
ESTRUCTURA DE UNA COMUNIDAD DE LÍQUENES Y MORFOLOGÍA DEL GÉNERO *Sticta* (STICTACEAE) EN UN GRADIENTE ALTITUDINAL

Lichen Community Structure And Morphological Changes In The Genus *Sticta* (STICTACEAE) Associated To An Altitude Gradient

ÁLVARO LUÍS PÉREZ-QUINTERO^{1*}, BENICIA WATTEIJNE CERÓN^{1**}.

¹Pregrado Biología-Facultad de Ciencias-Universidad Nacional de
Colombia-Sede Bogotá.

*alperezq@unal.edu.co, **bwatteijnec@unal.edu.co

Presentado 12 de diciembre de 2008, aceptado 26 de junio de 2009, correcciones julio 30 de 2009.

RESUMEN

La distribución y el crecimiento de los líquenes están condicionados por diferentes factores ambientales, entre estos la variación en gradientes altitudinales. En la cordillera Oriental de los Andes de Colombia, no se han realizado estudios sobre zonación altitudinal de líquenes. En este trabajo se estudiaron las variaciones en la estructura de la comunidad de líquenes epífitos en un gradiente altitudinal (2.000-2.600 m) en el PNN Tatamá. Se encontró que con el aumento en altura hay una disminución en riqueza y diversidad, siendo esto una desviación del patrón encontrado generalmente en otros trabajos sobre líquenes y gradientes altitudinales. La comunidad a bajas alturas se compone principalmente de líquenes fruticosos (cobertura de 30% a 2.070 m y 0% a 2.560 m) y a mayores alturas de líquenes foliosos (cobertura de 15% a 2.070 m y 43% a 2.560 m). La altura, además de influenciar la estructura de la comunidad de los líquenes, puede afectar el desarrollo y la morfología de estos. En el género folioso *Sticta* se presentaron variaciones intraespecíficas en la densidad de cífelas (órganos de intercambio gaseoso) asociadas a la altura, encontrándose un efecto significativo de la altura sobre la densidad de cífelas en las especies *S. andensis* y *S. gyalocarpa* (ANOVA, valor $p= 0.008$ y 0.05 respectivamente). Esto muestra un mecanismo de adaptación a los cambios ambientales que se dan con la altura.

Palabras clave: comunidad de líquenes, gradiente altitudinal, líquenes epífitos, *Sticta* sp.

ABSTRACT

Lichen's growth and distribution are conditioned by various environmental factors, altitude being an important one. In the Cordillera Oriental of Colombian Andes, there haven't been studies on lichen's altitudinal zonation. We studied the variation on lichen community structure along an altitudinal gradient (2000-2600 m) in PNN Tatamá, we found diversity diminishes as altitude increases, this being a variation from what's generally found in lichen community behavior. At low altitudes, the community was

conformed by fruticose lichens (30% cover at 2070 m and 0% at 2560 m), and by foliose lichens at high altitudes (15% cover at 2070 m and 43% at 2560 m). Altitude, besides influencing lichen's community structure, may affect their development and morphology. In the foliose genus *Sticta* we found intraspecific variation on cyphellae (gaseous exchange organs) density associated with altitude, a significant effect of altitude on cyphellae density was found for the species *S. andensis* and *S. gyalocarpa* (ANOVA p value= 0.008 and 0.05 respectively). This shows an adaptation mechanism of these organisms to the environmental changes given with altitude.

Key words: Altitudinal gradient, epiphytic lichens, lichen community, *Sticta* sp.

INTRODUCCIÓN

Una comunidad biológica cualquiera se encuentra condicionada por muchos factores bióticos y abióticos. Es común que las condiciones ambientales varíen en una manera no aleatoria a lo largo de un gradiente geográfico, esta variación en condiciones ambientales se verá reflejada en la composición de las comunidades biológicas de tal manera que los sitios más alejados geográficamente y con mayor diferencia en condiciones ambientales serán más disímiles en su composición biológica (principio de autocorrelación espacial). La teoría de gradientes, referida a gradientes altitudinales, estipula que la densidad de una especie debe variar con las condiciones climáticas y ambientales locales y tendrá su pico en las alturas en que la combinación de las condiciones sea óptima para la especie en cuestión. La posición relativa de los picos en densidad de especies deberá variar de manera predecible entre grupos de especies que difieran en afinidades ambientales y nichos fundamentales (Karr y Freemark, 1983; Lomolino, 2001).

La manera en que la comunidad de líquenes cambia o se adapta a lo largo de un gradiente altitudinal no se conoce completamente. Los líquenes, desde el punto de vista ecológico, son importantes porque constituyen eslabones fundamentales en una sucesión vegetal. Varios estudios se han hecho para determinar los factores que afectan su crecimiento y distribución, por ejemplo, son muy sensibles a la contaminación atmosférica lo que permite su utilización como bioindicadores (Chaparro y Aguirre, 2002; McCune, 2000). Otros factores importantes que determinan la diversidad, distribución y crecimiento de los líquenes epífitos son la competencia, la predación, la humedad, la antigüedad del bosque, la disponibilidad de luz y la altura (Dyer y Letourneau, 2007; Lücking, 1999; Silet *et al.*, 2000).

