, México, Peru, and Venezuela, between 2200–4500 m altitude, growing on soil and rocks in páramos and upper cloud forests (Ahti 2000). In Ecuador chemotypes I and II have been previously recorded in Azuay,

Carchi, Chimborazo, Cotopaxi, Napo, and Pichincha (Ahti 2000). This is the first record of the chemotype I in Loja province.

SPECIMEN EXAMINED — **ECUADOR, LOJA**. Loja: Punzara, 4°02'36"S 79°13'59"W, 2770 m, páramo, 19.7.2010, A. Benítez, Y. González & M. Prieto (H-UTPLYG-0104).

Cladonia arbuscula (Wallr.) Flot. in Wendt, Thermen Warmbr. Riesengeb.: 94. 1839, s.lat.

Under this taxon we have included specimens belonging to the type subspecies and to the subspecies *boliviana*. Although molecular data do not support the existence of some subspecies (Piercey-Normore et al. 2010), subsp. *boliviana* was not included in that study; thus, additional molecular data would be necessary to test the status of subsp. *boliviana*.

C. arbuscula subsp. *boliviana* (Ahti) Ahti & DePriest is characterized by yellowish to whitish gray podetia, with slightly brownish tips. It grows up to 17 cm, its podetia are slender, generally loosely branched, with its ultimate branchlets erect to divaricate, rather dense at apex but rarely strongly unilaterally deflexed (Ahti 2000). It differs from subsp. *arbuscula* mainly in the darker color, its bigger size and by its high frequency of dichotomous branching and the absence of psoromic acid (Ahti 2000). However, these characters could be misleading and molecular data are necessary for the identification of the Andean material (Ahti pers. comm.).

Substances detected by TLC: fumarprotocetraric and usnic acids (chemotype I).

It is common in páramos and upper Andean forests (Ahti 2000), distributed in Bolivia (chemotype I), Brazil (I, II), Colombia (I, II, III), Venezuela (I, II, III), being rare in Costa Rica (II) and Guatemala (I). In Ecuador chemotype II (with usnic acid only) has been previously found in the provinces of Azuay, Galapagos Islands, Imbabura, Loja, and Tungurahua (Ahti 2000). Chemotype I was found for the first time in Ecuador, growing in three different páramos.

SPECIMENS EXAMINED — **ECUADOR, AZUAY**. Cuenca: Parque Nacional El Cajas, 2°46'53"S 79°13'21"W, 3930 m, páramo, 27.7.2010, A. Benítez, Y. González & M. Prieto (H-UTPL YG-0041); 2°46'60"S 79°13'61"W, 4012 m, 22.2.2014 (H-UTPL YG-0275); 2°47'40"S 79°12'08"W, 3893 m (H-UTPL YG-0278); 2°47'39"S 79°12'09"W, 3891 m, 26.3.2014 (H-UTPL YG-0274); 2°46'47"S 79°12'19"W, 3789 m, 14.3.2014

(H-UTPL YG-0276); 2°46'50"S 79°12'20"W, 3787 m, 13.3.2014 (H-UTPL YG-0273).
LOJA. Saraguro: Loma del Oro, 3°40'52"S 79°14'24"W, 3245 m, páramo, 19.8.2010,
A. Benítez, Y. González & M. Prieto (H-UTPL YG-0037); Espíndola: Jimbura,
4°42'37"S 79°25'46"W, 3450 m, páramo, 8.7.2010, A. Benítez, Y. González & M.
Prieto (H-UTPL YG-0092).

Cladonia coccifera (L.) Willd., Fl. Berol. Prodr.: 361. 1787.

This species is characterized by its persistent primary thallus, consisting of ascending squamules with often orange basal parts. The podetia of 0.7–3.5 cm tall are greenish, yellowish or whitish gray, with an areolate-corticate surface and totally covered by pruinose granules, schizidia, and phyllidia (also inside the scyphi). The hymenial discs are fairly common and red-coloured (Ahti 2000).

Substances detected by TLC: zeorin and usnic acid.

This species is distributed in the Northern Hemisphere, Himalaya, Java, and Papua New Guinea. In Central and South America the species has been found in Argentina, Bolivia, Brazil, Colombia, Costa Rica, Ecuador, Guatemala, Hispaniola, Venezuela, and Peru (Sipman 1999, Ahti 2000, Calvelo & Liberatore 2002, Flakus et al. 2008) between 2400 and 4300 m altitude (Ahti 2000), growing on humous soils and occasionally on wood and plant debris. In Ecuador it was previously found in Carchi, Cotopaxi, Loja, and Zamora-Chinchipe (Ahti 2000, Nöske & Sipman 2004, Mandl 2007). This is the first record in Azuay province.

SPECIMENS EXAMINED — **ECUADOR, AZUAY**. Cuenca: Parque Nacional El Cajas, 2°46'53"S 79°13'21"W, 3930 m, páramo, 27.7.2010, A. Benítez, Y. González & M. Prieto (H-UTPL YG-0052 and H-UTPL YG-0053); 2°46'46"S 79°12'20"W, 3786 m, 13.3.2014, A. Benítez & Y. González (H-UTPL YG-0160).

Cladonia corniculata Ahti & Kashiw., in Inoue, Stud. Cryptog. South. Chile: 136. 1984.

It has white, green, or whitish gray podetia of 1.2–6 cm tall and 0.5–2.5 mm thick. Podetia are flexuose or not, at first unbranched and later dichotomously branched, with subulate tips, always

ascyphose, sometimes with obtuse or dilated branchlets. Thallus surface is completely ecorticate with farinose to slightly granulose soledia (Ahti 2000).

Substances detected by TLC: fumarprotocetraric acid.

The species is present in Asia, Africa, Australia, New Zealand, and in the subantarctic islands. It is widespread in Central and South America (especially at high elevations in the Andes). It grows on moist and shady road banks in páramos being rare on bare soils (Stenroos et al. 1992, Ahti 2000).

In Ecuador it was previously reported from Azuay, Carchi, Cotopaxi, Galapagos Islands, Imbabura, Napo, and Pichincha (Ahti 2000). It was found it for the first time in Loja province.

SPECIMENS EXAMINED — **ECUADOR, LOJA**. Saraguro: Loma del Oro, 3°40'52"S 79°14'24"W, 3245 m, páramo, 19.8.2010, A. Benítez, Y. González & M. Prieto (H-UTPL YG-0028); Loja: Parque Nacional Podocarpus, Cajanuma, 4°06'59"S 79°09'41"W, 3337 m, páramo, 13.7.2010, A. Benítez, Y. González & M. Prieto (H-UTPL YG-0067, H-UTPL YG-0068, H-UTPL YG-0069 and H-UTPL YG-0080).

Cladonia crispata (Ach.) Flot., in Wendt, Thermen Warmbr. Riesengeb.: 93. 1839.

The thallus of this species is characterized by its brownish gray podetia of 2–8 cm tall and 0.5–2 mm thick, not blackish at the base. The podetia present dilated apices, axillary funnels of 1–3 mm wide and a smooth surface (Ahti 2000).

Substances detected by TLC: squamatic acid.

It is a subcosmopolitan species, distributed in Australasia, East Africa, Asia, Europe, New Guinea, and North America (Ahti 2000, Burgaz & Ahti 2009). In Central and South America it has been found in Colombia, Costa Rica, Dominican Republic, Ecuador, Jamaica, Peru, and Venezuela (Ahti 2000), being locally common in páramos and upper Andean forests, at 1700–3300 m altitude where it grows on soil and wood (Ahti 2000). In Ecuador it has been previously recorded in Zamora-Chinchipec (Nöske & Sipman 2004) in upper montane forests. It was collected for the first time in Loja province, growing in páramo, thus widening the distribution and the ecology of the species in Ecuador.

SPECIMEN EXAMINED — **ECUADOR, LOJA**. Loja: Punzara, 4°02'36"S 79°13'59"W, 2770 m, páramo, 19.7.2010, A. Benítez, Y. González & M. Prieto (H-UTPL YG-0097).

**Cladonia grayi* G. Merr. ex Sandst., Clad. Exs.: 1847. 1929.

FIG. 2

This species has scyphose podetia of 1–2 cm, greenish gray, often brownish in basal parts, with proliferations from scyphal margins, scyphi of 2–4.5 mm wide. Surface rough and verruculose, upper part and interior of scyphi granulose, clearly soresiate or eroded in some parts, with age can develop macrosquamules. Hymenial discs frequent, dark brown.

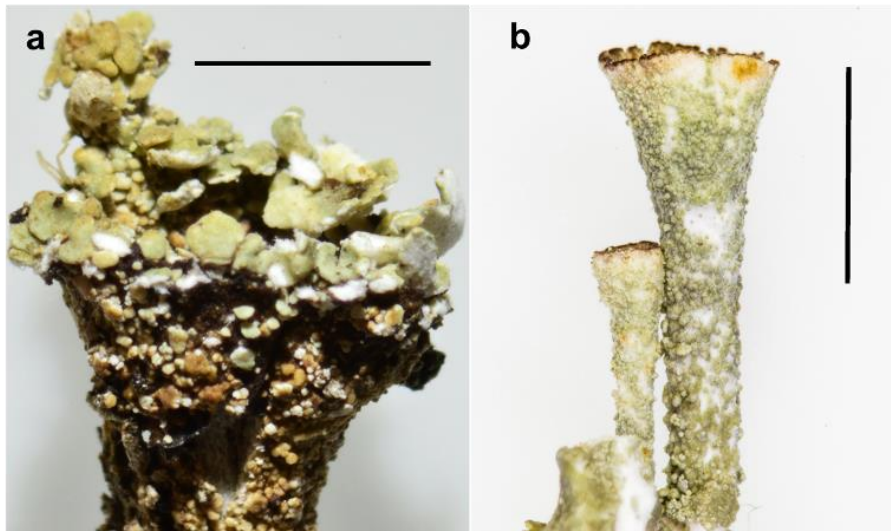


Figure 2. *Cladonia grayi*: a. Macrosquamules on margin of schyphi. b. Granules on upper part of schyphi. Scale bar: a = 3 mm; b = 2 mm

Substances detected by TLC: fumarprotocetraric and grayanic acids.

Cladonia grayi is widespread in the Northern Hemisphere, from the Arctic to temperate regions, being very common in eastern North America and also present in Australasia (Ahti 2000, Burgaz & Ahti 2009). In the Neotropical region it is distributed in scattered localities in Argentina, Bolivia, Brazil, Colombia, Costa Rica, Cuba, Dominican Republic, El Salvador, Galapagos Islands, Guatemala, Haiti, Honduras, Jamaica, Paraguay, Uruguay, and Venezuela, growing at high

elevations and highly acidic soils (Ahti 2000, Burgaz & Ahti 2009, Yáñez-Ayabaca et al. 2013). This is the first record of the species in mainland Ecuador, where it was found in only one locality in Azuay province.

SPECIMEN EXAMINED — **ECUADOR, AZUAY**. Cuenca: Parque Nacional El Cajas, 2°46'47"S 79°14'57"W, 3789 m, páramo, 13.3.2014, A. Benítez & Y. González (H-UTPL YG-0165).

Our specimen is similar to those described for the Neotropical and temperate region (Ahti 2000), but the Ecuadorian material does not develop macrosquamules at the base and is found at higher altitudes (3789 m).

***Cladonia halei* (Ahti) Ahti & DePriest, Mycotaxon 78: 501. 2001. FIG. 3

This species is characterized by its ash gray or brownish gray podetia that can get darker when exposed. Thallus up to 12 cm tall, with anisotomic branches, usually deflexed, with main axis clearly distinct of 0.6–2 mm thick. Podetia surface is markedly verruculose with arachnoid interspaces.

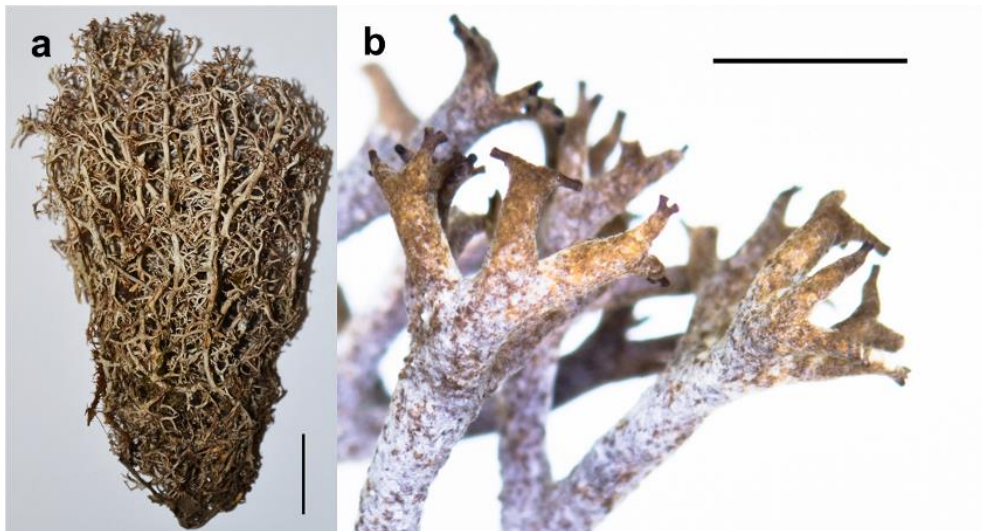


Figure 3. *Cladonia halei*: a. Tallus. b. Branching of podetia. Scale bar: 5 mm

Substances detected by TLC: fumarprotocetraric acid.

It has been previously recorded in Colombia, Papua New Guinea, Peru, and Venezuela (Ahti 2000 and pers. comm.), growing in páramo and subpáramo zones at 2500–4000 m altitude, in wet *Sphagnum* bogs and on drier ground in the humid parts of the mountains (Ahti 2000).

It was found for the first time in Ecuador growing in El Cajas páramo, thus widening considerably its world distribution.

SPECIMENS EXAMINED — **ECUADOR, AZUAY**. Cuenca: Parque Nacional El Cajas, 2°46'53"S 79°13'21"W, 3930 m, páramo, 27.7.2010, A. Benítez, Y. González & M. Prieto (H-UTPL YG-0050 and H-UTPL YG-0051); 2°47'08"S 79°13'32"W, 4032 m, 8.2.2014, A. Benítez & Y. González (H-UTPL YG-0299); 2°47'38"S 79°12'09"W, 3884 m, 25.3.2014 (H-UTPL YG-0286); 2°46'46"S 79°12'20"W, 3788 m, 13.3.2014 (H-UTPL YG-0300).

Our specimens are similar in morphology, chemistry, and ecology to that described for the Neotropical region.

Cladonia leprocephala Ahti & S. Stenroos, Ann. Bot. Fenn. 23: 236. 1986.

It is characterized by its greenish to whitish gray podetia of 0.8–2.3 cm tall and 0.8–2 mm thick, with scyphi having with subentire margins of 2–3 mm wide. Thallus surface usually areolate-corticate in basal parts up to the schyphi, with granulose soredia. The hymenial discs are rare, red, and are present at the tips of proliferations from scyphal margins (Ahti 2000).

Substances detected by TLC: thamnolic acid.

It is distributed along the Andes in Colombia, Costa Rica, Ecuador, Peru, and Venezuela, in páramos at elevations of 2900–4250 m, growing on moist and humous soils, on wood, and as epiphyte on shrubs at timberline (Ahti 2000 and pers. comm.). The species has been previously reported from Cotopaxi, Napo, Pichincha, and Tungurahua (Ahti 2000). This is the first record in Azuay province.

SPECIMENS EXAMINED — **ECUADOR, AZUAY**. Cuenca: Parque Nacional El Cajas, 2°46'53"S 79°13'21"W, 3930 m, páramo, 27.7.2010, A. Benítez, Y. González & M.

Prieto (H-UTPL YG-0046); 2°47'37"S 79°12'09"W, 3891 m, 25.3.2014, A. Benítez & Y. González (H-UTPL YG-0166).

Cladonia lopezii S. Stenroos, Ann. Bot. Fenn. 26: 250. 1989.

The species has brown podetia, up to 2.5 cm tall and 3 cm wide. The podetia are marginal on primary squamules, which elongate and roll up to form the podetial tube, abruptly flaring to form conspicuously dorsiventral, flattened, web-like structures. The podetia usually produce red hymenial discs, forming agglomerations up to 9 mm wide (Ahti 2000).

Substances detected by TLC: didymic acid.

