

**EFFECTO DE FACTORES MICROAMBIENTALES SOBRE LAS
COMUNIDADES DE HONGOS LIQUENIZADOS CORTÍCOLAS DE DOS
ÁREAS DE LA ZONA AMORTIGUADORA, SECTOR NOROCCIDENTAL DEL
PARQUE NACIONAL NATURAL COMPLEJO VOLCÁNICO DOÑA JUANA
CASCABEL, VEREDA LA PALMA, MUNICIPIO LA CRUZ, NARIÑO**

JAEL CLAROS TULCÁN

**UNIVERSIDAD DEL CAUCA
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES, EXACTAS Y DE LA EDUCACIÓN
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA
POPAYÁN
2017**

**EFFECTO DE FACTORES MICROAMBIENTALES SOBRE LAS
COMUNIDADES DE HONGOS LIQUENIZADOS CORTÍCOLAS DE DOS
ÁREAS DE LA ZONA AMORTIGUADORA, SECTOR NOROCCIDENTAL DEL
PARQUE NACIONAL NATURAL COMPLEJO VOLCÁNICO DOÑA JUANA
CASCABEL, VEREDA LA PALMA, MUNICIPIO LA CRUZ, NARIÑO**

JAEL CLAROS TULCÁN

**Trabajo de grado presentado como requisito para optar al título de
Bióloga**

Director

GIOVANNI VARONA, Esp.

Departamento de Biología, Universidad del Cauca

UNIVERSIDAD DEL CAUCA

FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES, EXACTAS Y DE LA EDUCACIÓN

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA

POPAYÁN

2017

Nota de aceptación



Robert Lücking, Ph.D.

Research Associate, Integrative Research Center
Science & Education, The Field Museum
Jurado



María del Pilar Rivas Pava, Ms.C.

Universidad del Cauca
Jurado



Giovanni Varona, Esp.

Universidad del Cauca
Director

Popayán, 7 de febrero de 2017.

AGRADECIMIENTOS

Debo agradecer a un montón de personajes por sus diferentes contribuciones, ya sea por su aporte definitivo en la realización final de este trabajo, o por hacer parte de mi proceso académico o siendo algunos merecedores de medalla olímpica al aguante que han tenido conmigo. Empiezo esta difícil tarea con el mayor cariño...

Agradezco a esa energía maravillosa a la que llamo Dios por todo lo dado y permitido, solo él sabrá el porque de mi tardanza en este trabajo, familia pregúntenle a él.

Mi gratitud infinita a dos mujeres que inspiran mi vida y a quienes debo todo, a mi mami Rosa y más que mi hermana Cris. A mis hermanos Jair y memo por su apoyo incondicional, y a Miguel Toledo por estar allí siempre, a pesar de la distancia.

Agradezco al Doctor Robert Lücking por su rigurosa y acertada evaluación de este documento, porque más que correcciones fueron valiosas enseñanzas.

Quiero agradecer a la profesora María del Pilar Rivas por evaluar el documento y por permitirme hacer parte del Grupo de Estudios en Manejo de Vida Silvestre y Conservación (GEMAVIC), en el cual junto al doctor Jimmy Guerrero me brindaron un verdadero proceso de formación investigativa, con bases sólidas y grandes herramientas para un camino complejo, realmente me siento afortunada de que hayan sido mentores en este, muchas gracias.

A Giovanni Varona por acompañarme en este tortuoso trabajo, por su apoyo constante y por escuchar cada una de mis historias.

Gracias a la Universidad del Cauca por los espacios para la realización de este trabajo, entre ellos a Bernardo Ramírez director del Herbario de la Universidad del Cauca (CAUP); a Jhon Meléndez del laboratorio de Biología. Agradezco

especialmente a Patricia Mosquera directora de la Unidad de Microscopía electrónica por el espacio y todos los cafecitos.

Quiero agradecer al doctor Jimmy Guerrero por sus enseñanzas, sus asesorías, por mostrarme la relevancia de dar cada paso dentro de una investigación con ética, por su apoyo constante, su amistad, Profe muchas gracias.

Al doctor Jorge Ramírez por su disposición a responder mis preguntas y por sus valiosas sugerencias.

A Edier Soto por el acompañamiento en la salida de campo, diseño de muestreo, y ayuda en la determinación taxonómica de los ejemplares.

Agradezco la presta colaboración en la revisión de la determinación taxonómica de algunos géneros, a la Doctora Bibiana Moncada con *Sticta*, al muy expresivo Biólogo David Díaz con las “terribles” *Heterodermias* e *Hypotrachynas*, y al Doctor Robert Lücking con muchos.

Aclarando que las palabras escritas aquí no son suficientes, agradezco a Felipe Liévano por su colaboración total en el desarrollo del análisis estadístico, sin su ayuda no hubiese conocido un programa tan maravilloso como R, por enseñarme estadística y repetirme un montón para que se me quedara “algo”, por acolitarme y así cacharrearle juntos a todo lo que quería realizar. Feli sin tu amistad y apoyo incondicional no hubiese sacado esto nunca, gracias. Y si, somos [[diferentes [[, y no voy a olvidar aquella vez en que vimos un lobo, pero “... before they make us run”, sencillamente te voy a extrañar siempre, como un #@*!&%#!

También agradezco al Doctor Germán Gómez, no olvidare que fue el primero en apoyarme con la idea “loca” de trabajar con hongos liquenizados, en “regalarme” material para comenzar, aunque quizás no debió hacerlo me hubiese ahorrado mucho sufrimiento... jm, muchas gracias.

A la alcaldía de La Cruz, Nariño 2012-2015, gracias a su interés y compromiso con el desarrollo de programas ambientales, lo cual permitió el financiamiento

para llevar a cabo esta investigación, de igual forma al PNN Complejo Volcánico Doña Juana Cascabel por su disposición, por brindarnos hospedaje en su bellísima cabaña y facilitar información.

Quiero agradecer a Miyer Cerón por su apoyo en la salida de campo, y a su familia Cerón-Muñoz por su increíble hospitalidad en La Cruz, por brindarnos alimentación y hospedaje antes y después de todo, muchas, muchas gracias.

También agradezco a Dayana Galindez por su amistad y apoyo constante, por su acompañamiento en Cali, y a su bella familia Galindez-Cerón por recibirme.

Debo agradecer nuevamente a dos verdaderos personajes a Felipe Liévano y Miyer Cerón, de forma conjunta, ya que ambos han compartido la misma desdicha... por ser tan valientes y soportarme durante tantos años, sé perfectamente que no ha sido fácil, realmente les agradezco el haberme brindado tanto, sólo la vida podrá devolverles tan grande regalo. Trabajar con ustedes es de las mejores oportunidades que he podido tener en la Universidad, nos han quedado muchas anécdotas. En fin, son demasiadas sucesos para traer a colación, los he odiado, de verdad, pero también los he querido con toda el alma... gracias.

Gracias a mis compañeros por todas sus "bobadas", a Dilberney, Julián, Yurany, Mario, Lina, William, Gustavo, Ginna, Martha, Catherine, Adriana y hasta a Karol. Agradezco también a Jorge Becoche por todo, especialmente por apoyarme en un momento un tanto difícil, accidentes raros que pasan en las salidas de campo.

Aprovecho la oportunidad para agradecer a Daniel Ramos y Marlon Ordoñez, de los payaneses agradables y que por fortuna conocí, por recibirme en la ciudad, incluso por intentar ayudarme en la academia con algunos problemillas, un saludo.

CONTENIDO

RESUMEN.....	11
INTRODUCCIÓN.....	12
1. ANTECEDENTES.....	14
1.1 ECOLOGÍA DE LÍQUENES EN COLOMBIA.....	15
2. JUSTIFICACIÓN.....	18
3. MARCO TEÓRICO.....	20
4. OBJETIVOS.....	23
4.1 GENERAL.....	23
4.2 ESPECÍFICOS.....	23
5. MATERIALES Y MÉTODOS.....	24
5.1 ÁREA DE ESTUDIO.....	24
5.1.1 Clima.....	25
5.1.2 Geología.....	25
5.1.3 Unidad de muestra.....	26
5.2 MUESTREO.....	32
5.3 TRATAMIENTO TAXONÓMICO.....	33
5.3.1 Hongos liquenizados cortícolas.....	33
5.3.2 Forófitos.....	34
5.4 TRATAMIENTO DE DATOS.....	34
6. RESULTADOS.....	38
6.1 COMPOSICIÓN DE ESPECIES DE HONGOS LIQUENIZADOS CORTÍCOLAS.....	38
6.1.1 Composición de especies de Forófitos.....	48
6.2 COMPARACIÓN DIVERSIDAD DE LÍQUENES CORTÍCOLAS.....	48
6.3 EVALUACIÓN DE LOS FACTORES MICROCLIMÁTICOS Y ESTRUCTURALES DE LA VEGETACIÓN – PCA.....	50
6.4 INFLUENCIA DE LOS FACTORES MICROCLIMÁTICOS Y ESTRUCTURALES DE LA VEGETACIÓN SOBRE LA DIVERSIDAD ALFA.....	51
6.5 ESCALAMIENTO NO MÉTRICO MULTIDIMENSIONAL (NMDS).....	51
6.6 PROCEDIMIENTO DE PERMUTACIÓN DE MÚLTIPLE RESPUESTA (MRPP).....	56

6.7 ANÁLISIS DE ESPECIES INDICADORAS DE LÍQUENES CORTÍCOLAS	57
7. DISCUSIÓN	60
Especies de hongos liquenizados cortícolas	60
Diversidad y composición de líquenes cortícolas – Influencia de los factores microclimáticos y estructurales de la vegetación.	62
CONCLUSIONES.....	66
LITERATURA CITADA	67
ANEXOS	78

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Especies de hongos liquenizados cortícolas encontrados en la zona amortiguadora, sector noroccidental del Parque Nacional Natural Complejo Volcánico Doña Juana Cascabel.....	38
Tabla 2. Valores esperados de la riqueza de especies por zona.....	44
Tabla 3. Procedimiento de permutación de múltiple respuesta (MRPP).....	56
Tabla 4. Especies indicadoras de hongos liquenizados asociadas solo a los claros y a la combinación entre ellos, encontradas en el análisis de especies indicadoras relacionando las cuatro zonas muestreadas.....	58
Tabla 5. Especies indicadoras de hongos liquenizados asociadas solo a selvas y solo a claros encontradas en el análisis de especies indicadoras.....	59

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Área de estudio, zona amortiguadora sector noroccidental del Parque Nacional Natural Complejo Volcánico Doña Juana Cascabel.	24
Figura 2. Unidad de muestra correspondiente a la selva 1 (S1).	28
Figura 3. Unidad de muestra correspondiente a la selva 2 (S2).	29
Figura 4. Unidad de muestra correspondiente al claro 1 (C1).	30
Figura 5. Unidad de muestra correspondiente al claro 2 (C2).	31
Figura 6. Puntos de muestreo establecidos dentro de cada unidad de vegetación.	33
Figura 7. Curva de acumulación de especies por zona.	45
Figura 8. Familias con mayor número de géneros por unidad de muestra.	46
Figura 9. Familias con mayor número de especies por unidad de muestra.	46
Figura 10. Géneros con mayor número de especies por selva.	47
Figura 11. Géneros con mayor número de especies por claro.	47
Figura 12. Comparación de la riqueza de especies, diversidad alfa (H'), y beta entre zonas.	49
Figura 13. Análisis de componentes principales (PCA) de las variables microclimáticas y parámetros estructurales de la vegetación.	50
Figura 14. Ordenación de los forófitos de acuerdo a la composición de especies encontrada en el escalamiento no métrico multidimensional (NMDS), e inserción de las variables.	53
Figura 15. Ajuste a superficie de tendencia de la variable DAP (cm) sobre la ordenación de los forófitos en el NMDS.	54
Figura 16. Ajuste a superficie de tendencia de la variable temperatura ($^{\circ}\text{C}$) sobre la ordenación de los forófitos en el NMDS.	55

RESUMEN

La zona amortiguadora, sector noroccidental, es un área estratégica del Parque Nacional Natural Complejo Volcánico Doña Juana Cascabel en la cual se determinó la composición de la comunidad de líquenes cortícolas, se analizaron sus relaciones espaciales y microambientales, y se evaluaron los cambios en la composición de la comunidad en dos unidades de vegetación secundaria andina, con diferentes estados de sucesión (selvas). También, fueron evaluados dos puntos de muestreo adicionales en unidades de vegetación identificadas como claros. Se encontraron especies características tanto de la vegetación conservada como alterada de acuerdo al estado de sucesión establecido entre las unidades de muestra. La diversidad de líquenes presentó altos valores de heterogeneidad en las selvas, mientras que en los claros estuvo afectada por un proceso de homogeneización. Los parámetros de diversidad se vieron influenciados principalmente por la zona, más que por el microclima. Por lo tanto, la diversidad fue significativamente diferente según los dos estratos que presentó la vegetación en las unidades de muestra. Evidenciando también que los patrones de diversidad varían por el tipo de alteración de la cobertura vegetal, más que por el tiempo transcurrido después del proceso de alteración. La composición de especies de líquenes fue marcadamente diferente entre las unidades de muestra, mostrando que la composición de especies es más sensible a los cambios de alteración de la vegetación. Por consiguiente la protección de la vegetación es relevante para el establecimiento de los líquenes, y la composición de especies de estos organismos permite evaluar de forma más adecuada la alteración en la vegetación.

INTRODUCCIÓN

Se denomina líquen a la relación simbiótica establecida entre al menos un hongo y al menos un fotobionte, generalmente un alga verde o una cianobacteria (Nash, 2008). Los líquenes son organismos que cumplen con importantes funciones ecológicas, una de ellas en la sucesión vegetal, pues muchas especies pueden crecer en lugares desprovistos de vegetación en los cuales su desarrollo constituye un sustrato útil para la colonización posterior de la flora (Easton, 1996; Syers y Iskandar, 1973). De igual forma tienen un efecto significativo en el ciclo de nutrientes y la regulación hídrica (Benítez *et al.*, 2012). Además, muchos líquenes son sensibles a las alteraciones dentro de los bosques y a la contaminación atmosférica lo cual ha permitido su amplia utilización como bioindicadores (Aragón *et al.*, 2010; Benítez *et al.*, 2012; Díaz *et al.*, 2014; Lücking, 1997; McCune, 2000).

Los líquenes absorben nutrientes y otras sustancias de la atmósfera; por lo tanto, sus talos quedan en estrecha relación con el medio (McCune, 2000; Selva, 1996) y el efecto de factores microclimáticos como la humedad relativa, la luz y la temperatura son determinantes en el crecimiento, composición y diversidad de estos organismos (Cáceres *et al.*, 2007; Gauslaa y Solhaug, 2004; Holz, 2003; Soto *et al.*, 2012).

Colombia es uno de los países con mayor riqueza de hongos liquenizados y cuenta con un registro hasta el momento de 1674 especies (Sipman y Aguirre-C, 2016). Sin embargo el número total se estima entre 3000 y 4000 especies (Lücking *et al.*, 2009; Sipman *et al.*, 2008). Esta riqueza se ha registrado principalmente sobre el sistema de las cordilleras o la región natural Andina del país, y en mayor proporción sobre las formaciones vegetales correspondientes a selva andina, donde las especies de hongos liquenizados distribuidas sobre esta franja tienen mayor preferencia por el sustrato cortícola (Aguirre-C, 2008a).

La zona amortiguadora ubicada sobre el sector noroccidental del Parque Nacional Natural Complejo Volcánico Doña Juana Cascabel, se establece con el fin de atenuar las alteraciones antrópicas y de esta manera impedir sus posibles efectos en los procesos ecológicos del parque (Ministerio del Medio Ambiente, 1977b), así como también favorece la conectividad y funcionalidad de este. Cuenta con parámetros geológicos y fisiográficos (Corponariño-Conif, 2009; UAESPNN, 2008) que ofrecen variabilidad de hábitats para el establecimiento de organismos como los líquenes (Lücking *et al.*, 2009; Rangel-Ch., 2005/2006; Sipman, 1996). Por consiguiente, la zona amortiguadora se convierte en un área estratégica para evaluar el efecto de factores microambientales como la luz, humedad y temperatura sobre la composición y estructura de la comunidad de hongos liquenizados cortícolas de dos unidades de vegetación de selva andina con diferente estado de sucesión, permitiendo establecer comparaciones entre sus comunidades.

1. ANTECEDENTES

Los primeros registros de líquenes que se tienen para Colombia son de la colección hecha en 1801 por Alexander von Humboldt (Sipman *et al.*, 2008), y registros realizados entre 1783 y 1816 durante la Real Expedición Botánica del Nuevo Reino de Granada, la cual fue dirigida por José Celestino Mutis (Aguirre-C *et al.*, 1985). Solo hasta 1863, Nylander (1863a, 1863b) publicó el primer listado de 349 especies de líquenes para Colombia.

En los últimos años se han realizado varios aportes al listado de la riqueza de especies de hongos liquenizados para el país (Aguirre-C y Rangel-Ch., 2008; Sipman *et al.*, 2008; Sipman, 1996), donde el registro actual es de 1674 especies, distribuidas en 274 géneros y 74 familias, de las cuales 166 especies son consideradas endémicas, cerca del 9% del registro total (Sipman y Aguirre-C, 2016). Estos valores posicionan al país como uno de los más ricos en este grupo y confirman su importante ubicación sobre los Andes tropicales, denominados como centros de diversidad para líquenes en el mundo (Sipman, 2002). Sin embargo, estos datos solo representan alrededor del 50% del número total de especies esperadas para Colombia (Lücking *et al.*, 2009; Sipman *et al.*, 2008).

Las contribuciones al conocimiento de los hongos liquenizados en el país siguen desarrollándose, encontrando nuevas especies (Moncada *et al.*, 2015; Moncada *et al.*, 2013; Soto, 2016; Suárez y Lücking, 2013; Vargas *et al.*, 2014), nuevos registros (Aguirre-C y Avendaño-T, 2008; Aguirre-C y Sipman, 2008; Aguirre-C, 2008a, 2008c; Coca y Sanín, 2010; Herrera *et al.*, 2015; Lücking *et al.*, 2014; Moncada y Forero, 2006; Peláez *et al.* 2014; Pinzón y Linares, 2006, 2001; Rincón-Espitia *et al.*, 2011; Rincón-Espitia y Lücking, 2011; Sipman, 2005; Soto y Bolaños, 2010; Soto *et al.*, 2012b), y hasta asociaciones de fotosimbiodemes desconocidas para el neotrópico (Moncada *et al.*, 2013), y aportes a cada uno de los grupos que crecen sobre diferentes sustratos, como los líquenes folícolos (Mateus *et al.*, 2012; Mateus *et al.*, 2011). Esto evidencia

que el estudio de estos organismos en Colombia dista de completarse y confirma que el total de la riqueza conocida hasta ahora es insuficiente.

1.1 ECOLOGÍA DE LÍQUENES EN COLOMBIA

Una de las primeras investigaciones ecológicas de líquenes en el país fue realizada por Nowak y Winkler (1975) en la región de Chocó, donde evaluaron la dependencia de las especies por el sustrato (hojas), encontrando valores de preferencia por helechos y dicotiledóneas.

Los estudios sobre la variación de las comunidades de líquenes en cuanto al gradiente altitudinal han sido realizados en los Andes colombianos por Kessler (2000), Sipman (1989) y Wolf (1993) sobre la cordillera Central, y por Pérez-Quintero y Watteijne (2009) sobre la cordillera Oriental. En los cuales la altitud fue un factor ecológico con un efecto significativo sobre la diversidad y composición de estos organismos, donde el número de especies fue mayor a medida que incrementó la altitud. Sin embargo, Pérez-Quintero y Watteijne (2009) registraron un patrón inverso.

En cuanto a la utilización de líquenes para evaluar los niveles de contaminación atmosférica en áreas urbanas, Simijaca *et al.* (2012) establecieron un mapa de isocontaminación en instalaciones universitarias en Tunja. De igual forma, Rubiano y Chaparro (2006) elaboraron un mapa de isocontaminación para el campus de la Universidad Nacional de Colombia. En ambos estudios el efecto protector de árboles o edificaciones contiguas fue importante para contrarrestar los niveles de contaminación. Rubiano (1987, 1989) ha desarrollado diferentes investigaciones utilizando líquenes como bioindicadores de isocontaminación en Cali y Medellín, y Cundinamarca respectivamente. Además, se encuentra el estudio de calidad de aire realizado por Mena (2012) en la ciudad de Quibdó. También, en una zona de páramo sector del Parque Nacional Natural Puracé, Díaz *et al.* (2016) evaluaron el efecto espacial de una fuente natural de

contaminación de azufre sobre los líquenes cortícolas, encontrando que la cercanía a la fuente restringe la distribución espacial de las especies e incide sobre su riqueza y diversidad. Además los depósitos atmosféricos de azufre acidifican las cortezas, condición de sustrato que afectó fuertemente la cobertura de los líquenes.

Respecto al estudio de líquenes de acuerdo al estado de conservación de los bosques en Colombia, Ramírez (2009) evaluó la composición y estructura de las comunidades de líquenes en dos bosques andinos con diferentes historias de uso en una Reserva Biológica, concluyendo que la diversidad de líquenes se ve afectada por los patrones de alteración.