Se ha comprobado que existe una zonación altitudinal en la distribución de líquenes en estudios realizados en Costa Rica (Lücking, 1999), Indonesia (Seifriz, 1924), Noruega, (Grytness *et al.*, 2006) y Tailandia (Wolseley y Aguirre-Hudson, 1997). Colombia es uno de los países con mayor riqueza de líquenes en el mundo y uno de los mejor conocidos en este aspecto en la región neotropical (Sipman *et al.*, 2000). Varios estudios han hecho aproximaciones a la distribución de los líquenes (en conjunto con los briófitos) en un gradiente altitudinal en Colombia (Sipman, 1989; Wolf, 1993; Kessler, 2000) y se han mostrado diferencias significativas en diversidad y composición de líquenes asociadas a la altura. Sin embargo, estos estudios se han realizado exclusivamente en la cordillera Central. Se conoce poco la ecología de los líquenes en la cordillera Oriental y menos en

la zona del Parque Natural Nacional Tatamá, donde únicamente se han realizado aproximaciones taxonómicas y de inventario de la flora de líquenes (Sipman, 1988). La altura, además de determinar la estructura de la comunidad de líquenes, podría estar afectando la morfología de ciertas especies. De acuerdo a la teoría de gradientes, cuando una especie no se encuentra en su rango óptimo de crecimiento, deberá adaptarse para mantener la productividad o disminuir el estrés en condiciones menos favorables (Lomolino, 2001). Esto sin embargo, no ha sido documentado previamente en líquenes. Una estructura de los líquenes que puede ser susceptible a cambios en respuesta a la altura, son las cífelas en el género *Sticta*, éstos son órganos de aireación en la cara ventral, cuya área va a ser determinante para el balance hídrico y gaseoso del líquen (Green *et al.* 1981; Snelgar y Green 1981).

En el presente trabajo se buscó determinar la variación de la estructura de la comunidad de líquenes epífitos en términos de composición, riqueza y abundancia, en un gradiente altitudinal en un bosque húmedo subandino-andino de la cordillera oriental de Colombia e identificar cambios morfológicos asociados a la altura en el género *Sticta*.

MÉTODOS

ORGANISMOS DE ESTUDIO

Los líquenes son organismos fotosintéticos poikilohídricos que resultan de la asociación simbiótica entre un hongo (micobionte) y uno o más organismos autótrofos fotosintéticos (fotobionte). Tienen la capacidad de colonizar varios sustratos y de acuerdo a esto se clasifican en saxícolas (sobre rocas), terrícolas (sobre suelo), muscícolas (sobre briofitos) y epífitos (sobre plantas vasculares). Dentro de de estos últimos se destacan los corticícolas por su abundancia en el trópico cuyo sustrato son las cortezas de los árboles e incluyen líquenes foliosos, fruticosos y crustáceos (Chaparro y Aguirre, 2002; Hawksworth, 1988). El género *Sticta*, es un género de líquenes foliosos comúnmente epífito, que se caracteriza por tener la parte ventral tomentosa interrumpida por poros cóncavos redondeados denominados cífelas (Chaparro y Aguirre, 2002), que son estructuras de aireación que permiten el intercambio gaseoso y proveen la atmósfera necesaria para la fotosíntesis del alga. La relación de área de cífelas y tomento en la parte ventral es importante para el balance hídrico del líquen (Green *et al.*, 1981; Snelgar y Green, 1981).

ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se realizó en el Parque Natural Nacional Tatamá y en el Parque Natural Municipal Planes de San Rafael en el municipio de Santuario, Risaralda-Colombia.

El PNM Planes de San Rafael se encuentra entre 2.000 y 2.500 msnm en la vertiente oriental de la cordillera Occidental de los Andes clasificado como bosque húmedo subandino-andino (Cuatrecasas, 1958), presenta una temperatura media de 20° C, la precipitación anual media es de 2.600 mm, tiene un régimen bimodal con mayo y octubre-noviembre como los periodos más lluviosos, (Minambiente, 2006). Durante los días de muestreo la precipitación varió entre 0,1 a 40 mm (IDEAM, 2008).

La vegetación del parque es propia de la selva andina higrofitica de clima frío (Minambiente, 2006). Por encima de los 2.000 msnm la estructura de la vegetación presenta rasgos típicos de selva andina, por encima de los 3.500 msnm se encuentran áreas desprovis-

tas de vegetación de porte alto especialmente en los filos y hacia las culminaciones rocosas del macizo. En la vertiente oriental hay predominancia de *Quercus humboldtii*, e individuos de los géneros *Ladenbergia*, *Ficus*, *Toxicodendron*, *Palicourea*, *Nectandra*, *Hyeronima*, *Persea*, *Cecropia*, *Matisia*, *Licania*, *Weinmannia*, *Fugenia*, *Miconia*, *Podocarpus*, *Brunellia*, *Clusia*, *Drymis granadensis*, *Ocotea* y *Hedyosmum* (CCTCEJ, 2001).

MUESTREO

El muestreo se realizó del 9 al 11 de marzo de 2008. Se escogieron cuatro sitios a diferentes alturas, detallados en la Tabla 1, en cada sitio se muestrearon seis árboles por sitio, este número de árboles mostró ser representativo tras realizar una curva de colector. Se escogieron árboles de especies comunes en el bosque (ver área de estudio); de corteza rugosa, con un perímetro entre 20 y 100 cm y separados por lo menos por 5 m entre ellos del camino y de fuentes de agua. Se delimitaron al azar tres bandas de 10 cm de ancho a diferentes alturas en el tronco y se muestreo la totalidad de líquenes epífitos no crustáceos presentes en esta. En campo, para cada espécimen, se registraron datos de tamaño, color y presencia-ausencia de estructuras de dispersión. El porcentaje de cobertura de los líquenes sobre el tronco se utilizó como medida de la abundancia. Los especímenes fueron recolectados y almacenados en bolsas de papel para su posterior análisis en el Herbario Nacional de Colombia (COL). Se recolectaron en total 134 ejemplares, 52 de los cuales pertenecían al género *Sticta*.

