

# USO DE BIOTIPOS DE LÍQUENES COMO BIOINDICADORES DE PERTURBACIÓN EN FRAGMENTOS DE BOSQUE ALTOANDINO (RESERVA BIOLÓGICA “ENCENILLO”, COLOMBIA)

## Use of lichen biotypes as bioindicators of perturbation in fragments of high Andean forest (“Encenillo” Biological Reserve, Colombia)

NATHALIA ANDREA RAMÍREZ-MORÁN

MIGUEL LEÓN-GÓMEZ

*Unidad de Ecología y Sistemática, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá, Colombia. [naturamirez@gmail.com](mailto:naturamirez@gmail.com), [miguel.leon@javeriana.edu.co](mailto:miguel.leon@javeriana.edu.co)*

ROBERT LÜCKING

*Botanischer Garten & Botanisches Museum, Königin-Luise-Str. 6-8, 14195 Berlin, Alemania. [r.luecking@bgbm.org](mailto:r.luecking@bgbm.org) (Autor correspondencia)*

### RESUMEN

Se analizó la diversidad y la composición de las comunidades de líquenes en dos fragmentos, uno perturbado y otro conservado, de bosque altoandino en la Reserva Biológica “Encenillo”, Colombia. Se muestrearon 32 árboles de encenillo (*Weinmannia tomentosa*), 16 en cada fragmento, colocando sobre cada árbol tres submuestras en tres alturas, para un total de 32 muestras (árboles) y 96 submuestras. Los 714 registros de líquenes, 261 para el bosque perturbado y 453 para el bosque conservado, correspondieron a 54 especies, siendo los géneros *Parmotrema* (161 registros, 5 especies), *Usnea* (141 registros, 7 especies), *Hypotrachyna* (79 registros, 7 especies), *Phyllopsora* (63 registros, 2 especies) y *Sticta* (49 registros, 6 especies) los más representativos. Usando caracteres morfológicos, se asignaron las 54 especies a 37 biotipos fácilmente reconocibles. Análisis de conglomerados y escala multidimensional no métrica de las 32 muestras (árboles) separaron los dos fragmentos por su composición de biotipos de líquenes. Mediante análisis de indicadores, usando los biotipos como unidades, se encontró que los biotipos “Yoshimuriella”, “Usnea (apotecios)”, “Usnea (pigmentado)”, “Parmotrema (soredios)”, “Lobariella (apotecios)”, “Sticta (verde)”, “Psiloparmelia” y “Hypotrachyna (soredios)” fueron estadísticamente indicativos para el bosque conservado, mientras que los biotipos “Hypotrachyna (isidios)”, “Usnea (penduloso)”, “Parmotrema (isidios)” y “Heterodermia (apotecios)” fueron representativos para el bosque perturbado. Como conclusión, un protocolo usando biotipos en vez de especies puede ser implementado por personas no especialistas para hacer monitoreo y evaluaciones rápidas del estado de conservación de bosques altoandinos.

**Palabras clave.** Lobariaceae, Graphidaceae, líquenes, biotipos, bioindicadores, continuidad ecológica.

### ABSTRACT

We analyzed the diversity and composition of lichen communities in two fragments, one disturbed and one conserved, of high Andean forest in the “Encenillo” Biological

Reserve, Colombia. We sampled 32 “encenillo” trees (*Weinmannia tomentosa*), 16 in each fragment, using three subsamples per tree at three height levels, for a total of 32 samples (trees) and 96 subsamples. The 714 lichen specimens sampled, 261 in the disturbed and 453 in the conserved forest, corresponded to 54 species, with the genera *Parmotrema* (161 specimens, 5 species), *Usnea* (141 specimens, 7 species), *Hypotrachyna* (79 specimens, 7 species), *Phyllopsora* (63 specimens, 2 species), and *Sticta* (49 samples, 6 species) most representative. Using morphological characters, we assigned the 54 species to 37 readily recognizable biotypes. Cluster analysis and non-metric multidimensional scaling of the 32 samples (trees) separated the two fragments based on lichen biotype composition. By means of indicator analysis, using the biotypes as units, we found that the biotypes “Yoshimuriella”, “Usnea (apothecia)”, “Usnea (pigmented)”, “Parmotrema (soredia)”, “Lobariella (apothecia)”, “Sticta (green)”, “Psiloparmelia”, and “Hypotrachyna (soredia)” were statistically indicative of the conserved forest, whereas the biotypes “Hypotrachyna (isidia)”, “Usnea (pendulous)”, “Parmotrema (isidia)” and “Heterodermia (apothecia)” were representative of the disturbed forest. In conclusion, a protocol using biotypes instead of species can be implemented by non-specialists to monitor and quickly evaluate the conservation of these Andean forests.

**Key words.** Lobariaceae, Graphidaceae, lichens, biotypes, bioindicadores, ecological continuity.

## INTRODUCCIÓN

La Reserva Biológica “Encenillo”, ubicada en Guasca, Cundinamarca, Colombia, posee uno de los últimos bosques altoandinos primarios de la cordillera Oriental, en los que predomina el encenillo, *Weinmannia tomentosa* L. f. (Rangel-Ch. 2000, Martínez *et al.* 2005). La mayoría de esos bosques están altamente fragmentados, por causa de la construcción de vías de acceso a la región, la implementación de cultivos y la actividad minera (Cortés *et al.* 1999), aunque varias áreas alteradas se encuentran en proceso de recuperación (Martínez *et al.* 2005). La Reserva Biológica “Encenillo” representa uno de los bosques altoandinos mejor estudiados (Marín-Santamaría 2010, Amaya-Villarreal & Renjifo 2010); sin embargo, la información existente en cuanto a su composición florística está referida específicamente para plantas fanerógamas, mientras que para otros organismos, como los briófitos y los líquenes, existen pocos registros (Martínez *et al.* 2005).

Aunque generalmente menos visibles que otros grupos de organismos, los líquenes conforman una componente importante de la diversidad biológica en el trópico. En su mayoría, crecen epifíticos sobre árboles y arbustos y contribuyen al ciclo de agua y nutrientes de los ecosistemas (Green *et al.* 1985, Beckett 1995, Zotz *et al.* 1998). Los líquenes con cianobacterias funcionan como biofertilizadores ya que fijan nitrógeno atmosférico (Kelly & Becker 1975, Benner *et al.* 2007). Además de su papel ecológico y su potencial para elaborar productos farmacéuticos (Cocchietto *et al.* 2002, Legaz *et al.* 2006, Stocker-Wörgötter *et al.* 2013), con varios estudios en Colombia (Perico-Franco *et al.* 2015, Rojas *et al.* 2015), son utilizados como indicadores de la calidad del ambiente, frecuentemente para evaluar el nivel de polución del aire en zonas urbanas (LeBlanc & De Sloover 1970, Hawksworth & Rose 1976, Monge-Nájera *et al.* 2002, Nimis *et al.* 2002, Hawksworth *et al.* 2005, Canseco *et al.* 2006, Valencia-Islas *et al.* 2007), incluso en áreas urbanas de Colombia

(Simijaca *et al.* 2011, 2014). También han sido implementados como bioindicadores para en el estudio de la continuidad ecológica (Rose 1976, 1992, Selva 1996, Nordén & Appelquist 2001, Rivas Plata *et al.* 2008, Ardila-Rios *et al.* 2015). Este concepto considera el ecosistema con respecto a su estado de equilibrio dinámico, asumiendo que después de una perturbación, el ecosistema requiere de un cierto periodo para volver a su estado “natural”, lo cual está definido por su estado de equilibrio dinámico. Usando el Índice de Continuidad Ecológica (ICE), el desarrollo temporal de esta recuperación puede ser evaluado por medio de bioindicadores como los líquenes (Rose 1976, Rivas Plata *et al.* 2008), especialmente en ecosistemas de bosque. Al mismo tiempo, se puede evaluar el estado de conservación de estos mismos líquenes (Aguirre-C. & Rangel-Ch. 2007).

Sin embargo, para poder evaluar el estado de recuperación o conservación de un fragmento de bosque, utilizando líquenes como bioindicadores, se requiere del conocimiento previo de la diversidad presente en las comunidades de líquenes, el comportamiento de estos organismos en esos lugares y la historia de las zonas muestreadas frente a la perturbación (Rose 1992, Jentsch *et al.* 2002, Rivas Plata *et al.* 2008). Para regiones tropicales, existen pocos trabajos cuantitativos sobre la ecología de líquenes (Cornelissen & Ter Steege 1989, Coppins & Wolseley 2002, Boonpragob & Polyiam 2007, Holz & Gradstein 2005, Cáceres *et al.* 2007); sin embargo, varios se han enfocado en los Andes del Norte de Sudamérica y particularmente en Colombia (Sipman 1989, Wolf 1995, Nöske 2005, Soto-Medina *et al.* 2012, 2015, Moncada *et al.* 2014, Díaz-Escandón *et al.* 2016).