It is distributed in the high Andes, from Bolivia to Venezuela, and in Brazil, from 1200–3935 m altitude, growing on soil, rocks, and on rotten wood (Ahti 2000). The species has been previously found in Loja, Morona-Santiago, and Zamora-Chinchipe (Ahti 2000, Nöske & Sipman 2004, Mandl 2007). This is the first record in Azuay province.

SPECIMEN EXAMINED — **ECUADOR, AZUAY**. Cuenca: Parque Nacional El Cajas, 2°46'53"S 79°13'21"W, 3930 m, páramo, 27.7.2010, A. Benítez, Y. González & M. Prieto (H-UTPL YG-0106).

Cladonia macilenta Hoffm., Deutschl. Fl., 2: 126. 1796.

The thallus of this species is characterized by having whitish ascyphose podetia of 0.5–4 cm tall and 0.3–2.5 mm thick. Podetia have subulate to blunt apex, swollen below the hymenia, unbranched or sometimes branched (Ahti 2000, Burgaz & Ahti 2009). The thallus surface is mostly ecorticated with abundant farinose-soredia (Ahti 2000, Burgaz & Ahti 2009).

Substances detected by TLC: barbatic acid. There are two major chemotypes recognized, chemotype I with thamnolic acid as major compound, and chemotype II with barbatic acid as major compound, as our samples.

The species is widespread, but rare in tropical lowlands and highest mountains, located between 1500–3250 m along the northern Andes, growing on wood, stumps, tree bases, peat bogs, acid

rocks, and humous or sandy acid soils (Ahti 2000, Burgaz & Ahti 2009). In Ecuador it has been previously found in Carchi (chemotype II), Galapagos Islands (chemotypes I and II), and Tungurahua (chemotype II) (Ahti 2000, Yáñez-Ayabaca et al. 2013). This is the first record in Azuay province, where it was found the chemotype II.

SPECIMEN EXAMINED — **ECUADOR, AZUAY**. Cuenca: Parque Nacional El Cajas, 2°46'46"S 79°12'18"W, 3793 m, páramo, 14.3.2014, A. Benítez & Y. González (H-UTPL YG-0199).

***Cladonia melanopoda* Ahti, Symb. Bot. Upsal. 32(1): 7. 1997. FIG. 4a

The species is characterized by its slender podetia of 0.5–1 mm thick, and 4.5 to 6 cm tall, unbranched to little branched, brownish and blackish at the base. Surface of podetia can be totally decorticated or can present areolated schizidia or small squamules. Scyphi of 1-4 mm wide, always with central proliferations in 5 to 7 tiers.

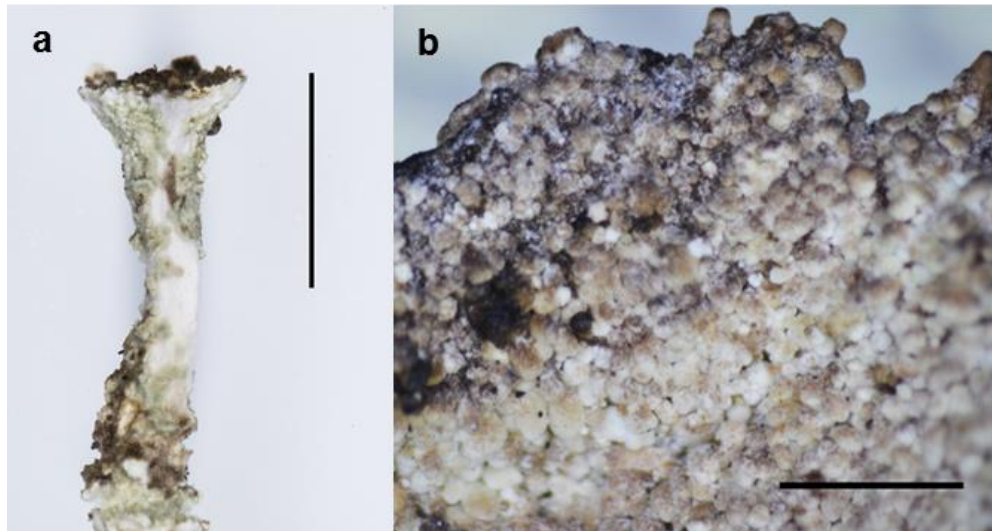


Figure 4. a. *Cladonia melanopoda*: Small squamules on surface of podetium. Scale bar = 2 mm.
b. *Cladonia merochlorophaea*: Phyllidia and schizidia inside of scyphi. Scale bar = 2 mm

Substances detected by TLC: fumarprotocetraric acid and traces of quaesitic acid.

It has been previously found at high elevations of the Andean range, in Argentina, Bolivia, and Peru, in páramo and timberline vegetation between 1300–4000 m, growing on soil (Ahti 2000). It has been found for the first time in Ecuador in one páramo in Loja province.

SPECIMENS EXAMINED — **ECUADOR, LOJA**. Saraguro: Loma del Oro, 3°40'52"S 79°14'24"W, 3245 m, páramo, 19.8.2010, A. Benítez, Y. González & M. Prieto (H-UTPL YG-0019, H-UTPL YG-0020 and H-UTPL YG-0021).

This species is very close to those described in the Neotropical region.

*****Cladonia merochlorophaea*** Asahina, J. Jap. Bot. 16: 713. 1940. FIG. 4b

This species has scyphose podetia of 1 to 3 cm tall, stalks of 1–2 mm wide and scyphi from 2 to 6 mm wide, sometimes simple or frequently with proliferations from margins and the old bases strongly blackish. The surface is usually verruculose with wide bare spaces and macrosquamules. Inside scyphi there are phyllidia and schizidia often brownish. The scyphi margin can present pyriform pycnidia.

Substances detected by TLC: merochlorophaeic and fumarprotocetraric acids.

It is a subcosmopolitan species, found from arctic to temperate regions in Antarctic, Australasia, Eurasia, North America, and southern South America. In the Neotropical region it is present in Bolivia, Brazil, Peru, and Venezuela (Ahti 2000 and pers. comm.), usually growing on acid humus, peats, and wood (Stenroos et al. 1992, Ahti 2000, Burgaz & Ahti 2009). It was found for the first time in Ecuador being locally common in Azuay province (in El Cajas páramo).

SPECIMENS EXAMINED — **ECUADOR, AZUAY**. Cuenca: Parque Nacional El Cajas, 2°46'60"S 79°13'31"W, 4007 m, páramo, 22.2.2014, A. Benítez & Y. González (H-UTPL YG-0151); 2°47'38"S 79°12'10"W, 3895 m, 25.3.2014 (H-UTPL YG-0155); 2°47'36"S 79°12'10"W, 3895 m (H-UTPL YG-0158); 2°46'47"S 79°12'21"W, 3789 m, 13.3.2014 (H-UTPL YG-0162); 2°46'46"S 79°12'19"W, 3790 m, 14.3.2014 (H-UTPL YG-0290).

Our specimens are similar in morphology, chemistry, and ecology to that described for the Neotropical and temperate regions (Ahti 2000).

**Cladonia pyxidata* (L.) Hoffm., *Deutschl. Fl.*, 2: 121. 1796.

FIG. 5

This species is characterized by its persistent primary tallus with squamules of 1–3 x 2–3 mm. It has a greenish gray to dark brown scyphose podetia, of 4–12 mm tall, stalks of 1 to 1.5 mm and scyphi of 0.8 to 4.5 mm wide, usually simple or sometimes proliferating from margins. Podetia surface is corticated, often continuous but can be areolated or cracked and usually decorticated above. Inside of scyphi it presents schizidia, phyllidia, microsquamules, and flat granules, these latter usually larger.

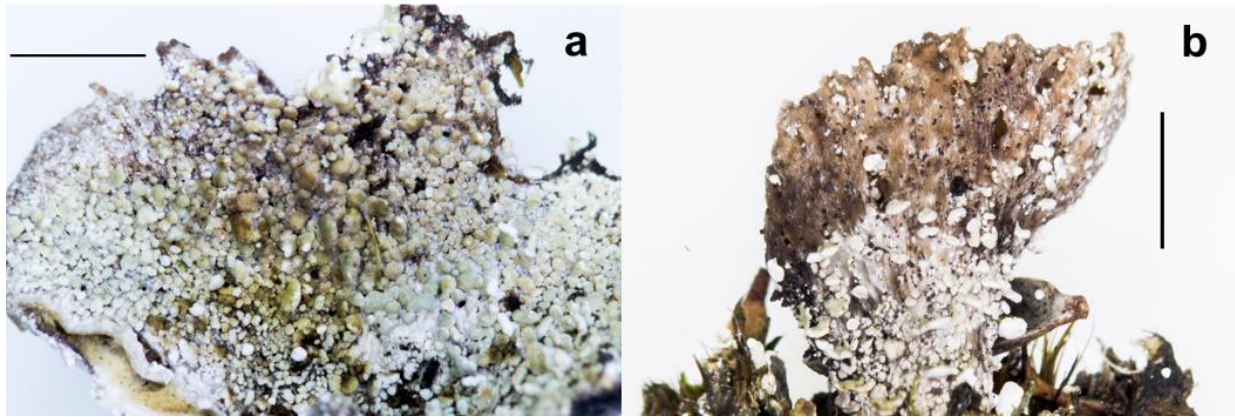


Figure 5. *Cladonia pyxidata*: a. Phyllidia, schizidia, microsquamules, and flat granules inside of scyphi. b. Decorticate podetia surface. Scale bar = 3 mm

Substances detected by TLC: fumarprotocetraric and homosekikaic acids (chemotype II).

It is distributed in Africa, Asia, Australia, Europe, North America, and New Zealand (Smith et al. 2009). In the Neotropical region it has been previously found in Argentina, Brazil, Colombia, Dominican Republic, El Salvador, Galapagos Islands, Haiti, Honduras, Guatemala, Jamaica, Peru, Uruguay, and Venezuela, growing in bare and humous soils, mossy rocks, and rarely on dead wood, on substrates of acid pH (Ahti 2000 and pers. comm., Burgaz & Ahti 2009, Yáñez-Ayabaca et al.

2013). This is the first record of the species in mainland Ecuador where it was found in Azuay province (in El Cajas páramo). Chemotype II is fairly rare and previously found only in Guatemala and Honduras (Ahti 2000).

SPECIMENS EXAMINED — **ECUADOR, AZUAY**. Cuenca: Parque Nacional El Cajas, 2°47'37"S 79°12'09"W, 3889 m, páramo, 25.3.2014, A. Benítez & Y. González (H-UTPL YG-0168); 2°46'47"S 79°12'21"W, 3791 m, 13.3.2014 (H-UTPL YG-0164 and H-UTPL YG-0167).

The Ecuadorian material is similar in morphology and ecology to those described for the Neotropical region (Ahti 2000, Burgaz & Ahti 2009, Yáñez-Ayabaca et al. 2013) but they present wider scyphi (up to 4 mm).

Cladonia squamosa (Scop.) Hoffm., *Deutschl. Fl.*, 2: 125. 1796.

The podetia are greenish gray, to strongly brown, not black at the base, of 3–14 cm long and 0.5–5 mm thick, unbranched or irregularly branched, with the axils usually dilated and the apex perforated (Ahti 2000, Burgaz & Ahti 2009). The thallus surface is mostly or totally decorticated but densely covered with crenulate or lacinate squamules of 1–8 mm and granules, but never soredate (Ahti 2000).

Substances detected by TLC: squamatic acid (chemotype I), thamnolic and barbatic acids (chemotype II).

It is widespread in temperate and cooler regions in Northern and Southern Hemispheres, also along the Andes, from Mexico to Chile, and Argentina and from 1000 to 4500 m altitude, being also present in southeast Brazil down to 700 m. It grows in cloud forests and moist páramos, on rocks, acid, and humous soils or wood (Ahti 2000, Burgaz & Ahti 2009). In Ecuador, it has been previously found in Azuay (chemotype I), Carchi (chemotype I), Pastaza (chemotype II), and Zamora-Chinchipe (chemotype II) provinces (Arvidsson 1991, Ahti 2000, Nöske & Sipman 2004). This is the first record in Loja province where the chemotype II was found. In Azuay, specimens collected belonged to chemotypes I and II.

SPECIMENS EXAMINED — **ECUADOR, LOJA**. Saraguro: Loma del Oro, 3°40'52"S 79°14'24"W, 3245 m, páramo, 7.7.2010, A. Benítez, Y. González & M. Prieto (H-UTPL YG-0017); Loja: Parque Nacional Podocarpus, Cajanuma, 4°06'59"S 79°09'41"W, 3337 m, páramo, 13.7.2010, A. Benítez, Y. González & M. Prieto (H-UTPL YG-0066); **AZUAY**. Cuenca: Parque Nacional El Cajas, 2°47'38"S 79°12'09"W, 3885 m, páramo, 25.3.2014, A. Benítez & Y. González (H-UTPL YG-0193); 2°47'37"S 79°12'09"W, 3891 m, 26.3.2014 (H-UTPL YG-0194); 2°47'39"S 79°12'09"W, 3894 m, 26.3.2014 (H-UTPL YG-0195); 2°47'38"S 79°12'09"W, 3886 m, 25.3.2014 (H-UTPL YG-0197); 2°46'47"S 79°12'19"W, 3782 m, 25.3.2014 (H-UTPL YG-0198); 2°46'37"S 79°12'09"W, 3890 m, 25.3.2014 (H-UTPL YG-0202); 2°47'37"S 79°12'09"W, 3889 m, 25.3.2014 (H-UTPL YG-0203); 2°47'37"S 79°12'09"W, 3889 m, 25.3.2014 (H-UTPL YG-0204); 2°46'46"S 79°12'20"W, 3733 m, 13.3.2014 (H-UTPL YG-0207); 2°47'08"S 79°13'32"W, 4030 m, 9.2.2014 (H-UTPL YG-0209); 2°47'37"S 79°12'04"W, 3889 m, 25.3.2014, (H-UTPL YG-0210); 2°47'00"S 79°13'31"W, 4018 m, 22.2.2014 (H-UTPL YG-0211); 2°47'38"S 79°12'09"W, 3880 m, 25.3.2014 (H-UTPL YG-0212); 2°47'37"S 79°12'10"W, 3886 m, 25.3.2014 (H-UTPL YG-0213); 2°46'47"S 79°12'19"W, 3782 m, 14.3.2014 (H-UTPL YG-0214); 2°47'08"S 79°13'32"W, 4029 m, 9.2.2014 (H-UTPL YG-0215); 2°47'03"S 79°13'32"W, 4006 m, 16.2.2014 (H-UTPL YG-0221); 2°47'38"S 79°12'10"W, 3891 m, 25.3.2014 (H-UTPL YG-0222); 2°47'38"S 79°12'09"W, 3883 m, 25.3.2014 (H-UTPL YG-0236); 2°46'47"S 79°12'21"W, 3788 m, 13.3.2014 (H-UTPL YG-0258).

***Cladonia subreticulata* Ahti, Acta Bot. Fenn. 10: 168. 1973.

FIG. 6a

This species usually form well-developed cushions. Its podetia are thick, yellow to grayish yellow, of 3 to 5 cm tall and 3.5–4.5 mm wide, with very irregular branching, open apices and axils, and podetial wall perforated. Its surface is compact and slightly arachnoid.

Substances detected by TLC: usnic acid (chemotype III).

The species has been previously reported from South America, in Brazil, Guyana, Peru, and Venezuela, found at high elevations, in woodlands and cloud forests in sandy soils and rock

outcrops (Ahti 2000, Ahti & Sipman 2013). It was found for the first time in Ecuador, being very rare, growing on relatively bare soils in Loma del Oro páramo in Loja province.

SPECIMENS EXAMINED — **ECUADOR, LOJA**. Saraguro: Loma del Oro, 3°40'52"S 79°14'24" W, 3245 m, páramo, 19.8.2010, A. Benítez, Y. González & M. Prieto (H-UTPL YG-0023 and H-UTPL YG-0024).

Our specimens are similar in morphology, ecology, and chemistry from those described for the Neotropic Region (Ahti 2000), but they differ in having smaller (up to 5 cm) podetia.



Figure 6. a. *Cladonia subreticulata*: Branching of podetia. Scale bar = 3 mm. b. *Diploschistes diacapsis*: Apothecia. Scale bar: 3 mm.

Dibaeis columbiana (Vain.) Kalb & Gierl, Herzogia 9: 621. 1993.

This species has a densely granular, crustose thallus, with pale gray granules of 0.2 mm wide. Podetia are 2–11 mm tall with convex pink apothecia, without schizidia or soredia (Sipman 1997).