	Sitio 1	Sitio 2	Sitio 3	Sitio 4
Altura (msnm)	2.560	2.350	2.133	2.070
Temperatura (° C)	16	16	18	15
Altura del dosel (m)	12	10	8	15
Cobertura de musgos y hepáticas	Grande	Grande	Baja	Baja
Intensidad relativa de luz (lux)	700-710	720-730	670-680	460-470

Tabla 1. Caracterización de los diferentes sitios

ANÁLISIS DE MUESTRAS

Los especímenes se deshidrataron durante 24 horas en el horno. Se identificaron hasta el nivel de género con las claves de Sipman y Aguirre (1982) y Sipman (2005), dentro de algunos géneros se diferenciaron especies o morfotipos, pero no se determinaron por ausencia de claves.

Las especies del género *Sticta* se determinaron siguiendo las claves de Awasthi (1998), Burgaz y Martínez (1999), Galloway (1997) y McDonald *et al.* (2003). Para confirmar la nomenclatura se utilizó el *Index Fungorum* (CABI, 2004). A estos especímenes se les midió el diámetro de cífelas con papel milimetrado bajo el estereoscopio y la densidad de cífelas por área, mediante conteo directo de número de cífelas en un área de 25 mm², con tres repeticiones por espécimen.

ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Para determinar el éxito del esfuerzo de muestreo se realizaron curvas de colector (*Coleman Rarefaction*), y se determinaron los estimadores no paramétricos Jack2 y Chao2 utilizando EstimatesWin800 (Colwell, 2006).

Para la caracterización de la estructura de la comunidad se realizaron análisis de riqueza, abundancia (utilizando la cobertura de cada especie, en porcentaje, como un indicador de la abundancia) y diversidad. Se calcularon los índices de diversidad Shannon y Simpson utilizando EstimatesWin800 (Colwell, 2006). Se realizó una prueba Kruskal-Wallis para determinar homologías entre los sitios de muestreo utilizando PAST versión 1.74 (Hammer *et ál.*, 2007).

Para analizar los posibles cambios morfológicos en un gradiente altitudinal, se realizaron box-plots y análisis de varianza (ANOVA) utilizando el programa SPSS (SPSS Inc. 2004), para determinar el efecto de la altura sobre el diámetro y la densidad de cífelas en las especies del género *Sticta*. La normalidad de los datos se comprobó utilizando la prueba de normalidad del programa SPSS (SPSS Inc. 2004). Para todas las pruebas estadísticas se consideró un valor de significancia $\alpha = 0,05$.

RESULTADOS

ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE LÍQUENES EN DISTINTAS ALTURAS

Se encontró que la composición de la comunidad de líquenes epífitos cambia con la altura, y que cada especie tiene un comportamiento independiente (Figs.1 y 2). Especies

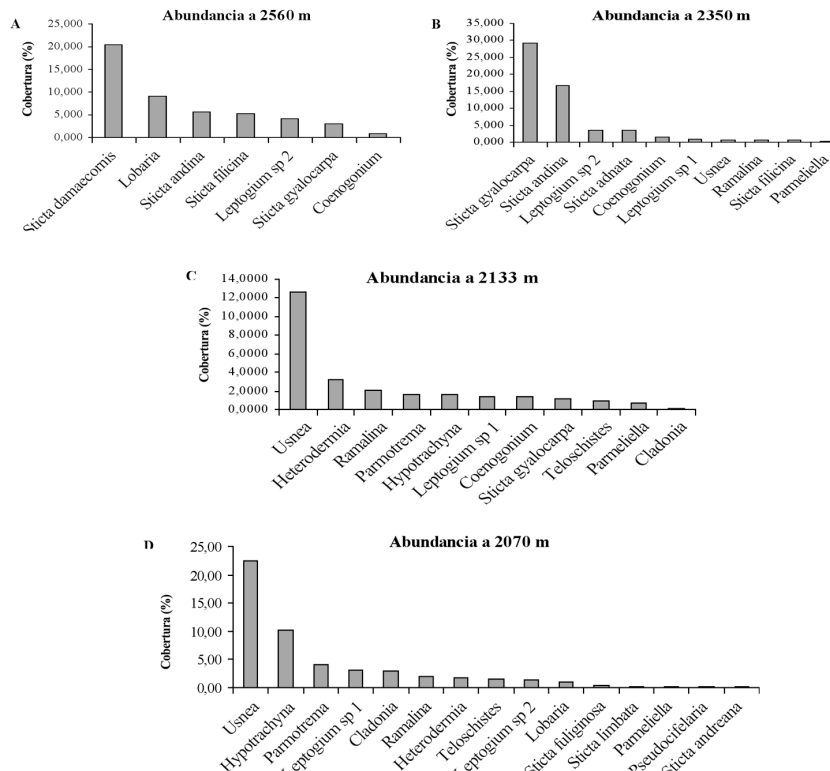


Figura 1. Abundancia de especies de líquenes a cada altura. A. 2560 m, B. 2350 m, C. 2133 m, D. 2070 m.

