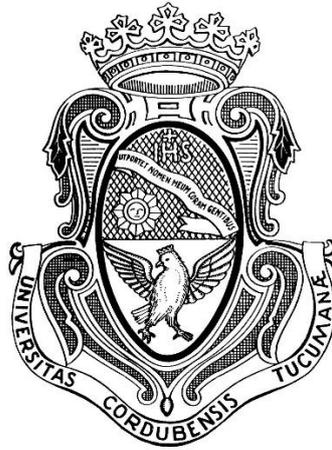


Universidad Nacional de Córdoba

Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales



Tesina de Grado para optar por el título de Biólogo

**Diversidad funcional de comunidades de líquenes
saxícolas en un gradiente altitudinal de las Sierras de
Córdoba**

Tesista: Ramiro Nahuel Merschon Medrano

Firma:

Director: Dr. Juan Manuel Rodríguez

Firma:

Co-directora: Dra. Edith Raquel Filippini

Firma:

Lugar de trabajo: Centro de Ecología y Recursos Naturales Renovables. FCEFyN – UNC

Agradecimientos

Quiero agradecer principalmente a Juan y Edith por acompañarme, guiarme, y brindarme herramientas y conocimientos para la realización de este trabajo, además de todo su tiempo y paciencia. Agradezco a la Universidad Nacional de Córdoba, y a la Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, a sus grandes docentes, excelentes profesionales, por la formación que recibí a lo largo de estos años.

Les agradezco a Cris por haber estado siempre desde el comienzo de este trayecto y sigue ahí, a Ciga por las horas y horas juntos estudiando y preparando finales y trabajos, a Eli por su gran sostén, amor y paciencia conmigo, y a Vicky, Edd, Luli, Noe, Ailin, que me acompañaron todos estos años, y son una gran parte de lo que soy hoy como persona y futuro profesional. A Ale, quien me apoyo y acompaño cercanamente, aprendiendo a mi lado. Agradezco a mi mamá, que siempre tuvo la fe de que me convertiría en Biólogo, y me apoyo cada año.

Índice

	Páginas
Resumen	5
Palabras Clave (3-5)	5
Abstract	5
Keywords (3-5)	5
Introducción	6
Objetivos	9
Materiales y Métodos	11
Resultados	16
Discusión	21
Conclusiones	24
Bibliografía	25
Anexo	32

Resumen: Las comunidades de líquenes constituyen un buen modelo para comprender la estructuración espacial de los organismos con relación a la altitud y a la selección de micrositios. Aquí se plantea estudiar cómo varían los rasgos funcionales de comunidades de líquenes saxícolas a lo largo de un gradiente altitudinal y respecto al microhábitat. Se usaron datos de frecuencia de líquenes en 54 roquedales en la extensión de un gradiente altitudinal entre los 900 y 2700 m s.n.m., en distintas orientaciones y pendientes, en una zona al sur de las Sierras Grandes de Córdoba. Se analizaron rasgos funcionales (formas de crecimiento, tipo de reproducción, fotobionte y química) y se calculó la frecuencia de estos en función de la altitud, la orientación y pendiente. Las formas de reproducción sorediadas fueron más frecuentes en la parte más baja (830-1400 m s.n.m.) mientras que en las alturas mayores la forma de reproducción por apotecios fue más frecuente. Los talos fruticulosos se relacionaron de manera positiva con la pendiente, siendo más frecuentes en los sitios más verticales ($>80^\circ$), al igual que las formas sorediadas. La forma de crecimiento, las estrategias de reproducción y la presencia de cilia de los líquenes saxícolas se relacionan con la altura, la pendiente y orientación de la ladera en las Sierras Grandes.

Palabras clave: hongos liquenizados, pendiente, altura, micrositio, rasgos funcionales.

Abstract: Lichen communities are a good model for understanding the spatial structuring of organisms in relation to altitude and microsite selection. Here we propose to study how functional traits of saxicolous lichen communities vary along an altitudinal gradient and with respect to microhabitat. We used lichen frequency data from 54 rocky outcrops along an altitudinal gradient between 900 and 2700 m a.s.l., at different orientations and slopes, in an area south of the Sierras Grandes de Córdoba. Functional traits (growth forms, reproductive type, photobiont, and chemistry) were analysed, and their frequency was calculated as a function of altitude, orientation, and slope. Sorediated reproductive forms were more frequent at lower altitudes (830-1400 m a.s.l.) while at higher altitudes apotheciated reproductive forms were more frequent. Fruiting thalli were positively related to slope, being more frequent on more vertical sites ($>80^\circ$), as were sorediated forms. Growth form, reproductive strategies, and the presence of cilia of saxicolous lichens are related to height, slope, and slope orientation in the Sierras Grandes.

Key words: lichenized fungi, slope, altitude, microsite, functional traits.

Introducción

Las comunidades biológicas se encuentran condicionadas por muchos factores bióticos y abióticos y es común que las condiciones ambientales varíen en una manera no aleatoria a lo largo de un gradiente geográfico. Según el principio de autocorrelación espacial, esta variación de las condiciones ambientales se verá reflejada en la composición de las comunidades biológicas de tal manera que los sitios más alejados geográficamente y con mayor diferencia en condiciones ambientales serán más disímiles en su composición biológica (Bässler *et al.*, 2015; Pérez-Quintero y Watteijne Cerón, 2009). La teoría de gradientes, referida a gradientes altitudinales, plantea que la abundancia de una especie varía con las condiciones climáticas y el ambiente local y tendrá su pico en las alturas, donde la combinación de las condiciones sea óptima para la especie (Pérez-Quintero y Watteijne Cerón, 2009).

La mayoría de los estudios acerca de las comunidades biológicas a lo largo de gradientes altitudinales se ha centrado en los cambios en la riqueza de varios grupos taxonómicos (Cardelús *et al.*, 2006; McCain y Grytnes, 2010). Se ha observado que ciertos patrones altitudinales de riqueza se correlacionan con los rasgos funcionales y, dado que la función ecológica a menudo se conserva evolutivamente, estos patrones también se relacionan con los grupos taxonómicos (Geml, 2017; Soto-Medina *et al.*, 2019; Thakur *et al.*, 2019; Villacampa *et al.*, 2019).

Los líquenes son un componente muy importante de los ecosistemas de gran altitud/latitud, ya que pueden fotosintetizar e intervenir en los ciclos biogeoquímicos en zonas que son más estresantes para las plantas (Naranjo Orrico, 2019). Además, constituyen un buen modelo de estudio para comprender la estructuración espacial de los organismos en relación con la altitud y la selección de micrositios (orientación y pendiente). Por ello, es importante conocer la distribución de las especies de montaña según su altitud y segregación por micrositios para determinar si la topografía heterogénea de las montañas podría amortiguar las condiciones previstas en los escenarios de cambio climático. Rodríguez *et al.* (2017) no detectaron cambios en la diversidad o riqueza de especies en función de la altitud, pero el patrón de composición varió en función de la altitud y del micrositio. En este sentido, los autores observaron que el efecto de la orientación de la roca sobre la comunidad de líquenes se pierde a medida que aumenta la altitud. Esto fue medido a través de la diversidad y

composición de especies, por lo que es de suponer que los rasgos funcionales permiten explicar estos patrones.

La colonización de los líquenes sobre los sustratos está condicionada por varios factores ambientales que actúan a distintas escalas (Bässler *et al.*, 2015; Armstrong y Welch, 2007). Por un lado, las condiciones climáticas y, por el otro, factores a nivel de micrositio como tipo y tamaño del sustrato, orientación, micro pendiente y la vegetación circundante que puede generar sombra sobre la superficie (Paz-Bermúdez *et al.*, 2021).

Desde la perspectiva de un indicador ecológico, se ha demostrado que la diversidad funcional es mejor que la riqueza de especies para comprender el funcionamiento de los ecosistemas o la respuesta a los factores ambientales, ya que toma en cuenta la información de los rasgos funcionales de las especies y la redundancia de estas en los ecosistemas (Giordani *et al.*, 2012; Lavorel *et al.*, 2010). La diversidad funcional es considerada actualmente un componente crucial dentro de los que afectan la prestación de servicios de los ecosistemas (Matos *et al.*, 2015).

Los rasgos funcionales son características de un organismo que se consideran relevantes para su respuesta al ambiente y/o sus efectos en el funcionamiento del ecosistema (Gheza *et al.*, 2021). Estos rasgos pueden considerarse de dos maneras: en primer lugar, como los atributos fenotípicos que explican la respuesta ecológica de una especie a uno o más gradientes bióticos o abióticos, espaciales o temporales del ambiente; y, en segundo lugar, como descriptores del efecto de una especie en los procesos del ecosistema. Estos rasgos de efecto se centran en cómo un cambio en la distribución, presencia o abundancia de las especies de líquenes, y/o en la estructura de la comunidad, puede tener consecuencias en el funcionamiento del ecosistema. Los estudios basados en rasgos suelen tener que encontrar un equilibrio entre el esfuerzo necesario para medir un rasgo determinado y su poder explicativo. Esto se relaciona con el concepto flexible pero subjetivo de rasgos "duros" y "blandos", que se definen por el gasto (cantidad de tiempo o dinero invertido o experiencia requerida) para medir y aplicar un rasgo determinado dentro de un estudio. (Ellis *et al.*, 2021).