El uso de bioindicadores tiene varias ventajas, entre ellas la rapidez de la evaluación y el bajo costo en términos de inversión tecnológica (Nordén & Appelquist 2001). No obstante,

generalmente requiere de especialistas con algún nivel de conocimiento taxonómico. Una solución a este problema es la aplicación de protocolos que no requieran la identificación directa de taxones sino que empleen aproximaciones, como por ejemplo biotipos basados en caracteres morfológicos que son fáciles de observar (Barreno & Rico 1984, Rivas Plata *et al.* 2008, Rosabal *et al.* 2012, Romero 2013). En este trabajo, se estudió la diversidad y la composición de comunidades de líquenes epifíticos en dos fragmentos de bosque altoandino, uno conservado y el otro perturbado, y se identificaron biotipos indicadores del estado de conservación que servirían para un protocolo de monitoreo.

## MATERIALES Y MÉTODOS

**Área de estudio.** La Reserva Biológica “Encenillo” se localiza en el municipio de Guasca, departamento de Cundinamarca, entre 73°54' y 73°55' Oeste y 4°47' y 4°48' Norte (Fig. 1), entre los 2800 y 3200 m (Martínez *et al.* 2005). La reserva cuenta con un área de bosque altoandino de aproximadamente 52 hectáreas, compuesto por un estrato simple de árboles pequeños de hasta 10 m de altura, en lo cual domina el encenillo, *Weinmannia tomentosa* L. f. (Cunoniaceae), además de familias como Asteraceae, Ericaceae, Melastomataceae y Rubiaceae y helechos arborescentes (Martínez *et al.* 2005). Abundan los epífitos tanto vasculares (Bromeliaceae, Orchidaceae, Piperaceae, pteridófitas) como no vasculares (briófitas y líquenes) y el suelo generalmente está cubierto por una capa de briófitas y algunos líquenes. Esta reserva cumple funciones de gran importancia, como la regulación hídrica de agua que abastece la represa de Tominé y las fincas de producción ganadera y de descanso en las veredas de los municipios de La Calera y Guasca (Martínez *et al.* 2005). Mientras la mayor parte de la reserva corresponde a bosque de encenillos que varían de porte medio a alto, también contiene zonas abiertas relacionadas con los

bordes donde se puede encontrar tanto plantas pioneras y típicas de hábitats disturbados como elementos nativos del bosque cerrado (Martínez *et al.* 2005).

**Bosque perturbado (B1).** El parche de bosque perturbado se encuentra entre 3134 y 3167 m de altitud, entre 4°57' Norte y 73°54' Oeste y 04°47' Norte y 73°54' Oeste, en los costados del Sendero "Las Orquídeas", y se conecta con la carretera que dirige hacia el Mirador. Está rodeado por otra carretera que une a una vereda y varias fincas vecinas, en donde hay flujo de vehículos grandes y de animales. Este parche, además de contener suficiente árboles de encenillo para el muestreo, presenta una alta proporción de especies invasivas como *Urtica urens* L. y *Ulex europaeus* L. (retamo espinoso), un arbusto espinoso introducido desde Europa, clasificado como una de las cien peores especies invasivas a nivel global (Lowe *et al.* 2000, Baptiste *et al.* 2010, Camelo-Salamanca 2015); también se evidencian elementos de regeneración natural como *Cecropia* (Urticaceae) y se caracteriza por rastros de extracción de madera y parches de suelo expuesto sin cobertura vegetal.

**Bosque conservado (B2).** El área de bosque conservado se localizó sobre la pendiente de la montaña cercana al sendero "El Colibrí" hasta aproximadamente a unos 15 km de distancia del sendero que conecta con el camino "La Tingua", entre 3163 y 3216 m de altitud, con coordenadas desde 04°47' Norte y 73°55' Oeste hasta 04°47' Norte y 73°55' Oeste. No se halló notable presencia de *U. europaeus* u otros rastros de perturbación como tala y parches de suelo expuesto; los árboles de encenillo alcanzaron hasta 6 metros de altura (Martínez *et al.* 2005).

**Muestreo.** Para cada uno de los fragmentos se estableció un transecto de 100 m de largo por 20 m de ancho, dentro del cual se determinaron cuatro parcelas de 10 m de largo por 20 m de ancho, con 30 m de distancia entre los puntos centrales de cada parcela. Dentro de cada parcela se eligieron cuatro árboles de *Weinmannia tomentosa* como forófitos para los líquenes, con un DAP (diámetro a la altura del pecho) mayor a 20 cm, para garantizar uniformidad en cuanto a los forófitos entre los dos fragmentos. El rango observado fue de 24-48 cm DAP en el bosque perturbado



**Figura 1.** Aspecto de la reserva dentro del paisaje agrícola (izquierda) y aspecto del bosque conservado (derecha).

(promedio de 30.8 cm) y de 22 a 51 cm DAP en el bosque conservado (promedio de 29.8 cm), sin diferencia significativa (prueba t de Student,  $p = 0.6789$ ). Se realizaron submuestras de bandas de 20 cm de extensión vertical alrededor de la circunferencia del árbol en tres alturas sobre cada árbol: en la base del tronco, a 1 m de altura y a 2 m de altura, para un total de tres submuestras por forófito, 16 forófitos en cada fragmento y 32 forófitos total con 96 submuestras. De estas últimas, dos no contenían líquenes, así que 94 fueron tomados en cuenta para el análisis.

**Identificación taxonómica de los líquenes y clasificación de biotipos.** Los líquenes recolectados se determinaron a nivel de género y especie con la excepción de 12 registros que no podían ser identificados por representar líquenes crustosos estériles. Para la identificación taxonómica, se usó primero

los claves a nivel de género de Sipman & Aguirre (1982), Sipman (2005), además de claves y revisiones más especializadas para las familias Collemataceae, Graphidaceae y Lobariaceae (Rivas Plata *et al.* 2010, Moncada *et al.* 2013, Otálora *et al.* 2014). Para llegar a nivel de especie, se usó los claves pertinentes más recientes para cada género (Sipman 1986, Esslinger 1989, Kashiwadani & Kalb 1993, Lumbsch *et al.* 1997, Herrera-Campos *et al.* 1998, Ahti 2000, Rivas Plata *et al.* 2006, 2010, Lücking & Rivas Plata 2008, Timdal 2008, 2011, Spielmann & Marcelli 2009, Lücking *et al.* 2009b, Sipman *et al.* 2009, Moberg 2011, Truong *et al.* 2011, 2013, Aptroot 2012, Moncada 2012, Moncada *et al.* 2013). Usando los cuatro caracteres principales crecimiento del talo, color (pigmentos), tipo de fotobionte y tipo de reproducción, las especies encontradas se clasificaron en biotipos (Tabla 1).

**Tabla 1.** Especies de líquenes encontradas en el estudio y su asignación a biotipos según cuatro caracteres morfológicos. Talo = forma de crecimiento (escuam. = escuamuloso, gelatin. = gelatinoso), Color = color superficial del talo cuando hidratado, Foto = fotobionte (clor = clorococcoide, tren = trentepohlioides, cian = cianobacteria), Repr = modo de reproducción (apot = apotecios, peri = peritecios, lire = lirelas, isid = isidios, sore = soledios).