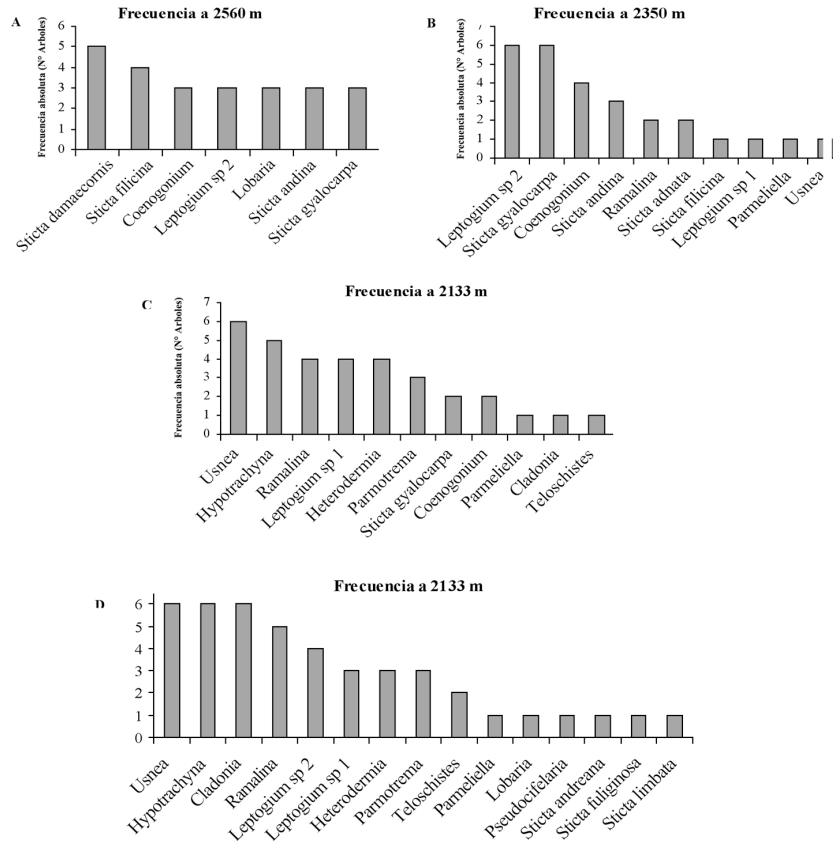


Figura 2. Frecuencia de especies de líquenes a cada altura. A. 2560 m, B. 2350 m, C. 2133 m, D. 2070 m.

como *Lobaria* sp., *Sticta damicornis* y *Sticta filicinella* tienen mayor abundancia y frecuencia a mayor altura y disminuyen hasta desaparecer en los sitios bajos, otras tienen sus picos de frecuencia y abundancia en alturas medias (*Coenogonium* sp., *Sticta gyalocarpa*) y otras van creciendo en abundancia y frecuencia a medida que disminuye la altura (*Cladonia* sp., *Ramalina* sp., *Usnea* sp.). En las mayores alturas (2.560 y 2.350 m) se encontró una comunidad compuesta principalmente de líquenes foliosos con capacidad de cubrir grandes áreas (*Sticta* spp), mientras que a menor altura la comunidad se compone principalmente de líquenes fruticosos o péndulos con menor capacidad para cubrir grandes áreas de la corteza de los árboles (*Cladonia* sp., *Heterodermia* sp., *Ramalina* sp., *Usnea* sp.) (Fig. 3). Para las cuatro alturas el muestreo resultó aleatorio según la curva de colector y para la altura 2.560 m se obtiene una asíntota, mostrando que se colectó la totalidad de las especies esperadas (Tabla 2 y Anexo 1), esto se confirma con los estimadores no paramétricos Chao2 y Jack2. Para las otras alturas no se obtiene una asíntota en la curva de colector (Tabla 2 y Anexo 1). A partir de los estimadores Chao2 y Jack2 se obtiene el porcentaje de especies estimadas que no se recolectó (Tabla 2), un esfuerzo de muestreo proporcional a este porcentaje sería, en teoría, suficiente para recolectar todas las especies.

Cobertura de líquenes foliosos y fruticosos a cada altura

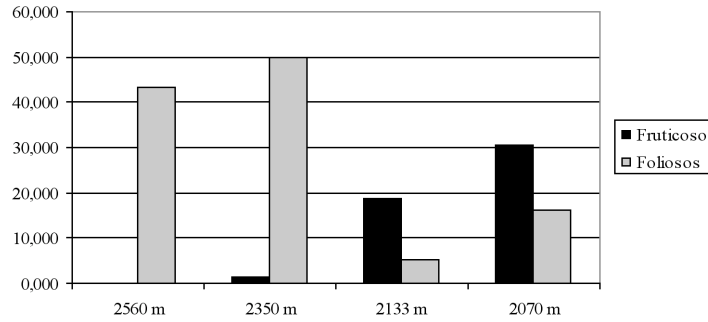


Figura 3. Cobertura de líquenes foliosos y fruticosos a cada altura.