Ardila *et al.* (2015) compararon la riqueza y estructura de la comunidad de especies lirladas de la familia Graphidaceae entre una plantación monoespecífica de *Eucalyptus globolus* y un bosque nativo dominado por *Quercus humboldtii* en la franja subandina, encontrando reducción de la diversidad y homogeneización en la comunidad de líquenes correspondiente a la plantación.

van Leerdam *et al.* (1990) describieron los patrones de distribución de las formas de crecimiento de epífitas vasculares y no vasculares en el dosel de un bosque alto andino. Las epífitas se establecieron en dos grupos sobre el gradiente longitudinal de las ramas, dosel interno y externo. Los líquenes de talos foliosos y fruticosos se distribuyen sobre el dosel externo. El gradiente longitudinal puede verse afectado por el microclima, disponibilidad de agua y nutrientes característicos de las ramas, y factores históricos.

Moncada *et al.* (2014) realizaron el primer análisis ecogeográfico para el género *Sticta* en Colombia, encontrando que las especies de *Sticta* tienen patrones de distribución marcados de acuerdo a la altitud, zonas de vida y ubicación en las cordilleras; por lo tanto, el sistema montañoso de los Andes afectó significativamente la especiación del género y su diferenciación ecogeográfica. Además en cuanto a la simbiosis, las especies con

cianobacterias como fotobionte primario tienen un rango de distribución más amplio que las especies con fotobionte primario verde.

También, una de las primeras investigaciones acerca del potencial farmacológico de los líquenes en el país, ha sido desarrollada recientemente por Rodríguez *et al.* (2015) descubriendo la actividad antibacteriana de extractos de cinco especies de líquenes frente a dos especies bacterianas.

Respecto al análisis del efecto del microclima y microhábitat sobre las comunidades de líquenes, Soto *et al.* (2012) evaluaron la especificidad por el forófito y las preferencias microambientales de líquenes cortícolas en un bosque premontano, encontrando que no hubo preferencia de forófito y que la distribución de los líquenes era afectada principalmente por la luz, temperatura y DAP. En un estudio realizado por Chilito *et al.* (2016) encontraron diferencias significativas en la composición, diversidad y rasgos funcionales de líquenes, al comparar estaciones de bosques andinos con dosel abierto y cerrado debido a diferencias en las variables microclimáticas luz, humedad relativa y temperatura.

En el Parque Nacional Natural Complejo Volcánico Doña Juana Cascabel no se han desarrollado investigaciones sobre ecología de líquenes. Solo se conoce un registro aproximado para la zona de páramo del parque de 45 morfoespecies, de las cuales 12 fueron determinadas hasta especie, distribuidas en diez géneros y siete familias (Díaz, 2003).

2. JUSTIFICACIÓN

Colombia es considerado como uno de los países con mayor biodiversidad en el mundo, denominado megadiverso en la mayoría de los grupos tanto en fauna como flora (Andrade-C, 2011). Los hongos liquenizados no son la excepción (Lücking *et al.*, 2009; Sipman *et al.*, 2008; Sipman, 2002), pero a pesar de esta riqueza estos organismos son los menos conocidos en cuanto a composición, distribución y especialmente en su ecología, lo cual limita el entendimiento de la funcionalidad que tienen en los diferentes ecosistemas del país. Aunque Nariño es uno de los departamentos con mayor número de colecciones botánicas y, por consiguiente, con la mayor riqueza de especies de hongos liquenizados registrada para el país (Aguirre-C, 2008b), este grupo es prácticamente desconocido para el municipio de La Cruz y el PNN Complejo Volcánico Doña Juana Cascabel. Esta situación incentiva la realización de esta investigación en áreas de interés como la zona amortiguadora ubicada sobre el sector noroccidental del parque.

Dentro de las diferentes zonas de manejo que puede tener un área consignada como Parque Nacional Natural (Ministerio del Medio Ambiente, 1977a), se establece una zona amortiguadora, con el fin de “*atenuar las perturbaciones causadas por la actividad humana en las zonas circunvecinas a las distintas áreas del Sistema de Parques Nacionales Naturales y de este modo impedir que lleguen a causar alteraciones en la ecología o en la vida silvestre de estas áreas*” (Ministerio del Medio Ambiente, 1977b). Pero también es una zona que favorece la conectividad y el equilibrio ecológico; por lo tanto, es importante caracterizar los elementos de conservación y conocer su dinámica para la aplicación de mejores técnicas de conservación (UAESPNN, 2008).

En cuanto a los lineamientos y estrategias ambientales establecidos en el ámbito nacional, regional y local, una de las principales herramientas que fundamentan el desarrollo de esta investigación es la política nacional de biodiversidad que tiene como objetivo principal conservar, conocer y dar uso

sostenible a la biodiversidad (Ministerio del Medio Ambiente, 1995). La zona amortiguadora del flanco noroccidental fortalece el proceso de conservación de los componentes florísticos y faunísticos, y las interacciones entre estos, además cuenta con aspectos abióticos que incrementan su potencial. Por lo tanto, con esta investigación que pretende conocer no solo la riqueza sino también la ecología de los hongos liquenizados de la zona, se contribuye a puntos centrales de esta política.

De igual manera, la Corporación Autónoma Regional de Nariño y la Corporación Nacional de Investigación y Fomento Forestal (2009), dentro del Plan de Ordenación y Manejo de la Cuenca Hidrográfica del Río Mayo buscan “*proteger, conservar y recuperar las áreas protegidas y demás ecosistemas estratégicos de la cuenca*”. Dentro de la zonificación realizada para la cuenca del Río Mayo, la zona amortiguadora corresponde a la parte alta, la cual se ha determinado como zona de alta significancia ambiental, ya que presta servicios ecosistémicos como producción de agua debido a que se encuentran nacimientos que abastecen el río y contribuyen a conservar su capacidad de regulación hídrica; así mismo, mantiene la cobertura de protección de suelos y hábitat de especies de flora y fauna (Corponariño-Conif, 2009). Estas condiciones incrementan la importancia de esta investigación para la zona.

La Unidad Administrativa Especial del Sistema de Parques Nacionales Naturales (2008), establece como algunas de sus prioridades dentro del Plan de manejo del PNN Complejo Volcánico Doña Juana Cascabel (CVDJC), proteger las partes altas de la cuenca hidrográfica del río Mayo y contribuir a la conectividad y continuidad de los ecosistemas del parque. Por lo tanto, la zona amortiguadora noroccidental es un área estratégica en la que estos procesos hacen parte de sus funciones naturales. El plan de manejo también pretende identificar los elementos de conservación presentes en el área. Por consiguiente, este trabajo brinda un aporte significativo a su desarrollo.

3. MARCO TEÓRICO

Se conoce como líquen a la relación simbiótica establecida entre al menos un hongo y al menos un fotobionte de fenotipo algal, generalmente un alga verde o una cianobacteria (Nash, 2008). Solo cerca del 10% de todas las especies de líquenes tienen como fotobionte principal las cianobacterias (Friedl y Büdel, 2008). La simbiosis líquénica forma un cuerpo o talo morfológica, fisiológica y bioquímicamente diferente a los organismos que le dan origen (Barreno y Pérez-Ortega, 2003; Chaparro y Aguirre-C, 2002). El término líquen es utilizado para referirse a la asociación simbiótica, pero este solo representa el fenotipo producto de la simbiosis (Honegger, 1998).

Los hongos liquenizados pertenecen al reino Fungi, representando más del 20% de las especies de hongos conocidos, y se encuentran distribuidos en las divisiones Ascomycota y Basidiomycota. La mayoría de los líquenes son Ascomycetes, y cerca del 42% de este grupo son especies liquenizadas, mientras que los Basidiomycetes constituyen solo el 0.3% (Honegger, 2008b). Aunque inicialmente los hongos liquenizados fueron considerados de origen polifilético (Gargas *et al.*, 1995), recientemente se ha encontrado que la aparición de la simbiosis líquénica ha sido irregular a lo largo de la evolución Ascomycota, y por lo tanto un gran número de especies no liquenizadas se derivarían de un ancestro liquenizado, considerándose el establecimiento de un grupo monofilético (Lutzoni *et al.*, 2001).

Los líquenes cuentan con una amplia variedad morfológica o formas de crecimiento, desde tipos básicos rudimentarios (leproides-sorediados-granulos) hasta altamente diferenciados, los cuales representan la gran variedad de adaptaciones al medio de estos organismos. En los talos filamentosos y gelatinosos el fotobionte tiene mayor influencia en la morfogénesis del líquen; mientras que los talos costrosos, dimórficos, escumulosos, foliosos y fruticosos están determinados principalmente por la acción del micobionte (Chaparro y Aguirre-C, 2002; Hawksworth, 1989). En el caso de morfotipos

más complejos donde se establece la asociación simultáneamente (cefalodios) o consecutivamente (fotosimbiodemes) entre un hongo con ambos fotobiontes, alga verde y cianobacteria, el morfotipo es influenciada por el fotobionte. En los cefalodios se establece como fotobionte primario el alga verde, y el fotobionte secundario cianobacterial queda incluido en estructuras especializadas, cefalodios; la morfología es dada por cada fotobionte independientemente. Mientras que los fotosimbiodemes, tienen el morfotipo de alga verde o morfotipo cianobacterial; y pueden formar lóbulos o talos completamente separados (Honegger, 2008a; Moncada *et al.*, 2013). Las formas de crecimiento se han generalizado en tres tipos morfológicos principales: costrosos (microlíquenes), foliosos y fruticosos (macrolíquenes) (Herrera-Campos *et al.*, 2014).

Los líquenes reciben una clasificación ecológica según el tipo de sustrato en el que crecen, siendo terrícolas (suelo), saxícolas (roca), muscícolas (briofitos), folícolas (hojas) y cortícolas, los cuales se desarrollan sobre la corteza de los árboles; en el trópico respecto a los líquenes epífitos, los cortícolas se destacan ampliamente por su abundancia (Aguirre-C, 2008a). Además de colonizar una gran variedad de sustratos naturales, los líquenes también crecen en sustratos artificiales como el concreto, vidrio, plásticos, automóviles, entre otros (Aptroot *et al.*, 2014; Herrera *et al.*, 2004; Lücking, 1998b; Sipman, 1994). La simbiosis de estos organismos les ha brindado ventajas que no tendrían cada uno de sus constituyentes por separado, incluyendo sobrevivir en medios extremos en los que toleran grandes cantidades de radiación solar, periodos de frío intenso o desecación casi completa. Estas adaptaciones amplían su distribución geográfica y la colonización de diferentes ambientes (Chaparro y Aguirre-C, 2002; Nash, 2008).

A diferencia de las plantas, los líquenes son organismos que no absorben el agua y nutrientes por medio de raíces, sino que los adquieren directamente por toda la superficie; por lo tanto sus talos se encuentran estrechamente relacionados con el medio (Chaparro y Aguirre-C, 2002; Nash, 2008), y diferentes factores ambientales tienen efecto significativo en la abundancia,

distribución y composición de las comunidades. Factores microambientales como la humedad, la luz y la temperatura tienen influencia en la distribución de los líquenes (Chilito *et al.*, 2016; Marcelli, 1992; Soto *et al.*, 2012). Sin embargo el grado de intensidad de estos factores puede llegar a ser perjudicial para el organismo (Gauslaa *et al.*, 2001; Palmqvist y Sundberg, 2000), aunque estos efectos dependen de las adaptaciones con las que cuentan las especies o el tipo de fotobionte en la simbiosis (Bilger *et al.*, 1989; Gauslaa y Solhaug, 1996, 2004). Las variables microclimáticas también se encuentran relacionadas con la edad y tipo de árbol o la cobertura del dosel, es decir, con la estructura del bosque (Aragón *et al.*, 2010). Aunque la especificidad que tienen los líquenes por el forófito o árbol huésped es sutil o ausente en zonas tropicales, se ha encontrado gran influencia de las características de la corteza como el pH, exudado y estructura evaluada en el grado de exfoliación, presencia, número y tamaño de lenticelas, y en el caso de líquenes folícolas, la estructura de la superficie de las hojas (Cáceres *et al.*, 2007; Holz, 2003; Lücking, 1998a; Marcelli, 1992). Varios estudios demuestran la influencia de la zonación vertical en los líquenes donde la riqueza de especies incrementa en las zonas altas, pero es importante destacar la incidencia de la especialidad que presenta cada especie (Cornelissen y ter Steege, 1989; Holz, 2003; Komposch y Hafellner, 2000). El gradiente vertical del bosque muestra un incremento en los valores de luz y temperatura hacia el dosel externo, ofreciendo condiciones más extremas que el sotobosque; por consiguiente, se da un proceso sucesional entre las especies que aparecen a lo largo del gradiente vertical del dosel (Holz, 2003; McCune, 2000; van Leerdam *et al.*, 1990).

4. OBJETIVOS

4.1 GENERAL

- Evaluar el efecto de factores microambientales y de sucesión sobre las comunidades de líquenes cortícolas de dos áreas de la zona amortiguadora, sector noroccidental del Parque Nacional Natural Complejo Volcánico Doña Juana Cascabel, vereda La Palma, municipio La Cruz, Nariño.

4.2 ESPECÍFICOS

- Determinar la diversidad de líquenes cortícolas en dos unidades de selva andina de la zona amortiguadora.
- Evaluar el efecto de factores microambientales como la temperatura, la humedad relativa y la luz sobre la diversidad y composición de líquenes cortícolas de dos unidades de selva andina de la zona amortiguadora.
- Comparar las comunidades de líquenes cortícolas de dos unidades de vegetación de la zona amortiguadora con diferente estado de sucesión.

5. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1 ÁREA DE ESTUDIO

Según Cuatrecasas (1958), el área de estudio se encuentra dentro de la franja de selva andina (2400-3800 m), alrededor de las coordenadas 1°32' N, 76°55' W, entre los 3216 y 3272 m sobre la cordillera centro-oriental de los Andes. Las dos unidades de selva andina pertenecen a la vereda La Palma, corregimiento de Tajumbina, municipio de La Cruz, Nariño; se encuentran ubicadas sobre la parte alta de la cuenca del Río Mayo, dentro de la zona amortiguadora sector noroccidental del Parque Nacional Natural Complejo Volcánico Doña Juana Cascabel (Corponariño-Conif, 2009) (Figura 1).

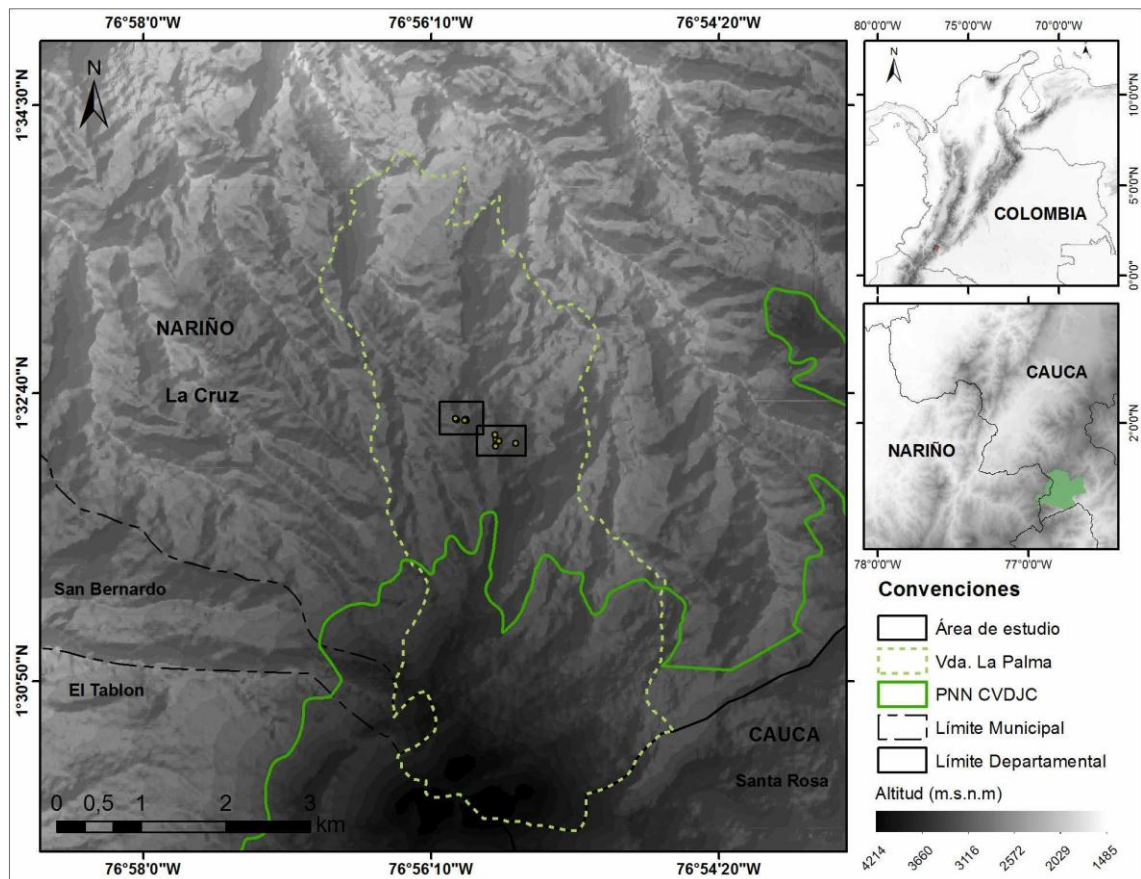


Figura 1. Área de estudio, zona amortiguadora sector noroccidental del Parque Nacional Natural Complejo Volcánico Doña Juana Cascabel.

La zona amortiguadora por su ubicación sobre el flanco noroccidental cuenta con rasgos topográficos de relieve fuertemente escarpado con pendientes altas que oscilan entre el 50% y 75%, y con suelos profundos originados a partir de procesos volcánicos que la caracterizan como un área de alta fertilidad y diversidad biológica (Corponariño-Conif, 2009). A pesar del proceso de conservación establecido para la zona de estudio, esta se encuentra amenazada por la pérdida de cobertura vegetal con el establecimiento de cultivos, ganadería extensiva y consumo de leña (Corponariño-Conif, 2009). Por consiguiente, la cobertura vegetal ha sido caracterizada como un mosaico de pastos con espacios naturales (Guerrero y Ortega, 2012).

5.1.1 Clima

Las condiciones climáticas sobre el flanco noroccidental se encuentran influenciadas por las corrientes secas provenientes de la vertiente del Pacífico. De acuerdo con datos registrados en estaciones climáticas ubicadas en las cuencas de los ríos Mayo y Juanambú, la precipitación promedio anual es de 1400 a 1600 mm. El régimen pluviométrico es de tipo unimodal-biestacional, donde el período con mayor intensidad de lluvias se presenta entre Octubre y Abril, mientras que el período de menor intensidad se establece entre Junio y Agosto (Corponariño-Conif, 2009).

5.1.2 Geología

En el área de estudio sector noroccidental del Complejo Volcánico Doña Juana Cascabel se presentan principalmente rocas ignimbritas, característica geológica asociada a la dinámica de los volcanes Doña Juana, Ánimas y Petacas, y al último proceso de glaciación y dinámica del sistema de fallas Cauca-Romeral (Narváez, 1998).

5.1.3 Unidad de muestra

Cada unidad de muestra fue ubicada en áreas que corresponden a vegetación secundaria (teniendo en cuenta Denslow (1985) y Hartshorn (1980)). La pérdida de cobertura vegetal fue originada por tala en escalas temporales distintas, lo cual establece las diferencias en el estado de sucesión de las unidades de muestra; se desconoce el tamaño y la posible frecuencia de alteración. El recubrimiento de la vegetación en el área de estudio se ha dado de forma natural (Comunicación personal: Guido Gallardo funcionario PNN CVDJC, 2014).

- **Selva 1 (S1):**

Vegetación secundaria identificada como unidad de muestra con menor estado de sucesión (<50 años) (Figura 2). Estrato de vegetación subarbóreo o arbolitos (5-12 m) (Rangel y Lozano, 2012), con entrelazamiento de copas más o menos continuo. El área de muestreo se establece alrededor de las coordenadas 1°32'29.7" N, 76°55'57.3" W, entre los 3224 y 3229 m. Pérdida de cobertura vegetal por tala total, área destinada a la ganadería y agricultura (Comunicación personal: Guido Gallardo funcionario PNN CVDJC, 2014).

- **Selva 2 (S2):**

Vegetación secundaria identificada como unidad de muestra con mayor estado de sucesión (>50 años) (Figura 3). Estrato de vegetación subarbóreo o arbolitos (5-12 m) (Rangel y Lozano, 2012); sin embargo se encuentran árboles que sobrepasan los 12 m. Entrelazamiento de copas más o menos continuo. El área de muestreo se establece alrededor de las coordenadas 1°32'21.9" N, 76°55'44.2" W, entre los 3242 y 3272 m. Pérdida de cobertura vegetal por tala parcializada, área destinada a la ganadería y agricultura (Comunicación personal: Guido Gallardo funcionario PNN CVDJC, 2014).

Además de las dos unidades de vegetación identificadas como selva 1 (S1) y selva 2 (S2), determinadas previamente en los objetivos de esta investigación, también fueron establecidos dos puntos de muestreo adicionales en vegetación identificada como claros, ubicados cada uno cerca de una de las selvas; son mencionados a lo largo del documento como una unidad de muestra:

- **Claro 1 (C1):**

Vegetación secundaria identificada como unidad con estado de sucesión menor a diez años (Figura 4). Estrato de vegetación arbustivo (1.5-5 m) (Rangel y Lozano, 2012), vegetación expuesta. Coordenadas 1°36'29.8" N, 76°55'56.6" W, 3224 m. Pérdida de cobertura vegetal por tala total, área destinada a la ganadería (Comunicación personal: Guido Gallardo funcionario PNN CVDJC, 2014).