It is a terricolous species distributed in Bolivia, Colombia, Costa Rica, Ecuador, and Venezuela (Marcano et al. 1996, Sipman 1999, Flakus & Wilk 2006). In Ecuador the species was previously found in Zamora-Chinchiipe, growing on subalpine dwarf-forest and páramo (Nöske & Sipman 2004). This is the first record in Loja province, where it is rare.

SPECIMEN EXAMINED — **ECUADOR, LOJA**. Espíndola: Jimbura, 4°42'37"S 79°25'46"W, 3450 m, páramo, 8.7.2010, A. Benítez, Y. González & M. Prieto (H-UTPL YG-0088).

*****Diploschistes diacapsis*** (Ach.) Lumbsch, Lichenologist 20: 20. 1988. FIG. 6b

The thallus of this species is verrucose and areolate, with a whitish to whitish-gray upper surface, slightly to abundantly pruinose. The apothecia are urceolate, black or pruinose gray, of 0.5 to 2.5 mm (-4 mm) in diameter, with 4–8 spores per ascus.

The species is identified by the K+ yellow reaction of the thallus due to the presence of diploschistesic acid as major constituent (Rivas Plata et al. 2010). Additionally, *Diploschistes diacapsis* presents reactions PD–, C+ red and KC+ red due to lecanoric and diploschistesic acids.

This species is distributed in Africa, Asia, Australia, Europe, North, and South America (Lumbsch 1989). In South America it was previously found in Chile, Costa Rica, and Peru, in páramo ecosystems (Lumbsch 1989, Galloway & Quilhot 1998, Sipman 1999). This is the first report from Ecuador, where it was collected growing in two different páramos in Azuay and Loja provinces.

SPECIMENS EXAMINED — **ECUADOR, LOJA**. Saraguro: Loma del Oro, 3°40'52"S 79°14'24"W, 3245 m, páramo, 19.8.2010, A. Benítez, Y. González & M. Prieto (H-UTPL YG-0034); **AZUAY**. Cuenca: Parque Nacional El Cajas, 2°46'53"S 79°13'21"W, 3930 m, páramo, 27.7.2010 (H-UTPL YG-0058); 2°46'46"S 79°12'21"W, 3790 m, 13.3.2014, A. Benítez & Y. González (H-UTPL YG-0302).

Our specimens closely resemble those described in the Holarctic zone (Lumbsch 1989) except for its apothecia which can be larger (up to 4 mm).

Normandina pulchella (Borrer) Nyl., Ann. Sci. Nat., Bot., sér., 15: 382. 1861.

This species is characterized by having very thin squamules, scattered or crowded, of 0.7–2.5 mm, green to slightly bluish green, with sharply raised margins. Soralia are often present on lobe

surface and margins. The lower surface of squamules is whitish, slightly felted with numerous hyphae (Smith et al. 2009).

This is a frequent, cosmopolitan species (Smith et al. 2009). In the Neotropical region is distributed in Argentina, Bolivia, Brazil, Chile, Colombia, Costa Rica, Ecuador, Guyana, Peru, Uruguay, and Venezuela (Calvelo & Liberatore 2002, Flakus & Wilk 2006, Sipman 1999). It grows on mosses, on other lichens, on bark and rocks in areas or in microhabitats with high air humidity (Nash et al. 2004). In Ecuador it was previously found in Galapagos Islands and Zamora-Chinchiipe (Arvidsson 1991, Elix et al. 1998, Davey 1999, Nöske 2004, Nöske & Sipman 2004, Mandl 2007). This is the first record from Loja province, where we have found it growing on bryophytes.

SPECIMENS EXAMINED — **ECUADOR, LOJA**. Saraguro: Loma del Oro, 3°40'52"S 79°14'24"W, 3245 m, páramo, 13.8.2010, A. Benítez, Y. González & M. Prieto (H-UTPL YG-0107); Espíndola: Jimbura, 4°42'37"S 79°25'46"W, 3450 m, páramo, 8.7.2010, A. Benítez, Y. González & M. Prieto (H-UTPL YG-0108).

Phyllobaeis imbricata (Hook.) Kalb & Gierl, *Herzogia* 9: 610. 1993.

The species has a squamulose primary thallus, with long and deeply lobed squamules. The podetia are cylindric, with pink terminal apothecia.

It is a Neotropical species, distributed in Bolivia, Brazil, Colombia, Costa Rica, Ecuador, and Venezuela (Gierl et al. 1993, Sipman 1999, Umaña-Tenorio et al. 2002, Flakus & Wilk 2006), growing at high elevations. In Ecuador, it was previously found in Zamora-Chinchiipe, on subalpine dwarf-forest and páramo (Nöske & Sipman 2004). This is the first record in Loja province where it was found in two different páramos.

SPECIMENS EXAMINED — **ECUADOR, LOJA**. Saraguro: Loma del Oro, 3°40'52"S 79°14'24"W, 3245 m, páramo, 7.7.2010, A. Benítez, Y. González & M. Prieto (H-UTPL YG-0029, H-UTPL YG-0030 and H-UTPL YG-0031); Loja: Parque Nacional Podocarpus, Cajanuma, 4°06'59"S 79°09'41"W, 3337 m, páramo, 29.6.2010, A. Benítez, Y. González & M. Prieto (H-UTPL YG-0073 and H-UTPL YG-0074).

Stereocaulon obesum Th. Fr., Stereoc. Piloph. Comm.: 28. 1857.

The species is characterized by having abundant and small upright and thin pseudopodetia, unbranched at the base, but branched toward the apex; it presents bicolor and peltated phyllocladia and inconspicuous or irregular cephalodia with a translucent appearance (Rincón-Espitia & Mateus 2013).

Spot test: K+ yellow, PD– or slowly yellow.

Substances detected by TLC: atranorin and lobaric acid.

This species is restricted to the Neotropics, distributed in Costa Rica, Ecuador, Guatemala, and Panamá, growing from 1700–4000 m altitude (Sipman 2002b). In Ecuador it was previously found in Pichincha (Arvidson 1991). This is the first record in the Azuay province.

SPECIMEN EXAMINED — **ECUADOR, AZUAY**. Cuenca: Parque Nacional El Cajas, 2°46'53"S 79°13'21"W, 3930 m, páramo, 27.7.2010, A. Benítez, Y. González & M. Prieto (H-UTPL YG-0056).

Stereocaulon ramulosum Raeusch., Nomencl. Bot., Ed. 3: 328. 1797.

This species is characterized by its pseudopodetia over 2 cm tall, unbranched at the base with few branches towards the apex, with few cylindrical phyllocladia, more or less branched. The apothecia are brown-reddish to black, abundant, large, and convex. The cephalodia are globose and wrinkled (Sipman 2002b, Rincón-Espitia & Mateus 2013).

Spot test: K+ yellow, PD+ slowly yellow.

Substances detected by TLC: atranorin and perlatolic acid.

It is widespread in the Southern Hemisphere and in the Neotropical mountains, distributed in Brazil, Bolivia, Colombia, Costa Rica, Cuba, Dominican Republic, Ecuador, Mexico, Peru, and Venezuela, growing between 1000–4500 m altitude (Sipman 2002b). In Ecuador it was previously found in Chimborazo, Loja, Pastaza, Pichincha, and Zamora-Chinchipe provinces (Mitten 1851, Leighton 1866, Müller 1879, Zahlbruckner 1905, 1907, Nöske & Sipman 2004). This is the first record in Loja province.

SPECIMEN EXAMINED — **ECUADOR, LOJA**. Saraguro: Loma del Oro, 3°40'52"S 79°14'24"W, 3245 m, páramo, 7.7.2010, A. Benítez, Y. González & M. Prieto (H-UTPL YG-0039).

Stereocaulon tomentosum Fr., Sched. Crit. Lich. Suec. Exs. 3: 20. 1825.

This species has an erect to prostrate thallus, with lobed, squamulose, warty or flattened phyllocladia (Brodo et al. 2001). The pseudopodetia are covered with a thick felt layer (white tomentum), which also covers the cephalodia. The apothecia are small (under 1 mm wide), numerous, situated on short subapical branchlets and with spherical cephalodia (Sipman 2002b).

Spot test: PD+ orange, K+ orange.

Substance detected by TLC: atranorin and stictic acid, corresponding to the type variety.

This subcosmopolitan species is widespread in the Neotropical region, distributed in Bolivia, Colombia, Costa Rica, Dominican Republic, Ecuador, Mexico, Peru, and Venezuela, between 2300–4400 m altitude (Sipman 2002b). In Ecuador, it was previously found in Chimborazo, Pichincha, and Zamora-Chinchipe (Leighton 1866, Arvidsson 1991, Nöske & Sipman 2004). This is the first record in Azuay province.

SPECIMENS EXAMINED — **ECUADOR, AZUAY**. Cuenca: Parque Nacional El Cajas, 2°46'53"S 79°13'21"W, 3930 m, páramo, 27.7.2010, A. Benítez, Y. González & M. Prieto (H-UTPL YG-0061); 2°47'03"S 79°13'30"W, 4009 m, páramo, 15.2.2014, A. Benítez & Y. González (H-UTPL YG-0308).

Thamnolia vermicularis (Sw.) Schaer., Enum. Crit. Lich. Eur.: 243. 1850.

Fruticose species, with a decumbent or erect thallus, of 2–7 cm long and 1–2.5 mm diameter. The stalks are hollow, white or cream white; unbranched or with few branches, pointed at the tips. Soredia, isidia, and fruiting bodies absent (Brodo et al. 2001).

Spot test: PD+ yellow-orange, K+yellow-orange, UV–, with thamnolic acid. Note: Recent molecular study on *Thamnolia* (Platt & Spatafora 2000) found enough genetic differences between

T. vermicularis (containing thamnolic acid) and *T. subuliformis* (containing squamatic and baeomycesic acids and with a UV+Y cortex and a UV+ blue-white medulla) to recognize them at species level.

It is widespread in Australia, Asia, Europe, New Zealand, and North America (Smith et al. 2009). In the Neotropical region is distributed in Argentina, Bolivia, Chile, Colombia, Costa Rica, Ecuador, Peru, and Venezuela growing between 2800–4550 m altitude (Soukup 1965, Sipman 1999, Calvelo & Liberatore 2002, Flakus & Wilk 2006, Villagra et al. 2009). In Ecuador, it was previously found in Chimborazo, Cotopaxi, and Pichincha provinces (Zahlbruckner 1905, 1907; Arvidsson, 1991, Sklenář et al. 2010). This is the first record in Azuay and Loja provinces.

SPECIMENS EXAMINED — **ECUADOR, LOJA.** Loja: Parque Nacional Podocarpus, Cajanuma, 4°06'59"S 79°09'41"W, 3337 m, páramo, 29.6.2010, A. Benítez, Y. González & M. Prieto (H-UTPL YG-0077); Espíndola: Jimbura, 4°42'37"S 79°25'46"W, 3450 m, páramo, 8.7.2010, A. Benítez, Y. González & M. Prieto (H-UTPL YG-0109); **AZUAY.** Cuenca: Parque Nacional El Cajas, 2°46'53"S 79°13'21"W, 3930 m, páramo, 27.7.2010, A. Benítez, Y. González & M. Prieto; 2°47'03"S 79°13'30"W, 4006 m, páramo, 15.2.2014, A. Benítez & Y. González (H-UTPL YG-0306); 2°47'36"S 79°12'09"W, 3890 m, 26.3.2014 (H-UTPL YG-0307).

ACKNOWLEDGEMENTS

Financial support for this study was received from the Universidad Técnica Particular de Loja (UTPL) and a scholarship to the first author provided by Secretaría Nacional de Educación Superior, Ciencia, Tecnología e Innovación (SENESCYT) of Ecuador. We thank T. Ahti for the confirmation of some specimens and T. Ahti and R. Pino-Bodas for their comments on the manuscript.

LITERATURE CITED

- Ahti T. 1992. Biogeographic aspects of Cladoniaceae in the páramos. 111–117, in: H Balslev, JL Luteyn (eds). *Páramo, an Andean ecosystem under human influence*. London, Academic Press.
- Ahti T. 2000. Cladoniaceae. *Flora Neotropica monograph No. 78*. New York Botanical Garden Press, New York. 362 p.
- Ahti T, Sipman HJM. 2013. Cladoniaceae (Lichens) incl. guide to the Cladoniaceae of the Guayana Highland. 1–133, in: S Mota de Oliveira (ed.), *Flora of the Guianas, ser. E.; Fungi and lichens, Fascicle 3*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Aptroot A, Feijen FJ. 2002. Annotated checklist of the lichens and lichenicolous fungi of Bhutan. *Fungal Diversity* 11: 21–48.
- Aptroot A, Sparrius LB. 2003. New microlichens from Taiwan. *Fungal Diversity* 14: 1–50.
- Arvidsson, L. 1991. Lichenological studies in Ecuador. 123–134, in: DJ Galloway (ed.). *Tropical lichens and their systematics, conservation, and ecology*. Systematics Association Special vol. 43. Oxford, U.K., Clarendon 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. <http://dx.doi.org/10.1016/j.scitotenv.2012.09.072>
- Brodo I, Duran Sharnoff S, Sharnoff S. 2001. *Lichens of North America*. Yale University Press, London. 795 pp.
- Bungartz F, Ziemmeck F, Yáñez Ayabaca A, Nugra F, Aptroot A. 2013. CDF checklist of Galapagos lichenized fungi. In: F Bungartz et al. (eds). *Charles Darwin Foundation Galapagos Species Checklist*. Fundación Charles Darwin, Puerto Ayora, Galapagos. <http://www.darwinfoundation.org/datazone/checklists/true-fungi/lichens/>

- Burgaz AR, Ahti T. 2009. Cladoniaceae. Flora Liquenológica Ibérica, vol. 4. Sociedad Española de Liquenología (SEL). Madrid. 111 p.
- Calvelo S, Liberatore S. 2002. Catálogo de los líquenes de la Argentina. *Kurtziana* 29(2): 7–170.
- Cevallos G. 2012. Checklist de líquenes y hongos liquenícolas de Ecuador Continental. Master Thesis, Universidad Rey Juan Carlos, España.
- Davey S. 1999. Lichens in Quito. *British Lichen Society Bulletin* 84: 26.
- Elix JA, McCarthy PM. 1998. Catalogue of the lichens of the smaller Pacific islands. *Bibliotheca Lichenologica* 70: 1–361.
- Esslinger TL, Egan RS. 1995. A sixth checklist of the lichen-forming, lichenicolous, and allied fungi of the Continental United States and Canada. *Bryologist* 98(4): 467–549. <http://dx.doi.org/10.2307/3243586>
- Flakus A, Wilk K. 2006. Contribution to the knowledge of the lichen biota of Bolivia. *Journal Hattori Botanical Laboratory* 99: 307–318.
- Flakus A, Ahti T, Kukwa M, Wilk K. 2008. New and interesting records of *Cladonia* and their lichenicolous fungi from the Andean cloud forest in Bolivia. *Annales Botanici Fennici* 45(6): 448–454. <http://dx.doi.org/10.5735/085.045.0603>
- Galloway D, Quilhot W. 1998. Checklist of Chilean lichen-forming and lichenicolous fungi. *Gayana Botanica* 55(2): 111–185.
- Gierl C, Kalb K. 1993. Die Flechtengattung *Dibaeis*: eine Übersicht über die rosafrüchtigen Arten von *Baeomyces* sens. lat. nebst Anmerkungen zu *Phyllobaeis* gen. nov. *Herzogia* 9(3–4): 593–645.
- González Y, Aragón G, Benítez A, Prieto M. 2017. Evidence of changes in soil cryptogamic communities in tropical Ecuadorean páramos. *Community ecology* 18(1). In press.