		Altura 2.560 m	Altura 2.350 m	Altura 2.133 m	Altura 2.070 m
Esfuerzo de muestreo	Especies observadas (Sobs)	7	10	11	15
	Muestreo al azar (Curva de colector)	Si	Si	Si	Si
	Asíntota (Curva de colector)	Si	No	No	No
Estimadores no paramétricos	Chao2	7	11,25	11,21	21,25
	% diferencia Chao2 y Sobs	0	11,1	1,9	29,4
	Jack2	7	14,4	12,4	23,47
	% diferencia Jack2 y Sobs	0	30,6	11,3	36,1
Homología entre sitios	Kruskal-Wallis	p(same) = 0.5507			

Tabla 2. Análisis estadístico de estructura de comunidades de líquenes.

El número de especies aumenta de manera inversa a la altura (Fig. 4A). La diversidad, obtenida a partir de los índices Shannon y Simpson, presenta igualmente su valor máximo a menor altura, pero su valor mínimo se dio a los 2350 m y no a los 2560 m (Fig. 4B) como se esperaba a partir de los datos de riqueza, esto puede indicar que, al calcular la diversidad, los valores bajos de riqueza se compensan con valores altos de abundancia a mayor altura. Los cuatro sitios fueron significativamente diferentes en cuanto a riqueza y abundancia de especies. (Kruskal-Wallis, $p(\text{same})=0.3052$).

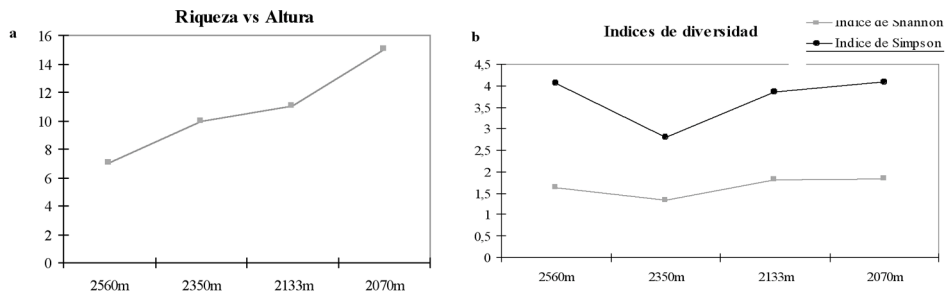


Figura 4. A. Número de especies observadas a cada altura. B. Índices de diversidad Shannon y Simpson a cada altura.

CAMBIOS MORFOLÓGICOS ASOCIADOS A LAS ALTURAS

Se estudió la manera en que cambian las cifelas de las distintas especies de *Sticta* de acuerdo a la altura. A cada altura es posible encontrar especies con alta y baja densidad de cifelas (Fig. 5). Existe sin embargo, una tendencia clara dentro de cada especie a que los individuos encontrados a mayor altura tengan una densidad de cifelas mayor que los individuos a menor altura.

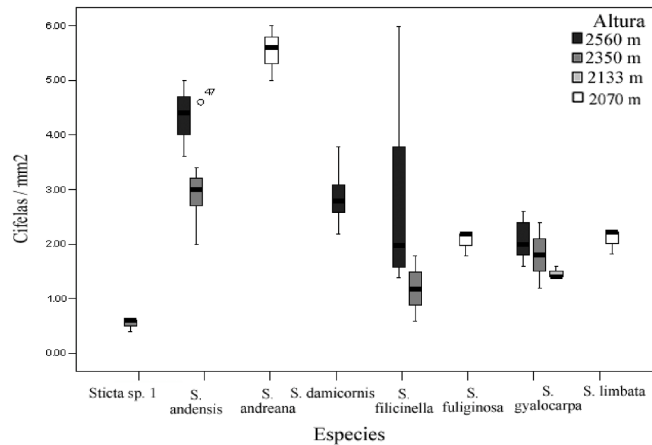


Figura 5. Box-plot mostrando la densidad de cifelas en cada especie y cada altura muestreada.

La densidad y el tamaño mostraron ser variables especie-específicas, dado el valor significativo de la especie sobre estas variables en el ANOVA (Tabla 3). Se encontró también un efecto significativo de la altura sobre la densidad de cifelas (Tabla 4), confirmando lo observado en el box-plot (Fig. 5). El diámetro de las cifelas, por el contrario no es una variable condicionada por la altura.

Fuente	Suma de cuadrados	Razón- F	Significancia (p)
ANOVA 2-Vías. Altura y especie vs. Densidad de cifelas			
Especie	11.742	7.378	.001*
Altura	52.493	10.995	.000*
Especie*Altura	4.084	2.566	.084
ANOVA 2-Vías. Altura y especie vs. Diámetro de cifelas			
Especie	39.475	12.836	.000*
Altura	.067	.055	.947
Especie*Altura	.781	.635	.535

Tabla 3. Efecto de la altura y de la especie sobre las variables densidad y tamaño en los especímenes del género *Sticta*. *valores significativos ($\alpha = 0.05$).

Al analizar por separado las especies encontradas a más de una altura, se confirma que para las especies *Sticta andensis* y *Sticta gyalocarpa* existe un efecto significativo de la altura sobre la densidad de cifelas (Tabla 4), que consiste en favorecer densidades mayores a mayor altura como se evidencia en la figura 5. Para la especie *S. filicinella* no se observa

un efecto significativo debido a la alta variación que existe dentro de cada altura (Fig. 5). Las demás especies del género solo se encontraron a una altura.