Biotipo	Género	Especie	Autor(es)	Talo	Color	Foto	Repr
"Cladonia"	<i>Cladonia</i>	<i>microscypha</i>	Ahti & S. Stenroos (Vězda & G. Thor) Rivas	dimórfico	verde	clor	apot
"Coenogonium"	<i>Coenogonium</i>	<i>subdentatum</i>	Plata, Lücking, Umaña & Chaves	crustoso	verde	tren	apot
"Dichosporidium"	<i>Dichosporidium</i>	<i>nigrocinctum</i>	(Ehrenb.) G. Thor	bisoide	verde	tren	isid
"Everniastrum"	<i>Everniastrum</i>	<i>vexans</i>	(Zahlbr. ex W.L. Culb. & C.F. Culb.) Hale ex Sipman	fruticoso	gris	clor	isid
"Graphis"	<i>Graphis</i>	<i>librata</i>	C. Knight	crustoso	gris	tren	lire
"Heterodermia (apotecios)"	<i>Heterodermia</i>	<i>flabellata</i>	(Fée) D. D. Awasthi	folioso	gris	clor	apot
"Heterodermia (fruticosa)"	<i>Heterodermia</i>	<i>leucomelos</i>	(L.) Poelt	fruticoso	gris	clor	sore
"Hypotrachyna (apotecios)"	<i>Hypotrachyna</i>	<i>physcioides</i>	(Nyl.) Hale	folioso	gris	clor	apot
"Hypotrachyna (fruticosa)"	<i>Hypotrachyna</i>	<i>longiloba</i>	(H. Magn.) C. W. Sm.	fruticoso	gris	clor	apot
"Hypotrachyna (isidios)"	<i>Hypotrachyna</i>	<i>andensis</i>	Hale	folioso	gris	clor	isid
	<i>Hypotrachyna</i>	<i>ensifolia</i>	(Kurok.) Hale	folioso	gris	clor	isid
	<i>Hypotrachyna</i>	<i>meridensis</i>	Hale & López-Fig.	folioso	gris	clor	isid
"Hypotrachyna (soredios)"	<i>Hypotrachyna</i>	<i>monilifera</i>	(Kurok.) Hale	folioso	gris	clor	sore
	<i>Hypotrachyna</i>	<i>densirhizinata</i>	(Kurok.) Hale	folioso	gris	clor	sore
"Lecanora"	<i>Lecanora</i>	<i>caesiorubella</i>	Ach.	crustoso	blanco	clor	apot
"Leptogium"	<i>Leptogium</i>	<i>azureum</i>	(Sw.) Mont.	gelatin.	negro	cian	apot
	<i>Leptogium</i>	<i>phyllocarpum</i>	(Pers.) Mont.	gelatin.	negro	cian	apot
"Leucodecton"	<i>Leucodecton</i>	<i>occultum</i>	(Eschw.) Frisch	crustoso	gris	tren	apot
"Lobariella (apotecios)"	<i>Lobariella</i>	<i>crenulata</i>	(Hook.) Yoshim.	folioso	verde	clor	apot
"Lobariella (isidios)"	<i>Lobariella</i>	<i>subexornata</i>	(Yoshim.) Yoshim.	folioso	verde	clor	isid
"Myriotrema"	<i>Myriotrema</i>	<i>concretum</i>	(Fée) Hale	crustoso	gris	tren	apot
	<i>Ocellularia</i>	<i>albicincta</i>	(Hale) Divakar & Mangold	crustoso	gris	tren	apot
"Oropogon"	<i>Oropogon</i>	<i>bicolor</i>	Essl.	fruticoso	marrón	clor	apot
"Parmotrema (isidios)"	<i>Parmotrema</i>	<i>conformatum</i>	(Vain.) Hale	folioso	gris	clor	isid

**Continuación Tabla 1.** Especies de líquenes encontradas en el estudio y su asignación a biotipos según cuatro caracteres morfológicos.

Biotipo	Género	Especie	Autor(es)	Talo	Color	Foto	Repr
"Parmotrema (soredios)"	<i>Parmotrema</i>	<i>bangii</i>	(Vain.) Hale	folioso	gris	clor	sore
	<i>Parmotrema</i>	<i>commensuratum</i>	(Hale) Hale	folioso	gris	clor	sore
	<i>Parmotrema</i>	<i>crinitum</i>	(Ach.) M. Choisy	folioso	gris	clor	sore
	<i>Parmotrema</i>	<i>praesorediosum</i>	(Nyl.) Hale	folioso	gris	clor	sore
	<i>Parmotrema</i>	<i>robustum</i>	(Degel.) Hale	folioso	gris	clor	sore
"Pertusaria (apotecios)"	<i>Pertusaria</i>	<i>simplicata</i>	Vain.	crustoso	verde	clor	apot
"Pertusaria (soredios)"	<i>Pertusaria</i>	sp.		crustoso	verde	clor	sore
"Phaeographis"	<i>Phaeographis</i>	<i>dendritica</i>	(Ach.) Müll. Arg.	crustoso	blanco	clor	lire
"Phyllopsora"	<i>Phyllopsora</i>	<i>confusa</i>	Swinscow & Krog	escuam.	verde	clor	apot
	<i>Phyllopsora</i>	<i>cuyabensis</i>	(Malme) Zahlbr.	escuam.	verde	clor	apot
"Pseudocyphellaria"	<i>Pseudocyphellaria</i>	<i>xanthosticta</i>	(Pers.) Moncada, Reidy & Lücking	folioso		cian	sore
"Psiloparmelia"	<i>Psiloparmelia</i>	<i>distincta</i>	(Nyl.) Hale	folioso	verde claro	clor	isid
"Pyrenula"	<i>Pyrenula</i>	<i>laevigata</i>	(Pers.) Arnold	crustoso	oliva	tren	peri
"Ramalina"	<i>Ramalina</i>	<i>cochlearis</i>	Zahlbr.	fruticoso	verde claro	clor	apot
"Sticta (verde)"	<i>Sticta</i>	<i>subscrobiculata</i>	(Nyl.) Gyeln.	folioso	verde	clor	apot
"Sticta (apotecios)"	<i>Sticta</i>	<i>parahumboldtii</i>	Moncada & Lücking	folioso	gris-marrón	cian	apot
	<i>Sticta</i>	<i>peltigerella</i>	(Nyl.) Trevis.	folioso	gris-marrón	cian	apot
	<i>Sticta</i>	<i>tomentosa</i>	(Sw.) Ach.	folioso	gris-marrón	cian	apot
"Sticta (isidios)"	<i>Sticta</i>	<i>fuliginosa</i>	(Dicks.) Ach.	folioso	gris-marrón	cian	isid
	<i>Sticta</i>	<i>beauvosii</i>	Delise	folioso	gris-marrón	cian	isid
"Teloschistes"	<i>Teloschistes</i>	<i>chrysophthalmus</i>	(L.) Norman ex Tuck.	fruticoso	amarillo	clor	sore
"Thelotrema"	<i>Thelotrema</i>	<i>lepadinum</i>	Ach.	crustoso	gris	tren	apot
"Usnea (erecto)"	<i>Usnea</i>	<i>robusta</i>	Stirt.	fruticoso	verde claro	clor	apot
	<i>Usnea</i>	<i>arbusculiformis</i>	Motyka	fruticoso	verde claro	clor	apot
	<i>Usnea</i>	<i>bogotensis</i>	Vain.	fruticoso	verde claro	clor	apot
	<i>Usnea</i>	<i>setulosa</i>	Motyka	fruticoso	verde claro	clor	apot
"Usnea (penduloso)"	<i>Usnea</i>	<i>crenulata</i>	Truong & P. Clerc	fruticoso	verde claro	clor	apot
	<i>Usnea</i>	<i>mexicana</i>	Vain.	fruticoso	verde claro	clor	isid
"Usnea (pigmentado)"	<i>Usnea</i>	<i>rubicunda</i>	Stirt.	fruticoso	verde claro	clor	isid
"Yoshimuriella"	<i>Yoshimuriella</i>	<i>subdissecta</i>	(Nyl.) Moncada & Lücking	folioso	verde	clor	apot

**Análisis estadístico.** Para visualizar si el muestreo fue exhaustivo, se hizo una curva de "especies", usando como unidades los biotipos en vez de las especies, mediante muestreo randomizado de las muestras (McCune & Grace 2002). Para analizar y visualizar la composición de biotipos de líquenes según el estado de conservación del bosque, se realizó un análisis de escala multidimensional no métrica y un análisis de conglomerados de dos vías, ambos con el índice de similitud de Sørensen (McCune & Grace 2002). El análisis de escala multidimensional no métrica fue elaborado usando 1000 repeticiones con datos reales y 1000 permutaciones con datos randomizados, con un máximo de tres ejes, 500 iteraciones y 0.000010 como criterio para estabilidad. El análisis de especies indicadoras con base en una permutación "randomización" de Monte Carlo no paramétrica (McCune & Grace 2002) fue modificado usando los

biotipos en vez de las especies como unidades, con el fin de identificar cuáles de los biotipos fueran indicadores estadísticamente significativos para los bosques conservados y perturbados. Las pruebas estadísticas fueron hechas en el programa PC-Ord 6.0 (McCune & Mefford 1999).