Las investigaciones han demostrado que las especies de líquenes y sus rasgos funcionales responden a la disponibilidad de agua en el entorno. La mayoría de estos estudios se han llevado a cabo en ambientes extremos como las zonas áridas, los hábitats alpinos o la región antártica y se han centrado principalmente en el estudio de las especies epífitas y del suelo,

con poca investigación específica sobre las comunidades saxícolas (Paz-Bermúdez *et al.*, 2021; Costas *et al.*, 2021).

Entre los rasgos funcionales más utilizados en estudios de líquenes se encuentran: tipo de fotobionte, forma de crecimiento, estrategia reproductiva y presencia de metabolitos secundarios (Ellis *et al.*, 2006; Giordani *et al.*, 2012). Se sabe que la forma de crecimiento y el tipo principal de fotobionte responden a las condiciones climáticas ya que dan cuenta de la capacidad del talo de tolerar los ciclos de hidratación y deshidratación de acuerdo con el grado de insolación que reciben (Matos *et al.*, 2015). La estrategia reproductiva utilizada (apotecios, soredios, isidios), está relacionada con la capacidad de dispersión y establecimiento de los líquenes en función de factores ambientales. En general, se conoce que en condiciones desfavorables predomina como estrategia sexual, la dispersión a largo alcance mediada por esporas, mientras que en condiciones favorables se favorece la reproducción asexual mediante propágulos simbióticos que se liberan en el espacio cercano al talo, aunque en la bibliografía hay discrepancias en función del gradiente que se analice (Koch *et al.*, 2019; Nascimbene *et al.*, 2017; Stoffer *et al.*, 2006). Otros rasgos que son fácilmente observables y que brindan información ecológica sobre los líquenes son presencia de cilios, que aumentan la superficie de intercambio de agua y nutrientes, y metabolitos secundarios (Kotch *et al.*, 2019). Estos últimos son importantes en la protección contra los herbívoros, patógenos, competidores y factores abióticos externos, como la alta irradiación UV (Ranković *et al.*, 2019). Estos rasgos son fácilmente observables y permiten entender aspectos fundamentales de la ecología funcional de los líquenes.

La diversidad funcional puede calcularse dependiendo de los rasgos o funciones específicas que se estén considerando. Se suele utilizar una base de datos de rasgos funcionales que incluya la información de éstos sobre cada especie, y a partir de esta información, se pueden calcular índices que reflejen aspectos de la diversidad funcional, como por ejemplo la riqueza funcional (Cornelissen *et al.*, 2003). Un índice de diversidad funcional es una medida de la variedad de rasgos o estrategias funcionales que presentan un grupo de especies dentro de un ecosistema o comunidad, y se utiliza para cuantificar hasta qué punto las especies de una comunidad difieren entre sí, en cuanto a las funciones que desempeñan o las estrategias que utilizan para adquirir recursos e interactuar con su entorno (De Bello *et al.*, 2010). Es decir, refleja el grado de especialización de los taxones en funciones diferentes, o que han desarrollado rasgos o estrategias funcionales únicas (Paine *et al.*, 2015). Así, la diversidad funcional se identifica cada vez más como un importante indicador del funcionamiento de

los ecosistemas. Existen diferentes estudios donde se utilizan índices de diversidad funcional en líquenes, basándose en un solo rasgo o en varios como los índices multirasgo (Mason *et al.* 2003; 2005; Villéger *et al.*, 2008). Se prefiere el uso de estos últimos ya que reflejan el conjunto de las respuestas funcionales ante los filtros impuestos por el hábitat. En este sentido el modelo de filtros refiere a las condiciones ambientales que seleccionan aquellas especies capaces de sobrevivir y persistir en un lugar determinado (Ellis *et al.*, 2021).

En gradientes altitudinales, la pendiente y altitud pueden tener un impacto significativo en la diversidad funcional de los líquenes, y comprender estas relaciones es importante para predecir cómo pueden responder a los cambios en las condiciones ambientales (Hinds *et al.*, 2009). Los líquenes que crecen en alta montaña se enfrentan a una serie de barreras ambientales como las bajas temperaturas, la elevada radiación solar y la escasez de agua. En general, la capacidad de los líquenes para sobrevivir en alturas elevadas, junto a su tolerancia en condiciones ambientales extremas, les ayudan a desempeñar importantes funciones ecosistémicas, como estabilizar los suelos y proporcionar alimento y hábitat a otros organismos (Lumbsch *et al.*, 2010).

En el mundo los estudios sobre grupos funcionales son novedosos, y puntualmente sobre líquenes saxícolas prácticamente son inexistentes. Estos, son particularmente útiles para estudiar patrones de diversidad debido a que frecuentemente se localizan en sitios remotos como montañas o caminos montañosos (Costas *et al.*, 2021), lo que implica que las comunidades saxícolas pueden ser buenas herramientas para el estudio de patrones ecológicos ya que se encuentran aisladas de factores antrópicos a los que las comunidades epífitas y vasculares suelen estar más expuestas, volviéndolos altamente informativos (Nelson *et al.*, 2015; Sylvester *et al.*, 2014).

Objetivo general:

Estudiar cómo varían los rasgos y la diversidad funcional de las comunidades de líquenes saxícolas a lo largo de un gradiente altitudinal y a nivel de micrositio.

Objetivos específicos:

- Analizar las formas de crecimiento, tipo de fotobionte, estrategias reproductivas y metabolitos secundarios de las comunidades de líquenes, dentro de un gradiente altitudinal, según la orientación y pendiente.
- Analizar la diversidad funcional de líquenes saxícolas en un gradiente altitudinal y a nivel de micrositio.

Hipótesis

Los rasgos funcionales de las comunidades de líquenes variarán en función de la altitud y el micrositio. Particularmente se espera que:

- a) En los lugares más expuestos a altas temperaturas (baja altitud, orientación norte y pendiente más plana) predominen los líquenes de crecimiento crustoso, con metabolitos asociados a la protección UV, estrategias de reproducción sexuales y sin apéndices morfológicos que aumentan la superficie del talo, todo medido a través de las medias ponderadas de la comunidad (CWM).
- b) En los sitios de altitud baja a intermedia, de orientación al sur y con pendientes altas (más favorables) predominarán los líquenes foliosos y fruticulosos, estrategias de reproducción asexuales, un aumento en la frecuencia de cilios y metabolitos secundarios de protección a la herbivoría, todo medido a través de las medias ponderadas de la comunidad (CWM).
- c) En sitios de mayor altitud, independientemente de la orientación, las comunidades exhibirán rasgos que les permitan sobrevivir a las condiciones de baja temperatura. Aquí predominarán los líquenes crustosos y de reproducción sexual sin distinción de metabolitos secundarios, todo medido a través de las medias ponderadas de la comunidad (CWM).
- d) La diversidad funcional medida por el índice FDiv tendrá valores más bajos en sitios de mayor altitud, menor pendiente, ya que representan condiciones más estresantes para los líquenes.

Materiales y métodos

Zona de estudio

El trabajo se desarrolló a partir de los datos recopilados por Rodríguez *et al.* (2017). La zona de muestreo se ubicó en el “Camino de los Linderos”, en la localidad de Villa Yacanto. Este camino se ubica en el sector sur de las Sierras Grandes de Córdoba, el cual presenta una orientación este - oeste. El paisaje está compuesto por un mosaico de pastizales, afloramientos naturales de gneiss, superficies rocosas expuestas creadas por la erosión del suelo y fragmentos de bosques (Cingolani *et al.*, 2004; 2008). El clima de la zona es típicamente continental con bajas temperaturas invernales, grandes variaciones térmicas, lluvias concentradas en la estación más cálida, frecuentes heladas durante la mayor parte del año y nevadas ocasionales (Colladon y Pazos, 2014). La temperatura muestra fluctuaciones anuales bien definidas, lo que determina un invierno térmico y un corto verano fresco. En la zona de estudio existe un buen ajuste entre la altitud, la temperatura y la humedad, donde a mayor altitud la temperatura disminuye y la humedad aumenta. Las temperaturas medias anuales oscilan entre 15,7 °C a 900 m s.n.m. a 7,4 °C a 2700 m s.n.m. y las precipitaciones van de 752 mm a 1000 m s.n.m. a 1007 mm a 2384 m s.n.m (Colladon y Pazos, 2014; Marcora *et al.*, 2008). El gradiente altitudinal estudiado se ubica entre 900 y 2700 m s.n.m. y se situó en la vertiente oriental de la sierra de Córdoba. Dada la influencia de la composición química de la roca sobre las comunidades de líquenes (Rajakaruna *et al.*, 2012), se eligieron afloramientos rocosos compuestos en su totalidad por gneiss, que fue el tipo de roca más abundante en la transecta del estudio y así para evitar posibles correlaciones con el sustrato.