Fuente	Suma de cuadrados	Razon- F	Significancia (p)
<i>Sticta andensis</i>			
Entre grupos	4.161	9.973	.008*
Dentro de grupos	5.423		
<i>Sticta gyalocarpa</i>			
Entre grupos	1.034	3.503	.050*
Dentro de grupos	2.952		
<i>Sticta filicinella</i>			
Entre grupos	7.800	3.566	.072
Dentro de grupos	48.118		

Tabla 4. Efecto de la altura sobre la densidad de cifelas en cada especie de *Sticta*.

*valores significativos ($\alpha= 0.05$).

DISCUSIÓN

ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE LÍQUENES A DISTINTAS ALTURAS

Estudios previos acerca de la distribución de los líquenes en gradientes altitudinales en Colombia reportan que, en términos generales, la riqueza y la biomasa es máxima a mayores alturas, y el óptimo de crecimiento y diversidad está entre 3.000 y 4.000 msnm (Chaparro y Aguirre, 2002; Sipman, 1989). Los líquenes foliosos y crustáceos tienden a disminuir con la altura mientras que los fruticosos aumentan a partir de los 3.400 m (Wolf, 1993). Estos resultados, aparentemente contradictorios con los encontrados en este trabajo, provienen de estudios que toman un gradiente mayor de altura (desde 1.000 a 4.000 m) y probablemente de ecosistemas no alterados. Kessler (2000) ya había señalado la importancia de realizar estudios con subdivisiones que comprendan tantos escalones altitudinales estrechos como sea posible, sin ninguna suposición a priori sobre la zonación altitudinal, previendo que se pueden encontrar excepciones al patrón general en rangos más pequeños, como los aquí reportados.

Los líquenes alcanzan un pico de riqueza alrededor de los 2.000 m y esta va disminuyendo hasta los 2.500 m (Kessler, 2000; Wolf, 1993). Entre los 2.400 y 2.500 m ocurre un cambio drástico en la humedad, asociado a la transición del bosque subandino y el bosque andino (Cuatrecasas, 1958) que resulta muy importante para la comunidad de líquenes provocando un aumento general en la biomasa de la flora epífita, incluyendo líquenes, briofitos y traqueófitas (Frahm y Gradstein, 1991; Kessler, 2000). En este rango fueron encontradas las especies que presentaban la mayor cobertura.

Los trabajos respecto a la composición de la comunidad de líquenes arrojan resultados diversos. Seifriz (1924) señala un pico de riqueza de líquenes foliosos alrededor de los 2.700 m, Wolf (1993) encuentra líquenes foliosos principalmente a los 2.000 m, se hacen más escasos a mayor altura y vuelven a tener un pico a los 2.600 m, mientras que los líquenes fruticosos constantemente aumentan en riqueza con la altura. Chaparro y Aguirre (2002) señalan que el rango entre 2.000 y 3.000 m es dominado por líquenes foliosos,

principalmente *Sticta* e *Hypotrachyna*, al tiempo que las especies de *Usnea* y *Ramalina* (fruticosos) aumentan desde los 2.000 m y tienen su pico a los 4.000 m. Estos resultados, sin embargo, son basados en la riqueza y no en la cobertura de los líquenes, indicador de la abundancia y por tanto de su papel ecológico. En este trabajo se encontró un patrón de líquenes fruticosos predominantes entre 2.000 y 2.200 m en zonas altamente iluminadas con vegetación en un estado temprano de sucesión y con poca humedad, y líquenes foliosos entre 2.300 y 2.500 m en zonas del bosque cerradas, en una etapa de sucesión más avanzada y con mayor humedad, esto no ha sido previamente documentado.

En la zona entre 2.400 y 2.500 m, como se ha señalado, se produce un aumento en la humedad y en la biomasa de briófitos, bajo tales condiciones se hace favorable el desarrollo de líquenes foliosos con mayor capacidad para competir por área de sustrato, además existe una correlación entre la velocidad de crecimiento de los líquenes foliosos y la humedad (Armstrong, 1993). La abundancia de los briófitos condiciona también la cantidad de especies que pueden crecer en estos sitios explicándose la baja riqueza, previamente se ha visto que los picos de riqueza de los líquenes, normalmente son opuestos a los de los musgos y hepáticas (Kessler, 2000; Wolf, 1993). En las zonas bajas, el desarrollo de los líquenes fruticosos puede estar favorecido por la ausencia de competencia, la mayor cantidad de luz (la distribución circundante del fotobionte en los fruticosos les permite hacer fotosíntesis por toda la superficie) y por un sustrato más firme que la madera húmeda de las zonas altas.

Varios ecólogos y biogeógrafos, al tratar el tema de los gradientes altitudinales, han señalado que los patrones generales que se observan en la naturaleza resultan de los efectos combinados de varios procesos redundantes o convergentes, y no de los presuntos efectos independientes de una fuerza primordial (Brown y Lomolino, 1998; Lawton, 1996; Lomolino, 2001; Rocklefs y Schluter, 1993). De modo que, la altura actúa como un elemento multifactorial que condiciona la estructura de la comunidad de líquenes. Cambios en la humedad, cantidad de luz, y especies que compiten por el sustrato en rangos muy pequeños de altura pueden producir desviaciones significativas del patrón general de distribución de los líquenes. Otro factor a tener en cuenta es la intervención antrópica en las zonas más bajas del bosque, que puede llevar a modificar los procesos naturales de sucesión y estar influenciando, también, la estructura de la comunidad de líquenes. Estudios en los que se compare la comunidad de líquenes en bosques intervenidos y no intervenidos a la misma altura, podrían aclarar que tanto puede este factor afectar o explicar las variaciones observadas en este trabajo.