## RESULTADOS

Se obtuvo un total de 714 registros de líquenes en el área de estudio, 261 de los cuales en el bosque perturbado (B1) y 453 en el bosque conservado (B2). Los géneros más frecuentes fueron *Parmotrema* con 161 registros (B1: 48; B2: 113), seguido de *Usnea* con 141 registros (B1: 36; B2: 105), *Hypotrachyna* con 79 registros (B1: 50; B2: 29), *Phyllopsora* con 63 registros (B1: 28; B2: 35) y *Sticta* con 49 registros (B1: 13; B2: 36). En total, se encontraron 54 especies de líquenes,

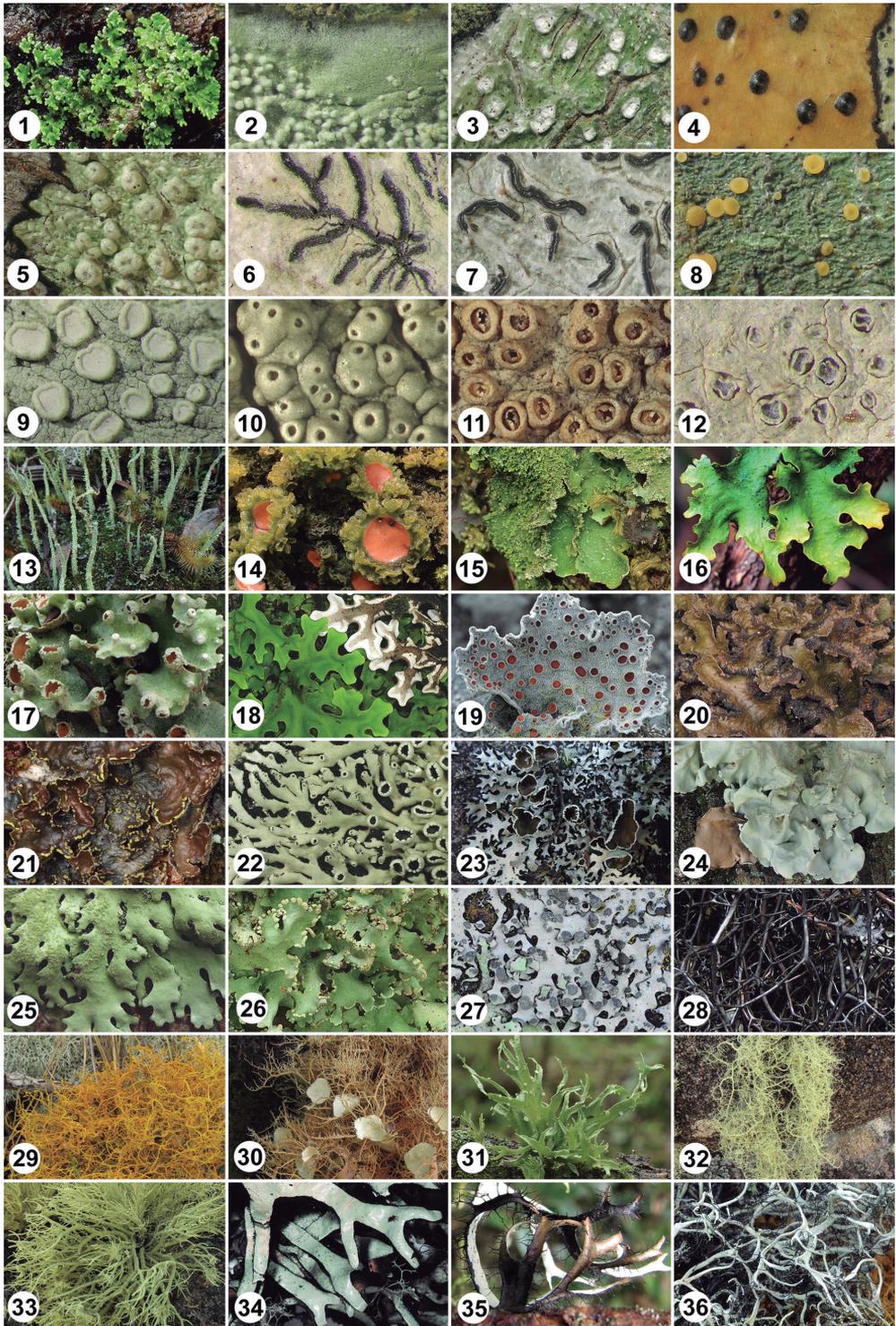
correspondiendo a 28 géneros en 13 familias. Basado en su morfología, las 54 especies se clasificaron en 37 biotipos (Tabla 1). Mientras que 27 biotipos correspondían a exactamente un taxon cada uno, los 10 restantes se repetían de dos a cinco veces, por ejemplo los biotipos “Parmotrema (soredios)” (5), “Usnea (erecto)” (4) y “Hypotrachyna (isidios)” y “Sticta (apotecios)” (3); generalmente un biotipo correspondía a un género o grupos de especies del mismo género, con la excepción del biotipo “Myriotrema” que incluía especies de los dos géneros *Myriotrema* y *Ocellularia* (Tabla 1). Los biotipos se pueden distinguir mediante la clave al final de la sección de resultados y la guía fotográfica (Fig. 2).

La curva de acumulación de biotipos indica que el muestreo fue relativamente exhaustivo en cuanto a los biotipos (Fig. 3). El análisis de escala multidimensional no métrica con base en las muestras (submuestras combinadas por cada árbol) resultó altamente significativo para una solución bidimensional (comparación de estrés entre datos reales y aleatorios;  $p = 0.0010$ ), demostrando una clara separación entre los dos estados de conservación dependiendo de la composición de biotipos (Fig. 4). Mientras que la correlación del eje principal con el estado de conservación fue significativa, no hubo correlación con el parámetro DAP, lo que coincide con la observación anterior que el DAP no fue significativamente diferente entre los dos bosques. Un padrón correspondiente se observó en el análisis de conglomerados de ambas vías de las muestras, con la excepción de tres muestras del bosque perturbado (M08, M12, M16) que se agruparon con las muestras del bosque conservado (Fig. 5). En este análisis, los biotipos también forman dos grupos, uno principalmente asociado con el bosque conservado a la izquierda, incluyendo por ejemplo los biotipos “Lobariella (apotecios)”, “Sticta (verde)”, “Yoshimuriella”, “Usnea (erecto)” y

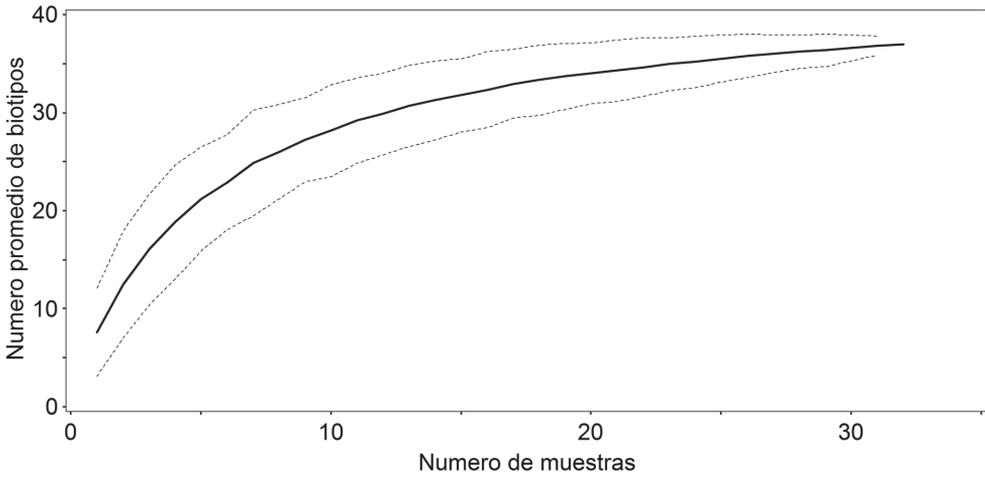
“Usnea (pigmentado)”, y el otro en su mayoría asociado al bosque perturbado a la derecha, incluyendo los biotipos «Graphis», “Phaeographis” y “Lecanora”, entre otros (Fig. 5). La separación de los dos estados de conservación también se reflejó en la ordenación de las 94 submuestras (separadas por su altura en el árbol) por análisis de escala multidimensional no métrica, resultando altamente significativo para una solución bidimensional (comparación de estrés entre datos reales y aleatorios;  $p = 0.0020$ ). En este análisis, igualmente había correlación con el estado de conservación pero no con el DAP o la altura en el árbol (Fig. 6).