Muestreo de la comunidad de líquenes

En el estudio de Rodríguez *et al.*, 2017 se realizó un diseño de transecta considerando como puntos de muestreos 54 afloramientos de roca con una anchura o altura superior a 3 m y separados al menos 50 m entre sí. En cada uno, se midió la frecuencia de las especies de líquenes en tres grillas de 40 cm x 40 cm cada una (162 cuadrículas en total). Cada grilla se dividió en 100 cuadrados de 4 cm x 4 cm para contabilizar la frecuencia de cada especie como el número de cuadrados en el que cada especie se encontraba. Las grillas se colocaron de forma equidistante en la parte central de la superficie de la roca. También se midió un conjunto de variables ambientales cuantitativas en cada afloramiento rocoso medido: altitud

(m s.n.m.), superficie del afloramiento rocoso (m²), inclinación de la pendiente (grados) y orientación (grados desde el norte). La pendiente y orientación también se midieron en la zona que rodea a cada punto de muestreo (radio de 50 m). Las altitudes entre 1000 y 1200 m.s.n.m. no fueron relevadas porque allí la forestación de pinos implantada cubría los afloramientos rocosos lo que modifica notablemente la composición de los líquenes.

Selección de rasgos funcionales y construcción de matriz de datos

Se seleccionaron 100 especies de líquenes saxícolas de las identificadas en el trabajo de Rodríguez *et al.*, 2017, excluyendo a aquellas de muy baja ocurrencia. A partir de esta información se elaboró una matriz especies (filas) (ver Anexo lista de especies) x rasgos funcionales (columnas) (Fig.1). Estos rasgos se obtuvieron a partir de búsqueda bibliográfica de descripciones morfo-anatómicas y químicas de cada especie (Estrabou, 1999, Rodríguez *et al.*, 2011; 2020; Consorcio de Herbarios de Líquenes de América Latina, 2021), seleccionando aquellos que se consideran relacionados con la respuesta ecológica a gradientes altitudinales u otros similares (Pentecost, 1981; Koch *et al.*, 2019; Matos *et al.*, 2015; Thakur *et al.*, 2019). Así, los rasgos seleccionados fueron: forma de crecimiento (folioso, fruticuloso, crustoso, escuamuloso, dimórfico); tipo de fotobionte (algas verdes, cianobacterias, ambas); estrategias reproductivas (apotecios, soredios, isidios); tamaño de espora (grande: > 25 µm, mediano: 11,5 - 25 µm, pequeño: 0 - 16 µm), forma de espora (simple, septada, pluriseptada); presencia de cilias (ciliados, no ciliados); protección química (protección UV, protección microbiológica, protección de herbívoros). No se tuvieron en cuenta rasgos del tipo cuantitativos, debido al mayor costo que supone su medición y que no siempre aportan más información relevante, o significativa, que los rasgos categóricos en líquenes (Ellis *et al.*, 2021).

Finalmente, la matriz de especies (100) x rasgos (7) se completó con ceros (0), en caso de ausencia del rasgo, y con unos (1), en caso de presencia de este. Luego, a partir de esta matriz, y la matriz de especies por puntos de muestreo (la cual incluía los datos de las variables ambientales recolectados en Rodríguez *et al.*, 2017), se realizó una combinación final (merge) entre las mismas para obtener una matriz final de filas de datos (817) x rasgos funcionales/variables ambientales (35).

FORMA DE CRECIMIENTO					
FOLIOSO		FRUTICULOSO		CRUSTOSO	
DIMÓRFICO		ESCUAMULOSO			
TIPO DE FOTOBIONTE					
ALGAS VERDES		CYANOBACTERIAS		AMBOS FOTOBIONTES	
					
ESTRATEGIA REPRODUCTIVA					
APOTECIOS		SOREDIOS		ISIDIOS	
TAMAÑO DE ESPORA					

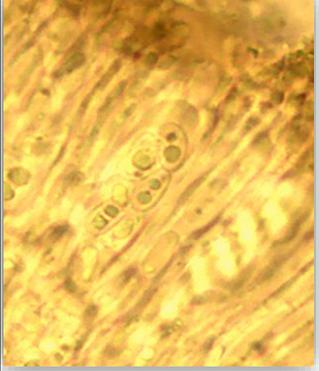
GRANDE (> 25 µm)		MEDIANO (11,5 - 25 µm)		PEQUEÑO (0 - 11,5 µm)	
FORMA DE ESPORA					
SIMPLE		SEPTADA		PLURI SEPTADA	
					
PRESENCIA DE CILIAS					
CILIADOS			NO CILIADOS		
					
PROTECCION QUÍMICA					
PROTECCIÓN UV	PROTECCIÓN MICROBIOLÓGICA/ ALELOPÁTICA		PROTECCIÓN DE HERBIVORÍA		
<ul style="list-style-type: none"> ▪ ÁCIDO ÚSNICO ▪ ÁCIDO SALACÍNICO ▪ ATRAQUINONAS ▪ PARIETINA 	<ul style="list-style-type: none"> ▪ ATRANORINA ▪ ÁCIDO STÍCTICO 		<ul style="list-style-type: none"> ▪ ÁCIDOS PULVÍNICOS ▪ ZEORINA ▪ TERPENOS 		

Figura 1. Rasgos funcionales seleccionados en líquenes saxícolas. Se agruparon según las categorías forma de crecimiento, tipo de fotobionte, estrategia reproductiva, tamaño y forma de esporas, presencia o ausencia de cilias y protección química utilizada. Imágenes tomadas de Rodríguez *et al.*, 2020.

Análisis estadístico

Rasgos funcionales

A partir de la matriz combinada de rasgos x sitios, se calculó la media ponderada de la comunidad (CWM) mediante el programa FDiversity (Casanoves *et al.*, 2010). La CWM es una medida apropiada para representar el valor esperado de un rasgo en una muestra y se calcula a partir de un valor representativo del rasgo en cada especie (media, mediana o moda) y de su abundancia relativa:

$$CWM = \sum_{i=1}^S w_i x_i$$

donde S es el número total de especies, W_i es la abundancia relativa de la i-ésima especie y X_i es el valor del rasgo en la i-ésima especie. Una vez obtenidos las CWM de cada rasgo, se procedió a realizar un análisis de correlación de Pearson entre las mismas y las variables ambientales. Estos cálculos se realizaron en Infostat (Di Rienzo *et al.*, 2011), utilizando un $p < 0,05$.

Con los valores de correlaciones significativas se realizaron gráficos de dispersión de puntos (Fig. 2). Del análisis de los gráficos de dispersión, se seleccionaron los que evidenciaban una tendencia más clara entre pares de variables. Con esta información, se procedió a realizar el análisis de Modelos lineales generalizados y mixtos (MLGyM) en Infostat (Di Rienzo *et al.*, 2011). Este análisis se realizó utilizando como variable de respuesta cada CWM, y como efecto fijo, las variables ambientales previamente seleccionadas del primer análisis de correlación.

Índice de diversidad funcional

Se calculó para este trabajo el índice multirasgo de diversidad funcional (FDiv), el cual cuantifica la dispersión de los valores de los rasgos en el espacio multivariado. Este índice refleja cómo se distribuyen las abundancias de las especies en el espacio de los rasgos (Casanoves *et al.* 2011). Fue calculado utilizando el programa FDiversity (Casanoves *et al.*, 2010).

Para analizar la variación en la diversidad funcional a través del gradiente altitudinal y las variables de micrositio se utilizaron modelos lineales generalizados y mixtos. A su vez, se realizó un análisis de especies indicadoras (ISA, Dufrêne y Legendre, 1997), el cual utiliza índices de abundancia relativa y ocurrencia de un taxón para estimar la fuerza de sus

asociaciones con grupos de interés a priori y una prueba de aleatorización simple para evaluar la probabilidad de asociación (Severns *et al.*, 2020). Este análisis se hizo en PC-ORD v.6 (McCune y Mefford, 2011) con un método de aleatorización Monte-Carlo (McCune *et al.*, 2002) y un nivel de significación de $p < 0,05$. Se categorizó en 4 rangos a la variable ambiental Orientación Norte – Sur, para crear los grupos a priori que fueron analizados con el ISA. Los rangos fueron C4 = 1 a 0,5; C3= 0,5 a 0; C2= 0 a -0,5 C1=-0,5 a -1, siendo los valores (1) la orientación Norte y el valor uno negativo (-1), la orientación Sur. Esta información surge de la conversión de la orientación en el componente Norte-Sur realizada en Rodríguez *et al.* (2017).

Resultados

Se obtuvieron las correlaciones entre las medias ponderadas de los rasgos funcionales de líquenes y las diferentes variables ambientales, las cuales fueron representados a modo de resumen en la Figura 2. A su vez, las correlaciones que resultaron significativas fueron graficadas de manera individual en la Figura 3.