CAMBIOS MORFOLÓGICOS ASOCIADOS A LA ALTURA

Las variaciones intraespecíficas en la densidad de cifelas observadas en las especies de *Sticta* están revelando un proceso de adaptación a la altura que involucra un cambio morfológico claro. Dado el papel ya reconocido de las cifelas en el intercambio gaseoso y la capacidad de retención de agua del líquen (Green *et al.*, 1981; Snelgar y Green, 1981) son las estructuras ideales para su modificación en respuesta a los cambios ambientales que se dan con la altura; diferente humedad relativa, presión parcial de gases y temperatura. Una mayor densidad de cifelas a mayor altura garantiza una mayor superficie para intercambio gaseoso al tiempo que disminuye la capacidad de retención de agua del líquen en una zona con mayor humedad.

Sin embargo, estos cambios morfológicos parecen ser costosos fisiológica o ecológicamente, pues aquellas especies en las que se observaron cambios significativos en densidad de cifelas tenían mayor cobertura a menor altura (*Sticta andensis* y *Sticta gyalocarpa*).

S. filicinella, a diferencia de las otras especies, presentaba a mayor altura mayor cobertura y una gran variación en densidad y diámetro de cifelas que no se observó a menor altura, de manera que el éxito que alcanza esta especie a mayor altura va acompañado de un rango amplio en variación morfológica que parece no ser necesario a menores alturas. Los cambios ambientales que se dan con la altura y los costos (ecológico y fisiológico) que implican las variaciones morfológicas, pueden explicar por qué la mayoría de las especies de *Sticta* observadas (*S. andreana*, *S. damicornis*, *S. fuliginosa*, *S. limbata*) presentaron un rango altitudinal de crecimiento estrecho y poca variación en densidad y tamaño de cifelas, es decir se encuentran completamente adaptadas a la altura a la que crecen y probablemente carecen de la plasticidad necesaria para crecer bajo otras condiciones. Las variaciones morfológicas asociadas a la altura no han sido reportadas en líquenes y menos en el género *Sticta*, en este trabajo se muestra además que la cobertura del líquen puede estar condicionada por procesos de adaptación morfológica a factores climáticos. Estos resultados son relevantes dada la importancia de los líquenes en bioindicación de contaminación atmosférica y sobretodo en liquenometría, esto es, la datación de la exposición de una superficie a partir del crecimiento del talo de los líquenes. Estudios más extensos y en distintos lugares permitirán aclarar la influencia de la altura en la morfología de los líquenes, analizando varias especies con muchos individuos, haciendo clasificaciones de acuerdo al fotobionte y midiendo otras variables como el grosor del talo, el contenido hídrico o la capacidad fotosintética.

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional de Colombia. Al Parque Municipal Natural Planes de San Rafael y a Don Ovidio Ledesma y su familia, por su apoyo en campo, su amabilidad y hospitalidad. A los profesores Jesús Rolando Vargas, María Argenis Bonilla y Rodulfo Ospina por su acompañamiento y por las recomendaciones al trabajo. Al profesor Jaime Aguirre Ceballos por su orientación a lo largo del trabajo. A Bibiana Moncada y a Laura Victoria Pérez por su ayuda en la identificación de los ejemplares.

BIBLIOGRAFÍA

- ARMSTRONG RA. Factors determining lobe growth in foliose lichen thalli. *New Phytologist*, 1993;124(4):675-679.
- AWASTHI, D.D. A key to the macrolichens of India and Nepal. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory*. 1988;65:207-302.
- BURGAZ AR, MARTÍNEZ I. La familia Lobariaceae en la Península Ibérica. Revisión de los 11 taxones presentes en la península. *Lobaria* con cinco, *Pseudocyphellaria* con dos y *Sticta* con cuatro. *Bot. Complut.* 1999;23:59-90.
- BROWN JH, LOMOLINO MV. *Biogeography*, 2nd edn. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. 1998.
- CABI Bioscience Databases. Index Fungorum. 2004. Disponible en <http://www.speciesfungorum.org/Names/Names.asp> Fecha de consulta: abril 2008.

CCTCEJ-CÁMARA COLOMBIANA DE TURISMO CAPÍTULO EJE CAFETERO. Ecoturismo Cuenca Media y Alta del Río Otún. 2001. Disponible en: <http://www.risaralda.com.co/ecoturismo/> Fecha de consulta: junio 9 de 2008.

CHAPARRO M, AGUIRRE J. Hongos liquenizados. Colección textos. Universidad Nacional de Colombia. 2002.

COLWELL RK. EstimateS 8.0. Department of Ecology & Evolutionary Biology, University of Connecticut, Storrs, CT 06869-3043, USA. 2006. <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>

CUATRECASAS J. Aspectos de la vegetación natural de Colombia. Revta Acad. Coloma. Cienc. Exact. Fis. Nat. 1958;10:221-264.

DYER LA, LETOURNEAU DK. Determinants of Lichen Diversity in a Rain Forest Understory. *Biotropica*. 2007;39(4):525-529.

FRAHM JP, GRADSTEIN R. An Altitudinal Zonation of Tropical Rain Forests Using Bryophytes. *Journal of Biogeography*, Vol. 18, No. 6, (Nov., 1991), p. 669-678.