- Guzmán-Dávalos L, Álvarez I. 1987. Observaciones sobre los líquenes de Jalisco y de Chiapas. *Revista Mexicana de Micología* 3: 217–230.
- Hafellner, J. 1995. Bemerkenswerte Funde von Flechten und lichenicolen Pilzen auf makaronesischen Inseln III. Einige bisher auf den Kanarischen Inseln übersehene lecanorale Arten. *Linzer Biologische Beiträge* 27(2): 489– 505.
- Hafellner J, Obermayer W. 1995. *Cercidospora trypetheliza* und einige weitere lichenicole Ascomyceten auf *Arthrorhaphis*. *Cryptogamie, Bryologie–Lichénologie* 16(3): 177–190.
- Hawksworth DL, Cole MS. 2003. A first checklist of lichenicolous fungi of China. *Mycosystema* 22(3): 359–363.
- Leighton WA. 1866. XVII. Lichenes Amazonici et Andini lecti a Domino Spruce. *Transactions of the Linnean Society of London* 25(3): 433–460. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1096-3642.1865.tb00194.x>
- León-Yáñez S. 2000. La flora de los páramos ecuatorianos. 6–23, in: C Josse et al. (eds). *Biodiversidad de los Páramos, Serie Páramo 7*. Quito, GTP.Abya Yala.
- Lücking R. 1999. Foliicolous lichens and their lichenicolous fungi from Ecuador, with a comparison of lowland and montane rain forest. *Willdenowia* 29(1–2): 299–335. <http://dx.doi.org/10.3372/wi.29.2924>
- Lücking R, Rivas E, Chaves JL, Umaña L, Sipman H JM. 2009. How many tropical lichens are there... really?. *Bibliotheca Lichenologica* 100: 399–418.
- Lumbsch HT. 1989. Die holarktischen Vertreter der Flechtengattung *Diploschistes* (Thelotremales). *Journal Hattori Botanical Laboratory* 66: 133–196.
- Luteyn JL. 1999. Páramos, a checklist of plant diversity, geographical distribution, and botanical literature. The New York Botanical Garden Press, New York. 278 p.

- Mandl N. 2007. Bryophyte and macrolichen diversity of the *Purdiaea nutans* forest in southern Ecuador and its relationship to soil, climate and vegetation structure. PhD dissertation, Georg-August Universität, Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultäten, Germany.
- Marcano V, Morales Méndez A, Sipman H, Calderon L. 1996. A first checklist of the lichen-forming fungi of the Venezuelan Andes. *Tropical Bryology* 12: 193–235.
- Medina G, Mena P. 2001. Los páramos del Ecuador. 1–23, in: P Mena et al. (eds). *Los Páramos del Ecuador*. Proyecto Páramo/AbyaYala, Quito.
- Mitten W. 1851. Catalogue of cryptogamic plants collected by Professor W. Jameson in the vicinity of Quito. *Hooker's Journal of Botany* 3(49–57): 351–361.
- Müller J. 1879 *Lichenes æquinoctiali-americani: a Cl. Ed. André, annis 1875–1876, praesertim in editoribus Ecuador (E.) et in Nova Granata (N. Gr.) lecti*. *Revue Mycologique* 1: 163–171.
- Nash TH, Ryan BD, Diederich P, Gries C, Bungartz F. 2002. *Lichen flora of the Greater Sonoran Desert Region, vol. I*. Thomson-Shore, Inc. Dexter, MI.
- Nash TH, Ryan BD, Diederich P, Gries C, Bungartz F. 2004. *Lichen flora of the Greater Sonoran Desert Region, vol. II*. Thomson-Shore, Inc. Dexter, MI.
- Neuwirth G. 2008. Further studies on lichens from Venezuela with new and interesting records. *Herzogia* 21: 147–156.
- Nöske N. 2004. Effekte anthropogener Störung auf die Diversität kryptogamischer Epiphyten (Flechten, Moose) in einem Bergregenwald in Südecuador. PhD dissertation, Georg-August Universität, Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultäten, Germany.
- Nöske NM, Sipman HJM. 2004. Cryptogams of the Reserva Biológica San Francisco (Province Zamora-Chinchipe Southern Ecuador) II Lichens. *Cryptogamie, Mycologie* 25(1): 91–100.
- Nylander W. 1861. Additamentum ad lichenographiam Andium boliviensium. *Annals des Sciences Naturelles, Botanique*, 4e sér., 15: 365–382.

-
- Obermayer W. 1994. Die Flechtengattung *Arthrorhaphis* (Arthrorhaphidaceae, Ascomycotina) in Europa und Grönland. *Nova Hedwigia* 58: 275–333.
- Paredes T. 2006. Macrolíquenes de los páramos de frailejones de la Reserva Ecológica El Ángel y la Estación Biológica Garderas. *Lyonia* 9(1): 67–73.
- Parnmen S, Rangsiruji A, Mongkolsuk P, Boonpragob K, Nutakki A, Lumbsch HT. 2012. Using phylogenetic and coalescent methods to understand the species diversity in the *Cladia aggregata* complex (Ascomycota, Lecanorales). *PLoS ONE* 7(12): e52245. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0052245>
- Parnmen S, Leavitt SD, Rangsiruji A, Lumbsch HT. 2013. Identification of species in the *Cladia aggregata* group using DNA barcoding (Ascomycota: Lecanorales). *Phytotaxa* 115(1): 1–14. <http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.115.1.1>
- Piercey-Normore MD, Ahti T, Goward T. 2010. Phylogenetic and haplotype analyses of four segregates within *Cladonia arbuscula* s.l. *Botany* 88(4): 397–408. <http://dx.doi.org/10.1139/B10-027>
- Platt JL, Spatafora JW. 2000. Evolutionary relationships of nonsexual lichenized fungi: molecular phylogenetic hypotheses for the genera *Siphula* and *Thamnolia* from SSU and LSU rDNA. *Mycologia* 92(3):475–487. <http://dx.doi.org/10.2307/3761506>
- Ramos D. 2014. Lista de especies de líquenes y hongos liquenícolas del Perú. *Glalia* 6(2): 1–49.
- Rincón-Espitia A. & Mateus N. 2013. Morphological and anatomical characterization of the genus *Stereocaulon* Hoffmann (lichenized Ascomycetes) in Colombia. *Caldasia* 35(2): 241–260.
- Rivas Plata E, Lücking R, Sipman HJM, Mangold A, Kalb K, Lumbsch T. 2010. A world-wide key to the thelotremoid Graphidaceae, excluding the *Ocellularia*–*Myriotrema*–*Stegobolus* clade. *Lichenologist* 42(2): 139–185. <http://dx.doi.org/10.1017/S0024282909990491>

- Sipman HJM. 1992. The origin of the lichen flora of Colombian páramos. 95–109, in: H Balslev, JL Luteyn (eds). *Páramo, an Andean ecosystem under human influence*. London, Academic Press.
- Sipman HJM. 1997. Key to lichens with podetia (incl. pseudopodetia) (genera *Baeomyces*, *Cladia*, *Cladina*, *Cladonia*, *Dibaeis*, *Phyllobaeis*) for the highlands of Ecuador (above 2500 m) with chemical guide to the *Cladina* and *Cladonia* species. Berlin. <http://www.bgbm.org/sipman/keys/Ecuclad.htm> (viewed online on 4 May 2015).
- Sipman HJM. 1999. Checklist of páramo plants – lichens. 41–53, in: JL Luteyn (ed.). *Páramos, a checklist of plant diversity, geographical distribution and botanical literature*. Bronx, Memoirs of New York Botanical Garden.
- Sipman HJM. 2002a. The significance of the Northern Andes for lichens. *Botanical Review* 68(1): 88–99. [http://dx.doi.org/10.1663/0006-8101\(2002\)068\[0088:TSOTNA\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1663/0006-8101(2002)068[0088:TSOTNA]2.0.CO;2)
- Sipman HJM. 2002b. Key to the *Stereocaulon* species in the Neotropics. Berlin. <http://www.bgbm.org/sipman/keys/Neostereo.htm> (viewed online on 4 May 2015)
- Sipman HJM. 2005. Líquenes de los páramos de Costa Rica: 343–360, in: M Kappelle, S Horn (eds). *Páramos de Costa Rica*. Costa Rica, Editorial INBio.
- Sklenář P, Kovář P, Palice Z, Stančík D, Soldán Z. 2010. Primary succession of high-altitude Andean vegetation on lahars of Volcán Cotopaxi, Ecuador. *Phytocoenologia* 40(1): 15–28. <http://dx.doi.org/10.1127/0340-269X/2010/0040-0442>
- Smith JMB, Cleef AM. 1988. Composition and origins of the world's tropicalpine floras. *Journal of Biogeography* 15(4): 631–645. <http://dx.doi.org/10.2307/2845441>
- Smith CW, Aptroot A, Coppins BJ, Fletcher A, Gilbert OL, James PW, Wolseley PA. 2009. *The Lichens of Great Britain and Ireland*. Natural History Museum Publications, London, UK.
- Soukup J. 1965. Lista de líquenes del Perú. Lima. *Biota* 28–45.

- Stenroos S, Ferraro L, Ahti T. 1992. Flora Criptogámica de Tierra del Fuego 13(7). Lichenes Lecanorales: Cladoniaceae. Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas de la República de Argentina. Buenos Aires. 111 p.
- Umaña-Tenorio LU, Sipman HJM, Lücking R. 2002. Preliminary checklist of lichens from Costa Rica. Version 1.2 (June 2002). <http://archive.fieldmuseum.org/ticolichen/checklist.html> (viewed online on 7 May 2015).
- Villagra J, Montenegro D, San Martín C, Ramírez C, Álvarez I. 2009. Estudio de la flora líquénica de las turberas de la comuna de Tortel (Región de Aisén), Patagonia Chilena. *Anales Instituto Patagonia (Chile)* 37(1): 53–62. <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-686X2009000100005>
- Yáñez A, Ahti T, Bungartz F. 2013. The family Cladoniaceae (Lecanorales) in the Galapagos Islands. *Phytotaxa* 129(1): 1–33. <http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.129.1.1>
- Zahlbruckner A. 1905. Flechten, im Hochlande Ecuadors gesammelt von Prof. D. Hans Meyer im Jahre 1903. *Beihefte zum Botanischen Zentralblatt* 19: 75–84
- Zahlbruckner A. 1907. Flechten. 513–516, in: H. Meyer (ed.). *In den Hoch-Anden von Ecuador: Chimborazo, Cotopaxi etc.; Reisen und Studien*. W. Reimer, Berlin.

Nuevos registros de líquenes terrestres en páramos ecuatorianos

Yadira González¹, Gregorio Aragón² & María Prieto²

¹Departamento de Ciencias Biológicas, Universidad Técnica Particular de Loja, Loja, Apartado postal 11-01-618, Ecuador

²Departamento de Biología y Geología, Área de Biodiversidad y Conservación, Universidad Rey Juan Carlos, Móstoles, 28933, Spain

Manuscrito en revision en la revista Caldasia



Diploschistes hypoleucus Zahlbr.

RESUMEN

En el marco del proyecto sobre la diversidad de líquenes que estamos llevando a cabo en los páramos de Ecuador, se presentan 49 nuevas citas para los páramos de El Cajas y El Ángel, en las provincias de Azuay y Carchi respectivamente. Se han encontrado ocho especies nuevas para Ecuador (*C. scabriuscula*, *Cora accipiter*, *C. caucensis*, *C. dalehana*, *C. hafecesweorthensis*, *C. inversa*, *Dictyonema caespitosum* y *Diploschistes hypoleucus*), una para Ecuador continental (*Cladonia corymbosula*), un nuevo quimiotipo (*Cladonia squamosa* QIII) y 39 nuevos registros provinciales.

ABSTRACT

In the framework of the project about the lichen diversity in Ecuadorian páramos, we present 49 new lichen records from El Cajas and El Ángel páramos, in the provinces of Azuay and Carchi, respectively. We found eight new species to Ecuador (*C. scabriuscula*, *Cora accipiter*, *C. caucensis*, *C. dalehana*, *C. hafecesweorthensis*, *C. inversa*, *Dictyonema caespitosum*, and *Diploschistes hypoleucus*), one new to mainland Ecuador (*Cladonia corymbosula*), one new chemotype (*Cladonia squamosa* QIII) and 39 new provincial records.

PALABRAS CLAVE: *Cladonia*, *Cora*, *Dictyonema*, *Diploschistes*, Ecuador, hongos liquenizados, diversidad.

INTRODUCCIÓN

El páramo constituye un ecosistema Neotropical, localizado en cimas de montañas aisladas, a elevaciones entre 2800 y 4700 m s.n.m., que presenta una distribución tipo archipiélago entre las latitudes 11°N y 8°S (Madriñán et al. 2013). Alberga la flora más rica de las regiones alpinas

tropicales, con un elevado número de endemismos, por lo que es considerado un hotspot dentro de un hotspot (Myers et al. 2000, Sklenář et al. 2014).

Las características del ecosistema páramo son muy particulares, con oscilaciones diarias de temperatura mucho más pronunciadas que las estacionales, frío extremo, altos niveles de radiación ultravioleta y humedad relativa (70–85%) (Luteyn 1999, Kapelle y Horn 2005, Lüttge 2008). Las heladas nocturnas y las altas temperaturas diurnas representan el estrés más notable al que los organismos están expuestas en este ecosistema (Kapelle y Horn 2005). Bajo estas condiciones uno de los componentes más importantes en los páramos lo constituyen los hongos liquenizados, organismos escasamente estudiados en los Andes del Norte (Sipman 2002). Éstos, en su mayoría desarrollan formas de crecimiento mixtas, foliáceas y fruticulosas, cuyo éxito se debe a las adaptaciones de sus talos vegetativos a las condiciones ambientales de zonas más elevadas (i.e., bajas temperaturas, altos niveles de irradiación, precipitaciones en forma de lluvia y abundantes nieblas) (Stenroos 1995, Giordani et al. 2012, Rai et al. 2012, Koch et al. 2013, Nascimbene y Marini 2015, Nelson et al. 2015).

El conocimiento de las especies de líquenes que habitan en los páramos es todavía muy escaso y limitado a unos pocos enclaves de Suramérica (e.g. Sipman 1992, Paredes 2006, González et al. 2017) o a algunas citas concretas dentro de estudios taxonómicos más amplios (Kärnefelt 1980, Pérez 1994, Jørgensen y Palice 2012). Por ello, el objetivo principal del presente trabajo es el de contribuir al conocimiento de la liquenobiota de los páramos del Ecuador.

MATERIALES Y MÉTODOS

Los especímenes fueron recolectados durante los años 2014 y 2015 en los páramos de El Cajas y El Ángel, ubicados en las provincias de Azuay y Carchi, respectivamente, en un rango altitudinal entre 3750 y 4000 m s.n.m. El Cajas es un páramo de pajonal, caracterizado por la presencia de plantas vasculares como *Azorella pedunculata* (Spreng.) Mathias & Constance, *Calamagrostis intermedia* (J. Presl) Steud., *Chuquiraga insignis* (Willd.) Bonpl., *Neurolepis nana* L.G. Clark, *Plantago rigida* Kunth, *Stipa rosea* Hitchc. o *Valeriana imbricata* Killip (Valencia et al. 1999, Hofstede et al. 2002). Presenta una temperatura media anual de 7.4°C y una precipitación media

anual de 1217 mm (Estación Mamamag, ubicada en el área de estudio). El Ángel es un páramo de frailejones, dominado por *Agrostis* sp., *Azorella* sp., *Calamagrostis* sp., *Espeletia pycnophylla* ssp. *angelensis* Cuatrec., *Festuca* sp., *Puya hamata* L.B.Sm., y *Stipa ichu* (Ruiz & Pav.) Kunth (Valencia et al. 1999). La temperatura media anual es de 12°C y la precipitación media anual de 815 mm (Inamhi 2016).

Los especímenes fueron examinados morfológica y anatómicamente usando un estereomicroscopio y microscopio compuesto. Para la identificación taxonómica de las especies usamos a Lumbsch (1989), Goward (1995), Vitikainen (1998), Sipman (c1997), Ahti (2000), Brodo et al. (2001), Kantvilas y Elix (2002), Sipman (2009), Rincón-Espitia y Mateus (2013), Lüicking et al. (2013, 2016). Los metabolitos secundarios fueron estudiados mediante spot-test y cromatografía en capa fina (TLC) (White y James 1985). Todos los especímenes estudiados fueron recolectados por Ángel Benítez y Yadira González y se encuentran depositados en el herbario de la Universidad Técnica Particular de Loja, Ecuador (H-UTPL), colección de líquenes y briófitos.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Se han identificado nueve especies nuevas para Ecuador continental y un nuevo quimiotipo de *Cladonia squamosa*. Para cada una de ellas se incluye una breve descripción basada en el material estudiado, el hábitat y su distribución mundial. Además, se adjunta un listado con 39 nuevos registros provinciales.

Cladonia corymbosula Nylander, Flora 59: 560. 1876.