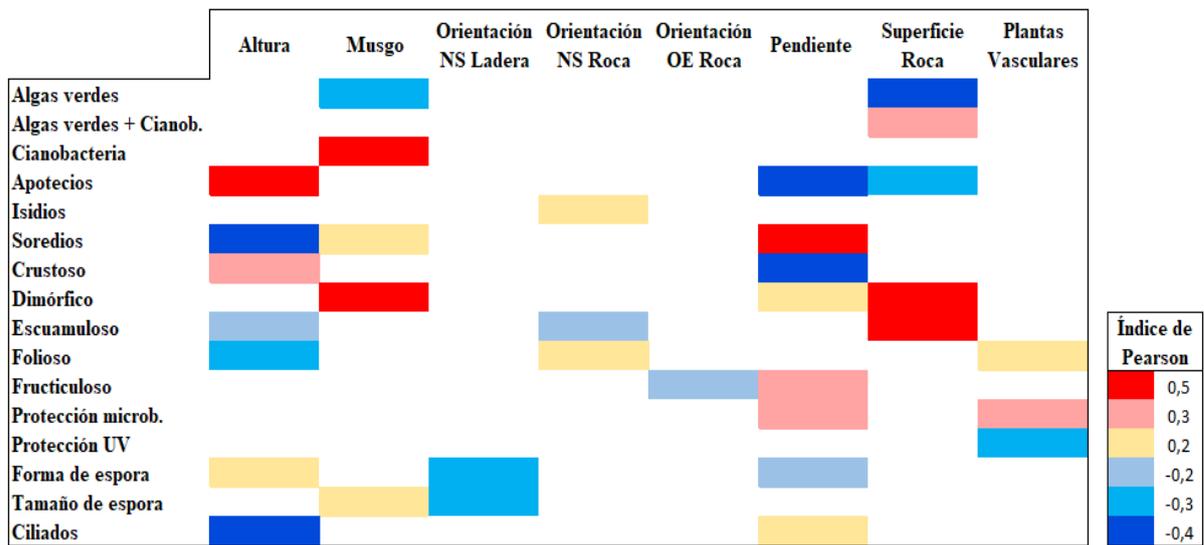
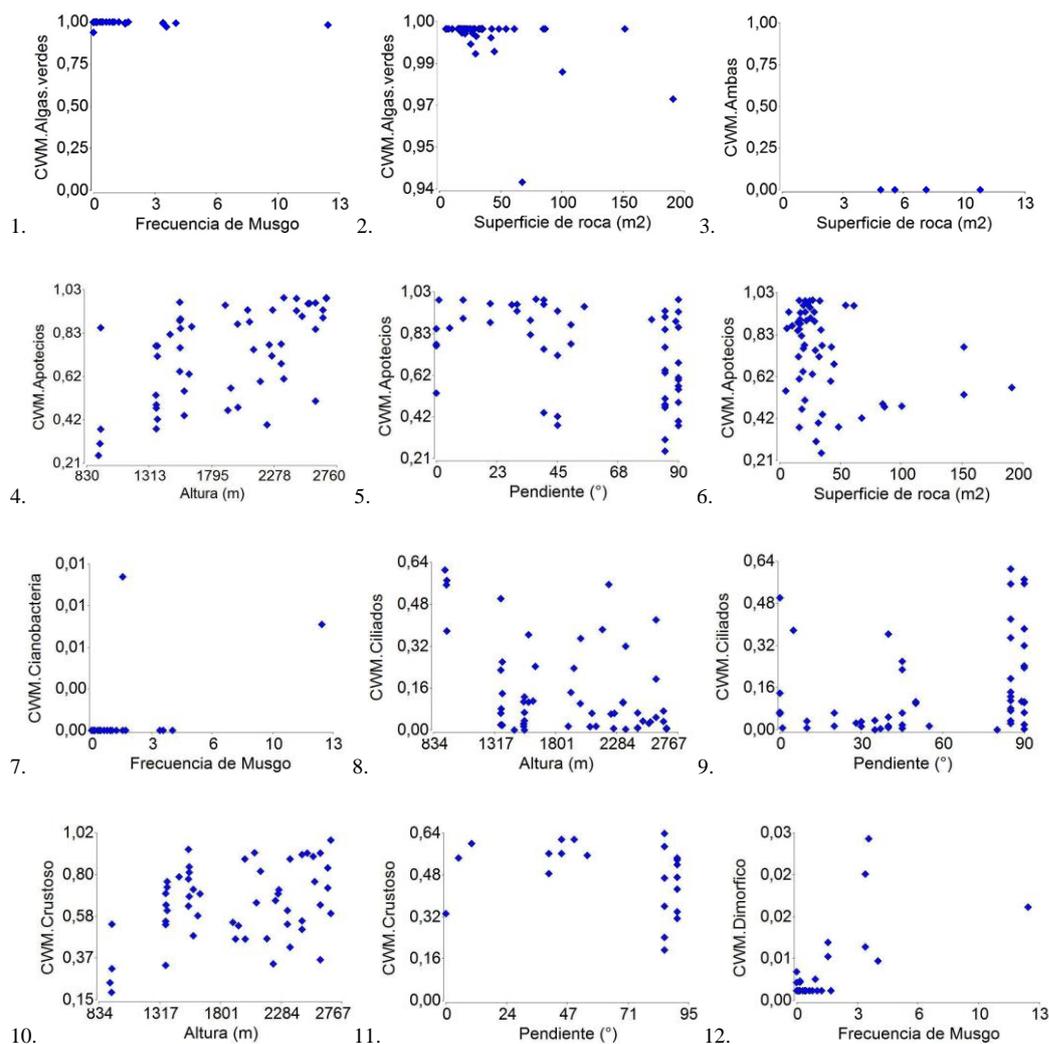
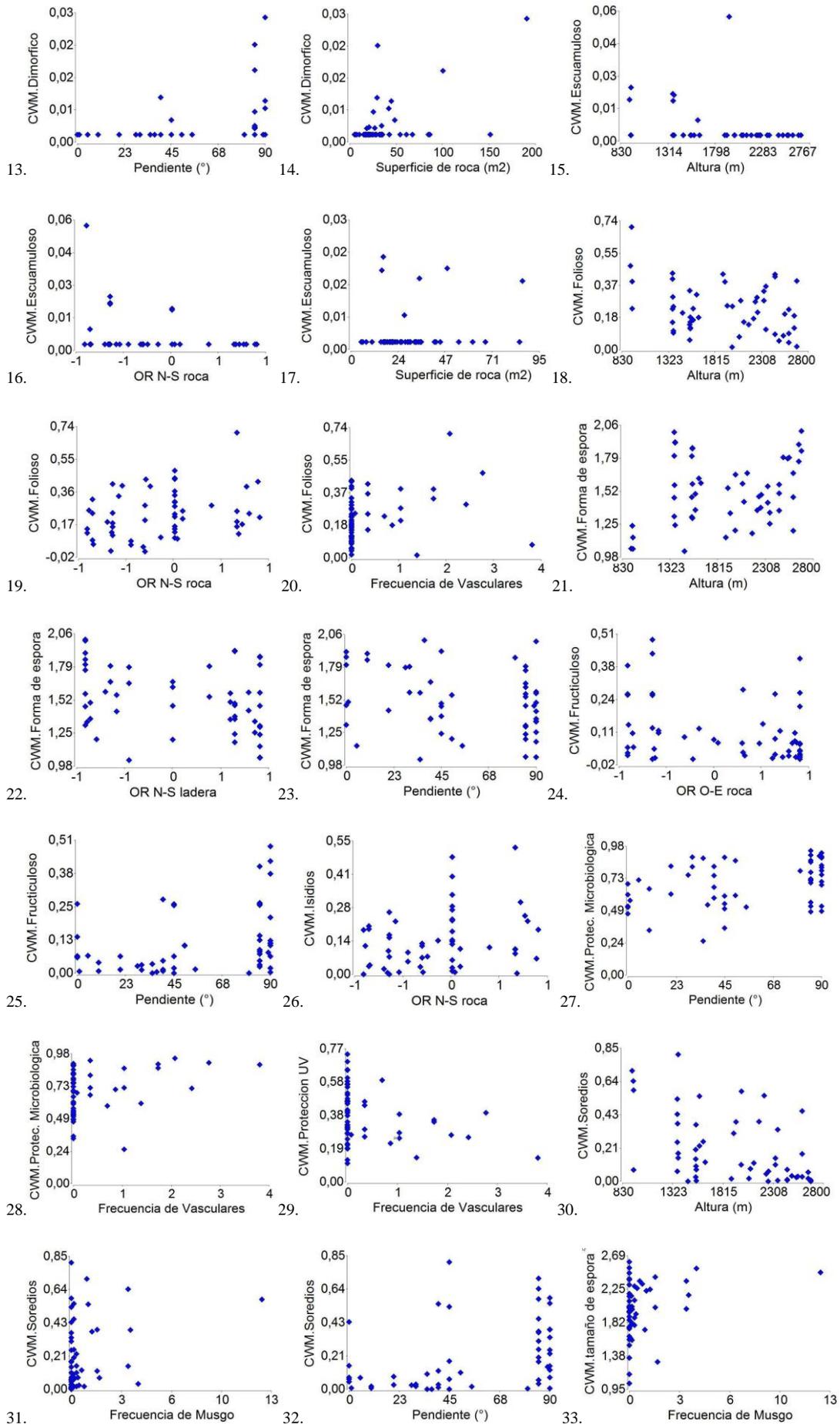


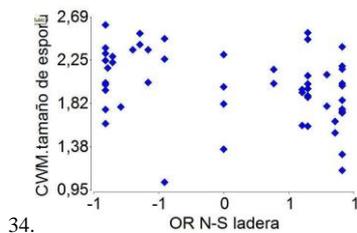
Figura 2. Correlaciones de Pearson entre las CWM de los rasgos funcionales (columna izquierda), con las variables ambientales (fila superior). En la gama de rojos se observan las correlaciones positivas, y en la gama de azules, las negativas.