El análisis de biotipos indicadores mostró 22 biotipos más frecuentemente encontrados en el bosque conservado y 15 más frecuentemente en el bosque perturbado, de las cuales seis fueron estadísticamente significativos y uno marginalmente significativo para el bosque conservado y cuatro significativos y uno marginalmente significativos para el bosque perturbado (Tabla 2). Entre los biotipos indicadores de bosque conservado, además de “Usnea (erecto)” se destacan los biotipos “Yoshimuriella” y “Sticta (verde)”, de la familia Lobariaceae con fotobionte verde. Además estaban restringidos al bosque conservado los biotipos “Lobariella (apotecios)” y “Lobariella (isidios)”, también de la familia Lobariaceae con fotobionte verde, y los biotipos thelotremoides “Leucodecton”, “Myriotrema” y “Thelotrema”, de la familia Graphidaceae, con los géneros *Leucodecton*, *Myriotrema*, *Ocellularia* y *Thelotrema*, aunque estos resultados no fueron estadísticamente significativos. Para el bosque perturbado, destacaron los biotipos “Hypotrachyna (isidios)” y “Parmotrema (isidios)”, entre otros; más frecuentemente encontradas en este fragmento fueron también los biotipos “Graphis” y “Phaeographis”, los cuales corresponden a especies lireladas de la familia Graphidaceae (Tabla 2).

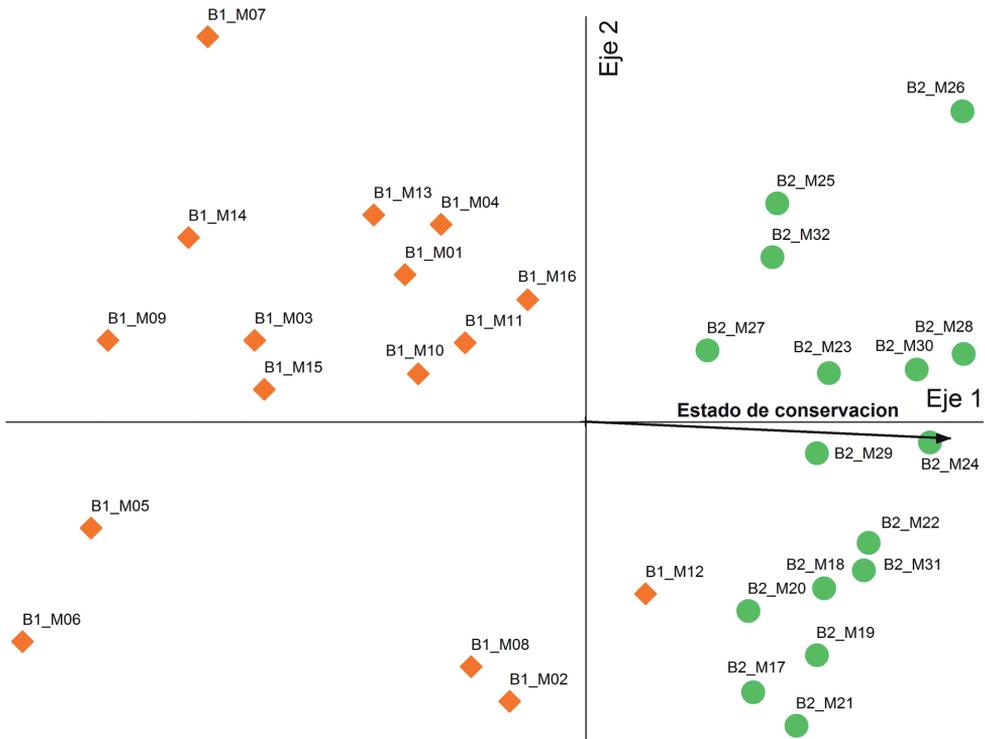
Biotipos de líquenes como bioindicadores



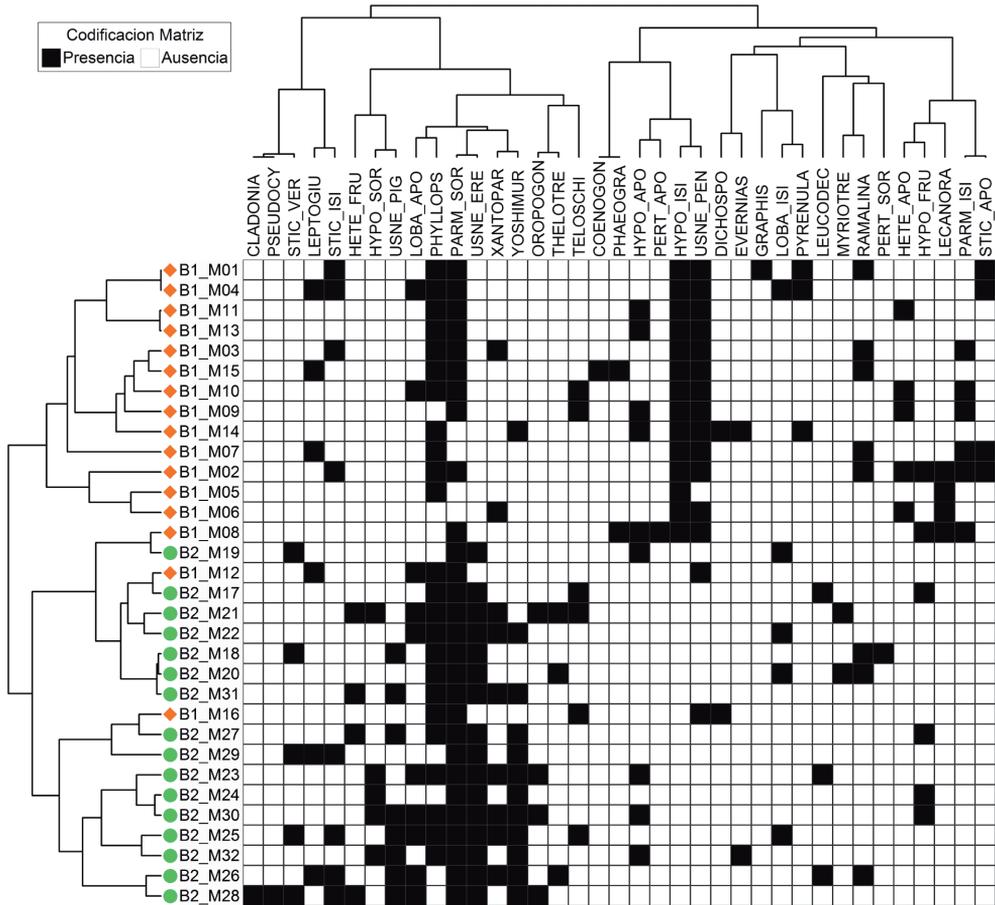
**Figura 2.** Visualización morfológica de 36 de los 37 biotipos definidos. Véase la clave de biotipos para la identificación de los números.



**Figura 3.** Curva de acumulación de biotipos según muestras combinadas (árboles) como unidades en los dos fragmentos combinados.



**Figura 4.** Escala multidimensional no métrica de las muestras combinadas (árboles) con base en la composición de biotipos de líquenes, mostrando los primeros dos ejes de la solución tridimensional y su correlación con el parámetro estado de conservación.



**Figura 5.** Dendrograma resultado del análisis de conglomerados de los forófitos según estado de conservación de los dos fragmentos bosque, usando las muestras combinadas (árboles) como unidades.

**Tabla 2.** Resultado de la prueba de biotipos indicadores (Monte Carlo), indicando los biotipos significativos para los tipos de perturbación. IV = valor de indicación (valor observado combinado de la abundancia y frecuencia del un biotipo en el fragmento dado), Promedio = valor combinado de abundancia y frecuencia esperado basado en la randomización), STD = desviación estándar del promedio;  $p < 0.05$  es significativo (en negritos),  $p < 0.1$  es marginalmente significativo.

Biotipo	Bosque	IV	Promedio	STD	p
“Usnea (erecto)”	conservado	100.0	34.2	7.35	<b>0.0010</b>
“Yoshimuriella”	conservado	67.9	27.4	7.29	<b>0.0010</b>
“Usnea (pigmentado)”	conservado	50.0	20.7	6.96	<b>0.0030</b>
“Parmotrema (soredios)”	conservado	68.3	51.1	5.96	<b>0.0100</b>
“Hypotrachyna (soredios)”	conservado	31.2	14.6	5.86	<b>0.0390</b>
“Psiloparmelia”	conservado	37.9	22.3	6.93	<b>0.0500</b>
“Sticta (verde)”	conservado	31.2	15.1	6.09	0.0510
“Oropogon”	conservado	25.0	13.0	5.39	0.1030
“Heterodermia (fruticoso)”	conservado	25.0	13.3	5.48	0.1050
“Lobariella (apotecios)”	conservado	27.7	23.1	6.35	0.2050

**Continuación Tabla 2.** Resultado de la prueba de biotipos indicadores (Monte Carlo), indicando los biotipos significativos para los tipos de perturbación.