GALLOWAY DJ. Studies on the Lichen Genus *Sticta* (Schreber) Ach. IV*. New Zealand Species. *The Lichenologist* 1997;29:105-168 Cambridge University Press.

GREEN TGA, SNELGAR WP, BROWN DH. Carbon Dioxide Exchange in Lichens. Carbon Dioxide Exchange Through the Cyphellate Lower Cortex of *Sticta latifrons*. Vol. 88, No. 3, (Jul., 1981), p. 421-426.

GRYTNES JA, HEEGAARD E, IHLEN P. Species richness of vascular plants, bryophytes, and lichens along an altitudinal gradient in western Norway. *Acta oecologica*. 2006;29:241-246.

HAMMER O, HARPER DAT, RYAN PD. PAST - PALaeontological STatistics, ver. 1.73. 2007. <http://folk.uio.no/ohammer/past>.

HAWKSWORTH DL. The variety of fungal symbioses, their Evolutionary Significance, and the Nature of Lichens. *Bot. J. Linn. Soc.* 1988;96:3-20.

IDEAM. Mapas diarios de precipitación y temperatura. 2008. <http://www.ideam.gov.co/tiempo/mapas/>

KARR J, FREEMARK K. Habitat Selection and Environmental Gradients: Dynamics in the "Stable" Tropics. *Ecology*, Dic-1983;64:1481-1494.

KESSLER M. Altitudinal Zonation of Andean Cryptogam Communities. *Journal of Biogeography*; 2000;27(2):275-282.

LAWTON JH. Patterns in ecology. *Oikos*; 1996;75:145-147.

LÜCKING R. Ecology of foliicolous lichens at the Botarrama trail (Costa Rica), a Neotropical rain forest. I. Species composition and its ecogeographical implications. *Biotropica*. 1999;31:553-564.

LOMOLINO M. Elevaton Gradients of Species-Density: Historical and Prospective Views. *Global Ecology and Biogeography*. 2001;10(1):3-13.

McCUNE B. New frontiers in bryology and lichenology—Lichen communities as indicators of forest wealth. *Bryologist*. 2000;103:353-356.

McDONALD T, MIADLIKOWSKA J, LUTZONI F. The Lichen Genus *Sticta* in the Great Smoky Mountains: A Phylogenetic Study of Morphological, Chemical, and Molecular Data. 2003.

MINAMBIENTE 2006. Tatamá. Disponible en: http://web.minambiente.gov.co/biogeo/menu/biodiversidad/regiones/andes/parques/parq_tatama.htm Fecha de consulta: junio 4 de 2008.

RICKLEFS RE, SCHLUTER D, eds. Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives. University of Chicago Press, Chicago. 1993.

SEIFRIZ W. 1924. The Altitudinal Distribution of Lichens and Mosses on Mt Gedeh. The Journal of Ecology 1924;12(2):307-313.

SIPMAN HJM, AGUIRRE J. Contribución al conocimiento de los líquenes de Colombia I. Clave genérica para los líquenes foliosos y fruticosos de los páramos colombianos. Caldasia. 1982;13(64):603-634.

SIPMAN HJM. Lichen zonation in the Parque Los Nevados Transect. In: T. van der Hammen, S. Diaz-Piedrahita & V. J. Alvarez (editors), La Cordillera Central Colombiana, Transecto Parque Los Nevados (Segunda Parte). Stud. Trop. Andean Ecosyst. 3. Cramer, Berlin, Stuttgart. 1989;461-483.

SIPMAN HJM. The lichens from the Tatamá transect [Los líquenes del transecto Tatamá]. In T. van der Hammen, J. O. Rangel, A. M. Cleef (eds). La Cordillera Occidental Colombiana: Transecto Tatamá. Estudios de Sistemas Tropicandinos, Volumen 6, Berlín Stuttgart. 1998.

SIPMAN HJM, AGUIRRE J, RANGEL-CH O. Líquenes, En J. O. Rangel-Ch (ed.) Colombia. Diversidad biótica, III, Unibiblos, Bogotá. 2000;379-434.

SIPMAN HJM. Identification key and literature guide to the genera of Lichenized Fungi (Lichens) in the Neotropics. Botanic Garden & Botanical Museum Berlin-Dahlem, Free University of Berlin. 2005. Disponible en: <http://www.bgbm.org/sipman/keys/primary> Fecha de consulta: febrero 24 de 2008.

SILLET S, McCUNE B, PECK J, RAMBO T, RUCHTY A. Dispersal limitations of epiphytic lichens result in species dependent on Old-Growth forests. Ecological applications. 2000;10(3):789-799.

SNELGAR WP, GREEN TGA. Ecologically-linked variation in morphology, acetylene reduction, and water relations in *Pseudocyphellaria sissimilis*. New Phytologist, 1981;87:403-411.

SPSS Inc. 2004. SPSS 13.0 for Windows. (<http://www.spss.com>).

WOLF JHD. Diversity Patterns and Biomass of Epiphytic Bryophytes and Lichens Along an Altitudinal Gradient in the Northern Andes Annals of the Missouri Botanical Garden, 1993;80(4):928-960

WOLSELEY PA, AGUIRRE-HUDSON B. 1997. The Ecology and Distribution of Lichens in Tropical Deciduous and Evergreen Forests of Northern Thailand. Journal of biogeography, 1997;24(3):327-343

ANEXOS

Anexo 1. Curvas de colector para cada altura.