Se pudo observar que la estrategia de reproducción por apotecios fue más abundante a partir de los 1300 m s.n.m., mientras que la reproducción mediante soredios fue mayor a bajas

altitudes (Fig. 3.4 y Fig. 3.30). En cuanto a los tipos de crecimiento, la frecuencia de talos crustosos y foliosos fue mayor en los niveles altitudinales más elevados (>2000 m s.n.m), y los escumulosos fueron casi nulos en estos puntos del gradiente (Fig. 3.10; Fig. 3.15 y Fig. 3.18). Los talos fruticulosos se relacionaron de manera positiva con la pendiente, siendo más frecuentes en los sitios más verticales (>80°), al igual que las formas sorediadas (Fig. 3.25 y Fig. 3.32). La variable ambiental “presencia de musgo” se relacionó de manera negativa con las formas sorediadas, talos dimórficos y líquenes con fotobionte de alga verde, es decir que cuando había presencia de briófitos, no eran frecuentes estos rasgos (Fig. 3.31; Fig. 3.12 y Fig. 3.1). En cuanto a la presencia de plantas vasculares, demostraron una correlación negativa a la frecuencia de talos foliosos (Fig. 3.20). La misma correlación negativa se ilustra con los líquenes que poseían metabolitos de protección microbiológica y UV (Fig. 3.28 y Fig. 3.29).







34.

Figura 3. Relaciones entre las medias de rasgos funcionales (CWM) de cada rasgo con las variables ambientales que obtuvieron correlaciones significativas (p valor < 0.05), según el análisis de correlación de Pearson.

A partir del análisis indicador de especies (ISA), se pudo observar que los CWM de los rasgos como talos foliosos, crustosos, las formas de reproducción por apotecios, soledios y los líquenes con metabolitos para la protección microbológica, se asociaron a las orientaciones norte, pero no fueron significativamente estadísticos ($p < 0.05$). Solo los talos fruticulosos, entre las CWM, se asociaron significativamente a las orientaciones sur ($p < 0.05$).

Tabla 1. Análisis indicador de especies (ISA), utilizando la variable ambiental categórica de Orientación Norte - Sur. Se marcan con (*) los p valor significativos ($p < 0.05$). IV: Valor de importancia

Variable	Or N- S	Valor (IV)	p valor
CWM.Folioso	Norte - C4	32,1	0,7021
CWM.Fruticuloso	Sur - C2	62,4	0,0206*
CWM.Crustoso	Norte - C3	26,1	0,6175
CWM.Dimorfico	Sur - C1	11,2	0,7429
CWM.Algas verdes	Sur - C2	25	0,9910
CWM.Ambos Fotobiontes	Sur - C1	8,4	0,9736
CWM.Apotecios	Norte - C3	25,9	0,7748
CWM.Peritecios	Norte - C4	3,7	1,0000
CWM.Soredios	Norte - C4	21,2	0,7752
CWM.Isidios	Sur - C1	42,6	0,1826
CWM.Ciliados	Sur - C2	19,1	0,6605
CWM.Protect. UV	Sur - C2	28,8	0,8478
CWM.Protect. Microb.	Norte - C3	30,2	0,2058
CWM.Protect. Herb.	Sur - C1	4,8	0,4997

A partir de los modelos lineales de las CWM se observó que la estrategia de reproducción por apotecios fue significativa en cuanto a los efectos de las variables ambientales altura, pendiente y superficie de roca (Tabla 2). En cuanto a la reproducción asexual por soledios,

se observó que el efecto de la altura, pendiente y presencia de musgo fue significativo para estos líquenes, mientras que los que producían isidios lo fueron con la variable ambiental de la orientación norte - sur de la roca (Tabla 2).

Los talos crustosos y líquenes ciliados mostraron una relación significativa con los efectos de la altura y la pendiente, en cambio los dimórficos y fruticulosos solo con esta última. Los talos foliosos lo fueron con la altura, la orientación norte - sur de la roca y la presencia de plantas vasculares. Los grupos de líquenes que producen metabolitos secundarios para la protección microbiológica y UV fueron significativos respecto al efecto de la pendiente y presencia de plantas vasculares. Por último, el índice de diversidad funcional (FDiv) se relacionó de manera significativa solamente con la pendiente (Tabla 2).

Tabla 2. Modelos lineales, generales y mixtos (MLGyM), utilizando los componentes de la diversidad funcional (CWM de rasgos e índice FDiv), y los efectos de las variables ambientales, con sus respectivos valores de estadístico F y valor de significancia (p valor). ORNS: Orientación Norte - Sur

Componente de la Diversidad Funcional	Efecto de variable ambiental	Valor F	p valor
CWM.Apotecios	Altura	30,18	<0,0001
	Pendiente	15,88	0,0002
	Superficie.roca	6,61	0,0132
CWM.Soredios	Altura	19,93	<0,0001
	Pendiente	12,96	0,0007
	Musgo	3,44	0,0695
CWM.Isidios	ORNS.roca	4,05	0,0493
CWM.Crustoso	Pendiente	9,89	0,0028
	Altura	7,09	0,0103
CWM.Dimorfico	Pendiente	5,01	0,0295
CWM.Folioso	Altura	5,9	0,0188
	ORNS.roca	4,04	0,0497
	Plantas Vasculares	2,15	0,1492
CWM.Fruticuloso	Pendiente	6,57	0,0133
CWM.Ciliados	Altura	10,67	0,002
	Pendiente	5,33	0,025
CWM.Proteccion.Microbiolog..	Pendiente	8,58	0,0051
	Plantas Vasculares	5,02	0,0295
CWM.Proteccion.UV	Plantas Vasculares	5,5	0,0229
Fdiv	Pendiente	8,67	0,0049
	ORNS.ladera	2,18	0,1461

Discusión

A partir de estos resultados se pudieron identificar aquellas características de la comunidad líquénica saxícola que responden a los filtros ambientales impuestos por la altitud y el micrositio (Baniya *et al.*, 2010; Rodríguez *et al.*, 2017), aportando conocimiento sobre el rol ecosistémico de las especies. No obstante, la respuesta de los rasgos estudiados fue heterogénea siendo la forma de crecimiento y las estrategias reproductivas, los más sensibles a las variaciones del hábitat.

En este trabajo realizado con líquenes saxícolas se encontró que los talos crustosos y foliosos fueron más frecuentes en los niveles altitudinales más elevados (>2000 m s.n.m), mientras que los escumulosos fueron poco frecuentes a lo largo del gradiente altitudinal y los fruticulosos resultaron invariables. Este patrón podría explicarse por la disponibilidad de agua distinta de la precipitación, como el rocío, la niebla, entre otras (Gauslaa, 2014). En este sentido a mayor altitud en las sierras de Córdoba, aumentan las precipitaciones existiendo una mayor disponibilidad de agua en forma de niebla (Poca *et al.*, 2018). Si bien no hay trabajos que relacionen el tipo de crecimiento de líquenes saxícolas con la altura, Rogers (1990) y Ellis (2012) encontraron que los talos crustosos disminuyen su frecuencia a mayor altitud en bosques de montaña, probablemente debido a una competencia por especies con formas de crecimiento foliosas o fruticulosos. Sin embargo, sobre el sustrato de roca, los líquenes se encuentran más expuestos a las variaciones en la disponibilidad de agua, sin la protección que la canopia ofrece a los líquenes epifitos. Cabe destacar que las especies crustosas prevalecen en ambientes secos dado que su menor relación superficie/volumen favorece la tolerancia a la desecación (Bässler *et al.*, 2015). En cuanto a los talos fruticulosos, no se encontró un patrón de asociación relacionado a la altitud, siendo estos frecuentes en todo el gradiente. Nascimbene y Marini (2015) demostraron un aumento de las especies fruticulosas con la altura (en un gradiente similar al estudiado), y disminución a un alto nivel de precipitación. Esto último no se pudo comprobar en el presente trabajo, ya que se mostró invariable este rasgo en función de la altura. Los talos fruticulosos se relacionaron de manera positiva con la pendiente, siendo más frecuentes en los sitios más verticales (>80°), con menor incidencia de luz. Además, en el análisis ISA, estos talos fueron significativos con las orientaciones Sur (con menor evapotranspiración) permitiéndole a estos líquenes, con relación superficie/volumen más alta, poder desarrollarse. Se debe tener presente que los talos fruticulosos al presentar mayor superficie

tienen la capacidad de retener más humedad, y a su vez, esta gran superficie les permite un secado más rápido (Gauslaa, 2014).