- **Claro 2 (C2):**

Vegetación secundaria, identificada como unidad con estado de sucesión menor a diez años (Figura 5). Estrato de vegetación arbustivo (1.5-5 m) (Rangel y Lozano, 2012), pero se encuentran individuos arbóreos dispersos. Vegetación expuesta. Coordenadas 1°32'21" N, 76°55'37.8" W, 3216 m. Pérdida de cobertura vegetal por tala total, área destinada a la ganadería (Comunicación personal: Guido Gallardo funcionario PNN CVDJC, 2014).



Figura 2. Unidad de muestra correspondiente a la selva 1 (S1). Fotografías: J. Claros.



Figura 3. Unidad de muestra correspondiente a la selva 2 (S2). Fotografías: F. Liévano-Bonilla.



Figura 4. Unidad de muestra correspondiente al claro 1 (C1). Fotografías: J. Claros.



Figura 5. Unidad de muestra correspondiente al claro 2 (C2). Fotografías: F. Liévano-Bonilla.

5.2 MUESTREO

Las muestras fueron recolectadas en el mes de septiembre de 2014. En cada unidad de muestra identificada como selva se ubicaron cuatro puntos de muestreo al azar a lo largo de un recorrido aproximado de 200 m (S1: occidente-oriente; S2: norte-sur), seleccionando en cada punto cinco árboles (Figura 6). Por el contrario en cada claro (C1 y C2) se tomó solo un punto de muestreo al azar con cinco individuos (Figura 6). En total fueron muestreados 50 árboles. En cada forófito o unidad de muestra se colocó una cinta métrica de 100 cm, a partir de 50 cm de la base del tronco para evitar la presencia de líquenes terrícolas. La cinta métrica fue puesta sobre la zona del árbol con mayor visibilidad de líquenes, donde se midió la cobertura de cada talo sobre la cinta, recolectando solo aquellos que la cubrieran.

Para cada forófito seleccionado se registró la humedad relativa (%), temperatura ambiente (°C) y luz (lx) empleando un Higrotermómetro digital EXTECH 445702 y Luxómetro LI-1000 DataLogger LI-COR. También fueron medidos para cada forófito como parámetros estructurales de la vegetación, el diámetro a la altura del pecho (DAP) a 130 cm del suelo y mediante estimación visual la altura total. Los factores microclimáticos no fueron medidos en horarios estandarizados para todas las zonas, a excepción de S1 y S2, en las cuales se tomaron en horas de la mañana (9-11 am), en C1 fueron medidas al medio día (11-1 pm) y en C2 en horas de la tarde (2-4 pm). Los valores de las variables microclimáticas fueron registrados sin repeticiones.

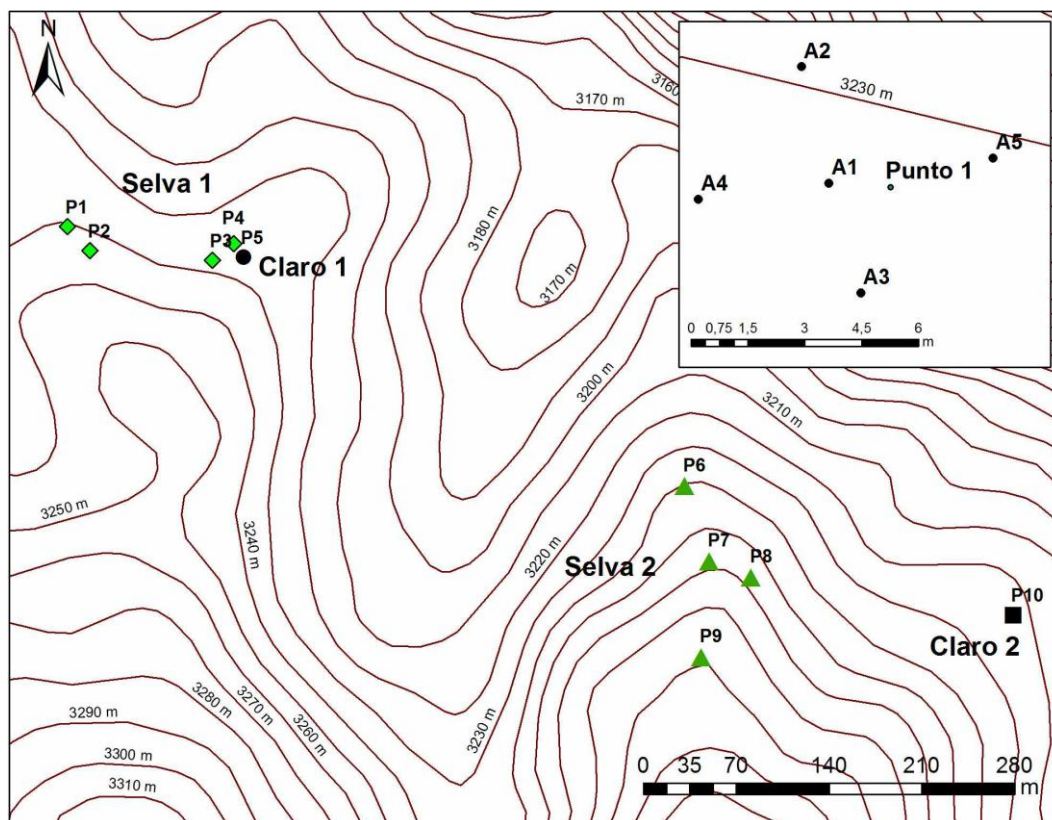


Figura 6. Puntos de muestreo establecidos dentro de cada unidad de vegetación.

Los líquenes recolectados fueron puestos en bolsas de papel y secados al aire libre. También se tomaron muestras vegetativas de los forófitos para su posterior determinación, las cuales fueron prensadas en papel periódico y preservadas temporalmente con alcohol al 70%, y luego fueron secadas en horno durante 24 horas.

5.3 TRATAMIENTO TAXONÓMICO

5.3.1 Hongos liquenizados cortícolas

La determinación taxonómica de los líquenes se realizó mediante las claves: Brako (1991), Cunha (2007), Esslinger (1989), Jørgensen y Arvidsson (2002), Jørgensen y Sipman (2004), Lücking *et al.* (2009), Moncada y Forero (2006),

Moncada (2012), Sipman *et al.* (2009) y Sipman (2006, 1986), y también mediante consultas a especialistas. Según lo requerido en cada una de las claves taxonómicas, se emplearon las pruebas de coloración con los reactivos químicos K (hidróxido de potasio), C (hipoclorito de sodio), P (parafenilendiamina) e I (solución yodada). Además se realizaron cortes en las estructuras reproductivas de los líquenes en estado fértil para la observación de sus esporas, las cuales fueron fotografiadas y medidas en la Unidad de Microscopía de la Universidad del Cauca (Anexo 1).

La nomenclatura se estableció siguiendo el catálogo actual de líquenes para Colombia de Sipman y Aguirre-C (2016), y posteriormente con las bases de datos Mycobank e Index Fungorum disponibles en internet. Los ejemplares de líquenes recolectados fueron depositados en el herbario de la Universidad del Cauca (CAUP) y el herbario de la Universidad del Valle (CUVC).

5.3.2 Forófitos

En cuanto a los forófitos la determinación taxonómica se hizo empleando las claves de Gentry (1982) y comparando con los ejemplares depositados en el Herbario de la Universidad del Cauca (CAUP), de igual forma con la colección en línea del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia (COL). La nomenclatura fue rectificada con la base de datos del Missouri Botanical Garden disponible en internet. El material recolectado se depositó en el Herbario CAUP.

5.4 TRATAMIENTO DE DATOS

La representatividad del muestreo para cada una de las zonas se evaluó por medio de curvas de acumulación de especies utilizando los estimadores no paramétricos Chao 2, Jackknife 1 y Jackknife 2 (Jack1 y Jack2) mediante el programa EstimateS9 (Colwell, 2013).

Para cada uno de los parámetros de la comunidad de líquenes cortícolas (diversidad alfa y beta), se evaluó el ajuste a la distribución normal por medio de la prueba de Shapiro-Wilk (W) y la homogeneidad de varianzas con la prueba de tipo Levene de Brown-Forsythe. Las comparaciones univariadas entre zonas se realizaron con el ANOVA no paramétrico de Kruskal-Wallis (H).

Los parámetros de diversidad fueron establecidos de la siguiente forma: la diversidad alfa fue determinada para cada forófito mediante la riqueza de especies de líquenes (cuantificando el número de especies) y teniendo en cuenta la abundancia, por medio del índice de equidad de Shannon-Wiener (H'). La diversidad beta fue establecida en cada unidad de muestra de acuerdo al cambio en la composición de especies de líquenes entre forófitos, empleando el índice de disimilaridad de Sørensen. La diversidad gamma fue determinada como el número de individuos total por unidad de muestra (Lücking, 1998a; McCune *et al.*, 2002; Moreno, 2001). La abundancia de cada especie fue tomada como la cobertura del talo del líquen sobre la cinta métrica.

Para realizar las comparaciones de los parámetros de diversidad entre zonas, los valores de diversidad alfa (H') y beta para cada forófito fueron transformados mediante las ecuaciones: HC (half change) = $\log_{10}(1 - \text{diversidad alfa}) / \log_{10}(0.5)$, y HC (half change) = $\log_{10}(1 - \text{diversidad beta}_{\text{promedio}}) / \log_{10}(0.5)$ respectivamente.

Debido a que las variables microclimáticas (luz, humedad relativa y temperatura) y parámetros estructurales de la vegetación (DAP y altura total) podrían estar correlacionadas y ser redundantes entre sí, se realizó un análisis de componentes principales (PCA) para elegir las variables que aportaban mayor información. Por consiguiente, en análisis posteriores solo se utilizaron las variables seleccionadas.

También se realizó una regresión múltiple para encontrar la influencia de los factores microambientales, estructurales de la vegetación, y de zona tanto con la riqueza de especies como con la diversidad alfa (H').

Se utilizó un escalamiento no métrico multidimensional (NMDS), con 20 iteraciones buscando la solución más estable, empleando el coeficiente de disimilaridad de Sørensen, con el fin de evaluar la distribución espacial de los forófitos de acuerdo a la composición de especies de hongos liquenizados. Posteriormente, se incluyeron los factores microambientales y estructurales de la vegetación dentro de la ordenación, para analizar la posible correlación de las variables sobre la composición de especies. Finalmente las variables se ajustaron a superficies de tendencia para observar su comportamiento (no lineal) sobre cada uno de los forófitos.

Se implementó un procedimiento de permutación de múltiple respuesta (MRPP), mediante 999 permutaciones; este análisis no paramétrico evalúa si existen diferencias significativas en la composición de especies entre las cuatro unidades de muestra establecidas, realizando comparaciones por pareja, empleando como medida de distancia el coeficiente de disimilaridad de Sørensen. Se presenta además el estadístico A que es la probabilidad corregida de la proporción de las distancias dentro del grupo, lo cual describe la homogeneidad teniendo como máximo valor $A = 1$ (McCune *et al.*, 2002; Oksanen *et al.*, 2016).

Por último, se desarrolló un análisis de especies indicadoras de acuerdo a las zonas de estudio, para obtener las especies indicadoras tanto de cada zona como de las posibles combinaciones entre ellas, la significancia estadística de esta relación se evalúa mediante pruebas de permutación. Se presentan los valores de los dos componentes del índice de valor indicador, A basado en la abundancia ($A = 1$ presencia exclusiva) y B en la frecuencia de la especie ($B = 1$ presente en todos los forófitos de la zona) (De Caceres y Legendre, 2009).

Todos los análisis estadísticos y gráficos se realizaron por medio del interface RStudio (RStudio Team, 2015) para el manejo de R. En la estadística univariada se emplearon los paquetes: car (Fox y Weisberg, 2011), lawstat (Gastwirth *et al.*, 2015) y PMCMR (Pohlert, 2014). En el análisis multivariado fueron utilizados los paquetes: indicspecies (De Caceres y Legendre, 2009),

vegan (Oksanen *et al.*, 2016), el cual también fue empleado para calcular los índices de diversidad alfa (H') y beta, e Itm (Rizopoulos, 2006).

6. RESULTADOS

6.1 COMPOSICIÓN DE ESPECIES DE HONGOS LIQUENIZADOS CORTÍCOLAS

En 50 forófitos correspondientes a las cuatro unidades de muestra se registró un total de 148 especies de hongos liquenizados cortícolas (Tabla 1), 139 especies (determinadas hasta especie o género) distribuidas en 42 géneros y 22 familias, y nueve taxones identificados como morfoespecies debido a la ausencia de estructuras reproductivas.

En cuanto a la riqueza de especies por cada unidad de muestra, en S1, establecida como la unidad de vegetación con menor estado de sucesión, se registró un total de 55 especies: 53 correspondientes a 28 géneros y 16 familias, y dos morfoespecies (Tabla 1); por otro lado, en S2, unidad de vegetación con mayor estado de sucesión, se encontraron 68 especies: 66 pertenecientes a 28 géneros y 16 familias, más dos morfoespecies (Tabla 1). Respecto a la riqueza de especies encontrada para los claros, se registran 39 especies para C1: 36 agrupadas en 20 géneros y 12 familias, y tres morfoespecies; en cuanto a C2 se encontraron 40 especies: 38 distribuidas en 21 géneros y 12 familias, con dos morfoespecies (Tabla 1).

Tabla 1. Especies de hongos liquenizados cortícolas encontrados en la zona amortiguadora, sector noroccidental del PNN CVDJC, zona y familia a la cual pertenecen. (*) = géneros o especies no reportadas en el listado actual de hongos liquenizados para Colombia (Sipman y Aguirre-C, 2016).

Taxón	Zona			
	Selva 1	Selva 2	Claro 1	Claro 2
ARTHONIACEAE				
<i>Herpothallon</i> sp. 1		X		
<i>Herpothallon</i> sp. 2		X		
<i>Herpothallon</i> sp. 3	X	X		
HYGROPHORACEAE				

Taxón	Zona			
	Selva 1	Selva 2	Claro 1	Claro 2
<i>Cora</i> sp. 1	X	X		
<i>Cora</i> sp. 2			X	X
<i>Dictyonema</i> sp.	X			
COCCOCARPIACEAE				
<i>Coccocarpia</i> cf. <i>prostrata</i> Lücking et al.	X			
COLLEMATACEAE				
<i>Leptogium burnetiae</i> C.W. Dodge *	X		X	
<i>Leptogium diaphanum</i> (Sw.) Mont.	X	X	X	
<i>Leptogium laceroides</i> Lesd.	X	X		
<i>Leptogium phyllocarpum</i> (Pers.) Mont.	X		X	
<i>Leptogium</i> sp. 1	X	X		
<i>Leptogium</i> sp. 2		X		
<i>Leptogium</i> sp. 3	X			
<i>Leptogium</i> sp. 4	X	X		X
<i>Leptogium</i> sp. 5	X			
<i>Leptogium</i> sp. 6		X		
<i>Leptogium</i> sp. 7		X	X	X
GRAPHIDACEAE				
<i>Chapsa</i> cf. <i>defecta</i> Lücking *				X
<i>Chapsa indica</i> A. Massal *			X	
<i>Fissurina</i> sp.	X			
<i>Graphis acharii</i> Fée	X	X		
<i>Graphis dolichographa</i> Nyl. *		X		
<i>Graphis schroederi</i> Zahlbr. *			X	
<i>Graphis subtracta</i> Nyl.	X			
<i>Graphis</i> sp. 1	X			
<i>Graphis</i> sp. 2				X
<i>Platygramme</i> sp.	X			
<i>Thelotrema lepadinum</i> (Ach.) Ach.	X	X		
<i>Thelotrema</i> sp.		X		
<i>Topeliopsis</i> sp.*			X	
GYALECTACEAE				
<i>Coenogonium linkii</i> Ehrenb.	X	X		
<i>Coenogonium luteum</i> (Dicks.) Kalb & Lücking	X	X		
LOBARIACEAE				
<i>Lobaria</i> sp.	X	X		X
<i>Lobariella exornata</i> (Zahlbr.) Yoshim.	X	X		
<i>Lobariella pallida</i> (Hook. f.) Moncada & Lücking		X	X	
<i>Lobariella subexornata</i> (Yoshim.) Yoshim.		X		
<i>Lobariella</i> sp.	X	X		

Taxón	Zona			
	Selva 1	Selva 2	Claro 1	Claro 2
<i>Pseudocyphellaria intricata</i> (Delise) Vain.				X
<i>Pseudocyphellaria xanthosticta</i> (Pers.) Moncada & Lücking *				X
<i>Sticta boliviana</i> Nyl. *		X		
<i>Sticta</i> cf. <i>humboldtii</i> Hook. f.			X	
<i>Sticta dilatata</i> (Nyl.) Vain.	X	X		
<i>Sticta fuliginoides</i> N. Magain & E. Sérusiaux *	X			
<i>Sticta fuscata</i> Moncada & Lücking *				X
<i>Sticta hirsutogyalocarpa</i> Moncada & Lücking *			X	
<i>Sticta isidiohumboldtii</i> Moncada & Lücking *			X	
<i>Sticta isidioimpressula</i> Moncada & Lücking *	X	X		
<i>Sticta isidiotomentosa</i> Moncada & Lücking *	X	X		
<i>Sticta laevis</i> (Nyl.) Vain.		X		
<i>Sticta lobarioides</i> Moncada & Coca *	X	X		
<i>Sticta papillata</i> Moncada & Lücking		X		
<i>Sticta paramuna</i> Moncada & Lücking *	X		X	X
<i>Sticta pulmonarioides</i> Moncada & Coca *	X	X		
<i>Sticta robertiana</i> Moncada & Suárez *		X		
<i>Sticta subscrobiculata</i> (Nyl.) Gyeln.				X
<i>Sticta tomentosa</i> (Sw.) Ach.		X		
<i>Sticta</i> sp. 1	X	X		
<i>Sticta</i> sp. 2		X		
<i>Sticta</i> sp. 3		X		
<i>Sticta</i> sp. 4		X		
<i>Sticta</i> sp. 5		X		
<i>Sticta</i> sp. 6		X		
<i>Sticta</i> sp. 7		X		
<i>Yoshimuriella subdissecta</i> (Nyl.) Moncada & Lücking	X	X		
MALMIDEACEAE				
<i>Malmidea ceylanica</i> (Zahlbr.) Kalb et al. *				X
<i>Malmidea fuscella</i> (Müll. Arg.) Kalb & Lücking	X		X	
MEGALARIACEAE				
<i>Lopezaria versicolor</i> (Flot.) Kalb & Hafellner		X	X	
MEGALOSPORACEAE				
<i>Megalospora admixta</i> (Nyl.) Sipman			X	
<i>Megalospora tuberculosa</i> (Fée) Sipman	X			X
PANNARIACEAE				
<i>Erioderma granulorum</i> P.M. Jørg. & Arv.	X			
<i>Erioderma laminisorediatum</i> P.M. Jørg. & Arv. *	X			
<i>Erioderma sorediatum</i> D.J. Galloway & P.M. Jørg.				X
<i>Erioderma</i> sp. 1		X		

Taxón	Zona			
	Selva 1	Selva 2	Claro 1	Claro 2
<i>Erioderma</i> sp. 2			X	
<i>Erioderma</i> sp. 3			X	
<i>Pannaria andina</i> P.M. Jørg. & Sipman	X		X	X
<i>Pannaria</i> sp. 1	X			
<i>Pannaria</i> sp. 2		X		X
<i>Parmeliella</i> sp. 1		X		
<i>Parmeliella</i> sp. 2				X
PARMELIACEAE				
<i>Anzia</i> sp.		X		
<i>Canomaculina</i> cf. <i>uruguensis</i> (Kremp.) Elix *				X
<i>Everniastrum</i> cf. <i>cirrhatum</i> (Fr.) Sipman		X		X
<i>Everniastrum fragile</i> Sipman	X	X		
<i>Everniastrum subplanum</i> Sipman *				X
<i>Everniastrum vexans</i> (W.L. Culb. & C.F. Culb.) Sipman			X	X
<i>Hypotrachyna</i> cf. <i>andensis</i> Hale				X
<i>Hypotrachyna</i> cf. <i>bogotensis</i> (Vain.) Hale			X	
<i>Hypotrachyna</i> cf. <i>densirhizinata</i> (Kurok.) Hale	X			
<i>Hypotrachyna</i> cf. <i>endochlora</i> (Leight.) Hale			X	X
<i>Hypotrachyna</i> cf. <i>laevigata</i> (Sm.) Hale		X	X	
<i>Hypotrachyna</i> cf. <i>microblasta</i> (Vain.) Hale			X	
<i>Hypotrachyna</i> cf. <i>osseoalba</i> (Vain.) Y.S. Park & Hale			X	
<i>Hypotrachyna</i> cf. <i>pulvinata</i> (Fée) Hale		X	X	X
<i>Hypotrachyna sinuosa</i> (Sm.) Hale			X	X
<i>Oropogon byssaceus</i> Essl. *		X		
<i>Oropogon loxensis</i> (Fée) Th. Fr.			X	
<i>Remototrachyna</i> cf. <i>rhabdiformis</i> (Kurok.) Divarkar & A. Crespo			X	X
<i>Remototrachyna</i> cf. <i>singularis</i> (Hale) Flakus & Kukwa				X
<i>Remototrachyna costaricensis</i> (Nyl.) Divarkar & A. Crespo		X		X
<i>Usnea</i> sp. 1	X			
<i>Usnea</i> sp. 2	X			
<i>Usnea</i> sp. 3			X	
<i>Usnea</i> sp. 4		X		
<i>Usnea</i> sp. 5				X
<i>Usnea</i> sp. 6				X
PELTIGERACEAE				
<i>Peltigera</i> sp. 1	X			
<i>Peltigera</i> sp. 2		X		
PERTUSARIACEAE				
<i>Pertusaria</i> cf. <i>leioplaca</i> DC. *				X
<i>Pertusaria</i> sp. 1				X