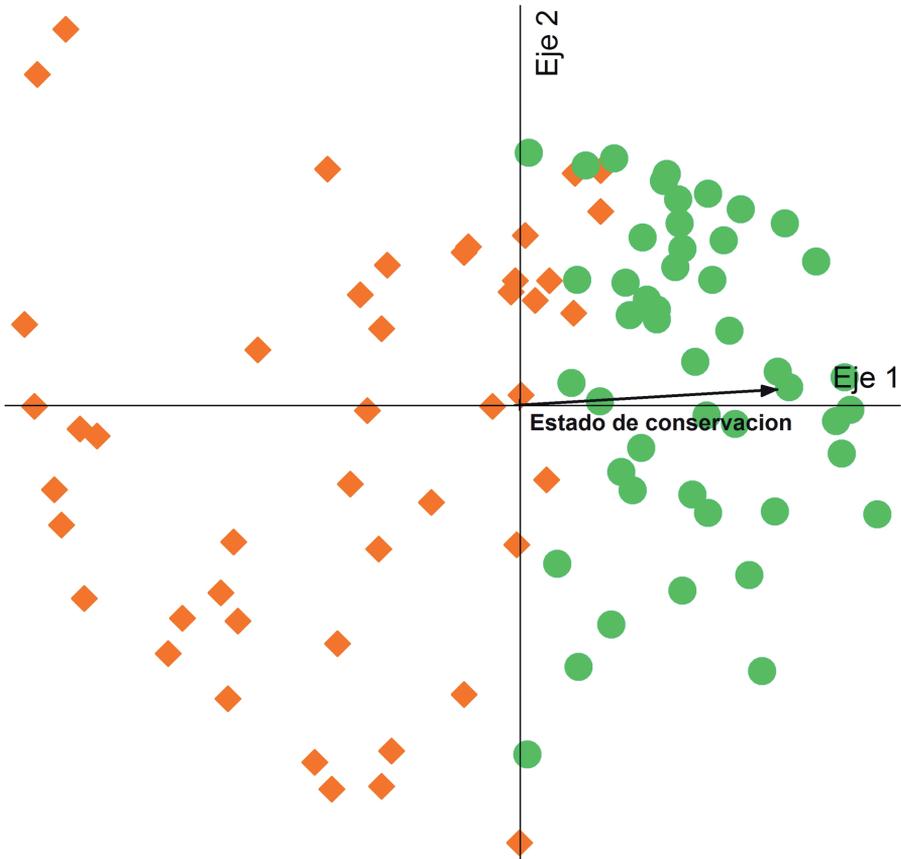
<b>Biotipo</b>	<b>Bosque</b>	<b>IV</b>	<b>Promedio</b>	<b>STD</b>	<b>p</b>
“Thelotrema”	conservado	18.7	10.8	4.88	0.2320
“Leucodecton”	conservado	18.7	11.9	4.62	0.2360
“Myriotrema”	conservado	12.5	8.8	3.79	0.5160
“Lobariella (isidios)”	conservado	13.7	15.1	6.00	0.5550
“Sticta (isidios)”	conservado	18.2	20.5	6.87	0.5550
“Hypotrachyna (fruticoso)”	conservado	13.9	16.7	6.25	0.6680
“Phyllopsora”	conservado	39.4	45.9	6.91	0.8450
“Hypotrachyna (apotecios)”	conservado	15.4	22.5	6.89	0.8600
“Cladonia”	conservado	6.2	6.2	0.20	1.0000
“Everniastrum”	conservado	3.8	8.0	4.38	1.0000
“Pertusaria (soredios)”	conservado	6.2	6.2	0.20	1.0000
“Pseudocyphellaria”	conservado	6.2	6.2	0.20	1.0000
<b>“Hypotrachyna (isidios)”</b>	perturbado	87.5	30.5	7.59	0.0010
<b>“Usnea (penduloso)”</b>	perturbado	93.7	33.7	8.38	0.0010
<b>“Parmotrema (isidios)”</b>	perturbado	37.5	17.4	6.73	0.0230
<b>“Heterodermia (apotecios)”</b>	perturbado	31.2	14.9	6.19	0.0420
“Lecanora”	perturbado	25.0	12.7	5.28	0.0900
“Sticta (apotecios)”	perturbado	25.0	12.9	5.52	0.1210
“Pyrenula”	perturbado	18.7	10.7	4.67	0.2400
“Leptogium”	perturbado	15.9	16.7	6.39	0.4210
“Dichosporidium”	perturbado	12.5	7.7	4.56	0.4700
“Phaeographis”	perturbado	12.5	8.3	4.09	0.4910
“Ramalina”	perturbado	17.9	20.6	6.76	0.5760
“Teloschistes”	perturbado	11.7	17.6	6.51	0.8420
“Coenogonium”	perturbado	6.2	6.2	0.20	1.0000
“Graphis”	perturbado	6.2	6.2	0.20	1.0000
“Pertusaria (apotecios)”	perturbado	6.2	6.2	0.20	1.0000

**Clave para la clasificación de biotipos de líquenes encontrados en el área de estudio**

- 1a Talo crustoso o escumuloso, adherido al sustrato, sin lóbulos o ramas conspicuos ..... 2
- 1b Talo folioso o fruticoso, levantado del sustrato, con lóbulos o ramas conspicuos ..... 13
- 2a Talo escumuloso, formado por lóbulos diminutos separados sobre un protalo continuo ..... **Biotipo “Phyllopsora” (Fig. 2-1)**
- 2b Talo crustoso, compacto o formado por hifas más o menos sueltas ..... 3
- 3a Talo finamente bisoide, formado por hifas más o menos sueltas ..... **Biotipo “Dichosporidium” (Fig. 2-2)**
- 3b Talo compacto ..... 4
- 4a Talo con soredios ..... **Biotipo “Pertusaria (soredios)” (Fig. 2-3)**
- 4b Talo con peritecios, lirelas o apotecios .. 5
- 5a Talo con peritecios o apotecios en forma de peritecios, abriéndose con un poro .. 6
- 5b Talo con lirelas o apotecios en forma de disco ..... 8
- 6a Talo con peritecios negros con paredes carbonizadas ..... **Biotipo “Pyrenula” (Fig. 2-4)**
- 6b Talo con apotecios en forma de peritecios claros con paredes no carbonizados ..... 7
- 7a Poro formando un hueco, con el himenio inmerso profundamente ..... **Biotipo “Myriotrema” (Fig. 2-10)**
- 7b Poro cerrado por el himenio llegando a la altura del margen del apotecio ..... **Biotipo “Pertusaria (apotecios)” (Fig. 2-5)**
- 8a Talo con lirelas ..... 9
- 8b Talo con apotecios ..... 10
- 9a Lirelas con el disco expuesto y margen fina y pálida ..... **Biotipo “Phaeographis” (Fig. 2-6)**