Presenta podecios de 15–35 × 0.5–1.5 mm., de color marrón verdoso, sin ramificar o ligeramente ramificado en los ápices. Podecios generalmente ecorticados y con gránulos. Apotecios agregados de color pardo. Estereoma con grietas longitudinales e hifas poco compactas. Sustancias detectadas con TLC: ácido fumarprotocetrárico.

Material estudiado: ECUADOR. **Carchi, Espejo, Reserva Ecológica El Ángel:** 0°41'25.9"S 77°52'32.4"W, 3765 m, 11 jun 2015, YG-0396 (H-UTPL); ibídem, 0°44'20.2"S 78°01'51.9"W, 3949 m, 20 mar 2015, YG-0406 (H-UTPL); ibídem, 0°44'50.2"S 77°59'55.4"W, 3858 m, 21 mar 2015, YG-0408 (H-UTPL); ibídem, 0°41'15.6"S 77°52'32.7"W, 3763 m, 11 jun 2015, YG-0410 (H-UTPL); ibídem, 0°41'15.9"S 77°52'33.4"W, 3755 m, 11 jun 2015, YG-0412 (H-UTPL); ibídem, 0°41'05.3"S 77°52'34.2"W, 3754 m, 12 jun 2015, YG-0495 (H-UTPL); ibídem, 0°41'05.6"S 77°52'34.2"W, 3756 m, 12 jun 2015, YG-0628 (H-UTPL); ibídem, 0°41'26.2"S 77°52'33"W, 3762 m, 11 jun 2015, YG-0629 (H-UTPL).

Es una especie muy frecuente en el páramo El Ángel, por encima de los 3750 m, que vive sobre briófitos, en ambientes protegidos de la excesiva insolación. *Cladonia corymbosula* ha sido citada con anterioridad en América Central, México e Indias Occidentales, donde coloniza las grietas de rocas calcáreas (Ahti 2000). En las Islas Galápagos ha sido citada sobre rocas o suelos finos (Yáñez-Ayabaca et al. 2013). Constituye el primer registro de la especie en Ecuador continental.

Cladonia scabriuscula (Delise) Nylander, Compt. Rend.Hebd. Séances Acad. Sci. 83: 88. 1876.

Desarrolla podocios de 25–35 × 1–2 mm, de color marrón claro en la base y gris verdoso en la parte media y superior, ligeramente ramificados en el ápice y con los extremos subulados. Superficie del podocio decorticada, cubierta por abundantes macroescuámulas (3–4 × 0.5–1 mm), gránulos y microescuámulas. Sustancias detectadas con TLC: ácido fumarprotocetrárico y trazas de atranorina.

Material estudiado: ECUADOR. **Carchi, Espejo, Reserva Ecológica El Ángel:** 0°41'40.1"S 77°52'33.7"W, 3756 m, 11 jun 2015, YG-0477 (H-UTPL).

Cladonia scabriuscula es muy escasa en la zona de estudio, aparece asociada a briófitos y muestra preferencia por zonas abiertas y expuestas del páramo El Ángel. Tiene una amplia distribución en zonas templadas y regiones oceánicas en África, América del Norte, Asia,

Australasia y Europa. Es muy rara en la región Neotropical, ya que sólo ha sido citada en Argentina y Chile (Ahti 2000).

Cladonia squamosa (Scop.) Hoffm., *Deutschl. Fl.* 2: 125.1796, QIII

Los podecios son de 20–60 × 2–3 mm, de color marrón verdoso a marrón oscuro, no ramificados o ligeramente ramificados en el ápice (ramificaciones radiales), con axilas dilatadas, formando embudos abiertos. La superficie del podecio suele ser decorticada, cubierta por escuámulas y gránulos. Sustancias detectadas con TLC: ácido estíctico (no identificado anteriormente en *C. squamosa*), usualmente con ácido barbático.

Material estudiado: ECUADOR. **Carchi, Espejo, Reserva Ecológica El Ángel:** 0°44'18.9"S 78°01'47.6"W, 3950 m, 20 mar 2015, YG-0413 (H-UTPL); ibídem, 0°44'53.9"S 77°59'57.9"W, 3856 m, 10 jun 2015, YG-0415 (H-UTPL); ibídem, 0°44'54.1"S 77°59'58.8"W, 3852 m, 10 jun 2015, YG-0418 (H-UTPL); ibídem, 0°44'19.5"S 78°01'47"W, 3955 m, 20 mar 2015, YG-0420 (H-UTPL); ibídem, 0°44'20.3"S 78°01'51.5"W, 3954 m, 20 mar 2015, YG-0426 (H-UTPL); ibídem, 0°44'49.2"S 77°59'53.8"W, 3861 m, 21 mar 2015, YG-0436 (H-UTPL); ibídem, 0°44'18.4"S 78°01'53.5"W, 3947 m, 19 mar 2015, YG-0491 (H-UTPL).

Especie muy frecuente que encontramos a diferentes altitudes en el páramo El Ángel. Crece directamente sobre el suelo, en rocas musgosas, o asociada a la base del matorral. *Cladonia squamosa* se distribuye en regiones templadas y frías en ambos hemisferios y a lo largo de los Andes, desde México hasta Chile y Argentina, a altitudes de 1000–4500 m y al sureste de Brasil hasta 700 m. Crece en bosques nublados y páramos húmedos, en rocas y suelos silíceos (Ahti 2000, Burgaz y Ahti 2009).

El interés de nuestros ejemplares está relacionado por ser la primera vez que se detecta este nuevo quimiotipo.

Cora accipiter Moncada, Madriñán & Lücking, Lücking et al., Fungal Diversity. 2016

Lóbulos de 13–20 mm, imbricados, lateralmente truncados, de color verde oliváceo cuando están húmedos y gris amarillento cuando están secos. La cara superior presenta un tomento aracnoide en zonas concéntricas, y la inferior carece de córtex. Himenóforo irregular.

Material estudiado: ECUADOR. **Carchi, Espejo, Reserva Ecológica El Ángel**: 0°44'18.6"S 78°01'52"W, 3955 m, 19 mar 2015, YG-0787 (H-UTPL).

Especie muy escasa que crece en ambientes protegidos junto al pajonal, en el páramo El Ángel. Se distribuye en regiones húmedas de páramo de los Andes, sobre especies herbáceas. Se ha citado únicamente en Colombia y Venezuela (Lücking et al. 2016).

Cora caucensis Moncada, M. Gut. & Lücking, Lücking et al., Fungal Diversity. 2016

Lóbulos individuales de 1–30 × 20 mm, con la cara superior gris verdosa cuando está húmeda y gris en estado seco. Superficie superior glabra, escabrosa en los márgenes; márgenes involutos. Himenóforo resupinado, adnado, irregular y dispuesto en grandes parches concéntricos.

Material estudiado: ECUADOR. **Carchi, Espejo, Reserva Ecológica El Ángel**: 0°44'49.9"S 78°59'54.1"W, 3863 m, 20 mar 2015, YG-0788 (H-UTPL).

C. caucensis crece en hábitats cubiertos, en el suelo, entre briófitos y el pajonal. Se conoce exclusivamente del páramo de Guanacas, al sur de Colombia, donde también se desarrolla sobre en el suelo, entre briófitos y herbáceas (Lücking et al. 2016).

Cora dalehana Moncada, Madriñán & Lücking, Lücking et al., Fungal Diversity. 2016

Lóbulos individuales de 8–16 mm, con suturas laterales. Superficie superior marrón claro y ondulada cuando está fresca, gris claro, glabra, ondulada y rugosa cuando está seca. Superficie inferior ecorticada. Himenóforo concéntrico irregular.

Material estudiado: ECUADOR. **Carchi, Espejo, Reserva Ecológica El Ángel**: 0°44'20.3"S 78°01'52.2"W, 3943 m, 20 mar 2015, YG-0789 (H-UTPL).

C. dalehana es una especie muy escasa que crece en hábitats protegidos, en el suelo, entre briófitos. Solo se conoce de los páramos húmedos del norte de los Andes, cerca de Bogotá, y vive sobre briófitos terrícolas (Lücking et al. 2016).

Nuestro espécimen presenta una morfología y ecología similar a la descrita por Lücking et al. (2016) en los páramos húmedos del Norte de los Andes.

Cora hafecesweorthensis Moncada, Lücking & R. Peláez, Lücking et al., Fungal Diversity. 2016

Lóbulos de 8–13 × 2 mm, imbricados, de color verde a verde olivo cuando está fresco y gris verdoso cuando está seco, con delgados márgenes involutos. Superficie superior glabra. Superficie inferior sin córtex. Himenóforo escaso e irregular.

Material estudiado: ECUADOR. **Carchi, Espejo, Reserva Ecológica El Ángel**: 0°41'15.8"S 77°52'33"W, 3756 m, 11 jun 2015, YG-0790 (H-UTPL).

Especie muy escasa en la zona de estudio, aparece en hábitats protegidos, entre los briófitos terrícolas. Se distribuye en zonas de bosques húmedos subandinos y subpáramos entre 2500 y 3000 m. Se conoce únicamente en Colombia, donde crece entre briófitos y otros líquenes terrícolas, en ambientes húmedos y sombreados (Lücking et al. 2016). El ejemplar encontrado aparece en páramo a una mayor altitud que la previamente descrita (i.e. 3756 m).

Cora inversa Lücking & Moncada, Lücking, et al. Phytotaxa 139(1): 14. 2013

Lóbulos de 4–6 mm, grisáceo en estado húmedo y blanco cuando están secos. Superficie superior glabra, con márgenes involutos; zona submarginal con soledios granulares.

Material estudiado: ECUADOR. **Azuay, Cuenca, Parque Nacional El Cajas**: 2°46'47"S 79°12'20.3"W, 3789 m, 13 mar 2014, YG-0330 (H-UTPL).

C. inversa crece en ambientes protegidos de la elevada insolación, cerca del suelo, junto al pajonal. Esta especie se ha registrado únicamente en el páramo colombiano, donde crece en la base de arbustos (Lücking et al. 2013).

Dictyonema caespitosum (Johow) Lücking, Lücking, et al. Phytotaxa 139(1): 14. 2013

Talo formado por fibrillas delgadas, de color azul verdoso, no incluidas en una matriz gelatinosa, formando una superficie irregular y rugosa, con la mayoría de las fibrillas horizontales y adpresas.

Material estudiado: ECUADOR. **Carchi, Espejo, Reserva Ecológica El Ángel**: 0°41'25.6"S 77°52'32.6"W, 3768 m, 11 jun 2015, YG-0791 (H-UTPL).

Dictyonema caespitosum crece en hábitats medianamente protegidos, sobre briófitos, en el páramo El Ángel. El material ecuatoriano es muy similar al holotipo de Brasil (Lücking et al. 2013).

Diploschistes hypoleucus Zahlbr., Hedwigia 31: 35 1892

Talo agrietado y areolado, superficie superior marrón amarillenta, sin pruina. Apotecios inmersos 2–3.5 mm de diámetro, color negro, ligeramente pruinosos, con 6–8 esporas por asco.

Material estudiado: ECUADOR. **Carchi, Espejo, Reserva Ecológica El Ángel**: 0°44'19.7"S 78°01'53.5"W, 3949 m, 19 mar 2015, YG-0792 (H-UTPL); ibídem, 0°44'18.4"S 78°01'51.9"W, 3954 m, 19 mar 2015, YG-0795 (H-UTPL); ibídem, 0°44'20.6"S 78°01'52.2"W, 3940 m, 20 mar 2015, YG-0796 (H-UTPL); ibídem, 0°44'49.1"S 77°59'53.6"W, 3862 m, 21 mar 2015, YG-0799 (H-UTPL); ibídem, 0°44'49.7"S 77°59'53.7"W, 3866 m, 21 mar 2015, YG-0800 (H-UTPL);

ibídem, 0°44'53.8"S 77°59'58.3"W, 3857 m, 10 jun 2015, YG-0803 (H-UTPL); ibídem, 0°44'53.5"S 77°59'58.4"W, 3856 m, 10 jun 2015, YG-0805 (H-UTPL).

Especie muy frecuente en la zona de estudio que crece en hábitats expuestos, directamente sobre el suelo desnudo. *Diploschistes hypoleucus* se distribuye por Asia, África y América del Norte, así como en la región Neotropical en Brasil, Perú y Venezuela (Lumbsch 1989, Guderley y Lumbsch 1996, Wang et al. 2013).

Nuevos registros provinciales:

Carchi, páramos de la Reserva Ecológica El Ángel

Cladia aggregata (Sw.) Nyl. QI y QIII

Cladia fuliginosa Filson

Cladonia andesita Vain. QII, QIII

Cladonia arbuscula subsp. *arbuscula* (Wallr.) Flot.

Cladonia calycantha Delise ex Nyl.

Cladonia cartilaginea Müll. Arg. QI, QII

Cladonia chlorophaea (Flörke ex Sommerf.) Spreng.

Cladonia corymbites Nyl.

Cladonia cryptochlorophaea Asahina

Cladonia furcata (Huds.) Schrad QI

Cladonia halei (Ahti) Ahti & DePriest

Cladonia imbricarica Kristinsson

Cladonia isabellina Vain. QI, QII, QIV

Cladonia leprocephala Ahti & S. Stenroos

Cladonia meridensis Ahti & S. Stenroos

Cladonia merochlorophaea Asahina

Cladonia pyxidata (L.) Hoffm. QII

Cladonia subradiata (Vain.) Sandst.

Cora dewisanti Moncada, A. Suárez-Corredor & Lücking

Cora pichinchensis Paredes, Jonitz & Dal-Forno

Hypotrachyna fragilis (Sipman) Divakar, A. Crespo, Sipman, Elix & Lumbsch

Leptogium corticola (Taylor) Tuck.

Peltigera austroamericana Zahlbr.

Peltigera dolichorrhiza (Nyl.) Nyl.

Peltigera microdactyla Nyl.

Phyllobaeis imbricata (Hook.) Kalb & Gierl

Siphula fastigiata (Nyl.) Nyl.

Stereocaulon tomentosum var. *alpestre* Flot.

Stereocaulon tomentosum var. *tomentosum* Th. Fr.

Trapeliopsis glaucolepidea (Nyl.) Gotth. Schneid.

Trapeliopsis granulosa (Hoffm.) Lumbsch

Azuay, páramos del Parque Nacional El Cajas

Cladonia cartilaginea Müll. Arg. QI, QII

Cladonia chlorophaea (Flörke ex Sommerf.) Spreng.

Cladonia didyma (Fée) Vain. QII

Cladonia meridensis Ahti & S. Stenroos

Cladonia rappii A. Evans QII

Cladonia subsquamosa Kremp.

Cora squamiformis Wilk, Lücking & Yáñez-Ayabaca

Hypotrachyna exsplendens (Hale) Hale

Leptogium corticola (Taylor) Tuck.

Parmotrema bangii (Vain.) Hale

Peltigera austroamericana Zahlbr.

Peltigera didactyla (With.) J.R. Laundon

Punctelia rudecta (Ach.) Krog

Los estudios de la flora líquénica en los páramos ecuatorianos constituyen un importante aporte al conocimiento de estos organismos para Ecuador, donde la flora líquénica es aún poco conocida (Nöske y Sipman 2004, Paredes 2006). Se estima para Ecuador un número aproximado de 2700 especies de líquenes (Lücking et al. 2009) de los que se han citado hasta el momento ca. de 900 en Ecuador continental (Prieto et al. en preparación, Checklist) y 865 para las Islas Galápagos (Bungartz et al. 2016). Los nuevos registros presentados en este trabajo complementan los ya publicados por González et al. (2017) en donde se aportan nuevas especies presentes en los páramos ecuatorianos.

PARTICIPACIÓN DE LOS AUTORES

YG recolección e identificación de los especímenes, escritura y corrección del manuscrito. GA y MP recolección, escritura y revisión del manuscrito.

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Técnica Particular de Loja por el financiamiento otorgado para la ejecución de los proyectos ecológicos en el ecosistema páramo, así como a la Secretaria Nacional de Educación Superior, Ciencia, Tecnología e Innovación (SENESCYT) por la beca otorgada al primer autor de este trabajo. Un agradecimiento especial a Robert Lücking por su valiosa ayuda para confirmar las especies del género *Cora*, así como a Ángel Benítez, Karen Cordova y Fernando Gaona por su apoyo en la fase de campo.