Taxón	Zona			
	Selva 1	Selva 2	Claro 1	Claro 2
<i>Pertusaria</i> sp. 2				X
PHYSICIACEAE				
<i>Heterodermia</i> cf. <i>barbifera</i> (Nyl.) Kr.P. Singh *			X	
<i>Heterodermia</i> cf. <i>galactophylla</i> (Tuck.) W.L. Culb.			X	X
<i>Heterodermia</i> cf. <i>leucomela</i> (L.) Poelt		X	X	X
<i>Heterodermia</i> cf. <i>lutescens</i> (Kurok.) Follmann			X	
<i>Heterodermia</i> cf. <i>microphylla</i> (Kurok.) Skorepa				X
<i>Heterodermia</i> sp.	X			
PORINACEAE				
<i>Porina</i> sp.		X		
PYRENULACEAE				
<i>Pyrenula</i> <i>mamillana</i> (Ach.) Trevis.	X			
<i>Pyrenula</i> <i>sexlocularis</i> (Nyl.) Müll.Arg.		X		
<i>Pyrenula</i> sp. 1		X		
<i>Pyrenula</i> sp. 2				X
<i>Pyrenula</i> sp. 3		X		
RAMALINACEAE				
<i>Bacidia</i> <i>biatorina</i> (Körb.) Vain.	X			X
<i>Bacidia</i> sp.			X	
<i>Bacidiopsis</i> sp. 1		X		
<i>Bacidiopsis</i> sp. 2	X			
<i>Phyllopsora</i> cf. <i>corallina</i> (Eschw.) Müll. Arg.		X		
<i>Phyllopsora</i> <i>chlorophaea</i> (Müll. Arg.) Zahlbr. *	X			
<i>Phyllopsora</i> <i>cuyabensis</i> (Malme) Zahlbr. *	X	X		
<i>Phyllopsora</i> <i>longiuscula</i> (Nyl.) Zahlbr. *	X	X		
<i>Phyllopsora</i> sp. 1	X	X		
<i>Phyllopsora</i> sp. 2	X			
<i>Phyllopsora</i> sp. 3		X		
RAMBOLDIACEAE				
<i>Ramboldia</i> sp.			X	
SPHAEROPHORACEAE				
<i>Bunodophoron</i> sp.		X		
TRYPETHELIAEAE				
<i>Trypethelium</i> sp.		X		
VERRUCARIACEAE				
<i>Normandina</i> <i>pulchella</i> (Borrer) Nyl.	X			
Morfoespecies				
Morfoespecie 1			X	
Morfoespecie 2				X
Morfoespecie 3				X

Taxón	Zona			
	Selva 1	Selva 2	Claro 1	Claro 2
Morfoespecie 4	X			
Morfoespecie 5			X	
Morfoespecie 6		X		
Morfoespecie 7		X		
Morfoespecie 8			X	
Morfoespecie 9	X			
Total	55	68	39	40

En la revisión del listado de las especies encontradas en este estudio con el catálogo actualizado de líquenes de Colombia (Sipman y Aguirre-C, 2016), exceptuando las morfoespecies, de 139 especies en total, 78 fueron determinadas con epíteto específico, de las cuales 26 no se encuentran reportadas en este catálogo (Tabla 1). Algunas de estas especies con una revisión detallada por especialistas podrían ser nuevos registros y otras hacen parte de artículos en proceso de publicación, por ejemplo especies del género *Sticta* (Moncada, 2012). De las 52 especies restantes y que se encuentran reportadas para el país en el catálogo, 22 serían nuevos registros para el departamento de Nariño y se ampliaría la distribución altitudinal para cinco de ellas con este estudio. Finalmente de 30 especies que se encuentran registradas para Nariño, para siete de ellas también se ampliaría su distribución altitudinal. Cerca del 43% de las especies solo fueron determinadas hasta género, lo cual indica que mediante revisiones por especialistas podrían aparecer nuevos registros e incluso nuevas especies. Es relevante mencionar que en los alrededores de las zonas muestreadas se encontró un ejemplar que corresponde a una nueva especie del género *Bunodophoron* para Colombia (Soto, 2016).

El promedio de los valores esperados de riqueza de los estimadores Chao 2, Jack 1 y Jack 2 (Tabla 2) indican que la representatividad del muestreo no fue suficiente en las cuatro unidades de muestra, ya que solo se alcanzó alrededor de la mitad del total de especies esperadas donde S1 y S2 obtuvieron un 55.22% y 56.86% respectivamente; de igual forma C1 y C2 alcanzaron un

48.23% y 57.15% cada uno. Por lo tanto, las curvas de acumulación de especies no tienden a estabilizarse (Figura 7).

Tabla 2. Valores esperados de la riqueza de especies por zona. Media \pm desviación estándar.

	Selva 1	Selva 2	Claro 1	Claro 2
Unidades de muestra	20	20	5	5
Riqueza observada	55	68	39	40
Chao 2	104.49 \pm 22.65	119.93 \pm 22.12	107.28 \pm 39.96	73.48 \pm 16.68
Jack 1	89.25 \pm 5.13	106.95 \pm 7.23	63.2 \pm 5.43	64.2 \pm 2.65
Jack 2	110,52	131,91	78,35	77,55
Únicas	35	41	29	28
Duplicadas	12	14	5	9
Promedio estimadores	101.42	119.60	82.94	71.74
Porcentaje (%)	55.22	56.86	48.23	57.15

La unidad de muestra S2 presentó mayor riqueza de especies en total que S1, aunque fueron semejantes en cuanto al número de géneros y familias; por otro lado, los claros presentaron valores de riqueza similares entre sí. Cada una de las nueve morfoespecies solo fue encontrada en una de las zonas.

Las familias que alcanzaron mayor número de géneros y especies en las cuatro zonas fueron Parmeliaceae, Lobariaceae, Graphidaceae y Ramalinaceae (Figura 8). Aunque Collemataceae también fue una de las familias con mayor número de especies, estas estaban distribuidas solamente sobre el género *Leptogium* (11 spp.). De igual forma sucede con los altos valores de riqueza de especies encontrados en Lobariaceae los cuales se deben principalmente a *Sticta* (24 spp.) (Figura 9, Tabla 1). Las familias representadas por solo una especie fueron exclusivas de la zona en la que fueron encontradas, a excepción de Megalariaceae con *Lopezaria versicolor* presente en S2 y C1 (Tabla 1).

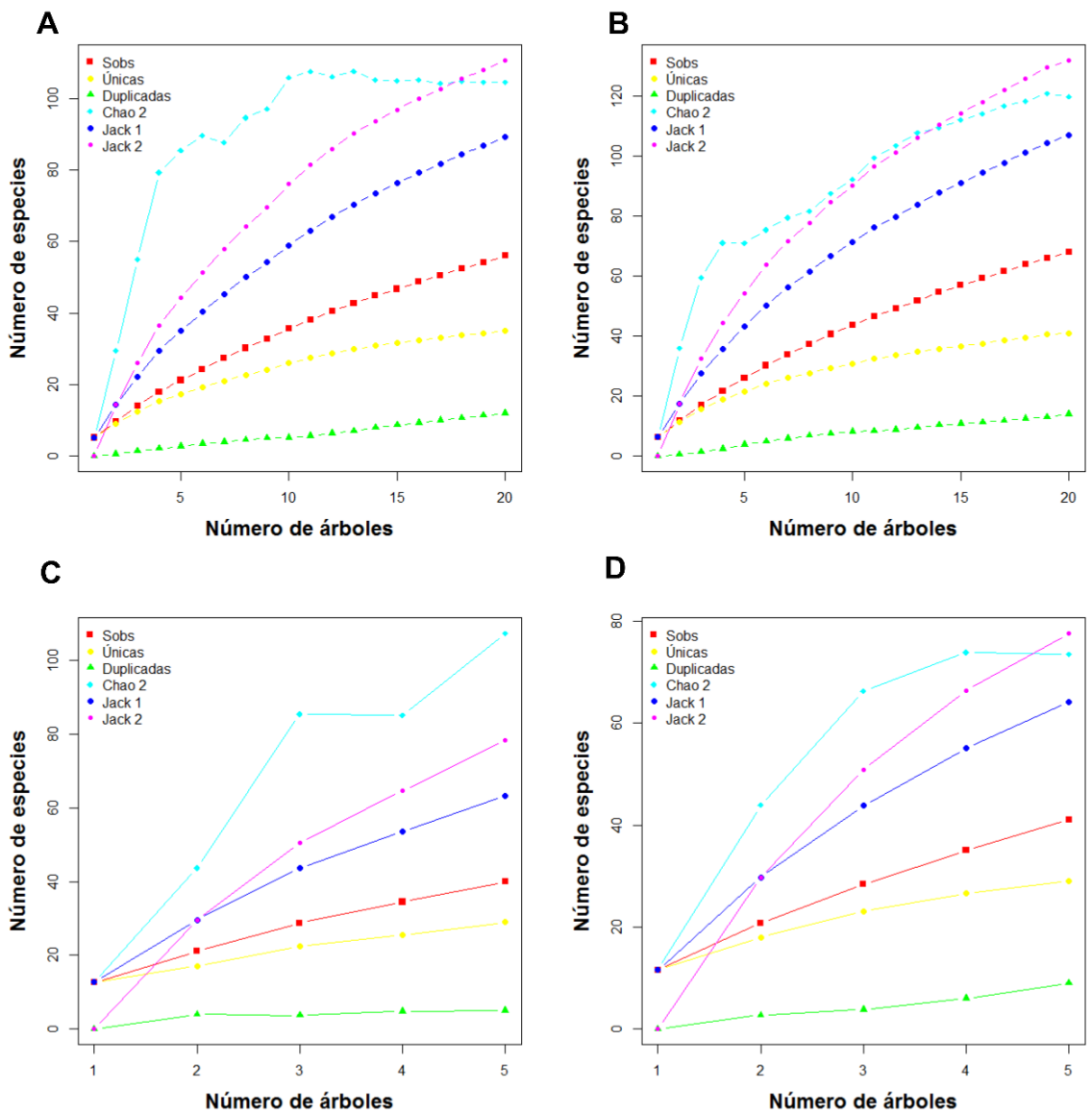


Figura 7. Curva de acumulación de especies por zona: (A) selva 1 (A), (B) selva 2, (C) claro 1 y (D) claro 2.

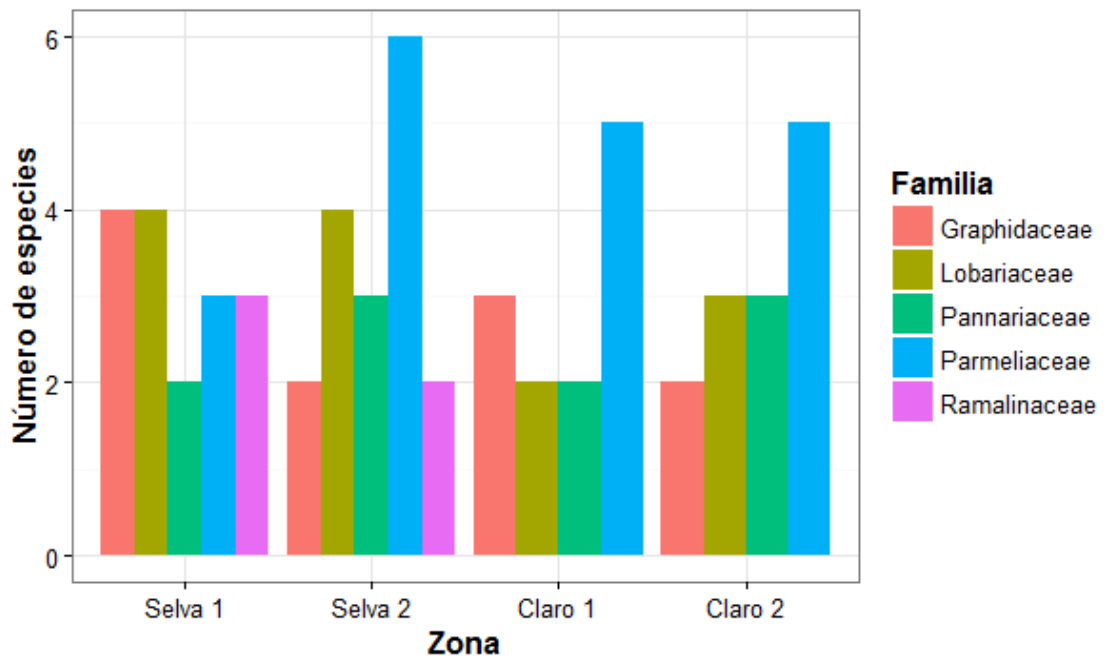


Figura 8. Familias con mayor número de géneros por unidad de muestra.

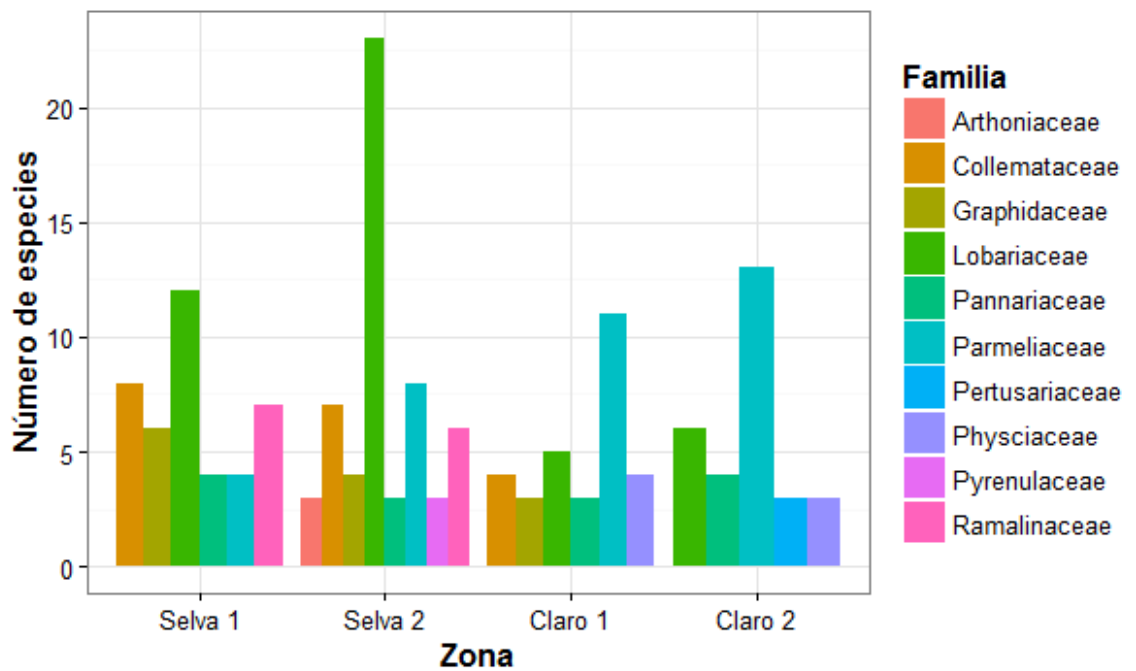


Figura 9. Familias con mayor número de especies por unidad de muestra.

A excepción de *Sticta* y *Leptogium*, la riqueza de especies por géneros no fue generalizada entre las unidades de muestra (Figura 10 y 11). Algunos géneros fueron exclusivos como es el caso de *Pertusaria* (3 spp.) y *Pseudocyphellaria*

(2 spp.) en C2, otros géneros contaron con la presencia de la mayoría de sus especies en una de las zonas como *Remototrachyna* y *Everniastrum* (3 spp. cada uno) en C2, y *Lobariella* (4 spp.), *Herpothallon* y *Pyrenula* (3 spp. cada uno) en S2.

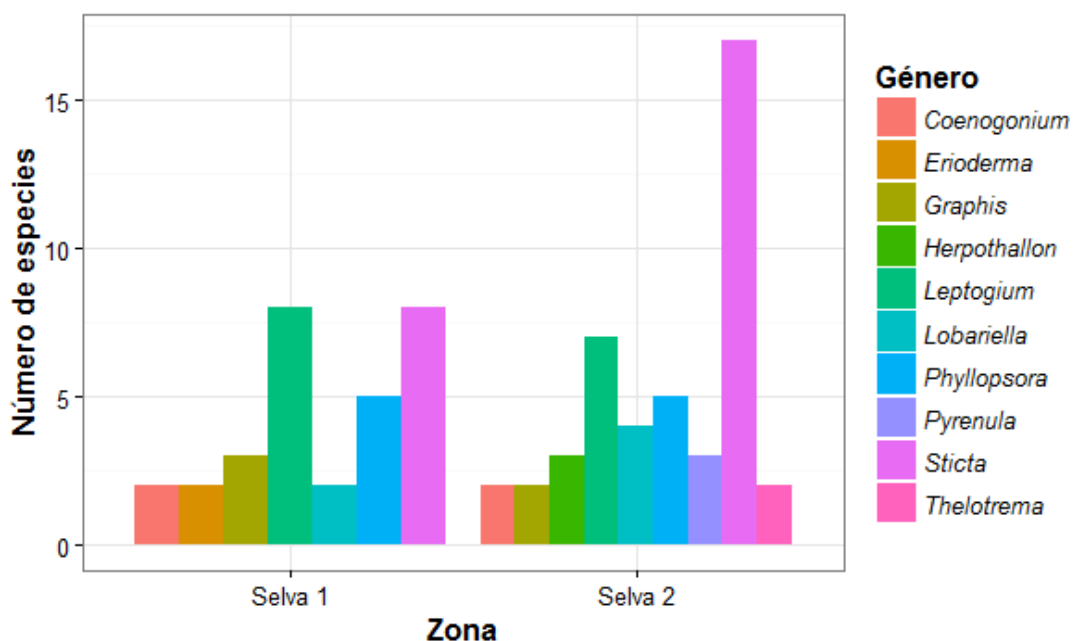


Figura 10. Géneros con mayor número de especies por selva.

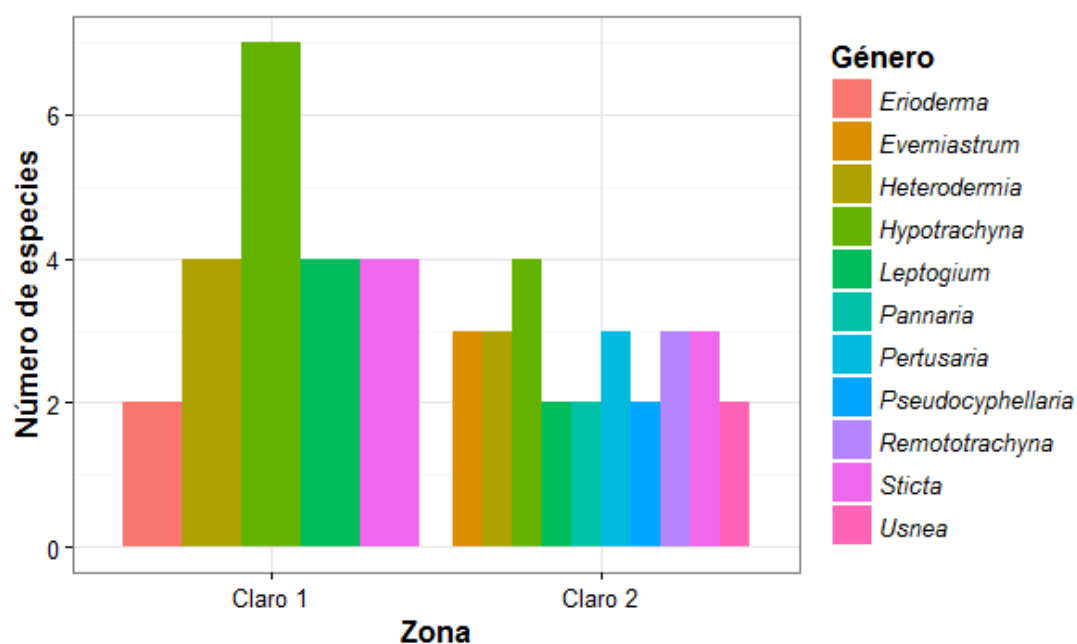


Figura 11. Géneros con mayor número de especies por claro.

6.1.1 Composición de especies de Forófitos

Los 50 forófitos registrados en el área de estudio se encuentran distribuidos en 20 especies, 16 géneros y 13 familias (Anexo 2). Los diferentes taxones en los que se agrupan los forófitos son representativos de la franja de selva andina. Cuatrecasas (1958) establece a *Weinmannia* (Cunoniaceae) como uno de los géneros arbóreos de mayor importancia, lo cual coincide con lo encontrado en este estudio, donde la mayoría de los árboles pertenecen a este género, encontrados especialmente en S1 (Anexo 2). Esto también es registrado por Perdomo (2007) para la vereda La Palma, donde *W. mariquitae* es la especie con mayor importancia ecológica en cuanto a cobertura, y la segunda por frecuencia.

Bernal (2016) reporta en el catálogo actualizado de plantas vasculares para Colombia a Asteraceae, Melastomataceae, Rubiaceae y Solanaceae como algunas de las familias que alcanzan el mayor número de especies para el gradiente altitudinal entre los 3000 y 3500 m, las cuales también fueron encontradas en este estudio pero con una baja representatividad (Anexo 2). De igual forma, géneros como *Miconia* (Melastomataceae), *Solanum* (Solanaceae), *Palicourea* (Rubiaceae) y *Baccharis* (Asteraceae) que tuvieron presencia casi exclusiva en cada una de las zonas (Anexo 2), también son algunos de los géneros con mayor riqueza de especies en el mismo gradiente altitudinal reportadas por Bernal (2016).