En cuanto a las estrategias de reproducción se observaron relaciones positivas y negativas con respecto a la altitud y al micrositio. El rasgo de reproducción sexual por apotecios fue más abundante en las alturas mayores a 1300 m s.n.m. y en micrositios con menor pendiente ($< 80^\circ$). Estos patrones están condicionados por la abundancia de los líquenes crustosos en elevaciones superiores del gradiente y en este micrositio, ya que, la estrategia reproductiva más común en este grupo de líquenes estudiados en este trabajo es la sexual. No obstante, los procesos que explican la estrategia reproductiva en una comunidad son: la disponibilidad de sustratos adecuados para el establecimiento, la presencia de fotobiontes compatibles en el caso de la reproducción sexual y el estrés ambiental que pueden tolerar los propágulos (Ellis, 2012). Es importante destacar que la reproducción por soredios e isidios no necesita encontrar un fotobionte compatible porque ya está incorporado, pero los propágulos al ser más pesados se dispersan a menor distancia que las esporas sexuales (Ellis, 2012). Se ha argumentado que la diferencia entre las estrategias sexuales y asexuales de los líquenes puede representar un compromiso ecológico entre la colonización a larga distancia (alta capacidad de dispersión de las esporas sexuales) y el establecimiento local exitoso (isidios y soredios (Ellis, 2012). También se sabe que el aumento del estrés ambiental promueve el predominio de las estrategias de reproducción vegetativa y de dispersión sobre la reproducción sexual en líquenes (Lindsay, 1977; Smith, 1984). En el gradiente estudiado, las alturas más bajas imponen temperaturas más altas, principalmente en los micrositios de baja pendiente con orientación norte, condiciones estresantes para la colonización de los líquenes. Por esta razón se observó un predominio de la reproducción asexual a estas elevaciones (< 1400 m s.n.m), y en particular un aumento de la frecuencia de isidios en las orientaciones al norte. A diferencia de otros autores quienes observaron que las especies sorediadas predominaban en alturas superiores (Bässler *et al.*, 2015). Sin embargo, en estos gradientes, las condiciones de estrés se encuentran asociadas al clima frío de los ambientes más elevados.

En las bajas altitudes se observó una disminución de los talos ciliados, los que se vuelven más frecuentes con las mayores pendientes. Esto puede estar asociado al tipo de talo de las especies ciliadas de este gradiente (folioasas y fruticulosas) que pueden rehidratarse y perder agua con rapidez, dado que tienen más superficie de contacto con el aire (ej: cilios), a

diferencia de los líquenes crustosos que terminan siendo débiles competidores en estos ambientes (Koch *et al.*, 2013).

Los líquenes que sintetizan metabolitos secundarios del tipo ácido úsnico, ácido salacínico y antraquinonas poseen la capacidad de absorber la radiación ultravioleta, protegiendo al líquen de mutaciones y cambios en su estructura y en general en su funcionamiento desde el punto de vista bioquímico (Fernández *et al.*, 2008). Este rasgo no varió respecto a la altitud y al micrositio, ya que estos estos químicos se encuentran en varios grupos de los líquenes estudiados distribuidos en todo el gradiente. Por ejemplo, líquenes fruticulosos de los géneros *Ramalina*, *Teloschistes* y *Usnea* que, a la vez, fue un rasgo invariable respecto a la altitud.

Los líquenes con metabolitos secundarios para protección microbiológica mostraron una relación positiva con la presencia de plantas vasculares y la pendiente. Esto podría deberse a que los sitios más húmedos, con mayor pendiente, permiten el desarrollo de predadores y parásitos de líquenes, dando como respuesta una mayor presencia de líquenes con protección para éstos (Ahmed *et al.*, 2017; Gill *et al.*, 2022). También se puede relacionar a una situación de competencia por los recursos de espacio-superficie y luz con respecto a las plantas vasculares (Molnár y Farkas, 2010; Ranković *et al.*, 2019).

Con respecto a los líquenes que presentan ambos fotobiontes (cianobacterias y algas verdes), resulta llamativo que en este trabajo fueran frecuentes a lo largo de todo el gradiente altitudinal estudiado, ya que se supone que cada uno de los simbioses fotosintéticos posee distintas necesidades de hidratación.

Por último, la diversidad funcional mostró una relación negativa con la pendiente a partir del índice FDiv aplicado en este estudio. En este índice (0 - 1) los valores altos indican una gran diferenciación de rasgos dentro de una comunidad y los valores bajos indican una menor divergencia (Durán *et al.*, 2019). El índice FDiv para esta comunidad de líquenes saxícolas tuvo un rango de 0,6 - 0,9, por lo que se lo considera medio-alto. Estos valores de diversidad funcional pueden indicar una gran riqueza y divergencia de las estrategias de vida de los líquenes. Esto expresa la gran importancia de la partición de nichos y el bajo papel de la filtración del hábitat (estrés ambiental) en la configuración de la composición de la comunidad. Contrariamente, valores bajos de estos índices pueden ser una expresión de la alta convergencia de las estrategias de vida realizadas por diferentes especies bajo condiciones de estrés ambiental (alta filtración de hábitat y baja división de nichos), lo que

indica que uno o unos pocos tipos funcionales de líquenes prevalecen en una comunidad (Lubek *et al.*, 2021). En el caso de las comunidades de líquenes saxícolas de rocas más planas se sabe que están en condiciones más estresantes, debido a la gran exposición de la luz (Díaz Domínguez *et al.*, 2022). A partir de este trabajo se observó que estos organismos poseen una mayor diversidad de las estrategias disponibles para la supervivencia en los sustratos rocosos de gradientes altitudinales.

Conclusiones

Los rasgos funcionales de las comunidades de líquenes saxícolas en las Sierras Grandes de Córdoba que respondieron a la altitud fueron: la forma de crecimiento crustoso y folioso, estrategias de reproducción sexuales y asexuales y la presencia de cilios.

Los rasgos que respondieron a la variación de pendiente y/u orientación, fueron la forma de crecimiento fruticuloso, la presencia de protección microbiológica y las formas de reproducción asexuales.

La diversidad funcional, medida a través del índice multirasgo FDiv, respondió negativamente a la pendiente del roquedal.

En futuros trabajos que se enfoquen en gradientes altitudinales se pueden incorporar estudios sobre las variaciones funcionales intraespecíficas, así como variaciones de los rasgos funcionales en otros grupos como líquenes epífitos y/o terrestres.

Bibliografía

- Ahmed, E. F., Elkhateeb, W. A., Taie, H. A., Rateb, M. E., Fayad, W. (2017). Biological capacity and chemical composition of secondary metabolites from representatives Japanese lichens. *Journal of Applied Pharmaceutical Science*, 7(1), 098-103.
- Armstrong, R. A., Welch, A. R. (2007). Competition in lichen communities. *Symbiosis*.
- Bässler, C., Cadotte, M. W., Beudert, B., Heibl, C., Blaschke, M., Bradtka, J. H., Langbehn, T., Werth, S., Müller, J. (2015). Contrasting patterns of lichen functional diversity and species richness across an elevation gradient. *Ecography*, 39(7), 689–698. <https://doi.org/10.1111/ecog.01789>.
- Baniya, C. B., Solhoy, T., Gauslaa, Y., Palmer, M. W. (2010). The elevation gradient of lichen species richness in Nepal. *The Lichenologist*, 42(1), 83-96.
- Cardelús, C. L., Colwell, R. K., & Watkins, J. E. (2006). Vascular Epiphyte Distribution Patterns: Explaining the Mid-Elevation Richness Peak. *Journal of Ecology*, 94(1), 144–156. <http://www.jstor.org/stable/3599617>
- Casanoves, F; Pla, L; Di Rienzo, J.A; Díaz, S. (2010). FDiversity: a software package for the integrated analysis of functional diversity. *Methods in Ecology & Evolution* doi: 10.1111/j.2041-210X.2010.00082.x Paper link: <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.2041-210X.2010.00082.x/pdf> Software link: www.fdiversity.nucleodiversus.org
- Casanoves, F., Pla, L., & Di Rienzo, J. A. (2011). Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos. *Serie Técnica. Informe Técnico (CATIE); Número 384*.
- Cingolani, A. (2004). Mapping vegetation in a heterogeneous mountain rangeland using Landsat Data: An alternative method to define and classify land-cover units. *Remote Sensing of Environment*, 92(1), 84–97. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2004.05.008>.
- Cingolani, A. M., Renison, D., Tecco, P. A., Gurvich, D. E.; Cabido, M. (2008). Predicting cover types in a mountain range with long evolutionary grazing history: A GIS approach. *Journal of Biogeography*, 35(3), 538–551. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01807.x>

- Colladon, L; Pazos, I. (2014). Anuario pluviométrico 1992/93–2011/12, Cuenca del Río San Antonio. Sistema del Río Suquia-Provincia de la Provincia de Córdoba. Instituto Nacional del Agua y Centro de Investigaciones de la Región Semiárida (CIRSA), Córdoba.
- Consorcio de Herbarios de Líquenes en América Latina (CHLAL). (2021). <http://lichenportal.org/chlal/index.php>. Fecha de acceso: 22 09 2021.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Diaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Aerts, R. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51, 335-380.
- Costas, S. M., Canton, N., Rodríguez, J. M. (2021). The relative effect of altitude and aspect on saxicolous lichen communities at mountain summits from central-west of Argentina. *Rodriguésia*, vol. 72
- De Bello, F., Lavorel, S., Díaz, S., Harrington, R., Cornelissen, J.H.C., Bardgett, R.D., Leps, J. (2010). Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation*, 19, 2873-2893.
- Di Rienzo, J.A; Casanoves, F; Balzarini, M.G; Gonzalez, L; Tablada, M; Robledo, C.W. InfoStat versión (2011). Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>
- Dufrene, M.; Legendre, P. (1997). Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, 67: 345-366. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(1997\)067\[0345:SAAIST\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(1997)067[0345:SAAIST]2.0.CO;2)
- Durán, S. M., Martin, R. E., Díaz, S., Maitner, B. S., Malhi, Y., Salinas, N., Enquist, B. J. (2019). Informing trait-based ecology by assessing remotely sensed functional diversity across a broad tropical temperature gradient. *Science advances*, 5(12), eaaw8114.
- Ellis, C. J., Coppins, B. J. (2006). Contrasting functional traits maintain lichen epiphyte diversity in response to climate and autogenic succession. *Journal of Biogeography*, 33(9), 1643–1656. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01522.x>
- Ellis, C. J. (2012). Lichen epiphyte diversity: A species, community and trait-based review. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 14(2), 131–152. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2011.10.001>