- 9b Lirelas con el disco escondido y margen gruesa y negra .....  
**Biotipo “Graphis” (Fig. 2-7)**
- 10a Apotecios sésiles con el disco plenamente expuesto ..... 11
- 10b Apotecios con el disco lateralmente cubierto por la margen tálina, formando una margen doble ..... 12
- 11a Apotecios amarillos-anaranjados sobre talo verde grisáceo .....  
**Biotipo “Coenogonium” (Fig. 2-8)**
- 11b Apotecios blancas o marrones con margen blanca sobre talo blanco .....  
**Biotipo “Lecanora” (Fig. 2-9)**
- 12a Apotecios prominentes, grandes .....  
**Biotipo “Thelotrema” (Fig. 2-11)**
- 12b Apotecios inmersos, pequeños .....  
**Biotipo “Leucodecton” (Fig. 2-12)**
- 13a Talo dimórfico, con la parte basal escuamulosa y podocios erectos .....  
**Biotipo “Cladonia” (Fig. 2-13)**
- 13b Talo con lóbulos o ramas distintas, sin base escuamulosa ..... 14
- 14a Talo con lóbulos anchos orientados horizontalmente (foliose) ..... 15
- 14b Talo con ramas erectas o lóbulos finos orientados más o menos verticalmente o en varias direcciones (fruticoso) ..... 29
- 15a Talo gelatinoso cuando mojado .....  
**Biotipo “Leptogium” (Fig. 2-14)**
- 15b Talo no gelatinoso cuando mojado .... 16
- 16a Talo verde brillante cuando mojado .... 17
- 16b Talo gris, marrón o verde pálido cuando mojado ..... 20
- 17a Talo con isidios .....  
**Biotipo “Lobariella (isidios)” (Fig. 2-15)**
- 17b Talo con apotecios ..... 18
- 18a Talo con poros redondos en la superficie ventral .....  
**Biotipo “Sticta (verde)” (Fig. 2-16)**
- 18b Talo sin poros abajo ..... 19
- 19a Talo con poros lineares arriba .....  
**Biotipo “Lobariella (apotecios)” (Fig. 2-17)**
- 19b Talo sin poros arriba, pero con tomento marrón linear-reticulado abajo .....  
**Biotipo “Yoshimuriella” (Fig. 2-18)**
- 20a Talo con cianobacterias, gris-marrón cuando mojado, con poros redondos en la superficie inferior ..... 21
- 20b Talo con algas verdes, gris o verde pálido cuando mojado, sin poros en la superficie inferior ..... 23
- 21a Talos con soledios amarillos .....  
**Biotipo “Pseudocyphellaria” (Fig. 2-21)**
- 21b Talos con apotecios o isidios ..... 23
- 22a Talo con apotecios .....  
**Biotipo “Sticta (apotecios)” (Fig. 2-19)**
- 22b Talo con isidios .....  
**Biotipo “Sticta (isidios)” (Fig. 2-20)**
- 23a Talo verde amarillento pálido cuando seco .....  
**Biotipo “Psiloparmelia”**
- 23b Talo gris pálido cuando seco ..... 24
- 24a Talo con apotecios ..... 25
- 24b Talo con isidios o soledios ..... 26
- 25a Talo blanco abajo, farinoso, sin cortex ...  
**Biotipo “Heterodermia (apotecios)” (Fig. 2-22)**
- 25b Talo oscuro abajo, liso, con cortex .....  
**Biotipo “Hypotrachyna (apotecios)” (Fig. 2-23)**
- 26a Talo con isidios ..... 27
- 26b Talo con soledios ..... 28
- 27a Talo con lóbulos redondos, con una zona ancha en la margen de la superficie inferior sin rizinas .....  
**Biotipo “Parmotrema (isidios)” (Fig. 2-24)**
- 27b Talo con lóbulos lineares, con rizinas bifurcadas en toda la superficie inferior ...  
**Biotipo “Hypotrachyna (isidios)” (Fig. 2-25)**
- 28a Talo con lóbulos redondos, con una zona ancha en la margen de la superficie inferior sin rizinas .....  
**Biotipo “Parmotrema (soledios)” (Fig. 2-26)**
- 28b Talo con lóbulos lineares, con rizinas bifurcadas en toda la superficie inferior ....  
**Biotipo “Hypotrachyna (soledios)” (Fig. 2-27)**
- 29a Talo amarillo-naranja brillante, rojo o marrón oscuro ..... 30

- 29b Talo gris o verde amarillento pálido .... 32
- 30a Talo marrón oscuro ..... **Biotipo “Oropogon” (Fig. 2-28)**
- 30b Talo amarillo-naranja brillante o rojo-anaranjado ..... 31
- 31a Talo amarillo-naranja brillante, sin cordón central elástico ..... **Biotipo “Teloschistes” (Fig. 2-29)**
- 31b Talo rojo-anaranjado, con cordón central elástico ..... **Biotipo “Usnea (pigmentado)” (Fig. 2-30)**
- 32a Talo verde amarillento pálido ..... 33
- 32b Talo gris pálido ..... 35
- 33a Ramas aplanadas, sin cordón central elástico.... **Biotipo “Ramalina” (Fig.2-31)**
- 33b Ramas más o menos redondas a angulares, con cordón central elástico ..... 34
- 34a Talo penduloso ..... **Biotipo “Usnea (penduloso)” (Fig. 2-32)**
- 34b Talo erecto ..... **Biotipo “Usnea (erecto)” (Fig. 2-33)**
- 35a Talo con rizinas bifurcadas en toda la superficie inferior ..... **Biotipo “Hypotrachyna (fruticoso)” (Fig. 2-34)**
- 35b Talo con cilios largos (sub-)marginales ...36
- 36a Talo con cortex inferior ..... **Biotipo “Everniastrum” (Fig. 2-35)**
- 36b Talo sin cortex inferior ..... **Biotipo “Heterodermia (fruticoso)” (Fig. 2-36)**



**Figura 6.** Escala multidimensional no métrica de las submuestras individuales con base en la composición de biotipos de líquenes, mostrando los primeros dos ejes de la solución tridimensional y su correlación con el parámetro estado de conservación.

## DISCUSIÓN

Los registros obtenidos del área de estudio para las familias, los géneros y las especies de líquenes coincide principalmente con Aguirre & Chaparro (2002) y Rangel-Ch. (2008). De acuerdo con esos autores, “*para la Región Natural Andina en Colombia, la familia Parmeliaceae (con 27 géneros y 237 especies) es una de las familias que más presenta riqueza*”, y en este estudio también fue la familia mejor representada. Dicha familia es una de las más representativas en términos de géneros y especies en el mundo, además muestra un rango amplio de hábitats y distribución geográfica (Crespo *et al.* 2010, Leavitt *et al.* 2015, Lücking *et al.* 2016). Los registros a nivel de géneros también concordaron con los expuestos para familias, ya que de acuerdo a Aguirre & Chaparro (2002) “*los géneros mejor representados para Colombia, entre otros son Hypotrachyna, Parmotrema y probablemente Usnea, también son los más diversificados para la Región Natural Andina*”. La segunda familia más representativa en el área de estudio es Lobariaceae, con los géneros *Lobariella*, *Sticta* y *Yoshimuriella*, seguida por Graphidaceae, con los géneros *Graphis*, *Leucodecton*, *Myriotrema*, *Ocellularia*, *Phaeographis* y *Thelotrema*. Ésta familia también es muy diversa en el trópico, aunque la mayoría de las especies prefiere los bosques tropicales y subandinos (Rivas Plata *et al.* 2012, Lücking *et al.* 2014).

Nuestro análisis demuestra que los áreas de bosque conservado y perturbado pueden ser distinguidos por la composición de biotipos de líquenes y que el factor principal de esta separación es el estado de conservación, ya que el factor del forófito fue constante por seleccionar solamente árboles de encenillo en ambos fragmentos, con DAP comparable. Considerando que la distribución de los talos líquénicos individuales sobre un árbol es

algo heterogénea y estocástica (Gradstein *et al.* 1996, Cáceres *et al.* 2007), resulta mejor tomar cada forófito como unidad, en vez de partes del forófito en diferentes alturas y direcciones como submuestras separadas, ya que cada submuestra por su tamaño reducido solo puede contener pocos talos, aunque la separación de los dos bosques con base en las submuestras también fue bastante clara. El efecto de la estocasticidad se debe tomar en cuenta para el diseño de protocolos de monitoreo, donde se han establecido varias técnicas de muestreo (Marcelli 1992, Gradstein *et al.* 1996, Nimis *et al.* 2000, Koch *et al.* 2012, Käffer *et al.* 2015). Es notable que en el presente estudio, no hubo correlación entre la composición de biotipos y la altura de la submuestra en el árbol, indicando que la distribución de biotipos a lo largo de los troncos no demuestra un gradiente marcado.

Entre los taxones y biotipos que caracterizan al bosque conservado, se encuentran formas con fotobionte verde de la familia Lobariaceae (*Lobariella*, *Sticta* p.p., *Yoshimuriella*), tanto como formas thelotremoides de la familia Graphidaceae (*Leucodecton*, *Myriotrema*, *Ocellularia*, *Thelotrema*). Esto coincide con estudios anteriores que particularmente señalan esos grupos como buenos bioindicadores del estado de conservación del bosque (Rose 1976, 1992, Selva 1996, Rivas Plata *et al.* 2008). Al contrario, las formas lireladas de Graphidaceae (*Graphis*, *Phaeographis*) son más indicativas de bosques perturbados (Rivas Plata *et al.* 2008). Sin embargo, estos resultados requieren de estudios más detallados a nivel de especie; en un análisis de bosque de roble, se encontró que mientras *Phaeographis dendritica*, la misma especie que se identificó en el presente trabajo, indica perturbación, otras especies del mismo género con otro tipo de morfología (un biotipo no encontrado en el presente trabajo) fueron encontrados en bosque conservado (Ardilarios *et al.* 2015).

Notablemente, biotipos soledados de los géneros *Hypotrachyna* y *Parmotrema* son más indicativas para bosque conservado y biotipos isidiados para bosque perturbado. Esto podría ser causado por el hecho que los isidios son propágulos mayores que los soledios y necesitan más fuerza mecánica para ser desplazados del talo (Nash 2008), así que podrían servir mejor en condiciones abiertas con lluvia directa. Para el bosque perturbado, destacan también los géneros y biotipos *Dichosporidium*, *Lecanora* y *Teloschistes*, que comúnmente se encuentran en bosques secundarios o vegetación abierta.