6.2 COMPARACIÓN DIVERSIDAD DE LÍQUENES CORTÍCOLAS

La riqueza de especies por forófito es alta en las cuatro unidades de muestra establecidas (Figura 12), pero los forófitos correspondientes a los claros tienen en promedio mayor riqueza que las selvas, mientras que en estas solo algunos árboles alcanzaron un alto número de especies. También el rango de los valores de diversidad alfa (H') es más uniforme entre los forófitos de los claros

y más variable dentro de los árboles que corresponden a cada selva. En cuanto a la diversidad beta, establecida por comparaciones por pareja entre forófitos de cada zona, el promedio fue superior para las selvas, acercándose al máximo valor de heterogeneidad; por el contrario en los claros los promedios de diversidad beta fueron inferiores. En las selvas la diversidad gamma ($S_1 = 55$; $S_2 = 68$), a diferencia de los claros ($C_1 = 39$; $C_2 = 40$), podría deberse principalmente a los altos valores de diversidad beta.

Al evaluar las diferencias en cuanto a los parámetros de diversidad de la comunidad de líquenes entre las unidades de muestra, por medio de la prueba de Kruskal-Wallis (H) (Figura 12), la riqueza de especies y diversidad alfa (H') y beta fueron estadísticamente significativas al comparar selva y claro ($P < 0.05$), más no entre selvas.

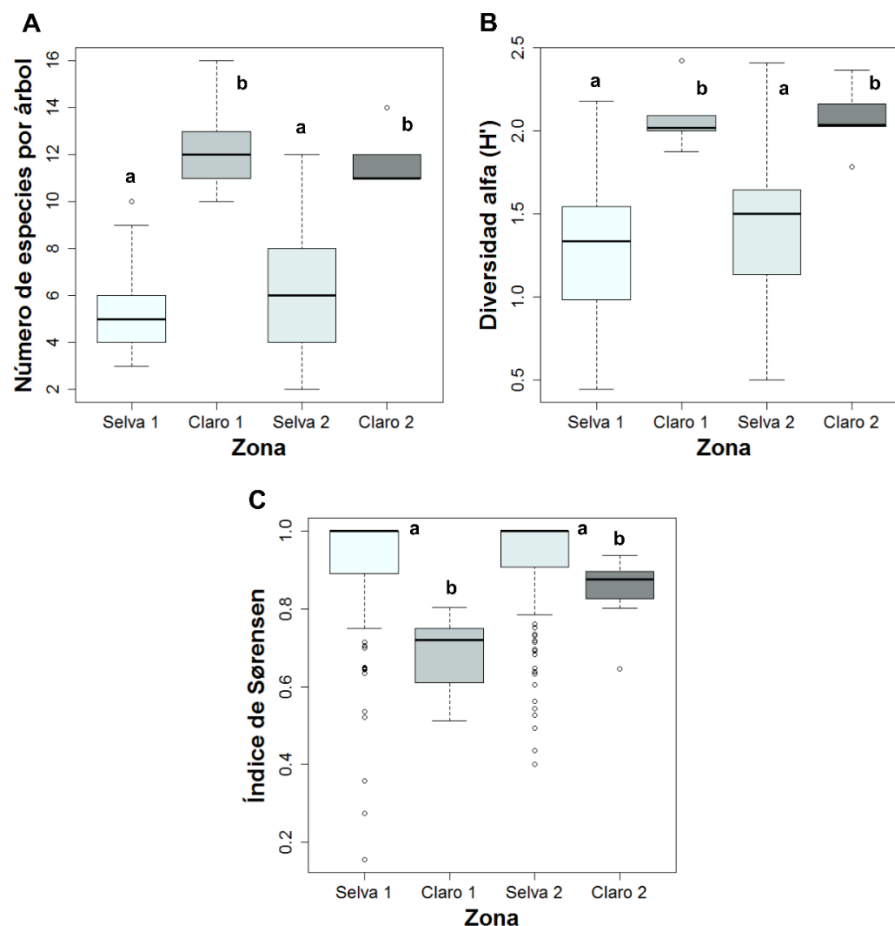


Figura 12. Comparación de la riqueza de especies (A), diversidad alfa (H') (B), y beta (C) entre zonas. Las cajas con letras diferentes $P < 0.05$.

6.3 EVALUACIÓN DE LOS FACTORES MICROCLIMÁTICOS Y ESTRUCTURALES DE LA VEGETACIÓN – PCA

El análisis de componentes principales (PCA) mostró la relación entre los factores microclimáticos luz, temperatura y humedad relativa, al igual que entre los parámetros estructurales de la vegetación altura total y DAP (Figura 13). De acuerdo al PCA, la temperatura y DAP son los factores que aportan mayor variabilidad. Por lo tanto, en los análisis posteriores solo se tomaron en cuenta las variables temperatura y DAP para establecer la relación con la composición y diversidad de líquenes.

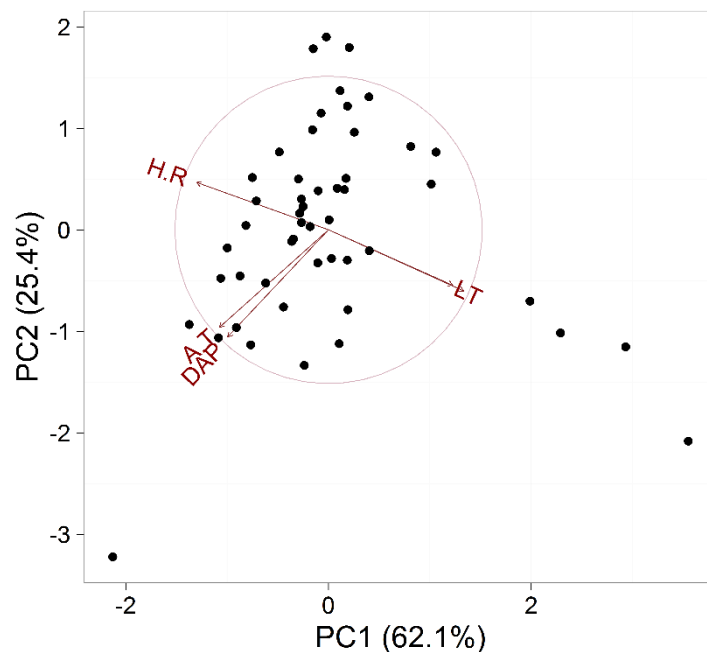


Figura 13. Análisis de componentes principales (PCA) de las variables microclimáticas (L = luz, T = temperatura y H.R = humedad relativa) y parámetros estructurales de la vegetación (AT = altura total, DAP = diámetro a la altura del pecho).

6.4 INFLUENCIA DE LOS FACTORES MICROCLIMÁTICOS Y ESTRUCTURALES DE LA VEGETACIÓN SOBRE LA DIVERSIDAD ALFA

Al realizar la regresión múltiple tanto con la riqueza de especies como con la diversidad alfa (H') en función de la temperatura, DAP y zona (selva o claro), se obtuvo un modelo significativo para ambas ($P < 0.05$). En el caso de la riqueza de especies, la variable más representativa fue zona ($t = 6.454$; $P = 6.02e^{-08}$), explicando el 54% de la variabilidad del modelo. Por otra parte, la diversidad alfa (H') se ve influenciada principalmente por dos variables, el DAP ($t = -2.661$; $P = 0.01068$) y la zona ($t = 3.331$; $P = 0.00171$), las cuales explican aproximadamente el 33% de la variabilidad del modelo.

6.5 ESCALAMIENTO NO MÉTRICO MULTIDIMENSIONAL (NMDS)

En el escalamiento no métrico multidimensional (NMDS), con un stress de 12.64% (Figura 14), se observa una asociación moderada entre los forófitos correspondientes a las unidades de muestra selvas respecto de los forófitos de los claros; aunque un árbol de S2 se ubicó dentro del agrupamiento de los árboles de los claros. Por lo tanto, se evidencian diferencias de acuerdo a la composición de especies de hongos liquenizados entre selvas y claros, mientras que la distribución de los forófitos es irregular entre las dos selvas y entre los dos claros, respectivamente.

El cuanto a la relación entre la ordenación de los forófitos y las variables (Figura 14), tanto la temperatura como el DAP tienen influencia en dirección paralela sobre las cuatro unidades de muestra, selvas y claros. Esta información se amplía con el ajuste de las variables a superficies de tendencia (Figura 15 y 16), mostrando que la correlación paralela se concentra principalmente sobre los árboles de los claros, donde los valores de temperatura y DAP muestran un patrón de cambio más intenso. Por lo tanto, la

correlación total es aportada principalmente por los árboles correspondientes a los claros, ya que la subestructura de la vegetación es mayor para estos forófitos, teniendo en cuenta que son cinco forófitos mostrados respecto a 40 para las selvas. También se puede observar que los valores de DAP (Figura 15) son mayores para los árboles de las selvas, y que la temperatura (Figura 16) es superior sobre los árboles de los claros.

Aunque los valores de diversidad beta son bastante altos entre las unidades de muestra, el stress del NMDS es bajo (0.1264), lo cual muestra que la distribución espacial de los forófitos sobre el NMDS se encuentra bien ajustada a las distancias reales de heterogeneidad de las especies de líquenes entre los forófitos (Oksanen *et al.*, 2016).

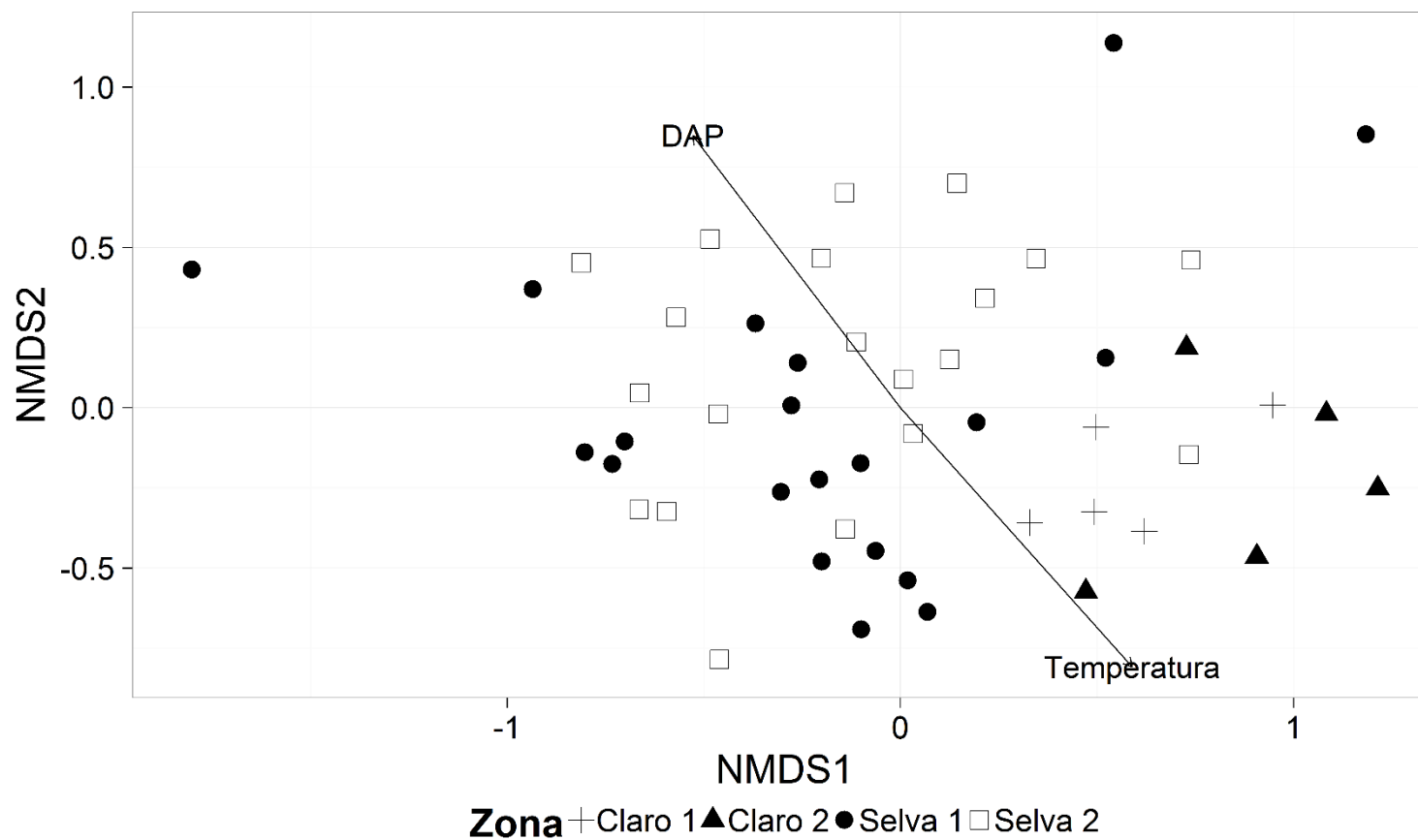


Figura 14. Ordenación de los forófitos de acuerdo a la composición de especies encontrada en el escalamiento no métrico multidimensional (NMDS), e inserción de las variables temperatura (°C) y DAP (cm).

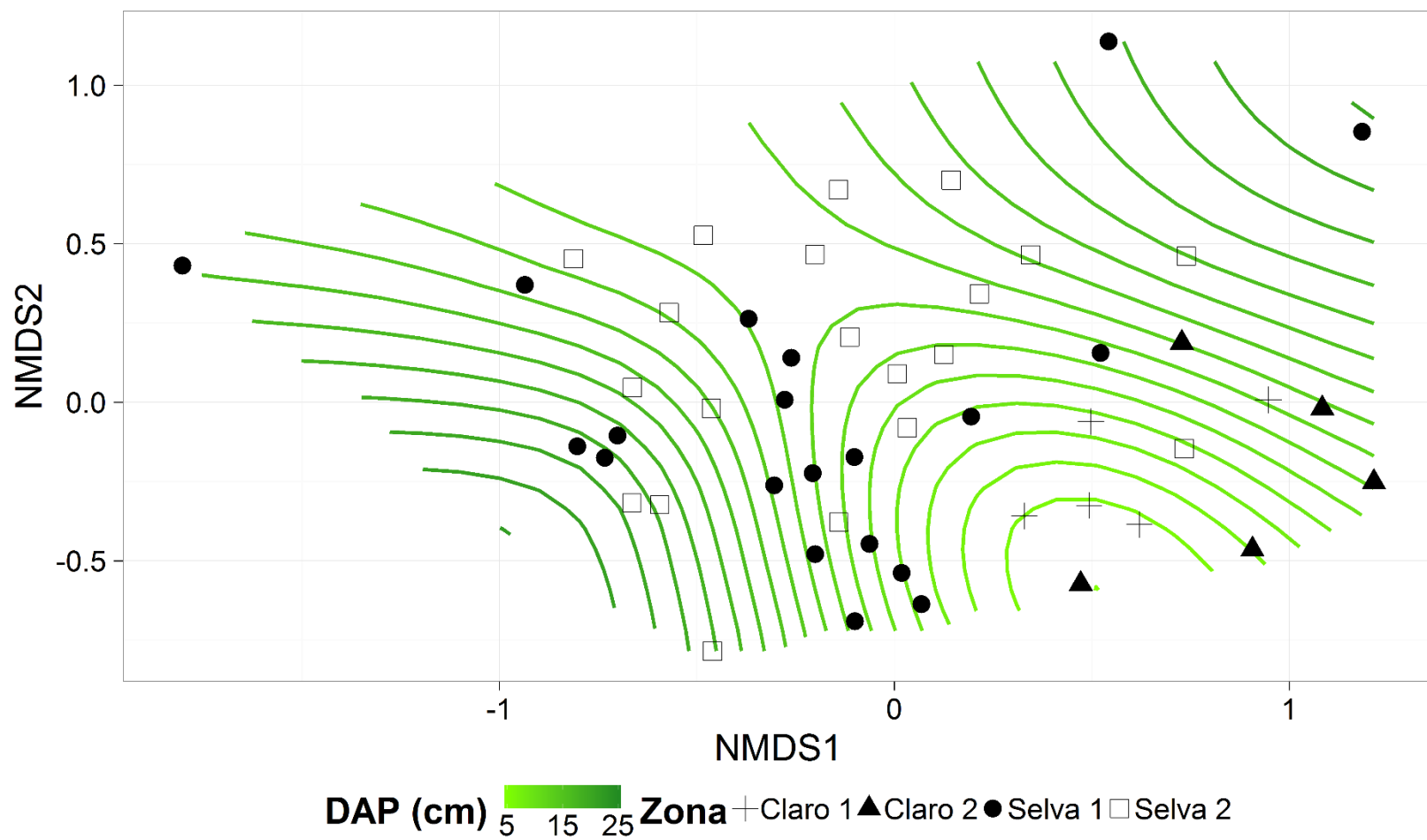


Figura 15. Ajuste a superficie de tendencia de la variable DAP (cm) sobre la ordenación de los forófitos en el NMDS.

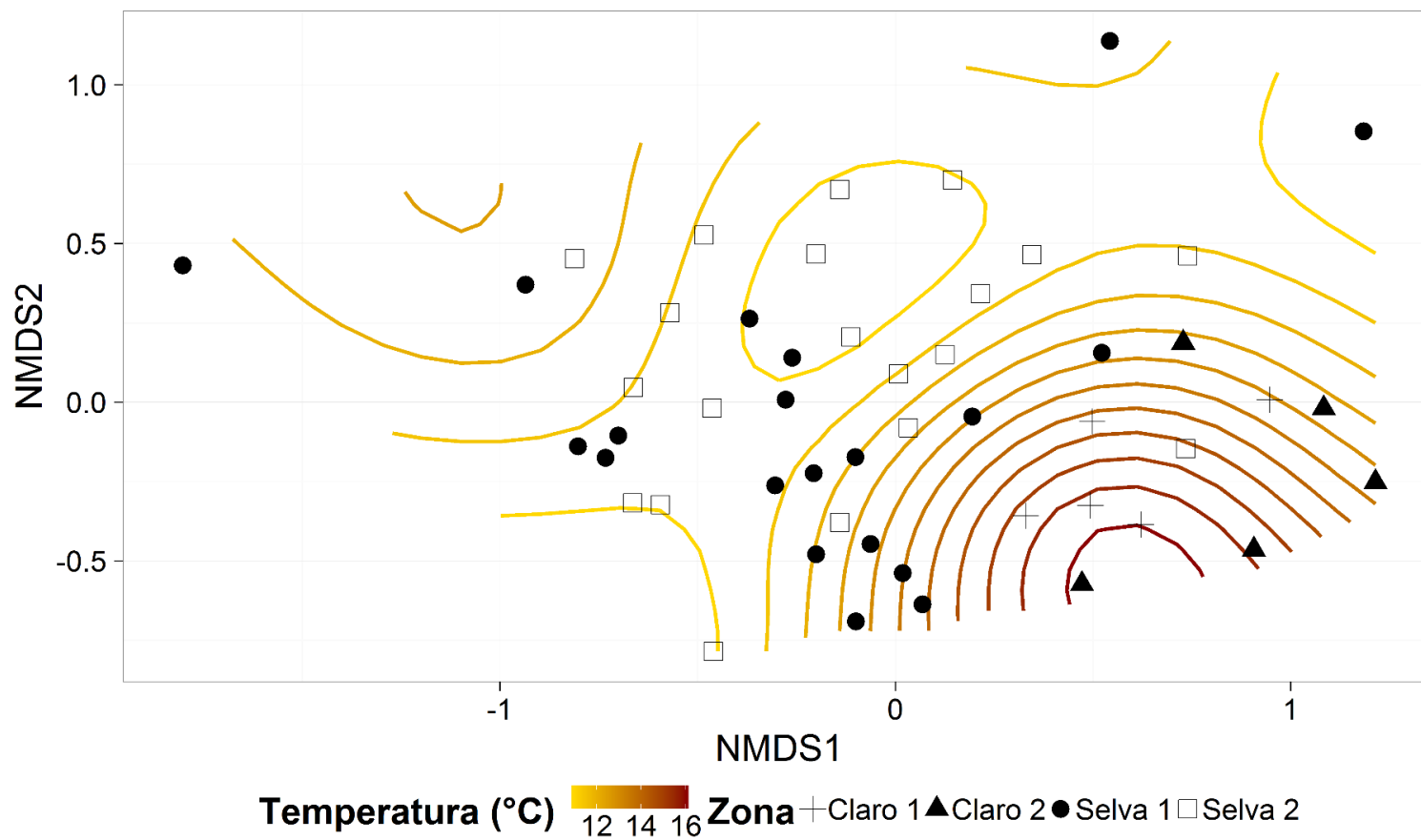


Figura 16. Ajuste a superficie de tendencia de la variable temperatura (°C) sobre la ordenación de los forófitos en el NMDS.

6.6 PROCEDIMIENTO DE PERMUTACIÓN DE MÚLTIPLE RESPUESTA (MRPP)

El procedimiento de permutación de múltiple respuesta (MRPP) mostró que entre las cuatro zonas muestreadas si existen diferencias significativas en cuanto a la composición de especies, pero estas diferencias son menores entre unidades de vegetación similares, que entre selva y claro (Tabla 3). Estos resultados se complementan con los bajos valores correspondientes al estadístico *A* encontrados en las comparaciones por pareja, indicando alta heterogeneidad entre las zonas; a excepción de la comparación entre C1 y C2 que aunque presentan un valor de significancia similar al encontrado entre las selvas, obtuvieron un valor de *A* muy superior evidenciando mayor homogeneidad entre ellas, reflejo posiblemente solo del bajo número de unidades de muestra.