- Ellis, C. J., Asplund, J., Benesperi, R., Branquinho, C., Di Nuzzo, L., Hurtado, P., Martínez, I., Matos, P., Nascimbene, J., Pinho, P., Prieto, M., Rocha, B., Rodríguez-Arribas, C., Thüs, H., Giordani, P. (2021). Functional traits in lichen ecology: A review of challenge and opportunity. *Microorganisms*, 9(4), 766. <https://doi.org/10.3390/microorganisms9040766>
- Estrabou, C; Adler, MT. (1999). Novedades sobre Parmeliaceae sensu stricto (Ascomycota liquenizados) de la Provincia de Córdoba, República Argentina. *Boletín Sociedad Argentina Botánica*. 34:63-73.
- Fernández, J. A. R., Quintero, A. B., Marcano, V., Rojas, P. A., Vera, D. D., Peña-Contreras, Z., Palacios-Prü, E. (2008). Metabolitos secundarios de líquenes de la zona nival de la Sierra Nevada de Mérida-Venezuela y su papel en la absorción de la radiación ultravioleta. *In: Anales del Jardín Botánico de Madrid* (Vol. 65, No. 1, pp. 59-72). Real Jardín Botánico.
- Gauslaa, Y. (2014). Rain, dew, and humid air as drivers of morphology, function and spatial distribution in epiphytic lichens. – *Lichenologist* 46: 1 – 16.
- Geml, J. (2017). Altitudinal gradients in mycorrhizal symbioses. *Biogeography of Mycorrhizal Symbiosis*, 107–123. https://doi.org/10.1007/978-3-319-56363-3_5
- Gheza, G; Di Nuzzo, L; Vallese, C; Barcella, M.; Benesperi, R.; Giordani, P.; Nascimbene, J.; Assini, S. (2021). Morphological and chemical traits of *Cladonia* respond to multiple environmental factors in acidic dry grasslands. *Microorganisms* 9: 453. <https://doi.org/10.3390/microorganisms9020453>
- Gill, H., Sorensen, J. L., & Collemare, J. (2022). Lichen fungal secondary metabolites: Progress in the genomic era toward ecological roles in the interaction. *Plant Relationships*, 185–208. https://doi.org/10.1007/978-3-031-16503-0_7
- Giordani, P; Brunialti, G; Bacaro, G; Nascimbene, J. (2012). Functional traits of epiphytic lichens as potential indicators of environmental conditions in forest ecosystems. *Ecological indicators* 18: 413-420.
- Hinds, J. W., Fryday, A. M; Dibble, A. C. (2009). Lichens and bryophytes of the Alpine and subalpine zones on Katahdin, Maine, II: Lichens. *The Bryologist*, 112(4), 673–703. <https://doi.org/10.1639/0007-2745-112.4.673>
- Koch, N. M., de Azevedo Martins, S. M., Lucheta, F., Müller, S. C. (2013). Functional diversity and traits assembly patterns of lichens as indicators of successional stages in a tropical rainforest. *Ecological indicators*, 34, 22-30.

- Koch, N. M; Matos, P.; Branquinho, C; Pinho, P; Lucheta, F; Martins, S. M. de A; Vargas, V. M. F. (2019). Selecting lichen functional traits as ecological indicators of the effects of urban environment. *Science of the Total Environment* 654: 705-713. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.11.107>
- Lavorel, S., Grigulis, K., Lamarque, P., Colace, M.-P., Garden, D., Girel, J., Pellet, G., Douzet, R. (2010). Using plant functional traits to understand the landscape distribution of multiple ecosystem services. *Journal of Ecology*, 99(1), 135–147. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01753.x>
- Lindsay, D. C. (1977). Lichens of cold deserts. – *In*: Seaward, M. R. D. (ed.), *Lichen ecology*. Academic Press, pp. 183 – 209.
- Lubek, A., Kukwa, M., Jaroszewicz, B., Czortek, P. (2021). Shifts in lichen species and functional diversity in a primeval forest ecosystem as a response to environmental changes. *Forests*, 12(6), 686. <https://doi.org/10.3390/f12060686>
- Marcora, P., Hensen, I., Renison, D., Seltmann, P., Wesche, K. (2008). The performance of *Polylepis Australis* trees along their entire altitudinal range: Implications of climate change for their conservation. *Diversity and Distributions*, 14(4), 630–636. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2007.00455.x>
- Mason, N. W. H., MacGillivray, K., Steel, J. B., Wilson, J. B. (2003). An index of functional diversity. *Journal of Vegetation Science*, 14(4), 571–578. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02184.x>
- Mason, N. W., Mouillot, D., Lee, W. G; Wilson, J. B. (2005). Functional richness, functional evenness and functional divergence: The primary components of functional diversity. *Oikos*, 111(1), 112–118. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13886.x>
- Matos, P; Pinho, P; Aragón, G; Martínez, I; Nunes, A; Soares, A. M. V. M; Branquinho, C. (2015). Lichen traits responding to aridity. *Journal of Ecology*, 103(2), 451–458. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12364>
- McCain, C. M; Grytnes, J. A. (2010). Elevational gradients in species richness. *ELS*. <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0022548>
- McCune, B; Mefford, M.J. (2011). *Multivariate Analysis of Ecological Data*. Version 6. MjM Software, Gleneden Beach, USA. URL: <https://www.pcord.com>.
- McCune, B; Grace, J.B; Urban, D.L. (2002). *Analysis of Ecological Communities*. MjM Software Design, Gleneden Beach, USA.

- Molnár, K; Farkas, E. (2010). Current results on biological activities of lichen secondary metabolites: A review. *Zeitschrift Für Naturforschung C*, 65(3-4), 157–173. <https://doi.org/10.1515/znc-2010-3-401>.
- Naranjo Orrico, D. J. (2019). Taxonomía y diversidad de líquenes en los sitios GLORIA del volcán Antisana, Ecuador (Tesis de licenciatura en Biología, PUCE-Quito).
- Nascimbene, J.; Marini, L. (2015). Epiphytic lichen diversity along elevational gradients: Biological traits reveal a complex response to water and energy. *Journal of Biogeography*, 42(7), 1222–1232. <https://doi.org/10.1111/jbi.12493>
- Nascimbene, J; Mayrhofer, H; Dainese, M; Bilovitz, P.O. (2017). Assembly patterns of soil-dwelling lichens after glacier retreat in the European Alps. *Journal of Biogeography*. Doi: 10.1111/jbi.12970.
- Nelson, P. R., McCune, B., Swanson, D. K. (2015). Lichen traits and species as indicators of vegetation and environment. *The Bryologist*, 118(3), 252. <https://doi.org/10.1639/0007-2745-118.3.252>
- Paine, C. E., Amissah, L., Auge, H., Baraloto, C., Baruffol, M., Bourland, N., Bruelheide, H., Daïnou, K., de Gouvenain, R. C., Doucet, J.-L., Doust, S., Fine, P. V., Fortunel, C., Haase, J., Holl, K. D., Jactel, H., Li, X., Kitajima, K., Koricheva, J., ... Hector, A. (2015). Globally, functional traits are weak predictors of juvenile tree growth, and we do not know why. *Journal of Ecology*, 103(4), 978–989. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12401>.
- Paz-Bermúdez, G; Calvino-Cancela, M; López de Silanes, M. E; Prieto, B. (2021). Lichen saxicolous communities on granite churches in Galicia (NW Spain) as affected by the conditions of north and south orientations. *The Bryologist* 124(3): 414-428. <https://doi.org/10.1639/0007-2745-124.3.414>
- Pentecost, A. L. L. A. N. (1981). Some observations on the size and shape of lichen ascospores in relation to ecology and taxonomy. *New Phytologist*, 89(4), 667–678. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1981.tb02345.x>.
- Pérez-Quintero, Á. L; Watteijne Cerón, B. (2009). Estructura de una comunidad de líquenes y morfología del género *Sticta* (Stictaceae) en un gradiente altitudinal. *Acta Biol. Colomb.*14(3): 159-172.
- Poca, M; Cingolani, AM; Gurvich, D. E; Saur Palmieri, V; Bertone, G. (2018). Water storage dynamics across different types of vegetated patches in