LITERATURA CITADA

- Ahti T. 2000. Cladoniaceae. Flora Neotropica Monograph No. 78. New York: New York Botanical Garden Press.
- Brodo I, S Duran y S Sharnoff. 2001. Lichens of North America. London: Yale University Press.
- Bungartz F, F Ziemmeck, A Yáñez Ayabaca, F Nugra, y A Aptroot. 2016. CDF Checklist of Galapagos Lichenized Fungi. FCD Lista de especies de Hongos liquenizados Galápagos. En Bungartz, F., F. Herrera, P. Jaramillo, N. Tirado, G. Jiménez-Uzcátegui, D. Ruiz, A. Guézou, and F. Ziemmeck, (eds.). Charles Darwin Foundation Galapagos Species Checklist - Lista de Especies de Galápagos de la Fundación Charles Darwin. Charles Darwin Foundation / Fundación Charles Darwin, Puerto Ayora, Galapagos. <http://darwinfoundation.org/datazone/checklists/true-fungi/lichens/>.
- Burgaz A R y T Ahti. 2009. Cladoniaceae. Flora Liquenológica Ibérica, vol. 4. Madrid: Sociedad Española de Liquenología (SEL).
- Giordani P, G Brunialti, G Bacaro y J Nascimbene. 2012. Functional traits of epiphytic lichens as potential indicators of environmental conditions in forest ecosystems. *Ecological Indicators* 18:413-420. doi: 10.1016/j.ecolind.2011.12.006.
- González Y, G Aragón, A R Burgaz y M Prieto. 2017. Records of terricolous lichens from páramos of southern Ecuador. *Mycotaxon* 132:153-175. doi: //doi.org/10.5248/132.153.
- Goward T, B Goffinet y O Vitikainen. 1995. Synopsis of the genus *Peltigera* (lichenized Ascomycetes) in British Columbia, with a key to the North American species. *Canadian Journal of Botany* 73:91-111. doi: 10.1139/b95-012.
- Guderley R y H T Lumbsch. 1996. The lichen genus *Diploschistes* in South Africa (Thelotremaaceae). *Mycotaxon* 58:269–292.
- Jørgensen P M y Z Palice. 2012. *Collema paramense*, sp. nova, with notes on *Collema* in the High Andes. *Bibliotheca Lichenologica* 108:135-140.

Kantvilas G y J A Elix. 2002. The taxonomy, chemistry and morphology of some South American species of *Siphula*. *Herzogia* 15:1-12.

Kapelle M y S P Horn. 2005. *Páramos de Costa Rica*. Costa Rica: Editorial INBio.

Kärnefelt I. 1980. *Everniastrum andense* sp. nov., a neotropical paramo lichen. *Botaniska Notiser* 133:387-394.

Koch N M, S M Martins, F Lucheta y S C Müller. 2013. Functional diversity and traits assembly patterns of lichens as indicators of successional stages in a tropical rainforest. *Ecological Indicators* 34:22-30. doi: 10.1016/j.ecolind.2013.04.012.

Lücking R, E Rivas Plata, J L Chaves, L Umaña y H J M Sipman. 2009. How many tropical lichens are there... really? *Diversity of Lichenology* 100:399-418.

Lücking R, M Dal-Forno, J D Lawrey, F Bungartz, M E Holgado Rojas, J E Hernández M., M P Marcelli, B Moncada, E A Morales, N Matthew P., E Paz, L Salcedo, A A Spielmann, K Wilk, S Will-Wolf y A Yanez-Ayabaca. 2013. Ten new species of lichenized Basidiomycota in the genera *Dictyonema* and *Cora* (Agaricales: Hygrophoraceae), with a key to all accepted genera and species in the *Dictyonema* clade. *Phytotaxa* 139:1-38. doi: 10.11646/phytotaxa.139.1.1.

Lücking R, M Dal Forno, B Moncada, L F Coca, L Y Vargas-Mendoza, A Aptroot, L J Arias, B Besal, F Bungartz, D M Cabrera-Amaya, M E S Cáceres, J L Chaves, S Eliasaro, M C Gutiérrez, J E Hernández Marin, Herrera-Campos, María de los Ángeles, M E Holgado-Rojas, H Jonitz, M Kukwa, F Lucheta, S Madriñán, M P Marcelli, de Azevedo Martins, Suzana Maria, J A Mercado-Díaz, J A Molina, E A Morales, P R Nelson, F Nugra, F Ortega, T Paredes, A L Patiño, R N Peláez-Pulido, R E Pérez Pérez, G B Perlmutter, E Rivas-Plata, J Robayo, C Rodríguez, D F Simijaca, E Soto-Medina, A A Spielmann, A Suárez-Corredor, J Torres, C A Vargas, A Yáñez-Ayabaca, G Weerakoon, K Wilk, M C Pacheco, M Diazgranados, G Brokamp, T Borsch, P M Gillevet, M Sikaroodi y J D Lawrey. 2016. Turbo-taxonomy to assemble a megadiverse lichen genus: seventy new species of *Cora*

(Basidiomycota: Agaricales: Hygrophoraceae), honouring David Leslie Hawksworth's seventieth birthday. *Fungal Diversity*:1-69. doi: 10.1007/s13225-016-0374-9.

Lumbsch H T. 1989. Die holarktischen Vertreter der Flechtengattung *Diploschistes* (Thelotremales). *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 66:133-196.

Luteyn J L. 1999. Páramos: a checklist of plant diversity, geographical distribution, and botanical literature. Vol. 84. New York: New York Botanical Garden Press.

Lüttge U. 2008. *Physiological ecology of tropical plants*. Second edition. Berlin: Springer.

Madriñán S, A J Cortés y J E Richardson. 2013. Páramo is the world's fastest evolving and coolest biodiversity hotspot. *Frontiers in genetics* 4:1-7. doi: 10.3389/fgene.2013.00192.

Myers N, R A Mittermeier, C G Mittermeier, G A da Fonseca y J Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853-858. doi: 10.1038/35002501.

Nascimbene J y L Marini. 2015. Epiphytic lichen diversity along elevational gradients: biological traits reveal a complex response to water and energy. *Journal of Biogeography* 42:1222-1232. doi: 10.1111/jbi.12493.

Nelson P R, B McCune y D K Swanson. 2015. Lichen traits and species as indicators of vegetation and environment. *The Bryologist* 118:252-263. doi: 10.1639/0007-2745-118.3.252.

Nöske N M y H J M Sipman. 2004. Cryptogams of the Reserva Biológica San Francisco (Province Zamora-Chinchipe, Southern Ecuador) II. Lichens. *Cryptogamie, Mycologie* 25:91-100.

Paredes T. 2006. Macrolichens of the Ecological Reserve paramo El Angel and the Guandera Biological Station. *Lyonia* 9:67-73.

Pérez F L. 1994. Vagant cryptogams in a paramo of the high Venezuelan Andes. *Flora* 189:263-276. doi: 10.1016/S0367-2530(17)30601-1.

- Rai H, D K Upreti y R K Gupta. 2012. Diversity and distribution of terricolous lichens as indicator of habitat heterogeneity and grazing induced trampling in a temperate-alpine shrub and meadow. *Biodiversity and Conservation* 21:97-113. doi: 10.1007/s10531-011-0168-z.
- Rincón-Espitia A y N Mateus. 2013. Caracterización morfológica y anatómica del género *Stereocaulon* Hoffmann (Ascomycetes-Liquenizados) en Colombia. *Caldasia* 35:241-260.
- Sipman H J M. c1997. Key to lichens with *PODETIA* (incl. *pseudopodetia*) (genera *Baeomyces*, *Cladia*, *Cladina*, *Cladonia*, *Dibaeis*, *Phyllobaeis*) for the highlands of Ecuador (above 2500 m) with chemical guide to the *Cladina* and *Cladonia* species. [Revisada en:27 Jun, 2016]. <http://www.bgbm.fu-berlin.de/sipman/keys/Ecuclad.htm>.
- Sipman H J M. 2002. The significance of the Northern Andes for lichens. *The Botanical Review* 68:88-99.
- Sipman H J M, J A Elix y T H Nash III. 2009. *Hypotrachyna* (Parmeliaceae, Lichenized Fungi). New York: New York Botanical Garden Press.
- Sklenář P, I Hedberg y A M Cleef. 2014. Island biogeography of tropical alpine floras. *Journal of Biogeography* 41:287-297. doi: 10.1111/jbi.12212.
- Stenroos S. 1995. *Cladoniaceae* (Lecanorales, lichenized Ascomycotina) in the flora of Chile. *Gayana Botanica* 52:89-131.
- Vitikainen O. 1998. Taxonomic notes on Neotropical species of *Peltigera*. Pages 135-139 En Marcelli, M. P., and M. R. D. Seaward, (eds.). *Lichenology in Latin America History, Current Knowledge and Application*, CETESB, São Paulo.
- Wang L, X Wang y H T Lumbsch. 2013. Eight Lecanoroid Lichen Species New to China. *Cryptogamie, Mycologie* 34:343-348. doi: 10.7872/crym.v34.iss4.2013.343.
- White F J y P W James. 1985. New guide to microchemical techniques for the identification of lichen substances. *British Lichen Society Bulletin* 57 (supplement):1-41.

Yáñez-Ayabaca A, T Ahti y F Bungartz. 2013. The Family Cladoniaceae (Lecanorales) in the Galapagos Islands. *Phytotaxa* 1:1-33. doi: 10.11646/phytotaxa.129.1.1.

DISCUSIÓN GENERAL

Comprender como los factores abióticos influyen sobre los organismos es un tópico interesante en Ecología, ya que no solo es un problema teórico dentro de esta disciplina, sino que proporciona la información necesaria para guiar estrategias de conservación ante el inminente cambio global (Ricklefs 1987, Leathwick et al. 1998). Pero para conocer las variables que determinan la composición de especies es necesario conocer cuáles son aquellas especies que habitan en los distintos ecosistemas. Por este motivo, en esta tesis nos planteamos en primera instancia conocer los briófitos y líquenes terrestres que habitan en los páramos ecuatorianos, ya que hasta el momento han sido muy poco estudiados, para poder analizar posteriormente cómo estos organismos se relacionan con las variables ambientales y edáficas.

Aportes al conocimiento de los briófitos y líquenes terrestres de páramo

Nuestros resultados confirman que las criptógamas terrestres presentan una elevada diversidad en los páramos. Así, se han registrado un total de 230 especies, incluyendo 94 briófitos y 136 líquenes, en estos ecosistemas en Ecuador. Además, hemos encontrado 77 especies que amplían su distribución conocida hasta el momento (Capítulos IVa y IVb). Dentro de las especies encontradas, 48 especímenes no han podido ser identificados a nivel de especie (28 briófitos y 20 líquenes), debido a la ausencia de estructuras fértiles (e.g., *Bryum*, *Campylopus*), o el mal estado de las mismas (ejemplares pequeños y rotos). Algunas otras no han sido descritas hasta el momento (e.g., *Cladonia*, *Hypotrachyna*, *Peltigera*).

Ambos resultados, la elevada riqueza y el elevado número de nuevas citas, sin duda constituyen un importante aporte al conocimiento de estos organismos para Ecuador, y demuestra que la flora líquénica y briofítica son aún poco conocidas (Nöske y Sipman 2004, Schäfer-Verwimp et al. 2013). En Ecuador, caracterizado por su alta diversidad biológica y considerado un país mega-diverso (Barthlott et al. 2007), se registran hasta el momento más de 1720 especies de briófitos, en las que se incluyen 950 musgos y 770 hepáticas (Churchill et al. 2000, Yáñez-León et al. 2006, Schäfer-Verwimp et al. 2013). En cuanto a líquenes, aunque se estima un número aproximado de

2700 especies para Ecuador continental (Lücking et al. 2009), únicamente se han registrado hasta el momento cerca de 1018 especies, incluyendo aproximadamente 900 especies citadas hasta el momento en la bibliografía (Prieto et al. en preparación, Checklist), los nuevos registros resultantes de esta tesis (77 especies) y las 103 especies resultado de estudios ecológicos realizados en bosques montanos y secos (Benitez et al. en revisión) por nuestro equipo. Si comparamos con las 865 especies registradas en las Islas Galápagos (Bungartz et al. 2016), este número puede considerarse bastante bajo.

Actualmente existen pocos trabajos en los que se recopilan las especies de criptógamas de páramo, entre éstos se encuentran los que incluyen especies de páramos en general (Churchill y Griffin III 1999, Gradstein 1999, Sipman 1999) y aquellos específicos de un solo páramo, como los trabajos de Sipman (2005) y Gradstein y Holz (2005) para los páramos de Costa Rica. Sin embargo, hasta el momento ningún trabajo ha recopilado las especies de briófitos y líquenes de los páramos ecuatorianos. En este sentido, solo se dispone de pocos estudios en los que se citan algunas especies distribuidas en este ecosistema (Nöske y Sipman 2004) o estudios taxonómicos centrados en ciertos géneros o grupos de organismos (Yáñez-Ayabaca 2009, Lücking et al. 2013, Hestmark 2016, Lücking et al. 2016, Gradstein y Benitez 2017, Gradstein y León-Yáñez 2018). Así mismo, previo a nuestro trabajo muy pocos estudios habían centrado sus objetivos en la caracterización ecológica de estos organismos, así como en la comparación de la biota de estos ecosistemas. Un ejemplo comparativo lo constituye el estudio de Paredes (2006), en el que se estudiaron los líquenes de dos páramos del norte de Ecuador encontrando una riqueza de 13 especies en el páramo de El Ángel (correspondientes a 8 géneros y 5 familias), representada por la familia más abundante (Cladoniaceae) con 4 morfoespecies. En nuestro trabajo, en este mismo páramo, se han encontrado un total de 62 especies de líquenes, las cuales corresponden a 15 géneros y 13 familias, y donde la familia Cladoniaceae estuvo representada por 33 especies.

En cuanto a la distribución de las especies, hemos observado que la biota brio-liquénica encontrada muestra un importante componente cosmopolita y sub-cosmopolita (Capítulo III). Además, los briófitos presentaron un elevado número de especies compartidas entre los reinos Holártico, Holantártico y Neotropical, confirmando de esta manera el gran intercambio de elementos del Hemisferio norte y sur, a través de la ruta florística proporcionada por la cordillera que se extiende desde Alaska hasta Tierra del Fuego (Frahm et al. 2003). En los líquenes por su

parte, se encontraron un elevado número de especies Neotropicales, lo que coincide con los resultados de otros trabajos en estos ecosistemas (Ahti 1992, Sipman 1992), que encuentran que cerca de un 50% de las especies de líquenes de páramo están restringidas al Neotrópico.

Las diferencias entre los patrones de distribución de las especies, observados en los distintos páramos, están relacionadas con las condiciones ambientales y ecológicas de estos, que permiten o restringen la entrada de especies con amplios o limitados rangos de distribución, así como a factores históricos. La situación geográfica de los páramos es un factor importante que determina los patrones de distribución de sus especies. En el caso de El Ángel y El Cajas, que presentan una ubicación más al norte les permite recibir especies de otras regiones. Así, especies compartidas entre los reinos Neotropical y Paleotropical solo aparecen en estos últimos dos páramos (El Cajas y El Ángel). Este patrón también podría interpretarse por factores históricos como la presencia de elementos originados en Gondwana Occidental (Lücking 2003).

La evaluación de la flora criptogámica en los distintos páramos nos ha permitido definir además especies indicadoras de los mismos (Capítulo III). Determinar especies que estén asociadas a sitios particulares, resulta muy útil para caracterizar a un hábitat, además de delimitar las preferencias ambientales de las especies (Dufrière y Legendre 1997, De Cáceres et al. 2010). Así, hemos encontrado el mayor número de especies indicadoras para los páramos de El Ángel, Cajanuma y El Cajas (10, 13 y 20 especies), lo que evidencia que estas áreas podrían disponer de condiciones ambientales más específicas que estarían favoreciendo a la presencia de organismos exclusivos. Contrario a lo que ocurre en los páramos de Punzara, Loma del Oro y Jimbura, en donde se encontraron un bajo número de especies indicadoras, denotando que en estos ecosistemas sus condiciones ambientales pueden estar beneficiando más a especies con amplios requerimientos ambientales.