Además el MRPP muestra con los valores del *delta*, que es el promedio de las distancias entre los forófitos dentro de cada zona de acuerdo a la composición de especies de líquenes (McCune *et al.*, 2002), que los forófitos de las selvas se encuentran más distanciados espacialmente entre sí, debido a la alta heterogeneidad de especies de líquenes (*S1 delta* = 0.9241; *S2 delta* = 0.9314), y que esta distancia es mayor que la presentada entre los forófitos de cada claro (*C1 delta* = 0.6892; *C2 delta* = 0.8503). El *delta* también evidencia que la distancia espacial entre los árboles de C2 es superior a la existente entre los árboles de C1, lo cual puede observarse en la Figura 15 con la ordenación de los forófitos obtenida en el NMDS.

Tabla 3. Procedimiento de permutación de múltiple respuesta (MRPP), $P < 0.05$.

Comparaciones por pareja (Distancia Sørensen)	<i>Delta</i> observado	<i>Delta</i> esperado	<i>A</i>	<i>P</i>
Selva 1 - Selva2	0.9277	0.9409	0.01396	0.006
Selva 1 - Claro 1	0.9123	0.9382	0.02756	0.001
Selva 1 - Claro 2	0.9204	0.9443	0.02536	0.001
Selva 2 - Claro 1	0.9193	0.9424	0.02457	0.001

Comparaciones por pareja (Distancia Sørensen)	<i>Delta</i> observado	<i>Delta</i> esperado	<i>A</i>	<i>P</i>
Selva 2 - Claro 2	0.9273	0.9495	0.0233	0.001
Claro 1 - Claro 2	0.7695	0.8239	0.06606	0.009

6.7 ANÁLISIS DE ESPECIES INDICADORAS DE LÍQUENES CORTÍCOLAS

A partir de 148 especies de hongos liquenizados cortícolas encontrados en 50 forófitos muestreados en las cuatro zonas, en el análisis de especies indicadoras no se encontraron especies asociadas a las unidades de muestra selvas, pero si a los claros, seleccionando 20 especies, de las cuales 16 están asociadas a uno de los claros (ocho spp. a cada uno) y cuatro asociadas a la combinación de ambos (Tabla 4). *Chapsa indica*, *Sticta* cf. *humboldtii* y *Sticta hirsutogyalocarpa* son especies exclusivas de C1, pero con presencia solo en dos de los forófitos pertenecientes a esta zona; mientras que *Lobariella pallida* se encuentra en todas las unidades de muestra como lo indica el valor de *B* y es casi de presencia exclusiva en este claro, pero no alcanza el valor máximo de *A* debido a que se encuentra en solo un forófito correspondiente a S2. Por otro lado las especies exclusivas en C2 fueron *Everniastrum subplanum*, *Malmidea ceylanica*, *Parmeliella* sp. 2, *Pertusaria* cf. *leioplaca* y *Sticta fuscata*, pero ninguna con presencia en todos los forófitos de la zona. En cuanto a las especies compartidas entre ambos claros tres de ellas son exclusivas, pero solamente *Sticta paramuna* se encuentra en todos los árboles y es casi exclusiva de no ser porque se encuentra en solo un forófito correspondiente a S1.

Tabla 4. Especies indicadoras de hongos liquenizados asociadas solo a los claros y a la combinación entre ellos ($P < 0.05$), encontradas en el análisis de especies indicadoras relacionando las cuatro zonas muestreadas.

Espece	A	B	stat	P
Claro 1				
<i>Lobariella pallida</i>	0.9854	1.0000	0.993	0.005
<i>Leptogium</i> sp. 7	0.8112	0.8000	0.806	0.010
<i>Leptogium phyllocarpum</i>	0.9756	0.6000	0.765	0.005
<i>Leptogium burnetiae</i>	0.9425	0.6000	0.752	0.005
<i>Chapsa indica</i>	1.0000	0.4000	0.632	0.025
<i>Sticta</i> cf. <i>humboldtii</i>	1.0000	0.4000	0.632	0.030
<i>Sticta hirsutogyalocarpa</i>	1.0000	0.4000	0.632	0.030
<i>Pannaria andina</i>	0.7778	0.4000	0.558	0.035
Claro 2				
<i>Remototrachyna costaricensis</i>	0.9796	0.8000	0.885	0.005
<i>Everniastrum subplanum</i>	1.0000	0.4000	0.632	0.015
<i>Malmidea ceylanica</i>	1.0000	0.4000	0.632	0.010
<i>Parmeliella</i> sp. 2	1.0000	0.4000	0.632	0.020
<i>Pertusaria</i> cf. <i>leioplaca</i>	1.0000	0.4000	0.632	0.015
<i>Sticta fuscata</i>	1.0000	0.4000	0.632	0.010
<i>Heterodermia</i> cf. <i>galactophylla</i>	0.9091	0.4000	0.603	0.025
<i>Hypotrachyna</i> cf. <i>endochlora</i>	0.8571	0.4000	0.586	0.020
Claro 1 + Claro 2				
<i>Sticta paramuna</i>	0.9946	1.0000	0.997	0.005
<i>Cora</i> sp. 2	1.0000	0.2000	0.447	0.035
<i>Everniastrum vexans</i>	1.0000	0.2000	0.447	0.030
<i>Remototrachyna</i> cf. <i>rhabdiformis</i>	1.0000	0.2000	0.447	0.030

Encontrar que solo los claros tuviesen especies indicadoras y no las selvas, se debe a los altos valores de abundancia que presentaron las especies de líquenes en los claros. Además este resultado podría estar influenciado por la diferencia en el número de unidades de muestra por zona, ya que los claros cuentan con cinco forófitos mientras las selvas poseen 20. Por lo tanto, se realizó un análisis de especies indicadoras entre zonas con el mismo tamaño de muestra. Entre las selvas a partir de 99 especies en total (Tabla 5), tres

fueron asociadas a S1 ninguna con presencia en todos los forófitos, siendo *Phyllopsora cuyabensis* y *Coenogonium luteum* en gran medida exclusivas. Las especies características para S2 fueron *Sticta* sp. 2 exclusiva y *Yoshimuriella subdissecta* con alto valor de *A*, pero ninguna presente en todos los árboles de la muestra. El análisis no encontró especies asociadas a la combinación de selvas.

En contraste con el análisis de especies indicadoras inicial entre las cuatro zonas muestreadas donde los claros presentaron 16 spp. características, en el análisis realizado con las 68 especies en total de ambos claros, solo se encontraron dos especies indicadoras (Tabla 5). *Lobariella pallida* siendo exclusiva y presente en todos los forófitos de C1, y *Remototrachyna costaricensis* exclusiva y presente en cuatro de los árboles de C2. No se encontraron especies asociadas a la combinación entre claros. Estos resultados evidencian que el número de unidades de muestra de las zonas tuvo efecto sobre el análisis de especies indicadoras.

Tabla 5. Especies indicadoras de hongos liquenizados asociadas solo a selvas y solo a claros ($P < 0.05$) encontradas en el análisis de especies indicadoras.

Espece	A	B	stat	P
Selva 1				
<i>Coenogonium luteum</i>	0.9259	0.3500	0.5690	0.0400
<i>Sticta isidiotomentosa</i>	0.8043	0.4000	0.5670	0.0450
<i>Phyllopsora cuyabensis</i>	0.9565	0.3000	0.5360	0.0250
Selva 2				
<i>Sticta</i> sp. 2	1.0000	0.3000	0.5480	0.0300
<i>Yoshimuriella subdissecta</i>	0.9556	0.3000	0.5350	0.0300
Claro 1				
<i>Lobariella pallida</i>	1.0000	1.0000	1.0000	0.0300
Claro 2				
<i>Remototrachyna costaricensis</i>	1.0000	0.8000	0.8940	0.0400

7. DISCUSIÓN

Especies de hongos liquenizados cortícolas

El total de especies de hongos liquenizados cortícolas encontrados en este estudio representan el 31% de las 484 especies con preferencia por el sustrato cortícola registradas por Aguirre-C (2008a) para la zona de vida andina, donde las familias encontradas con mayor riqueza de géneros y especies como Parmeliaceae, Physciaceae, Lobariaceae, Graphidaceae y Ramalinaceae, también lo fueron en este estudio; a excepción de Physciaceae que solo tuvo un género y seis especies. Al comparar estos valores con el registro actualizado de líquenes para el país, sin distinción en el tipo de sustrato o zona de vida, la riqueza de géneros y especies se mantiene sobre las mismas familias (Bernal, 2016).

Aunque *Sticta* y *Leptogium* se establecen como los géneros con mayor riqueza de especies y también son algunos de los géneros epifitos representativos sobre la región de vida andina (>2350-3500 m), son *Graphis*, *Usnea*, *Hypotrachyna*, *Parmotrema* y *Heterodermia* los géneros registrados con mayor número de especies tanto para esta franja como en todo el país (Aguirre-C, 2008a; Bernal, 2016; Sipman, 2002). Estos géneros no fueron característicos a nivel general en este estudio, pero si por unidad de muestra como es el caso de *Hypotrachyna* y *Heterodermia* que fueron los géneros con mayor riqueza de especies en los claros, y *Graphis* en las selvas.

El alto número de especies correspondientes a *Sticta* en este estudio demuestran la gran importancia del género sobre las zonas de vida subandinas a paramunas (Moncada *et al.*, 2014). También es relevante la presencia en mayor proporción de las especies de este género en las unidades de muestras selvas, principalmente sobre S2, ya que el dosel mucho más denso en ambas zonas proporciona un ambiente permanentemente húmedo en comparación con los claros, característica que permite el establecimiento de las especies del género (Moncada *et al.*, 2014). Además se ha encontrado que la cobertura y

número de especies de *Sticta* decrecen en zonas con altos niveles de alteración (Benítez *et al.*, 2012).

Se encontraron géneros representativos para el norte de los Andes como *Oropogon*, *Anzia*, *Usnea* y *Everniastrum* (Sipman, 2002), y aunque su riqueza de especies no fue alta, es importante destacar su presencia principalmente en las unidades de muestra selvas. La presencia de los géneros *Thelotrema* y *Porina* ha sido documentada como indicador de baja alteración en la vegetación (Rivas Plata *et al.*, 2008). Por consiguiente es relevante la presencia de estos géneros solo en las selvas, *Thelotrema* con dos especies en S2 y una especie en S1, y *Porina* solo en S2 (una sp.). De igual forma la presencia de *Bunodophoron* solo en S2, asociado a la vegetación conservada (Holz y Gradstein, 2005). También es distintiva la presencia en mayor proporción de las familias Pertusariaceae y Phyciaceae en las unidades de muestra claros, ya que son familias que se caracterizan por encontrarse en hábitats alterados y de alta exposición de la vegetación (Rivas Plata *et al.*, 2008). Hallar especies representativas de áreas conservadas y alteradas que concuerdan con diferentes estudios resalta el potencial en cuanto a la utilización de los líquenes como bioindicadores en los trópicos, especialmente con relación a las alteraciones de la vegetación e independientemente del tipo de sustrato en el que crecen (Hawksworth *et al.*, 2005; Lücking, 1997; Rivas Plata *et al.*, 2008; Wolseley y Aguirre-Hudson, 1991).

En cuanto al alto número de especies únicas o raras encontradas en este estudio, estas podrían ser un reflejo tanto de la insuficiencia del muestreo (Villareal *et al.*, 2006), como de la relación con los diferentes estados de sucesión de la vegetación en las unidades de muestra (Johansson, 2008). Según lo encontrado por Johansson (2008) las especies únicas tienen presencia en cada una de las etapas de sucesión, pero la cantidad de estas especies depende del tiempo transcurrido desde la alteración, ya que su aumento se encuentra relacionado con el desarrollo de hábitats a medida que la vegetación mejora su estado de sucesión. Teniendo en cuenta que este patrón se encontró en líquenes de zonas templadas y boreales, en este estudio

se observa un proceso similar donde el número de especies únicas es mayor en S2, y decrece sobre las zonas con menor estado de sucesión (S1 y claros).

Diversidad y composición de líquenes cortícolas – Influencia de los factores microclimáticos y estructurales de la vegetación.

Ardila *et al.* (2015) plantean que la reducción de la diversidad y homogeneización de las especies de líquenes son procesos que aparecen en la estructura de la comunidad y que son parcialmente independientes. Homogeneización no necesariamente significa reducción de la diversidad, si la comunidad individual por árbol retiene alta riqueza de especies. Así mismo la reducción de la diversidad puede darse sin homogeneización, cuando las comunidades individuales de líquenes tienen un bajo número de especies, pero estas son diferentes entre los árboles. Respecto a esta investigación, en las unidades de muestra claros la diversidad de especies de líquenes se ve afectada principalmente por un proceso de homogeneización. Es decir, aunque cada uno de los árboles de los claros presenta un alto número de especies, esta riqueza se encuentra dominada por especies presentes en todos los forófitos muestreados, lo cual se ve reflejado en los altos valores de diversidad alfa (H') y en la reducción de la diversidad gamma. Por lo tanto la diversidad beta en los claros alcanza solo alrededor de la mitad de los valores registrados para las unidades de muestra selvas, mientras que en estas, las comunidades de líquenes evidencian un recambio de especies cercano al máximo valor de heterogeneidad. El efecto de homogeneización de la diversidad en los claros respecto a las selvas, concuerda con lo encontrado por Ardila *et al.* (2015) en la comunidad de líquenes presente en un monocultivo respecto de un bosque natural. De igual forma Ramírez (2009) encontró este patrón en un bosque alterado, en el que los valores de uniformidad y dominancia de las especies de líquenes son superiores en comparación con un bosque conservado.

Teniendo en cuenta este proceso de homogeneización de la diversidad en los claros, podría asumirse que se debe a especies fuertemente competitivas que

desarrollan grandes talos y dejan fuera de competencia a otras especies (Lücking, 1998a). Además las condiciones extremas de microhábitat como mayor radiación solar debido a la vegetación expuesta en los claros, solo permite el establecimiento de especies con altas capacidades adaptativas o que son intolerantes a la sombra (Cornelissen y ter Steege, 1989; Sipman, 2002; Wolf, 1993, 1994).

Aunque el total de la riqueza de especies encontrada en los claros es menor que la registrada para las unidades de muestra selvas, es necesario considerar que en los claros fue muestreado solo un cuarto de los forófitos correspondientes a estas; por lo tanto el total de las especies de cada claro representaría un poco más de la mitad de la riqueza en las selvas. Sin embargo, la riqueza de especies puede incrementar significativamente sobre las unidades de muestra selvas si se establece un método de muestreo que incluya la zonación vertical de los forófitos, ya que el recambio de especies establecido en esta zonación suele perderse en la vegetación menos conservada (Holz y Gradstein, 2005; Holz, 2003; van Leerdam *et al.*, 1990).

Un proceso de alteración en la vegetación afecta la heterogeneidad ambiental y temporal de los ecosistemas, y la abundancia relativa de las especies presentes, así que los cambios en las sucesiones siguientes dependerían de la frecuencia y tamaño de alteración (Denslow, 1985). Johansson (2008) encontró mediante una revisión cuantitativa acerca de las consecuencias de la alteración sobre líquenes epífitos en bosques boreales y templados dominados por coníferas, que la diversidad de líquenes se ve afectada por el tipo de alteración más que por el tiempo que transcurre después de la alteración. Estos resultados permiten explicar en este estudio porque los parámetros de diversidad alfa y beta no presentaron cambios significativos entre las unidades de muestras selvas, a pesar de las diferencias en sus estados de sucesión. Probablemente se debe a la estratificación vegetal subarbórea similar que han alcanzado ambas unidades de muestra a lo largo de los años. Por el contrario al comparar estos parámetros de diversidad de líquenes entre las unidades de muestras selvas y claros las diferencias son marcadamente significativas, ya

que el tipo de alteración es de mayor proporción en la vegetación de los claros, evidenciado en la estratificación arbustiva que poseen. Estas diferencias se ven sustentadas en que la diversidad alfa se encuentra influenciada principalmente por el efecto de la zona; aunque el modelo de explicación es significativo incluyendo los factores microclimáticos. Por lo tanto el establecimiento de estos organismos se ve afectado por factores microclimáticos (Chilito *et al.*, 2016; Soto *et al.*, 2012a), pero estos factores están determinados por el tamaño, edad, y estratificación de la cobertura vegetal (Aragón *et al.*, 2010; Benítez *et al.*, 2012). La relevancia de la estructura de la vegetación sobre los parámetros de diversidad de los líquenes más que los factores microclimáticos encontrada en este estudio, podría complementarse con los resultados de Aragón *et al.* (2010) y Moning *et al.* (2009) en zonas templadas, aunque ellos evaluaron condiciones en mayor escala del clima.

Diferentes estudios han registrado que los patrones de diversidad de líquenes varían al analizar el efecto de alteración en la vegetación, ya que la diversidad de estos organismos puede mantenerse sin cambios entre la vegetación alterada y conservada (Holz y Gradstein, 2005; Nascimbene *et al.*, 2007; Nöske *et al.*, 2008), pero también fuertemente reducida por los procesos de alteración (Aragón *et al.*, 2010; Ardila *et al.*, 2015; Benítez *et al.*, 2012). Por consiguiente como indican los resultados encontrados por estos autores, la reducción de la diversidad se atribuye a la pérdida de ciertas especies, por ejemplo especies tolerantes a la sombra o dependientes de esta; y en el caso contrario, el mantenimiento de la diversidad a lo largo de la vegetación alterada, se da por la sustitución de líquenes especialistas por generalistas. Por lo tanto la irregularidad encontrada en los patrones de diversidad de líquenes, demuestra que el análisis de la diversidad de estos organismos podría no ser adecuado para evaluar los cambios inducidos por la alteración de la vegetación.

Díaz *et al.* (2016) encontraron efecto significativo del pH de la corteza sobre la riqueza y diversidad alfa de especies de líquenes, dada principalmente por la cercanía de una fuente de contaminación de origen volcánico. Teniendo en cuenta estos resultados pudo ser oportuno evaluar el pH de la corteza en este

estudio, debido también a la presencia circundante del complejo volcánico activo conformado por Doña Juana, Petacas y Animas, donde la influencia de estos volcanes sobre las características del suelo ha sido ampliamente documentada (Corpornariño-Conif, 2009; Narváez, 1998; Navarro *et al.*, 2009; UAESPNN, 2008). Por consiguiente, evaluar este parámetro y su posible relación con la comunidad de líquenes hubiese sido relevante y surge como recomendación para trabajos posteriores.

Es importante resaltar las marcadas diferencias en cuanto a la composición de especies de líquenes entre las cuatro unidades de muestra, ya que las especies presentes evidencian la calidad, heterogeneidad y disponibilidad de microhábitats de la vegetación (Holz y Gradstein, 2005; Johansson, 2008). Los cambios en las condiciones de microhábitat luego de un proceso de alteración pueden pasar desapercibidos al analizar aspectos solamente fisionómicos de la vegetación, como la estratificación vertical o cobertura del dosel. Pues estos parámetros de vegetación influenciaron las diferencias de la comunidad de líquenes entre selvas y claros, pero no reflejaron los cambios entre unidades de muestra aparentemente similares, como las selvas. Estos resultados concuerdan con diferentes estudios donde la composición de especies de líquenes cambia significativamente de acuerdo a procesos de alteración de la vegetación (Aragón *et al.*, 2010; Benítez *et al.*, 2012; Holz y Gradstein, 2005; Nascimbene *et al.*, 2007; Nöske *et al.*, 2008; Wolseley *et al.*, 1994), lo cual podría no ser evidente al evaluar la estructura de la diversidad como se mencionaba anteriormente. Además muchas especies de líquenes necesitan largos periodos de tiempo para recubrir la vegetación luego de un evento de alteración de gran magnitud, y algunas de ellas no podrían colonizar nuevamente la vegetación secundaria (Holz y Gradstein, 2005; Johansson, 2008). Por lo tanto, analizar el cambio en la composición de especies de líquenes sobre los diferentes tipos de sucesión de la vegetación se hace relevante e imprescindible, ya que son las especies las que evidencian mayor sensibilidad al impacto de la alteración.

CONCLUSIONES

Los parámetros de diversidad de la comunidad de líquenes cortícolas de la zona amortiguadora se ven influenciados principalmente por la zona, más que por el microclima. Debido al establecimiento de dos estratos bien diferenciados en la vegetación, estratificación subarbórea similar entre las unidades de muestra selvas, respecto al estrato arbustivo en los claros. Teniendo en cuenta estas características la diversidad de los líquenes se ve afectada por el tipo de alteración que presenta la vegetación, más que por el tiempo transcurrido después del evento de alteración, ya que la diversidad no cambió significativamente entre las selvas a pesar de las diferencias en cuanto a su estado de sucesión.

Por otro lado, la composición de especies de líquenes es marcadamente diferente entre las unidades de muestra, lo cual destaca mayor sensibilidad ecológica de las especies a los cambios producto de la alteración de la vegetación, a diferencia de los parámetros de diversidad los cuales han sido irregulares en diversos estudios. Por lo tanto es importante considerar la composición de especies de líquenes como una herramienta más apropiada para evaluar los procesos de conservación.

El aumento en el número de especies de líquenes características de vegetación conservada, a lo largo de los estados de sucesión establecidos en las unidades de muestra, también evidencian el desarrollo de la continuidad ecológica de la vegetación en la zona amortiguadora. Por lo tanto, el registro de líquenes que brinda este estudio, es una base que permite establecer posteriores evaluaciones de cambios en la cobertura de la vegetación en las unidades de muestra, y de esta forma fortalecer el manejo del proceso de conservación para la zona amortiguadora.