- rocky highlands of central Argentina. *Ecohydrology*; 11: e1981. <https://doi.org/10.1002/eco.1981>
- Rajakaruna, N., Knudsen, K., Fryday, A., O'dell, R., Pope, N., Olday, F., Woolhouse, S. (2012). Investigation of the importance of rock chemistry for saxicolous lichen communities of the New Idria serpentinite mass, San Benito County, California, USA. *The Lichenologist*, 44(5), 695-714. doi:10.1017/S0024282912000205
 - Ranković, B.; Kosanić, M. (2019). Lichens as a potential source of bioactive secondary metabolites. *Lichen Secondary Metabolites*, 1–29. https://doi.org/10.1007/978-3-030-16814-8_1
 - Rodríguez, J M; Estrabou, C; García, C; Farías, M G. (2011). High linear growth rate of the pendulous lichen *Usnea angulata* Ach. in Sierra Chaco Forest of central Argentina; Verlag Ferdinand Berger Sohne Gesellschaft Mbh; *Sydowia* 63(1): 105-112.
 - Rodríguez, J. M; Renison, D; Filippini, E; Estrabou, C. (2017). Small shifts in microsite occupation could mitigate climate change consequences for mountain top endemics: a test analyzing saxicolous lichen distribution patterns. *Biodiversity and Conservation* 26(5): 1199–1215. <https://doi.org/10.1007/s10531-017-1293-0>
 - Rodríguez, J. M., Diaz Dominguez, R., Mayrhofer, H., Passo, A., Renison, D. (2020). High lichen species richness in *Polylepis australis* forest: New Records from South America and Argentina. *Plant and Fungal Systematics*, 65(2), 386–402. <https://doi.org/10.35535/pfsyst-2020-0027>
 - Rogers, R. W. (1990). Ecological strategies of Lichens. *The Lichenologist*, 22(2), 149–162. <https://doi.org/10.1017/s002428299000010x>
 - Severns, P. M; Sykes, E. M. (2020). Indicator species analysis: A useful tool for plant disease studies. *Phytopathology*, 110(12), 1860–1862. <https://doi.org/10.1094/phyto-12-19-0462-le>
 - Smith, R. I. L. (1984). Terrestrial plant biology of the sub-Antarctic and Antarctic. – In: Laws, R. M. (ed.), *Antarctic ecology*. Academic Press, pp. 61 – 162.
 - Soto-Medina, E., Lücking, R., Silverstone-Sopkin, P. A; Torres, A. M. (2019). Changes in functional and taxonomic diversity and composition of corticolous lichens in an altitudinal gradient in Colombia. *Cryptogamie, Mycologie*, 40(6), 97. <https://doi.org/10.5252/cryptogamie-mycologie2019v40a6>

- Sylvester, S. P., Sylvester, M. D. P. V., Kessler, M. (2014). Inaccessible ledges as refuges for the natural vegetation of the high Andes. *Journal of Vegetation Science*, 25(5), 1225-1234. <https://doi.org/10.1111/jvs.12176>
- Thakur, D; Chawla, A. (2019). Functional diversity along elevational gradients in the high-altitude vegetation of the Western Himalaya. *Biodiversity and Conservation*, 28(8-9), 1977–1996. <https://doi.org/10.1007/s10531-019-01728-5>
- Villacampa, J., Whitworth, A., Allen, L., Malo, J. E. (2019). Altitudinal differences in alpha, beta and functional diversity of an amphibian community in a biodiversity hotspot. *Neotropical Biodiversity*, 5(1), 60-68.
- Villéger, S., Mason, N. W; Mouillot, D. (2008). New Multidimensional Functional Diversity Indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89(8), 2290–2301. <https://doi.org/10.1890/07-1206.1>

Anexos

Tabla de valores de índice FDiv:

FDiv	Puntos	Altura [m]
0,64	Ch 17	922
0,76	Ch 18	934
0,92	Ch 19B	938
0,63	Ch 19A	938
0,96	Ch 7B	1366
0,84	Ch 7A	1366
0,81	Ch 6B	1367
0,86	Ch 6A	1367
0,88	Ch 16	1369
0,95	Ch 5A	1376
0,98	Ch 5B	1376
0,91	Ch 5C	1376
0,64	Ch 24	1473
0,88	Ch 14C	1548
0,71	Ch 14B	1548
0,74	Ch 14A	1548
0,94	Ch 15A	1552
0,80	Ch 15B	1552
0,88	Ch 13A	1554
0,89	Ch 13B	1554
0,75	Ch 22B	1584
0,93	Ch 22A	1584
0,91	Ch 23	1620
0,84	Ch 25	1640
0,83	Ch 2	1899
0,89	Ch 47	1920
0,66	Ch 31	1944
0,66	Ch 45	1995
0,81	Ch 46	1998
0,86	Ch 44	2072
0,88	Ch 43	2086
0,84	Ch 21	2120
0,80	Ch 11	2170
0,86	Ch 10	2221
0,80	Ch 4	2239
0,86	Ch 3	2259
0,88	Ch12	2264
0,74	Ch 27B	2332
0,72	Ch 27A	2332
0,97	Ch 26B	2353
0,89	Ch 26A	2353
0,92	Ch 30B	2448
0,97	Ch 30C	2448
0,95	Ch 30A	2448
0,73	Ch 42	2492
0,90	Ch 41	2538
0,95	Ch 40	2551
0,89	Ch 20B	2595
0,87	Ch 20C	2595
0,74	Ch 20A	2595
0,89	Ch 29B	2653
0,79	Ch 29A	2653
0,90	Ch 28B	2679
0,83	Ch 28A	2679

Lista de especies de líquenes saxícolas estudiadas:

A chry	Acarospora cf. chrysops
A alt	Acarospora altoandina
A bol	Acarospora boliviana
A lor	Acarospora lorentzii
A sp 1	Acarospora sp. 1 (amarilla)
A sp 2	Acarospora sp. 2 (marrón)
B sp 3	Buellia aethalea
B sp 4	Buellia aff. dispersa
B sp 1	Buellia dispersa
B sp 2	Buellia halonia
B sp 5	Buellia venusta
C ama	Caloplaca "amarilla"
C roj	Caloplaca "roja"
C nar	Caloplaca cinnabarina
C isi	Caloplaca littorea
C sax	Caloplaca saxicola
C sp	Caloplaca sp.
Can v	Candelariella vitellina
Cat	Catinaria sp.
Clad	Cladonia fimbriata
Dyct	Dictyonema(Cora?) pavonia
Dim	Dimelaena oreina
D bis	Diploschistes bisporus
D scr	Diploschistes scruposus
F cap	Flavoparmelia caperata
F hay	Flavoparmelia haysomii
F pap	Flavoparmelia papillosa
H jap	Heterodermia japonica
H leu	Heterodermia leucomela
H squ	Heterodermia squamulosa
Hyp l	Hypotrachyna leiophylla
Hyp r	Hypotrachyna revoluta

L sp 2	Lecanora aff. Dispersa
L verd	Lecanora cf. farinacea
L pol	Lecanora polytropa
L sp 3	Lecanora rupicola
L sp 1	Lecanora sp. 1
Leci	Lecidea sp.
Schae	Lecidea sp. 2
Lepr	Lepraria sp.
Lept	Leptogium cyanescens
M verr	Megaspora verrucosa
Neo i	Neofuscelia imitatrix
Norm	Normandina pulchella
O par	Ochrolechia parella
Pann	Pannaria canoplea
Para r	Paraparmelia rupicola
P chin	Parmotrema chinense
P crin	Parmotrema crinitum
P pilo	Parmotrema pilosum
P reti	Parmotrema reticulatum
P tan	Parmotrema tandilensis
P sp 1	Pertusaria sp. 1
P sp 2	Pertusaria amaroides (sorediada)
Phae	Physciella chloantha
Phy	Physcia tribacia
Cand	Placomaronea candelarioides
Leca	Protoparmelia badia
Psilo	Psiloparmelia distincta
P colo	Punctelia colombiana
P hyp	Punctelia hypoleucites
P mic	Punctelia microsticta
P perr	Punctelia perreticulata
P pun	Punctelia punctilla

P sem	<i>Punctelia semansiana</i>
P stic	<i>Punctelia stictica</i>
P sub	<i>Punctelia subpraesignis</i>
R dec	<i>Ramalina</i> cf. <i>decipiens</i>
R pil	<i>Ramalina</i> cf. <i>pilulifera</i>
R cum	<i>Rhizocarpon</i> cf. <i>cumulatum</i>
R ino	<i>Rhizocarpon</i> cf. <i>inorense</i>
R geo	<i>Rhizocarpon geographicum</i>
Rino	<i>Rinodina oxydata</i>
S reg	<i>Sarcogyne regularis</i>
Stere	<i>Stereocaulon ramulosum</i>
T nod	<i>Teloschites nodulifer</i>
L neg	<i>Tephromela atra</i>
Umb II	<i>Umbilicaria africana</i>
Umb p	<i>Umbilicaria polyrrhiza</i>
U amb	<i>Usnea amblyoclada</i>
U col	<i>Usnea columbiana</i>
U cor	<i>Usnea cornuta</i>
U dur	<i>Usnea durietzii</i>
U hie	<i>Usnea hieronymi</i>
U kro	<i>Usnea krogiana</i>
U lut	<i>Usnea lutii</i>
U sax	<i>Usnea saxidilatata</i>
X cor	<i>Xanthoparmelia cordillerana</i>
X coto	<i>Xanthoparmelia cotopaxiensis</i>
X far	<i>Xanthoparmelia farinosa</i>
X hypo	<i>Xanthoparmelia hypopsila</i>
X micro	<i>Xanthoparmelia microspora</i>
X mou	<i>Xanthoparmelia mougeotii</i>
X pli	<i>Xanthoparmelia plittii</i>
X punc	<i>Xanthoparmelia punctulata</i>
X sub	<i>Xanthoparmelia submougeotii</i>

X subt	Xanthoparmelia subtinctoria	
X tar	Xanthoparmelia taractica	
X wri	Xanthoparmelia wrightiana	