Si bien las especies indicadoras nos dan idea de las especies exclusivas de los páramos, los resultados obtenidos en el análisis de conglomerados nos dan idea de la similitud entre los páramos. Así, observamos que los páramos El Cajas y El Ángel fueron muy similares entre sí, tanto en función de la composición total de especies, como en cuanto a briófitos y líquenes por separado. Éstos además, también presentan una elevada similitud en los patrones de distribución de las especies (Capítulo III). La similitud entre estas zonas podría estar relacionada con la mayor riqueza

detectada en ambos páramos, por la presencia de condiciones ambientales más favorables (e.g., precipitación y temperatura), o por los patrones de distribución que comparten varias de sus especies. En estas zonas gran parte de las especies compartidas (*Cladonia aleuropoda*, *C. grayi*, *C. merochlorophaea*, *C. subradiata*, *C. subsquamosa*, *Riccardia amazonica*, *Lecidea berengeriana*, *Stereocaulon tomentosum* var. *tomentosum*) corresponden a componentes cosmopolitas y subcosmopolitas, y pocas especies corresponden al componente compartido Holártico-Neotropical (Capítulo III). Estos patrones de distribución nos sugieren por una parte que, especies con amplios rangos de distribución, disponen también de ciertos requerimientos específicos que solamente han sido encontrados en estos páramos y, por otro lado que la ubicación geográfica de los mismos, facilita la entrada de organismos de distribución templada. Es interesante destacar, que la similitud entre el resto de los páramos depende del organismo considerado. Así mismo, hay que enfatizar la mayor divergencia encontrada del páramo de Punzara con respecto al resto, que es especialmente evidente cuando se tienen en cuenta los briófitos. Éste al ser un páramo azonal (fuertes vientos que propician condiciones más secas) y registrar las menores precipitaciones, presenta condiciones muy restrictivas para los briófitos (Frahm et al., 2003). Por ello, sólo se han encontrado 8 especies. Si tenemos en cuenta los líquenes, Punzara resulta ser similar a Loma del Oro, compartiendo especies como *Arthrorhaphis alpina*, *Cladonia coccifera* o *C. lopezii*, probablemente relacionado también con las bajas precipitaciones presentes en ambos páramos.

La única especie compartida por todos los páramos estudiados es *Cladia aggregata*, la cual además alcanzó elevadas coberturas en todos ellos. Esta especie presenta una distribución subcosmopolita, siendo muy común en los páramos andinos y tierras altas (Ahti 2000).

Otra forma de caracterizar y estudiar las criptógamas es mediante sus formas de crecimiento. Las formas de crecimiento son uno de los rasgos funcionales más importantes en los briófitos y líquenes, debido a que les confieren adaptaciones a las condiciones ambientales (e.g., temperatura, precipitación, intensidad de la luz), y pueden ser indicadoras de la perturbación de los ecosistemas (Giordani et al. 2012, Nascimbene y Marini 2015, Li et al. 2017, Prieto et al. 2017, Benitez et al. 2018). En esta tesis hemos estudiado las formas de crecimiento de briófitos y líquenes analizando tanto su riqueza como su cobertura, usando en el segundo caso la media ponderada de la comunidad (i.e., community weighted mean, CWM).

Los resultados muestran que los líquenes con talo dimórfico y foliáceos, así como las hepáticas foliosas fueron las formas de crecimiento con mayor riqueza en los páramos (Capítulo III). Por lo general, estas formas liquénicas se ven favorecidas por la estabilidad del sustrato, la alta luminosidad y baja perturbación (Stenroos 1995, Eldridge y Rosentreter 1999, Giordani et al. 2012), mientras que las hepáticas foliosas podrían estar favorecidas por micro-hábitats húmedos y sombríos encontrados en los páramos (Longton 1988, Gradstein et al. 1989, Turner et al. 2006). Además, estas formas se caracterizan por su tamaño relativamente pequeño y por agruparse en pequeñas matas, lo que les impide cubrir amplias superficies (Bates 1998). Así, al analizar la cobertura (CWM), observamos que los grupos dominantes en este caso fueron los líquenes fruticulosos, los de talo dimórfico y los musgos acrocárpicos (Capítulo III), que son precisamente aquellas formas cuyo modo de agruparse (e.g., almohadillas) pueden lograr alcanzar amplias superficies (Bates 1998). Los líquenes fruticulosos y los musgos acrocárpicos ya han sido identificados previamente por su dominancia en estos ecosistemas (Churchill y Griffin III 1999, Sipman 2002). También se han encontrado diferencias en las formas de crecimiento en cada páramo, entre las que destacan la mayor riqueza de líquenes foliáceos en El Ángel y El Cajas, lo cual podría estar relacionado con la mayor cobertura de briófitos en estos páramos que favorecen su riqueza, así como a la menor perturbación de estos ecosistemas (Nelson et al. 2015b, Eldridge y Rosentreter 1999). Al contrario que en el resto de páramos, donde la mayor riqueza la presentan las hepáticas foliosas, en Punzara son los musgos acrocárpicos los que alcanzan la mayor riqueza, probablemente por su preferencia por hábitats más secos (Gradstein et al. 1989, Bates 1998), condiciones que son encontradas en este páramo.

Veremos más adelante como estas formas de crecimiento están relacionadas con los factores ambientales y las condiciones edáficas en los distintos páramos.

Factores que condicionan la diversidad taxonómica y funcional de las comunidades de briófitos y líquenes en los páramos

En una escala global y regional, la diversidad y composición de las criptógamas terrestres depende principalmente de las condiciones climáticas (Bowker et al. 2016, Concostrina-Zubiri et

al. 2018). Sin embargo, la relación entre las comunidades criptogámicas y las condiciones ambientales y factores edáficos presentes en ecosistemas extremos, como los páramos no es clara.

La diversidad y composición de las comunidades criptogámicas están relacionadas con diferentes factores ambientales que operan a distintas escalas espaciales y temporales, las cuales controlan su abundancia y distribución (García-Pichel y Belnap 2003, Ullmann y Büdel 2003, Bowker et al. 2006, Concostrina-Zubiri et al. 2014). Desde una escala mayor, las características intrínsecas de cada páramo, así como las distintas condiciones climáticas y de hábitat, pueden estar incidiendo en las diferencias en la composición de la comunidad, mientras que a escalas menores la heterogeneidad puede deberse a los cambios en las características del suelo y gradientes microclimáticos (García-Pichel y Belnap 2003). Bajo esta premisa, uno de los objetivos que nos proponemos es conocer cómo influyen los factores ambientales y edáficos sobre la riqueza, diversidad y composición de los briófitos y líquenes a diferentes escalas.

Para esto en una primera instancia se comparó la riqueza y composición de briófitos y líquenes en cinco páramos distintos ubicados a diferentes altitudes para estudiar su relación con las diferencias de altitud y los factores ambientales asociados a ésta, considerando además las diferencias que pueden existir entre ambos tipos de organismos.

Los resultados obtenidos mediante la comparación de estos páramos, demostraron que la altitud es uno de los principales predictores de la diversidad, riqueza total de especies y riqueza de briófitos y líquenes por separado, así como para la composición de especies (Capítulo I), aunque de manera distinta en briófitos y líquenes. Mientras que los briófitos presentaron una mayor riqueza en el páramo situado en altitudes intermedias (3300 m s.n.m.), los líquenes alcanzaron sus máximos valores en páramos más elevados (3930 m s.n.m.). Estas diferencias pueden estar relacionadas con las distintas características fisiológicas de estos organismos que les procuran adaptaciones diferentes frente a los cambios en las condiciones ambientales (Longton 1988, Bhattarai y Vetaas 2003, Ah-Peng et al. 2012) asociadas a la altitud, así como a las características específicas de cada páramo. Por lo general, los briófitos se ven favorecidos por ambientes más sombríos, con una mayor disponibilidad de agua líquida, para optimizar el proceso de la fotosíntesis, mientras que los líquenes, principalmente los que tienen alga verde como fotobionte, que fueron más comunes en todos los páramos, tienen la ventaja de resistir a condiciones más secas, debido a su capacidad de

realizar fotosíntesis utilizando solo la humedad del aire (Longton 1988, Green y Lange 1995, Eldridge y Tozer 1997).

Así, la elevada riqueza de briófitos registrada en Cajanuma puede estar relacionada a la mayor presencia de micro-sitios más sombreados y húmedos, así como por su cercanía al bosque montano que puede ser una fuente de especies. Mientras que, la mayor riqueza de líquenes encontrada en El Cajas (el páramo más alto) nos sugiere que los mayores niveles de precipitación aquí registrados, podrían estar incidiendo en los patrones observados, considerando que ya se han obtenido resultados similares en los que se muestra la marcada influencia de la precipitación sobre la riqueza, diversidad y composición de estos organismos (Concostrina-Zubiri et al. 2014). El hecho de no observar este mismo patrón en los briófitos, es probablemente debido al incremento de los niveles de radiación que en las mayores altitudes provoca un secado más rápido del sustrato (Vittoz et al. 2010), lo que restringe la presencia de estos organismos. Las bajas precipitaciones y mayores temperaturas presentes en el páramo más bajo, Punzara, en podrían ser la explicación más plausible para la baja riqueza encontrada tanto de líquenes como de briófitos.

Existen otros factores que afectan a las comunidades estudiadas. Así, se encontró una menor riqueza total y de briófitos, de diversidad total y cobertura de Cladoniáceas a mayores pendientes (Capítulo I), lo que puede producir una menor estabilidad del sustrato, menor radiación, o una menor humedad del suelo, factores que son importantes para el establecimiento de estos organismos (Stenroos 1995, Garcia-Pichel y Belnap 2003).

Las diferencias encontradas en la composición de especies, estuvo relacionada con las condiciones ambientales, y, específicamente con la altitud, mostrando mayores diferencias en la composición de las comunidades cuando se evaluó a los briófitos. Esto nos sugiere que las variables ambientales, asociadas a las diferencias altitudinales en estos páramos (e.g., temperatura, radiación solar, humedad, precipitación) juegan un papel importante en la conformación de estas comunidades. Otras variables como la pendiente y la cobertura vegetal también influenciaron en la composición total de especies, así como en la composición de briófitos y líquenes por separado.

Por otra parte, cuando los análisis se realizaron a un mayor nivel de detalle, comparando tres altitudes diferentes dentro de un mismo páramo, en 2 páramos diferentes (Capítulo II), los efectos de la altitud en la riqueza y diversidad de las comunidades criptogámicas fue desigual. La mayor

riqueza encontrada a menores altitudes, y la ausencia de respuesta observada en la riqueza de líquenes, apoya el hecho que dependiendo de la escala de estudio se observen unos resultados diferentes, reflejando en este caso, cambios generados por pequeñas variaciones en la altitud.

Así, en una escala menor, las diferencias de altitud en cada páramo (100 m de diferencia entre zonas), pueden significar pequeños cambios en otras condiciones micro-ambientales. En las altitudes más bajas (3800 m s.n.m), las condiciones de humedad en el suelo podrían ser mayores, debido al aumento de la radiación solar con la altitud (Vittoz et al. 2010). En los líquenes, por el contrario, ni estos pequeños cambios en la altitud ni los de ninguna de las condiciones ambientales y edáficas significaron cambios en la riqueza, lo que podría estar relacionado con su alta tolerancia a la desecación (Longton 1988).

Además, la diversidad de ambos organismos tuvo respuestas diferenciadas con la altitud en ambos páramos, mostrando valores mayores en zonas más altas en El Cajas, y de manera opuesta en El Ángel (Capítulo II). Este efecto opuesto de la altitud sobre la diversidad de especies nos sugiere que mientras las condiciones ambientales más favorables en El Cajas se encuentran en las altitudes más altas, en El Ángel las condiciones más óptimas y que favorecen una mayor diversidad criptogámica están en las más bajas altitudes.

Por otro lado, cuando se evaluaron otras variables edáficas, a menor escala (Capítulo II), algunas no consideradas en el capítulo I (i.e., densidad aparente del suelo, nitrógeno total, materia orgánica), se detectó la influencia de la densidad aparente del suelo, la cobertura vegetal, orientación y nitrógeno total. En estos ecosistemas, la baja densidad aparente del suelo es producto de los altos niveles de humedad, así como de la acumulación de materia orgánica, lo cual favorece a estas comunidades, principalmente a los briófitos, debido a sus requerimientos de humedad y poca tolerancia a la desecación (Longton 1988, Marschall y Proctor 2004). Por otra parte, la relación positiva con la menor cobertura vegetal nos sugiere que estos organismos se ven favorecidos por la mayor disponibilidad de suelo para la colonización (Belnap y Lange 2003). En general, se ha demostrado que los cambios en la cobertura y diversidad de criptógamas son mejor explicados mediante factores que representen la heterogeneidad del suelo en una escala pequeña (Concostrina-Zubiri et al. 2018). Esto puede deberse a la alta sensibilidad de las criptógamas terrestres a factores de pequeña escala, como por ejemplo propiedades físicas y químicas del suelo,

condiciones micro-climáticas y a las relaciones bióticas (e.g., tipo y disposición de las plantas vasculares) (Bowker et al. 2016).

A pesar de que la riqueza de los líquenes no se vió influencia por la altitud y el resto de variables consideradas, sí lo hicieron sus formas de crecimiento, así como las de los briófitos, aunque de manera distinta en cada uno de los páramos. Considerando la premisa de que el ambiente puede actuar como un filtro que elimina especies que carecen de rasgos para persistir bajo un particular conjunto de condiciones (Keddy 1992), es importante conocer los rasgos funcionales de las especies que permiten su adaptación a estos ecosistemas extremos (Capítulo II). Así, cuando consideramos la medida ponderada de la comunidad (CWM), se observó que las formas de crecimiento más dominantes de los líquenes (especies con talo dimórfico y fruticulosas) estaban favorecidas por mayores altitudes solo en El Ángel. Es probable que la condición más seca presentada en El Ángel, haya favorecido a estas formas (líquenes con talo dimórfico y fruticulosos), debido a que se caracterizan por su rápida capacidad de rehidratación (Larson 1981, Nelson et al. 2015a), lo que les da una ventaja en las mayores altitudes, donde aumenta la radiación y disminuye la disponibilidad de agua. Por otra parte, los líquenes crustáceos, aunque poco abundantes en estos páramos, también mostraron estar relacionados con la densidad aparente del suelo, la materia orgánica y la pendiente, pero de manera diferenciada en cada uno de los páramos. En cuanto a las formas de crecimiento briofíticas, observamos una mayor cobertura de hepáticas (foliosas y talosas) y musgos acrocárpicos a menores altitudes en ambos páramos, posiblemente explicado por su alta sensibilidad a los cambios de humedad o la temperatura como resultado del aumento de la radiación, que generalmente ocurren con el incremento de la altitud (Bates 1998, Marschall y Proctor 2004, Nelson y Halpern 2005). Factores como la densidad aparente del suelo, orientación y cobertura vegetal, fueron también condicionante de las hepáticas (foliosas y talosas) y musgos (acrocárpicos y pleurocárpicos) (Capítulo II).

A pesar de que encontramos diferencias en los patrones observados en las distintas escalas de observación, es destacable el papel de la altitud en la conformación de estas comunidades, particularmente para los organismos briofíticos que fueron más sensibles a los cambios a pequeña escala. En cualquier caso, la combinación de ambas escalas nos ha permitido un estudio más completo de las comunidades y un análisis más detallado de los factores ambientales y edáficos que actúan como condicionantes de las comunidades criptogámicas en los páramos de Ecuador.

REFERENCIAS

- Ah-Peng, C., N. Wilding, J. Kluge, B. Descamps-Julien, J. Bardat, M. Chuah-Petiot, D. Strasberg, y T. A. J. Hedderson. 2012. Bryophyte diversity and range size distribution along two altitudinal gradients: Continent vs. island. *Acta Oecologica* 42:58-65.
- Ahti, T. 2000. Cladoniaceae. *Flora Neotropica Monograph No. 78*. New York Botanical Garden Press, New York.
- Ahti, T. 1992. Biogeographic aspect of Cladoniaceae in the páramos. Pp. 111-117 *En* Balslev, H. y J. L. Luteyn, editores. *Páramo, an Andean ecosystem under human influence*, Academic Press, London.
- Barthlott, W., A. Hostert, G. Kier, W. Küper, H. Kreft, J. Mutke, M. D. Rafiqpoor, y J. H. Sommer. 2007. Geographic patterns of vascular plant diversity at continental to global scales. *Erdkunde* 61:305-315.
- Bates, J. W. 1998. Is 'life-form' a useful concept in bryophyte ecology? *Oikos* 82:223-237.
- Belnap, J., y O. L. Lange. 2003. *Biological soil crusts: structure, function, and management*. Springer, Berlin.
- Benitez, 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* 86:18-26.
- Bhattarai, K. R., y O. R. Vetaas. 2003. Variation in plant species richness of different life forms along a subtropical elevation gradient in the Himalayas, east Nepal. *Global Ecology & Biogeography* 12:327-340.
- Bowker, M. A., J. Belnap, D. W. Davidson, y H. Goldstein. 2006. Correlates of biological soil crust abundance across a continuum of spatial scales: support for a hierarchical conceptual model. *Journal of Applied Ecology* 43:152-163.