LITERATURA CITADA

- Aguirre-C, J. (1985). Algas, líquenes, hongos, hepáticas y musgos. In *Flora de la Real Expedición Botánica del Nuevo Reino de Granada (1783 - 1816): promovida y dirigida por José Celestino Mutis. Vol II.*
- Aguirre-C, J. (2008a). Diversidad y riqueza de los líquenes en la Región Natural Andina o Sistema Cordillerano. In J. O. Rangel-Ch. (Ed.), *Colombia Diversidad Biótica VI Riqueza y diversidad de los musgos y líquenes en Colombia* (pp. 337–382). Bogotá, D.C.: Universidad Nacional de Colombia-Instituto de Ciencias Naturales.
- Aguirre-C, J. (2008b). Diversidad y riqueza de musgos y líquenes en Colombia - Generalidades y metodología-. In J. O. Rangel-Ch (Ed.), *Colombia Diversidad Biótica VI Riqueza y diversidad de los musgos y líquenes en Colombia* (pp. 1–17). Bogotá, D.C.: Universidad Nacional de Colombia-Instituto de Ciencias Naturales.
- Aguirre-C, J. (2008c). Región Amazónica. In J. O. Rangel-Ch (Ed.), *Colombia Diversidad Biótica VI Riqueza y diversidad de los musgos y líquenes en Colombia* (pp. 389–391). Bogotá, D.C.: Universidad Nacional de Colombia-Instituto de Ciencias Naturales.
- Aguirre-C, J. y Avendaño-T, K. (2008). Líquenes de la Región Caribe. In J. O. Rangel-Ch. (Ed.), *Colombia Diversidad Biótica VI Riqueza y diversidad de los musgos y líquenes en Colombia* (pp. 383–387). Bogotá, D.C.: Universidad Nacional de Colombia-Instituto de Ciencias Naturales.
- Aguirre-C, J. y Rangel-Ch., J. O. (2008). Riqueza y aspectos ecológicos y fitogeográficos sobre la flora de líquenes. In J. O. Rangel-Ch. (Ed.), *Colombia Diversidad Biótica VI Riqueza y diversidad de los musgos y líquenes en Colombia* (pp. 549–559). Bogotá, D.C.: Universidad Nacional de Colombia-Instituto de Ciencias Naturales.
- Aguirre-C, J. y Sipman, H. J. (2008). Líquenes del Chocó Biogeográfico. In J. O. Rangel-Ch (Ed.), *Colombia Diversidad Biótica VI Riqueza y diversidad de los musgos y líquenes en Colombia* (pp. 393–399). Bogotá, D.C.: Universidad Nacional de Colombia-Instituto de Ciencias Naturales.
- Andrade-C, M. G. (2011). Estado del conocimiento de la biodiversidad en Colombia y sus amenazas. Consideraciones para fortalecer la interacción ciencia-política. *Revista Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas Y Naturales*, 35, 492–507.
- Aptroot, A., Mercado-Díaz, J., Bárcenas-Peña, A., Cáceres, M., Coca, L., Dal-Forno, M., Feuerstein, S., Herrera-Campos, M., Joshi, S., Kirika, P., Kraichak, E., Lumbsch, T., Miranda-González, R., Moncada, B., Nelsen, M., Pérez, R.,

- Scharnagl, K., Soto, E., Yáñez-Ayabaca, A. y Lücking, R. (2014). Rapid assessment of the diversity of “vehiculicolous” lichens on a thirty year old Ford Bronco truck in central Puerto Rico. *Fungi*, 7, 2–3.
- Aragón, G., Martínez, I., Izquierdo, P., Belinchoón, R. y Escudero, A. (2010). Effects of forest management on epiphytic lichen diversity in Mediterranean forests. *Applied Vegetation Science*, 13, 183–194.
- Ardila, A., Moncada, B. y Lücking, R. (2015). Epiphyte homogenization and de-diversification on alien *Eucalyptus* versus native *Quercus* forest in the Colombian Andes: a case study using lirellate Graphidaceae lichens. *Biodiversity and Conservation*, 24(5), 1239–1252.
- Barreno, E. y Pérez-Ortega, S. (2003). *Líquenes de la Reserva Natural Integral de Muniellos, Asturias* (Consejería). KRK ediciones.
- Benítez, Á., Prieto, M., González, Y. y Aragón, G. (2012). Effects of tropical montane forest disturbance on epiphytic macrolichens. *Science of the Total Environment*, (441), 169–175.
- Bernal, R. (2016). La flora de Colombia en cifras. In R. Bernal, R. S. Gradstein y M. Celis (Eds.), *Cátalogo de plantas y líquenes de Colombia* (Primera ed, p. 1497). Bogotá, D.C.: Universidad Nacional de Colombia (Sede Bogotá). Facultad de Ciencias. Instituto de Ciencias Naturales.
- Bilger, W., Rimke, S., Schreiber, U. y Lange, O. L. (1989). Inhibition of Energy-Transfer to Photosystem II in Lichens by Dehydration: Different Properties of Reversibility with Green and Blue-green Phycobionts. *Journal of Plant Physiology*, 134(3), 261–268.
- Brako, L. (1991). *Phyllopsora* (Bacidiaceae). *Flora Neotropica*, 55, 1–66.
- Cáceres, M. S., Lücking, R. y Rambold, G. (2007). Phorophyte specificity and environmental parameters versus stochasticity as determinants for species composition of corticolous crustose lichen communities in the Atlantic rain forest of northeastern Brazil. *Mycological Progress*, 10, 190–210.
- Chaparro, M. y Aguirre-C, J. (2002). *Hongos liquenizados*. Bogotá, D.C.: Universidad Nacional de Colombia-Instituto de Ciencias Naturales.
- Chilito, L. G., Soto Medina, E. A. y Peña, A. M. (2016). Effects of microclimate on species diversity and functional traits of corticolous lichens in the Popayan Botanical Garden (Cauca, Colombia). *Cryptogamie, Mycologie*, 37(2), 205–215.
- Coca, L. F. y Sanín, D. (2010). *Coccocarpia* Pers. (Peltigerales – Ascomycetes Liquenizados) en Colombia. *Bryophyte Diversity and Evolution*, 32(1), 19.
- Colwell, R. K. (2013). EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. <http://purl.oclc.org/estimates>.

- Cornelissen, J. y ter Steege, H. (1989). Distribution and ecology of epiphytic bryophytes and lichens in dry evergreen forest of Guyana. *Journal of Tropical Ecology*, 5(02), 131–150.
- Corporación Autónoma Regional de Nariño-Corporación Nacional de Investigación y Fomento Forestal. Plan de Ordenación y Manejo de la Cuenca Hidrográfica del Río Mayo (2009). Colombia.
- Cuatrecasas, J. (1958). Aspectos de la vegetación natural de Colombia. *Revista de La Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas Y Naturales*, 10(40), 221–268.
- Cunha, I. P. (2007). *Fungos liquenizados do gênero Leptogium (Ascomycetes) no litoral sul do Estado de São Paulo*. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual Paulista, Botucatu.
- De Caceres, M. y Legendre, P. (2009). Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. *Ecology*.
- Denslow, J. (1985). Disturbance-Mediated Coexistence of Species. In S. T. A. Pickett y P. S. White (Eds.), *The ecology of natural disturbance and patch dynamics* (pp. 307–321). Orlando: Academic Press.
- Díaz, D., Soto, E., Lücking, R. y Silverstone, P. (2016). Corticolous lichens as environmental indicators of natural sulphur emissions near the sulphur mine El Vinagre (Cauca, Colombia). *The Lichenologist*, 46, 1–16.
- Díaz, S. (2003). *Caracterización de las comunidades vegetales del páramo Doña Juana, Cordillera Centro-oriental de los Andes Colombianos*. Trabajo de grado. Universidad del Cauca. Facultad de Ciencias Exactas y de la Educación. Popayán.
- Easton, R. M. (1996). Lichens and rocks: A Review. *Geoscience Canada*, 21(2), 59–76.
- Esslinger, T. L. (1989). *Systematics of Oropogon (Alectoriaceae) in the New World*. American Society of Plant Taxonomists.
- Fox, J. y Weisberg, S. (2011). An {R} Companion to Applied Regression, Second Edition. Thousand Oaks CA: Sage. Retrieved from <http://socserv.socsci.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion>
- Friedl, T. y Büdel, B. (2008). Photobionts. In T. H. Nash (Ed.), *Lichen Biology* (Second edi, pp. 22–26). Cambridge University Press.
- Gargas, A., DePriest, P. T., Grube, M. y Tehler, A. (1995). Multiple origins of lichen symbiosis in Fungi suggested by SSU rDNA Phylogeny. *Science*, 268, 1492–1494.
- Gastwirth, J. L., Gel, Y. R., Hui, L. W. W., Lyubchich, V. y Noguchi, K. (2015). lawstat: Tools for Biostatistics, Public Policy, and Law. R package version 3.0. Retrieved

from <https://cran.r-project.org/package=lawstat>

- Gauslaa, Y., Ohlson, M., Solhaug, K. A., Bilger, W. y Nybakken, L. (2001). Aspect-dependent high-irradiance damage in two transplanted foliose forest lichens, *Lobaria pulmonaria* and *Parmelia sulcata*. *Canadian Journal of Forest Research*, 31(9), 1639–1649.
- Gauslaa, Y. y Solhaug, K. A. (1996). Differences in the susceptibility to light stress between epiphytic lichens of ancient and young boreal forest stands. *Functional Ecology*, 10, 344–354.
- Gauslaa, Y. y Solhaug, K. A. (2004). Photoinhibition in lichens depends on cortical characteristics and hydration. *The Lichenologist*, 36(2), 133–143.
- Gentry, A. H. (1982). Patterns of neotropical plant species diversity. In *Evolutionary biology* (pp. 1 – 81). Springer US.
- Guerrero, D. y Ortega, D. (2012). *Estudio del cambio de la cobertura vegetal en el área de influencia occidental del Parque Nacional Natural (PNN) Complejo Volcánico Doña Juana - Cascabel, período 1989-2011*. Trabajo de grado. Universidad de Nariño. Departamento de Geografía. Pasto.
- Hartshorn, G. (1980). Neotropical Forest Dynamics. *Biotropica*, 12(2), 23–30.
- Hawksworth, D., Iturriaga, T. y Crespo, A. (2005). Líquenes como bioindicadores inmediatos de contaminación y cambios medio-ambientales en los trópicos. *Rev Iberoam Micol*, 22, 71–82.
- Hawksworth, D. L. (1989). Interacciones hongo-alga en simbiosis liquénicas y liquenoides. *Anales Jardín Botánico de Madrid*, 46(1), 235–247.
- Herrera, L. J., Sipman, H. J. M. y Gutiérrez, M. C. (2015). A remarkable Cladoniaceae flora at intermediate elevation in Chámeza (Casanare, Colombia). *Caldasia*, 36(2), 231–238.
- Herrera, L., Arroyave, C., Guiamet, P., Gómez de Saravia, S. y Videla, H. (2004). Biodeterioration of peridotite and other constructional materials in a building of the Colombian cultural heritage. *International Biodeterioration & Biodegradation*, 54, 135–141.
- Herrera-Campos, M., Lücking, R., Pérez-Pérez, R., González, R., Sánchez, N., Barcenás-Peña, A., Carrizosa, A., Zambrano, A., Ryan, D. y Nash, T. (2014). Biodiversidad de líquenes en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 82–99.
- Holz, I. (2003). Host preference, vertical distribution and community composition of cryptogamic epiphytes on two of oak in upper montane forest of Costa Rica. In *Diversity and Ecology of Bryophytes and Macrolichens in Primary and Secondary Montane Quercus Forests, Cordillera de Talamanca, Costa Rica* (pp. 83–118).

- Holz, I. y Gradstein, R. (2005). Cryptogamic epiphytes in primary and recovering upper montane *Quercus* forests of Costa Rica - Species richness, community composition and ecology. *Plant Ecology*, 178, 89–109.
- Honegger, R. (1998). The Lichen Symbiosis: What is so Spectacular About it? *Lichenologist*, 30(3), 193–212.
- Honegger, R. (2008a). Morphogenesis. In T. H. Nash (Ed.), *Lichen Biology* (Second edi). Cambridge University Press.
- Honegger, R. (2008b). Mycobionts. In T. H. Nash (Ed.), *Lichen Biology* (Second edition, pp. 27–36). Cambridge University Press.
- Indexfungorum. Accesado Octubre, 2016. Retrieved from <http://www.indexfungorum.org/names/names.asp>
- Instituto de Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia. (2004). Colecciones en Línea. Publicado en Internet. Accesado Abril, 2015. Retrieved May 20, 2003, from <http://www.biovirtual.unal.edu.co>
- Johansson, P. (2008). Consequences of disturbance on epiphytic lichens in boreal and near boreal forests. *Biological Conservation*, 141(8), 1933–1944.
- Jørgensen, P. M. y Arvidsson, L. (2002). The lichen genus *Erioderma* (Pannariaceae) in Ecuador and neighbouring countries. *Nordic Journal of Botany*, 22(1), 87–114.
- Jørgensen, P. M. y Sipman, H. J. M. (2004). A revision of the *Pannaria rubiginosa* complex in South America. *Nova Hedwigia*, 78(3), 311–327.
- Kessler, M. (2000). Altitudinal Zonation of Andean Cryptogam Communities. *Journal of Biogeography*, 27(2), 275–282.
- Komposch, H. y Hafellner, J. (2000). Diversity and vertical distribution of lichens in a Venezuelan tropical lowland rain forest. *Selbyana*, 21, 11–24.
- Lücking, R. (1997). The use of foliicolous lichens as bioindicators in the tropics, with special reference to the microclimate. *Abstracta Botanica*, 21(1), 99–116.
- Lücking, R. (1998a). Ecology of foliicolous lichens at the “Botarrama” Trail (Costa Rica), a neotropical rainforest site. Part II. Patterns of diversity and area cover, and their dependence on microclimate and phorophyte species. *Ecotropica*, 4, 1–24.
- Lücking, R. (1998b). “Plasticolous” lichens in a tropical rainforest at La Selva Biological Station, Costa Rica. *Lichenologist*, 30, 287–291.
- Lücking, R., Archer, A. W. y Aptroot, A. (2009). A world-wide key to the genus *Graphis* (Ostropales: Graphidaceae). *The Lichenologist*, 41(04), 363.
- Lücking, R., Rivas Plata, E., Chaves, J. L., Umaña, L., y Sipman, H. J. (2009). How many tropical lichens are there... really? In A. Thell, M. R. D. Seaward, y F.

- Feuerer (Eds.), *Diversity of Lichenology - Anniversary Volume. Bibl. Lichenol* (pp. 399–417). Berlin-Stuttgart, Alemania.
- Lücking, R., Schnitzer, S., Dal-Forno, M., Sikaroodi, M., Gillevet, P., Bungartz, F., Moncada, B., Yáñez, A., Chaves, J., Coca, L. y Lawrey, J. (2014). A single macrolichen constitutes hundreds of unrecognized species. *Proc Natl Acad Sci USA*, *111*, 11091–11096.
- Lutzoni, F., Pagel, M. y Reeb, V. (2001). Major fungal lineages are derived from lichen symbiotic ancestors. *Nature*, *411*, 937–940.
- Marcelli, M. P. (1992). Ecología Liguênica nos Manguezais do Sul-Sudeste. *Bibl. Lichenol*, *47*, 1–310.
- Mateus, N., Aguirre, J. y Lücking, R. (2012). Contribuciones a la biota liquénica foliícola del Chocó (Colombia). *Caldasia*, *34*(1), 25–32.
- Mateus, N., Lücking, R. y Aguirre-C., J. (2011). Contribuciones a la biota liquénica foliícola de Colombia. I. Nuevos registros del género *Coenogonium* (Ascomycota: Ascomycota: Coenogoniaceae). *Revista de La Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas Y Naturales*, *35*(137), 425–430.
- McCune, B. (2000). Lichen Communities as Indicators of Forest Health. *The Bryologist*, *103*(2), 353–356.
- McCune, B., Grace, J. B. y Urban, D. L. (2002). *Analysis of Ecological Communities*. Gleneden Beach, Oregon: MjM software design.
- Mena, R. (2012). Calidad de aire en Quibdó mediante bioindicadores. *Bioetnia*, *9*(2), 215–227.
- Ministerio del Medio Ambiente. Art. 18 Dec. 622/1977 (1977). Colombia.
- Ministerio del Medio Ambiente. Art. 5 Dec. 622/1977 (1977). Colombia.
- Ministerio del Medio Ambiente. Política Nacional de Biodiversidad (1995). Colombia.
- Missouri Botanical Garden. Tropicos.org. Accesado Abril, 2015. Retrieved May 20, 2004, from <http://www.tropicos.org>
- Moncada, B. (2012). *El género Sticta (Schreb.) Ach. en Colombia: Taxonomía, Ecogeografía e Importancia*. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional de Colombia Facultad de Ciencias, Departamento de Biología. Bogotá D.C. Colombia.
- Moncada, B., Aguirre-C, J. y Lücking, R. (2014). Ecogeografía del género *Sticta* (Ascomycota liquenizados: Lobariaceae) en Colombia. *Revista de Biología Tropical*, *1*(62), 257–272.
- Moncada, B., Coca, L. F. y Lücking, R. (2013). Neotropical members of *Sticta* (lichenized Ascomycota: Lobariaceae) forming photosymbiodemes, with the

- description of seven new species. *The Bryologist*, 116(2), 169–200.
- Moncada, B. y Forero, E. (2006). El género *Pseudocyphellaria* Vain. (Lobariaceae - Lichenized Ascomycetes) en Colombia. *Caldasia*, 28(2), 197–215.
- Moncada, B., Lücking, R. y Coca, L. F. (2013). Six new apotheciate species of *Sticta* (lichenized Ascomycota: Lobariaceae) from the Colombian Andes. *The Lichenologist*, 45(05), 635–656.
- Moncada, B., Suárez, A. y Lücking, R. (2015). Nueve especies nuevas del género *Sticta* (Ascomycota liquenizados: Lobariaceae) del morfotipo *fuliginosa sensu lato* de Colombia. *Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat*, 39(150), 50–66.
- Moning, C., Werth, S., Dziock, F., Bässler, C., Bradtka, J., Hothorn, T. y Müller, J. (2009). Lichen diversity in temperate montane forests is influenced by forest structure more than climate. *Forest Ecology and Management*, 258(5), 745–751.
- Moreno, C. E. (2001). *Métodos para medir la biodiversidad* (Primera Ed). Zaragoza: M&T–Manuales y Tesis SEA.
- Mycobank. Accedido Octubre, 2016. Retrieved from <http://mycobank.com/quicksearch.aspx>
- Narváez, G. (1998). *Estudio geográfico del volcán Doña Juana y su área adyacente: una perspectiva ambiental*. Universidad Nacional de Colombia.
- Nascimbene, J., Marini, L. y Nimis, L. (2007). Influence of forest management on epiphytic lichens in a temperate beech forest of northern Italy. *Forest Ecology and Management*, 247, 43–47.
- Nash, T. H. (2008). Introduction. In T. H. Nash (Ed.), *Lichen Biology* (Second edition, pp. 1–8). Cambridge: Cambridge University Press.
- Navarro, S., Pulgarín, B., Monsalve, M., Cortés, G., Calvache, M., Pardo, N. y Murcia, H. (2009). Geología e historia eruptiva del Complejo Volcánico Doña Juana (CVDJ) Nariño. *Boletín de Geología*, 31(2), 109–118.
- Nöske, N., Hiltb, N., Werner, F., Brehm, G., Fiedler, K., Sipmana, H. J. y Gradstein, R. (2008). Disturbance effects on diversity of epiphytes and moths in a montane forest in Ecuador. *Basic and Applied Ecology*, 9, 4–12.
- Nowak, R. y Winkler, S. (1975). Follicolous lichens of Choco, Colombia, and their substrate abundances. *Lichenologist*, 7, 53–58.
- Nylander, W. (1863a). Lichenes. In J. Triana, y J. E. Planchon, *Prodromus Florae Novo-Granatensis ou Énumération des plantes de la Nouvelle-Grenade avec description des espèces nouvelles*. *Annales Des Sciences Naturelles Bot.*, 19(4), 286–382.
- Nylander, W. (1863b). *Lichenographiae Novo Granatensis Prodromus*. *Acta Societatis*

Scientiarum Fennicae, 7, 415–504.

- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGinn, D., Minchin, P., O'Hara, B., Simpson, Gavin L., Solymos, P., Stevens, M., Henry H., Szoecs, E. y Wagner, H. (2016). *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.4-0. Retrieved from <https://cran.r-project.org/package=vegan>
- Palmqvist, K. y Sundberg, B. (2000). Light use efficiency of dry matter gain in five macro-lichens: relative impact of microclimate conditions and species-specific traits. *Plant, Cell and Environment*, 23(1), 1–14.
- Peláez, R. N., Moncada, B. y Lücking, R. (2014). High diversity of *Ocellularia* (Ascomycota: Graphidaceae) in the Colombian Llanos, including two species new to science. *Phytotaxa*, 189(1), 245-254.
- Perdomo, L. (2007). *Caracterización de la vegetación de tres unidades de selva Alto Andina del Complejo Volcánico Doña Juana*. Trabajo de grado. Universidad del Cauca. Facultad de Ciencias Naturales Exactas y de la Educación. Departamento de Biología. Popayán.
- Pérez-Quintero, Á. y Watteijne, B. (2009). Estructura de una comunidad de líquenes y morfología del género *Sticta* (Stictaceae) en un gradiente altitudinal. *Acta Biológica Colombiana*, 14(3), 159-172.
- Pinzón, M. y Linares, E. (2001). Catálogo comentado de los líquenes y briófitos de la región subxerofítica de la Herrera (Mosquera, Cundinamarca). *Caldasia*, 23(1), 237–246.
- Pinzón, M. y Linares, E. L. (2006). Diversidad de líquenes y briofitos en la región subxerofítica de la Herrera, Mosquera (Cundinamarca-Colombia). I. Riqueza y Estructura. *Caldasia*, 28(2), 243–257.
- Pohlert, T. (2014). The Pairwise Multiple Comparison of Mean Ranks Package (PMCMR). R package. Retrieved from <http://cran.r-project.org/package=PMCMR>
- Ramírez, N. (2009). *Evaluación de las comunidades liquenicas en dos bosques con diferente historia de uso, de la reserva biológica "Encenillo", Colombia*. Trabajo de grado. Pontificia Universidad Javeriana. Facultad de Ciencias. Bogotá.
- Rangel-Ch., J. O. (2005). La biodiversidad de Colombia. *Palimpsestos*, 5, 292–304.
- Rangel-Ch., J. O. y Lozano, C. G. (2012). Un perfil de vegetación entre La Plata (Huila) y el Volcán del Puracé. *Caldasia*, 14(68-70), 503–547.
- Rincón-Espitia, A., Aguirre-C, J. y Lücking, R. (2011). Líquenes cortícolas en el Caribe Colombiano. *Caldasia*, 33(2), 331–347.
- Rincón-Espitia, A. y Lücking, R. (2011). Nuevos registros del género *Graphis* (Graphidaceae) para Colombia. *Tropical Bryology*, 33, 54–62.

- Rivas Plata, E., Lücking, R. y Lumbsch, H. T. (2008). When family matters: an analysis of Thelotremaaceae (Lichenized Ascomycota: Ostropales) as bioindicators of ecological continuity in tropical forests. *Biodiversity and Conservation*, 17(6), 1319–1351.
- Rizopoulos, D. (2006). ltm: An R package for Latent Variable Modelling and Item Response Theory Analyses. *Journal of Statistical Software*, 17 (5), 1-25. Retrieved from <http://www.jstatsoft.org/v17/i05/>
- Rodríguez, O., Andrade, W., Díaz, F. y Moncada, B. (2015). Actividad antimicrobiana de líquenes de la cuenca alta del río Bogotá. *Nova*, 13(23), 65–72.
- RStudio Team. (2015). RStudio: Integrated Development for R. Boston, MA: RStudio, Inc. Retrieved from <http://www.rstudio.com/>.
- Rubiano, L. (1987). Delimitación de áreas de isocontaminación en Cali y Medellín utilizando líquenes como indicadores. *Pérez-Arbelaezia*, 1(4-5), 7–41.
- Rubiano, L. (1989). Líquenes como indicadores de contaminación en el complejo industrial de Betania y la Termoeléctrica de Zipaquirá, Cundinamarca. *Acta Biológica Colombiana*, 1(4), 95–125.
- Rubiano, L. y Chaparro de Valencia, M. (2006). Delimitación de áreas de Isocontaminación atmosférica en el campus de la Universidad Nacional de Colombia mediante el análisis de bioindicadores (líquenes epífitos). *Acta Biológica Colombiana*, 11(2).
- Selva, S. B. (1996). Using lichens to assess ecological continuity in northeastern forests. In M. Byrd (Ed.), *Eastern old-growth forests - prospects for rediscovery and recovery* (pp. 35–48). Island, Washington, D.C., EEUU.
- Simijaca, D. F., Morales, M. E. y Díaz, C. (2012). Líquenes y contaminación atmosférica en la universidad pedagógica y ecológica de Colombia, Tunja, Boyacá, Colombia. *Ciencia En Desarrollo*, 3(2).
- Sipman, H. J. (1986). Notes on the genus *Everniastrum* (Parmeliaceae). *Mycotaxon*, 26, 235–251.
- Sipman, H. J. (1989). Lichen zonation in the Parque Los Nevados Transect. In T. Van der Hammen, S. Diaz-P, y J. Alvarez (Eds.), *Estudios on Tropical Andean ecosystems* 3 (pp. 461–483).
- Sipman, H. J. (1994). Follicolous lichens on plastic tape. *Lichenologist*, 26, 311–312.
- Sipman, H. J. (1996). Preliminary review of the lichen biodiversity of the Colombian montane forest. In E. Forero y J. L. Luteyn (Eds.), *Biodiversity and conservation of Neotropical Montane Forest* (pp. 313–320). Proceedings of a symposium, New York Botanical Garden, 21-26 June 1993.
- Sipman, H. J. (2002). The Significance of the Northern Andes for Lichens. *The*

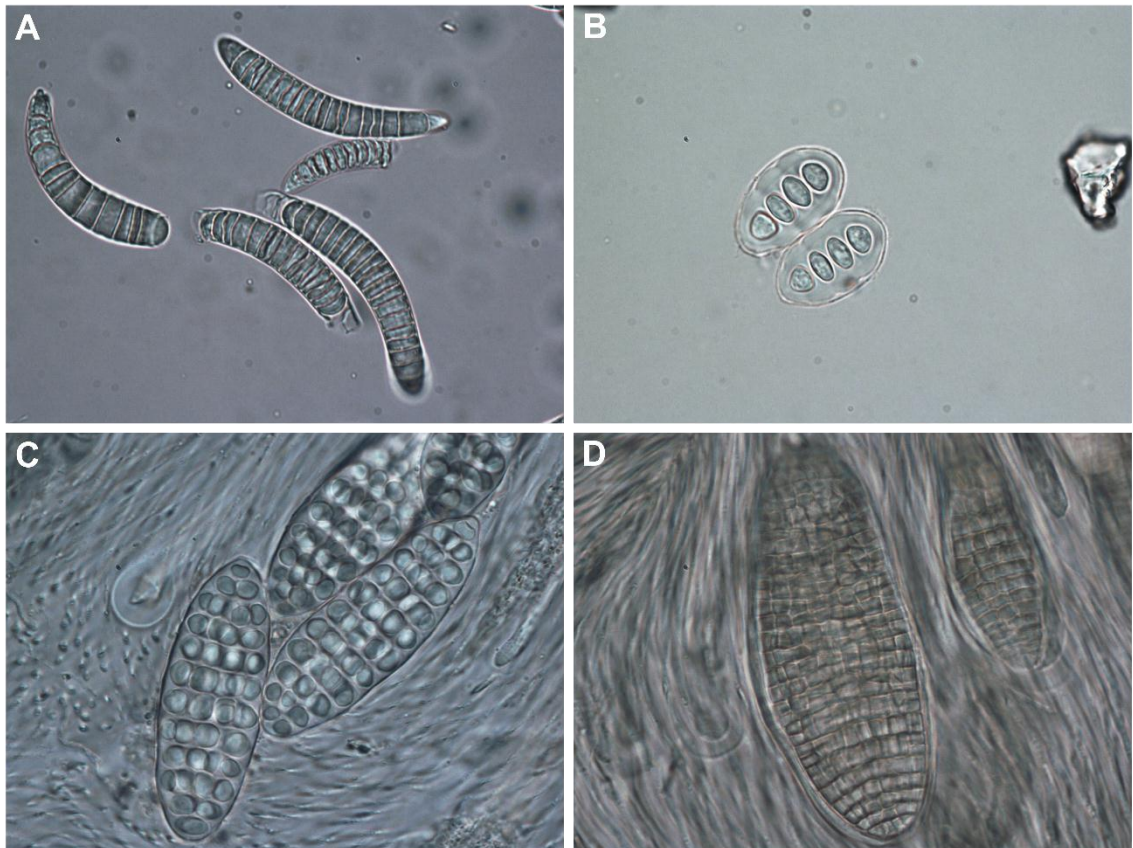
Botanical Review, 68(1), 88–99.

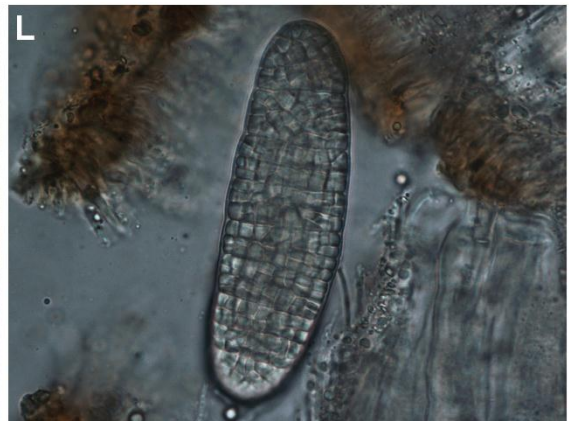
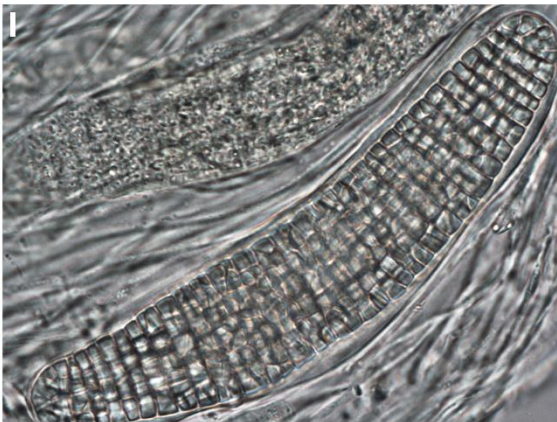
- Sipman, H. J. (2005). The Lichens from the Tatamá transect. In T. Van der Hammen, J. O. Rangel-Ch. y A. M. Cleef (Eds.), *Estudios de Ecosistemas Tropaandinos-Ecoandes 6. La cordillera Occidental, transecto de Tatamá* (pp. 267–273). J. Cramer, Berling-Stuttgart.
- Sipman, H. J. (2006). Lichens determination keys - neotropical genera - available on internet: www.bgbm.org/sipman/keys/neokeyA.htm.
- Sipman, H. J. y Aguirre-C, J. (2016). Líquenes. In R. Bernal, S. R. Gradstein, & M. Celis (Eds.), *Cátalogo de plantas y líquenes de Colombia* (Primera ed, p. 1497). Bogotá, D.C.: Universidad Nacional de Colombia (Sede Bogotá). Facultad de Ciencias. Instituto de Ciencias Naturales.
- Sipman, H. J., Elix, J. y Nash, T. (2009). *Hypotrachyna* (Parmeliaceae, Lichenized Fungi). *Flora Neotropica*, 104, 1–176.
- Sipman, H. J., Hekkings, W. H. y Aguirre-C, J. (2008). Checklist of lichenized and lichenicolous fungi from Colombia. In *Biblioteca José Jerónimo Triana 20*. Bogotá: Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia.
- Soto, E. (2016). El género *Bunodophoron* en Colombia. In *IV Encuentro del Grupo Colombiano de Liquenólogos GCOL. Fundación Universitaria de Popayán*. Popayán.
- Soto, E. y Bolaños, A. (2010). Diversidad de líquenes cortícolas en el bosque subandino de la finca Zíngara (Cali-Valle del Cauca). *Revista de Ciencias*, 14, 35–44.
- Soto, E., Lücking, R. y Bolaños, A. (2012a). Especificidad de forófito y preferencias microambientales de los líquenes cortícolas en cinco forófitos del bosque premontano de finca Zíngara, Cali, Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 60(2), 843–856.
- Soto, E., Lücking, R. y Bolaños, A. (2012b). Los géneros *Coccocarpia* (Ascomycota: Peltigerales) y *Dictyonema* en el Valle del Cauca (Colombia). *Revista de Ciencias*, 16, 9–18.
- Suárez, A. y Lücking, R. (2013). *Sticta viviana* (lichenized Ascomycota: Peltigerales: Lobariaceae), a new species from Colombian paramos. *The Lichenologist*, 45(2), 153–157.
- Syers, J. K. y Iskandar, I. K. (1973). Pedogenetic Significance of Lichens. In V. Ahmadjian y M. E. Hale (Eds.), *The Lichens* (pp. 225–247). New York and London: Academic Press.
- Unidad Administrativa Especial del Sistema de Parques Nacionales Naturales. (2008). *Plan de Manejo Parque Nacional Natural Complejo Volcánico Doña Juana Cascabel 2008-2013*. Popayán.

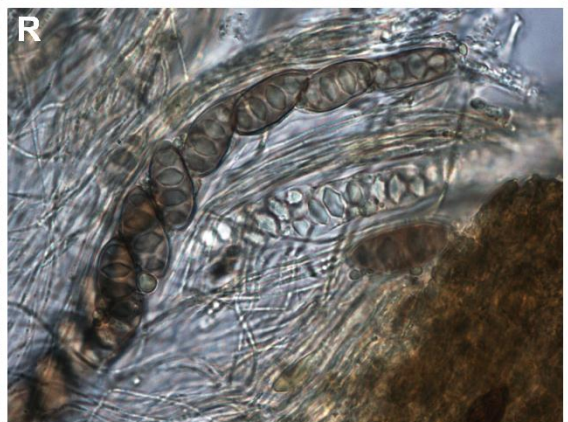
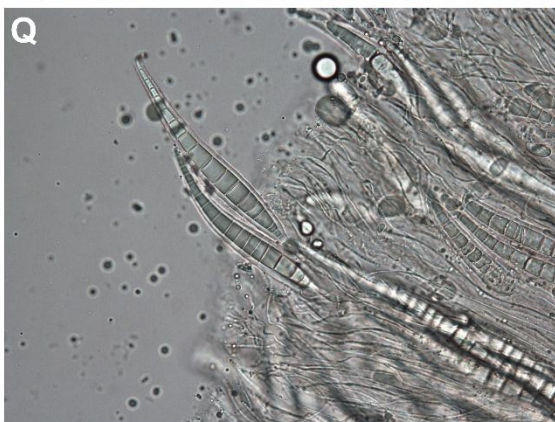
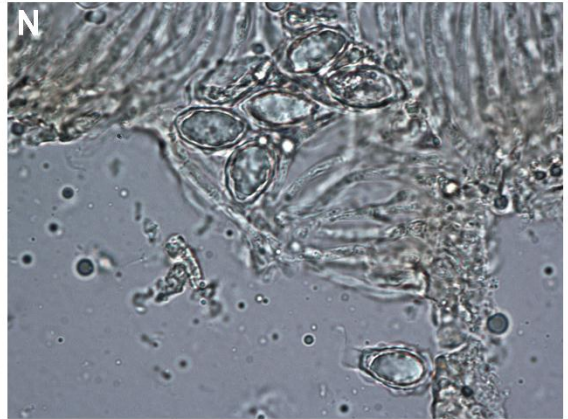
- van Leerdam, A., Zagt, R. J. y Veneklaas, E. J. (1990). The distribution of epiphyte growth-forms in the canopy of a Colombian cloud-forest. *Vegetatio*, 87(1), 59–71.
- Vargas, L. Y., Moncada, B. y Lücking, R. (2014). Five new species of *Cora* and *Dictyonema* (Basidiomycota: Hygrophoraceae) from Colombia: chipping away at cataloging hundreds of unrecognized taxa. *The Bryologist*, 4(117), 368–378.
- Villareal, H., Álvarez, M., Córdoba, S., Escobar, F., Fagua, G., Gast, F., Mendoza, H., Ospina, M. y Umaña, A. M. (2006). *Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad* (Segunda Ed). Bogotá, D.C.: Programa de Inventarios de Biodiversidad. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Wolf, J. H. (1993). Diversity patterns and biomass of epiphytic bryophytes and lichens along an altitudinal gradient in the northern Andes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 80(4), 928–960.
- Wolf, J. H. (1994). Factors controlling the distribution of vascular and non-vascular epiphytes in the northern Andes. *Vegetatio*, 112(1), 15–28.
- Wolseley, P. y Aguirre-Hudson, B. (1991). Lichens as indicators of environmental change in the tropical forests of Thailand. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 1(6), 170–175.
- Wolseley, P., Moncrieff, C. y Aguirre-Hudson, B. (1994). Lichens as indicators of environmental stability and change in the tropical forests of Thailand. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 4, 116–123.

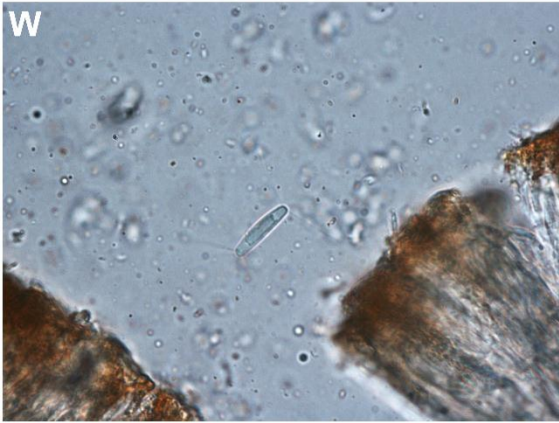
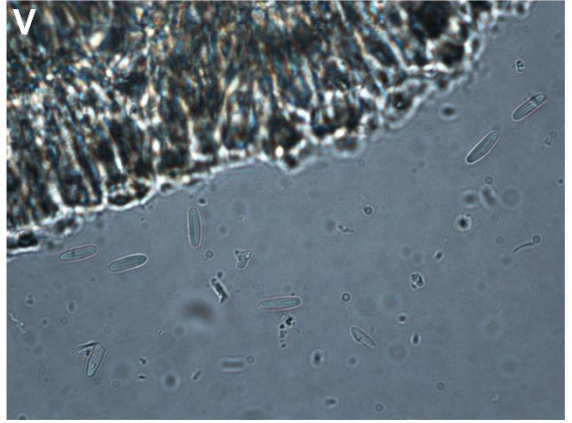
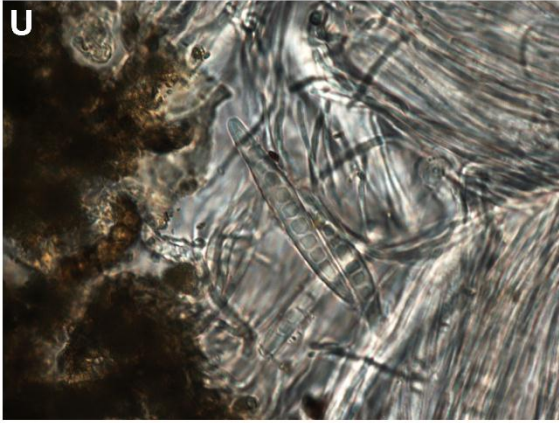
ANEXOS

Anexo 1. Esporas de hongos liquenizados cortícolas de la zona amortiguadora, sector noroccidental del PNN Complejo Volcánico Doña Juana Cascabel. **Graphidaceae:** (A) *Chapsa indica*, (B) *Fissurina* sp., (C) *Graphis acharii*, (D) *Graphis dolichographa*, (E) *Graphis schroederi*, (F) *Graphis subtracta*, (G) *Platygramme* sp., (H) *Thelotrema lepadinum*, (I) *Thelotrema* sp., (J) *Topeliopsis* sp. **Malmideaceae:** (K) *Malmidea fuscella* **Megalosporaceae:** (L) *Megalospora admixta*, (M) *Megalospora tuberculosa* **Pannariaceae:** (N) *Pannaria andina* **Pertusariaceae:** (O) *Pertusaria* cf. *leioplaca*, (P) *Pertusaria* sp. **Porinaceae:** (Q) *Porina* sp. **Pyrenulaceae:** (R) *Pyrenula sexocularis*, (S) *Pyrenula mamillana*, (T) *Pyrenula* sp. 2. **Ramalinaceae:** (U) *Bacidiopsora* sp. 1, (V) *Phyllopsora longiuscula* **Ramboldiaceae:** (W) *Ramboldia* sp. (X) Morfoespecie 9. Fotografías: J. Claros.









Anexo 2. Especies de árboles encontrados en cada zona muestreada, familia a la cual pertenecen y número de unidades de muestra.

Taxón	Zona			
	Selva 1	Selva 2	Claro 1	Claro 2
ADOXACEAE				
<i>Viburnum triphyllum</i> Benth.		1		
ARALIACEAE				
<i>Oreopanax argentatus</i> (Kunth) Decne. & Planch.		1		
<i>Schefflera humboldtiana</i> (Decne & Planch. ex Seem.) Frodin		2		
ASTERACEAE				
<i>Baccharis lehmannii</i> Klatt			5	1
BRUNELLIACEAE				
<i>Brunellia tomentosa</i> Bonpl.				1
CLETHRACEAE				
<i>Clethra rugosa</i> Steyerm.		5		
CUNONIACEAE				
<i>Weinmannia heterophylla</i> Kunth	2			
<i>Weinmannia mariquitae</i> Szyszyl.	9	2		1
<i>Weinmannia rollottii</i> Killip		1		
MELASTOMATACEAE				
<i>Miconia gleasoniana</i> Wurdack	2			
<i>Tibouchina mollis</i> (Bonpl.) Cogn.				1
<i>Monnina</i> sp.	2			
PENTAPHYLACACEAE				
<i>Freziera canescens</i> Bonpl.	1			
<i>Freziera reticulata</i> Bonpl.	2			
PRIMULACEAE				
<i>Geissanthus</i> sp.		3		
ROSACEAE				
<i>Hesperomeles obtusifolia</i> (Pers.) Lindl.	2	1		
<i>Hesperomeles</i> sp.				1
RUBIACEAE				
<i>Palicourea amethystina</i> (Ruiz & Pav.) DC.		2		
SIPARUNACEAE				
<i>Siparuna echinata</i> (Kunth) A. DC.		1		
SOLANACEAE				
<i>Solanum callianthum</i> C.V. Morton		1		