- Bowker, M. A., J. Belnap, B. Büdel, C. Sannier, N. Pietrasiak, y V. Rivera-Aguilar. 2016. Controls on distribution patterns of biological soil crusts at micro- to global scales. Pp. 173-198 *En* Weber, B., B. Büdel, y J. Belnap, editores. *Biological Soil Crusts: An Organizing Principle in Drylands*, Springer, Switzerland.
- Bungartz, F., F. Ziemmeck, A. Yáñez Ayabaca, F. Nugra, y A. Aptroot. 2016. CDF Checklist of Galapagos Lichenized Fungi. FCD Lista de especies de Hongos liquenizados Galápagos. *En* Bungartz, F., F. Herrera, P. Jaramillo, N. Tirado, G. Jiménez-Uzcátegui, D. Ruiz, A. Guézou, y F. Ziemmeck, editores. *Charles Darwin Foundation Galapagos Species Checklist - Lista de Especies de Galápagos de la Fundación Charles Darwin*. Charles Darwin Foundation / Fundación Charles Darwin, Puerto Ayora, Galapagos.
- Churchill, S. P., D. Griffin, y J. Muñoz. 2000. A checklist of the mosses of the tropical Andean countries. *Ruizia* 17:1-203.
- Churchill, S. P. y D. Griffin III. 1999. Mosses. Pp. 53-64 *En* Luteyn, J. L., editor. *Páramos: a checklist of plant diversity, geographical distribution, and botanical literature*, The New York Botanical Garden Press, New York.
- Concostrina-Zubiri, L., I. Martínez, y A. Escudero. 2018. Lichen-biocrust diversity in a fragmented dryland: Fine scale factors are better predictors than landscape structure. *Science of the Total Environment* 628-629:882-892.
- Concostrina-Zubiri, L., D. S. Pescador, I. Martínez, y A. Escudero. 2014. Climate and small scale factors determine functional diversity shifts of biological soil crusts in Iberian drylands. *Biodiversity and Conservation* 23:1757-1770.
- De Cáceres, M., P. Legendre, y M. Moretti. 2010. Improving indicator species analysis by combining groups of sites. *Oikos* 119:1674-1684.
- Dufrêne, M., y P. Legendre. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67:345-366.

- Eldridge, D. J., y R. Rosentreter. 1999. Morphological groups: a framework for monitoring microphytic crusts in arid landscapes. *Journal of Arid Environments* 41:11-25.
- Eldridge, D. J., y M. E. Tozer. 1997. Environmental factors relating to the distribution of terricolous bryophytes and lichens in Semi-Arid Eastern Australia. *The Bryologist* 100:28-39.
- Frahm, J., T. Pócs, B. O'shea, T. Koponen, S. Piippo, J. Enroth, P. Rao, y Y. Fang. 2003. Manual of tropical bryology. *Tropical bryology* 23:1-195.
- Garcia-Pichel, F. y J. Belnap. 2003. Small-scale environments and distribution of biological soil crusts. Pp. 193-201 *En* Belnap, J. y O. L. Lange, editores. *Biological soil crusts: structure, function, and management*, Springer, Berlin.
- Giordani, P., G. Brunialti, G. Bacaro, y J. Nascimbene. 2012. Functional traits of epiphytic lichens as potential indicators of environmental conditions in forest ecosystems. *Ecological Indicators* 18:413-420.
- Gradstein, R. S. y I. Holz. 2005. Briófitas de los páramos de Costa Rica. Pp. 361-374 *En* Kappelle, M. y S. P. Horn, editores. *Páramos de Costa Rica*, Editorial INBio, Costa Rica.
- Gradstein, S. R., van Reenen, G B A, y D. Griffin III. 1989. Species richness and origin of the bryophyte flora of the Colombian Andes. *Acta Botanica Neerlandica* 38:439-448.
- Gradstein, S. R. 1999. Hepatics. Pp. 65-73 *En* Luteyn, J. L., editor. *Páramos: a checklist of plant diversity, geographical distribution, and botanical literature*, The New York Botanical Garden Press, New York.
- Gradstein, S. R., y S. León-Yáñez. 2018. Liverworts (Marchantiophyta) of *Polylepis pauta* forests from Ecuador with description of *Leptoscyphus leoniae* sp. nov. and *Plagiochila pautaphila* sp. nov. *Nova Hedwigia* 106:35-48.
- Gradstein, S. R., y A. Benitez. 2017. Liverworts new to Ecuador with description of *Plagiochila priceana* sp. nov. and *Syzygiella burghardtii* sp. nov. *Cryptogamie, Bryologie* 38:335-348.

-
- Green, T. G. A. y O. L. Lange. 1995. Photosynthesis in poikilohydric plants: A comparison of lichens and bryophytes. Pp. 319-341 *En* Schulze, E. y M. M. Caldwell, editores. *Ecophysiology of photosynthesis*, Springer-Verlag, Berlin.
- Hestmark, G. 2016. The lichen genus *Umbilicaria* in Ecuador. *Nordic Journal of Botany* 34:257-268.
- Keddy, P. A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3:157-164.
- Larson, D. W. 1981. Differential wetting in some lichens and mosses: The role of morphology. *The Bryologist* 84:1-15.
- Leathwick, J. R., B. R. Burns, y B. D. Clarkson. 1998. Environmental correlates of tree alpha-diversity in New Zealand primary forest. *Ecography* 21:235-246.
- Li, X. R., G. Song, R. Hui, y Z. R. Wang. 2017. Precipitation and topsoil attributes determine the species diversity and distribution patterns of crustal communities in desert ecosystems. *Plant and Soil* 420:163-175.
- Longton, R. E. 1988. *The biology of polar bryophytes and lichens*. Cambridge University Press, New York.
- Lücking, R. 2003. Takhtajan's floristic regions and foliicolous lichen biogeography: a compatibility analysis. *The Lichenologist* 35:33-53.
- Lücking, R., E. Rivas Plata, J. L. Chaves, L. Umaña, y H. J. M. Sipman. 2009. How many tropical lichens are there... really? *Diversity of Lichenology* 100:399-418.
- Lücking, R., M. Dal-Forno, J. D. Lawrey, F. Bungartz, M. E. Holgado Rojas, J. E. Hernández M., M. P. Marcelli, B. Moncada, E. A. Morales, N. Matthew P., E. Paz, L. Salcedo, A. A. Spielmann, K. Wilk, S. Will-Wolf, y A. Yanez-Ayabaca. 2013. Ten new species of lichenized Basidiomycota in the genera *Dictyonema* and *Cora* (Agaricales: Hygrophoraceae), with a key to all accepted genera and species in the *Dictyonema* clade. *Phytotaxa* 139:1-38.

- Lücking, R., M. Dal Forno, B. Moncada, L. F. Coca, L. Y. Vargas-Mendoza, A. Aptroot, L. J. Arias, B. Besal, F. Bungartz, D. M. Cabrera-Amaya, M. E. S. Cáceres, J. L. Chaves, S. Eliasaro, M. C. Gutiérrez, J. E. Hernández Marin, Herrera-Campos, María de los Ángeles, M. E. Holgado-Rojas, H. Jonitz, M. Kukwa, F. Lucheta, S. Madriñán, M. P. Marcelli, de Azevedo Martins, Suzana Maria, J. A. Mercado-Díaz, J. A. Molina, E. A. Morales, P. R. Nelson, F. Nugra, F. Ortega, T. Paredes, A. L. Patiño, R. N. Peláez-Pulido, R. E. Pérez Pérez, G. B. Perlmutter, E. Rivas-Plata, J. Robayo, C. Rodríguez, D. F. Simijaca, E. Soto-Medina, A. A. Spielmann, A. Suárez-Corredor, J. Torres, C. A. Vargas, A. Yáñez-Ayabaca, G. Weerakoon, K. Wilk, M. C. Pacheco, M. Diazgranados, G. Brokamp, T. Borsch, P. M. Gillevet, M. Sikaroodi, y J. D. Lawrey. 2016. Turbo-taxonomy to assemble a megadiverse lichen genus: seventy new species of *Cora* (Basidiomycota: Agaricales: Hygrophoraceae), honouring David Leslie Hawksworth's seventieth birthday. *Fungal Diversity*:139-207.
- Marschall, M., y M. C. F. Proctor. 2004. Are bryophytes shade plants? Photosynthetic light responses and proportions of chlorophyll a, Chlorophyll b and Total Carotenoids. *Annals of Botany* 94:593-603.
- Nascimbene, J., y L. Marini. 2015. Epiphytic lichen diversity along elevational gradients: biological traits reveal a complex response to water and energy. *Journal of Biogeography* 42:1222-1232.
- Nelson, C. R., y C. B. Halpern. 2005. Short-term effects of timber harvest and forest edges on ground-layer mosses and liverworts. *Canadian Journal of Botany* 83:610-620.
- Nelson, P. R., B. McCune, y D. K. Swanson. 2015a. Lichen traits and species as indicators of vegetation and environment. *The Bryologist* 118:252-263.
- Nelson, P. R., B. McCune, C. Roland, y S. Stehn. 2015b. Non-parametric methods reveal non-linear functional trait variation of lichens along environmental and fire age gradients. *Journal of Vegetation Science* 26:848-865.

-
- Nöske, N. M., y H. J. M. Sipman. 2004. Cryptogams of the Reserva Biológica San Francisco (Province Zamora-Chinchipec, Southern Ecuador) II. Lichens. *Cryptogamie, Mycologie* 25:91-100.
- Paredes, T. 2006. Macrolichens of the Ecological Reserve paramo El Angel and the Guandera Biological Station. *Lyonia* 9:67-73.
- Prieto, M., I. Martínez, G. Aragón, y M. Verdú. 2017. Phylogenetic and functional structure of lichen communities under contrasting environmental conditions. *Journal of Vegetation Science* 28:871-881.
- Ricklefs, R. E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science* 235:167-171.
- Schäfer-Verwimp, A., M. Lehnert, y M. Nebel. 2013. Contribution to the knowledge of the bryophyte flora of Ecuador. *Phytotaxa* 128:1-63.
- Sipman, H. J. M. 1999. Lichens. Pp. 41-53 *En* Luteyn, J. L., editor. *Páramos: a checklist of plant diversity, geographical distribution, and botanical literature*, The New York Botanical Garden Press, New York.
- Sipman, H. J. M. 2005. Líquenes de los páramos de Costa Rica. Pp. 343-360 *En* Kappelle, M. y S. P. Horn, editores. *Páramos de Costa Rica*, Editorial INBio, Costa Rica.
- Sipman, H. J. M. 2002. The significance of the Northern Andes for lichens. *The Botanical Review* 68:88-99.
- Sipman, H. J. M. 1992. The origin of the liche flora of the Colombian páramos. Pp. 95-109 *En* Balslev, H. y J. L. Luteyn, editores. *Páramo, an Andean ecosystem under human influence*, Academic Press, London.
- Stenroos, S. 1995. Cladoniaceae (Lecanorales, lichenized Ascomycotina) in the flora of Chile. *Gayana Botanica* 52:89-131.

- Turner, P. A. M., J. B. Kirkpatrick, y E. J. Pharo. 2006. Bryophyte relationships with environmental and structural variables in Tasmanian old-growth mixed eucalypt forest. *Australian Journal of Botany* 54:239-247.
- Ullmann, I. y B. Büdel. 2003. Ecological determinants of species composition of biological soil crusts on a Landscape scale. Pp. 203-213 *En* Belnap, J. y O. L. Lange, editores. *Biological soil crusts: structure, function, and management*, Springer, Berlin.
- Vittoz, P., M. Camenisch, R. Mayor, L. Miserere, M. Vust, y J. Theurillat. 2010. Subalpine-nival gradient of species richness for vascular plants, bryophytes and lichens in the Swiss Inner Alps. *Botanica Helvetica* 120:139-149.
- Yáñez-Ayabaca, A. Os gêneros *Hypotrachyna* e *Everniastrum* (Parmeliaceae, Ascomycota liquenizados) nas províncias de Carchi e Imbabura na região andina do Equador. Universidade Federal do Paraná; 2009. 1 p.
- Yáñez-León, S., S. R. Gradstein, y C. Wegner. 2006. Hepáticas (*Marchantiophyta*) y Antoceros (*Anthocerotophyta*) del Ecuador. Publicaciones del Herbario QCA, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito.

CONCLUSIONES GENERALES

De los resultados obtenidos en la presente Tesis, se extraen las siguientes conclusiones:

1. En los 6 páramos estudiados se han identificado un total de 230 especies de criptógamas, que corresponden a 94 briófitos y 136 líquenes. De ellos, se han encontrado un total de 77 nuevos registros para América del sur, Ecuador y las provincias de Azuay, Carchi y Loja.
2. Una proporción significativa de las especies de briófitos y líquenes presentan una distribución cosmopolita y sub-cosmopolita. Además, los líquenes presentan un marcado elemento Neotropical, mientras que los briófitos un importante componente compartido entre los reinos Holártico, Holantártico y Neotropical. Observamos así mismo diferencias en los patrones de distribución de las especies en los distintos páramos, destacando la presencia de especies de líquenes compartidos entre los reinos Neotropical y Paleotropical (elemento Pantropical) únicamente en los páramos de El Cajas y El Ángel.
3. La altitud constituye un factor determinante de las comunidades de briófitos y líquenes de los páramos determinando su riqueza, composición y diversidad. Sin embargo, se observan diferencias en su influencia dependiendo de la escala de estudio y del organismo considerado.
4. Cuando se comparan páramos situados a distinta altitud, se observa que los briófitos alcanzan su máxima riqueza en la altitud intermedia (3300 m s.n.m), mientras que los líquenes la obtienen a mayor altitud (3930 m s.n.m.). La diversidad de ambos organismos, estuvo favorecida por la altitud.
5. Otros factores como la pendiente también afectaron a las comunidades brio-liquénicas a mayor escala. Así, una menor pendiente favoreció la riqueza, la diversidad de especies y la cobertura de la familia Cladoniaceae.
6. En un análisis a menor escala, a distintas altitudes en los páramos El Ángel y El Cajas, se observó que la riqueza total y de briófitos disminuía con la altitud. La diversidad de briófitos y líquenes estuvo relacionada con la altitud de manera opuesta en ambos páramos. Así, en El

Ángel la mayor diversidad apareció a menores altitudes, mientras que en El Cajas se registraron los mayores valores a mayor altitud.

7. En esta escala, otros factores como la densidad aparente del suelo, la orientación, nitrógeno total, o la cobertura vegetal mostraron ser importantes predictores de la riqueza y diversidad de briófitos y líquenes, aunque de manera diferente en cada uno de estos organismos y dependiendo del páramo.
8. Aunque los líquenes no estuvieron influenciados por las variables ambientales cuando se estudiaron a una menor escala, sus formas de crecimiento si lo estuvieron, al igual que las de los briófitos. De esta manera, la altitud, densidad aparente del suelo y la cobertura vegetal fueron los principales condicionantes de las formas de crecimiento.
9. En términos generales, los líquenes foliáceos y con talo dimórfico y las hepáticas foliosas presentaron una mayor riqueza en los páramos evaluados. Sin embargo, cuando se consideró la media ponderada de la comunidad (i.e., community weighted mean, CWM), los grupos dominantes fueron los líquenes fruticulosos y dimórficos y los musgos acrocárpicos.
10. Las formas de crecimiento mostraron diferencias en los distintos páramos. Así, mientras las hepáticas foliosas fueron las formas briofíticas con más riqueza en la mayoría de los páramos estudiados, en Punzara los musgos acrocárpicos alcanzaron la mayor riqueza. Los líquenes con talo dimórfico presentaron la mayor riqueza en 4 de los 6 páramos, mientras que en Jimbura y Cajanuma fueron los líquenes fruticulosos. Destacamos la elevada riqueza de líquenes foliáceos encontrada únicamente en El Cajas y El Ángel. Considerando la cobertura (CWM), los musgos acrocárpicos dominaron en todos los páramos, excepto en Punzara donde los musgos pleurocárpicos alcanzaron la mayor cobertura. Los líquenes fruticulosos fueron dominantes en todos los páramos, excepto en El Ángel, donde destacaron los líquenes con talo dimórfico.