Los resultados de este estudio sugieren que ciertos biotipos de líquenes sirven como bioindicadores del estado de perturbación o conservación de parches de bosques altoandinos. Aparentemente, los biotipos, que corresponden a una identificación simplificada a nivel de géneros y grupos de especies, son comparables con las especies en su capacidad de discriminar estados de conservación de fragmentos de bosque altoandino. Esto coincide con los resultados de Rivas Plata *et al.* (2008), en donde también establecieron un protocolo usando biotipos, aún más detallados, de los especies thelotremoides de la familia Graphidaceae, para monitorear el estado de conservación de bosque tropicales en general. Por lo tanto, los biotipos podrían ser usados como una aproximación, así evitando la necesidad de la identificación de los líquenes hasta nivel de especies por parte de especialistas, lo cual permitiría un monitoreo bastante más amplio de ecosistemas amenazados que incluiría voluntarios e estudiantes, comparable con el inventario del USDA Forestry Service en Estados Unidos (Cleavitt *et al.* 2015, Nelson *et al.* 2015, Will-Wolf *et al.* 2015, Coyle & Hurbert 2016). Sin embargo, es necesario un cierto nivel de entrenamiento para obtener experiencia en determinar los biotipos correctamente, lo cual debe ser instruido por especialistas.

Es notable el número relativamente alto de biotipos comparado con el número de especies en este estudio, con una relación de 37 a 54 = 0.69, lo que suele ser específico para el ecosistema del bosque altoandino. En regiones tropicales los líquenes son más vistosos en bosques altoandinos y en el páramo, donde las condiciones son favorables para desarrollar una alta biomasa, pero también soportan una alta diversidad morfológica, con dominancia de macrolíquenes foliosos y fruticosos y al mismo tiempo reteniendo nichos para microlíquenes de varios tipos (Sipman 1995, 1999, 2002). Por otro lado, la riqueza de especies es más alta en bosques tropicales húmedas de zonas bajas, con hasta 600 especies por hectarea (Lücking *et al.* 2011), aunque la diversidad morfológica es más baja, con una dominancia de microlíquenes crustosos. Esta limitación morfológica es aún más pronunciada en bosques secos. Como consecuencia, la relación entre diversidad de biotipos y riqueza de especies es más baja en bosques tropicales de zonas bajas, aumenta con la altitud hacia los bosques altoandinos, donde las condiciones favorecen una alta diversidad morfológica pero menos especies, y nuevamente baja en los páramos donde ciertos grupos de microlíquenes desaparecen (Sipman 1999, 2002). Por lo tanto, es necesario hacer un estudio de línea base enumerando los diferentes biotipos y su ocurrencia en cada ecosistema y ponerlos en relación con estimaciones adecuadas de la riqueza de especies de líquenes. En este momento, los datos existentes para Colombia son más completos para los páramos y los bosques andinos y altoandinos (Sipman 1995, 1999, 2002, Moncada 2012, Moncada *et al.* 2014, Ardila-Ríos *et al.* 2015), menos para los bosques subandinos y tropicales (Rincón-Espitia *et al.* 2011, Mateus *et al.* 2012, Soto-Medina *et al.* 2012) e incompletos para los bosques secos y sábanas (Pinzón & Linares 2006, Peláez *et al.* 2014).

Con base en eso, se podría establecer protocolos que evalúen cuantitativamente la diversidad y abundancia de biotipos discriminantes, como de las familias Lobariaceae y Graphidaceae para obtener puntajes que indiquen el estado de conservación de fragmentos de bosque. Con eso, sería posible hacer evaluaciones rápidas de áreas extensas y elaborar mapas para su manejo integral y protección (Villareal *et al.* 2006). Tales protocolos requerirían los siguientes elementos:

(1) Una guía visual para clasificar y determinar los biotipos de forma comparativa, modificado por ejemplo del guía aquí presentado (Fig. 2) o de la guía elaborada por Rivas Plata *et al.* (2008), en el formato de los reconocidos *Rapid Field Guides* del Field Museum de Chicago (<http://fieldguides.fieldmuseum.org/guides?category=34>), por ejemplo Moncada & Lücking (2011).

(2) Una estrategia de muestreo representativa que sea comparable entre sitios, siendo lo más practicable un transecto de 100 m, suficientemente largo para tomar en cuenta la diversidad de un sitio pero suficientemente corto para ajustarse a fragmentos más pequeños; tomando un número fijo de árboles representativos del ecosistema bajo consideración como muestras (aquí 16 pero podría ser incrementado a 25 o 30); y establecer la técnica de muestreo en cada árbol, para la cual se ofrece el método del minitransecto horizontal como aquí aplicado (Marcelli 1992, Koch *et al.* 2012) en tres alturas del árbol para balancear efectos de heterogeneidad y estocasticidad y capturar la diversidad adecuadamente.

(3) Elaborar un índice cuantitativo del estado de conservación basándose en el Índice de Continuidad Ecológica (ICE) originalmente propuesto por Rose (1976, 1992), lo cual fue modificado por Rivas Plata *et al.* (2008) para ajustarse a bosques tropicales; este índice se basaría en la proporción de biotipos discriminativos encontrados *versus* esperados en

un ecosistema bajo consideración, lo cual requiere más estudios de línea base para establecer biotipos correspondientes para cada ecosistema, como serían los bosques altoandinos, bosque andinos, bosques subandinos, bosques tropicales, bosques secos interandinos y bosques secos de la costa.

(4) Elaborar mejor el concepto de biotipos de líquenes (Barreno & Rico 1984, Rivas Plata *et al.* 2008, Rosabal *et al.* 2012, Romero 2013) para su amplia aplicación estandarizada en los diferentes ecosistemas presentes en Colombia y otras partes del mundo.

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a María Victoria Vargas, PhD, y Jorge Jácome, PhD (ambos Pontificia Universidad Javeriana), por el acompañamiento en la ejecución de este trabajo. La Fundación Natura amablemente permitió realizar el estudio dentro de la Reserva Biológica “Encenillo” (Dorothea y Hermann Hoeck), dando los recursos necesarios para que este trabajo fuera un hecho; los administradores de la reserva, la familia Cumbalá, aportaron con conocimientos su experiencia en el campo y brindaron una buena estadía durante la fase de muestreo. Eimy Rivas Plata, fue una invaluable ayuda en la obtención de bibliografía y se empeñó en la viabilidad de este estudio. Bibiana Moncada, Universidad Distrital Francisco José de Caldas, compartió su experiencia y logística en la parte taxonómica, especialmente de la familia Lobariaceae.

## LITERATURA CITADA

- AGUIRRE-C., J. & M. CHAPARRO. 2002. *Hongos liquenizados*. Universidad Nacional de Colombia, Editorial El Malpensante, Bogotá D. C. 220 pp.
- AGUIRRE-C., J. & J.O. RANGEL-CH. 2007. Amenazas a la conservación de las especies de musgos y líquenes en Colombia—una

- aproximación inicial. Threats to conservation of mosses and lichens from Colombia—a preliminary approach. *Caldasia* 29: 235-262.
- AHTI, T. 2000. Cladoniaceae. *Flora Neotropica* 78: 1-362.
- AMAYA-VILLARREAL, Á.M. & L.M. RENJIFO. 2010. Efecto del retamo espinoso (*Ulex europaeus*) sobre las aves de borde en un bosque altoandino. *Ornitología Colombiana* 10: 11-25.
- APTROOT, A. 2012. A world key to the species of *Anthracotheicum* and *Pyrenula*. *The Lichenologist* 44: 5-53.
- ARDILA-RIOS, A.I., B. MONCADA & R. LÜCKING. 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: 1239-1252.
- BAPTISTE M.P., N. CASTAÑO, D. CÁRDENAS, F.P. GUTIÉRREZ, D.L. GIL & C.A. LASSO (eds). 2010. Análisis de riesgo y propuesta de categorización de especies introducidas para Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D. C.
- BARRENO, E. & V.J. RICO. 1984. Sobre la biología de los líquenes. I. Anatomía, morfología y estructuras vegetativas. *Anales de Biología* 1: 161-195.
- BECKETT, R.P. 1995. Some aspects of the water relations of lichens from habitats of contrasting water status studied using thermocouple psychrometry. *Annals of Botany* 76: 211-217.
- BENNER, J.W., S. CONROY, C.K. LUNCH, N. TOYODA & P.M. VITOUSEK. 2007. Phosphorus fertilization increases the abundance of nitrogenase activity of the cyanolichen *Pseudocyphellaria crocata* in Hawaiian montane forests. *Biotropica* 39: 400-405.
- BOONPRAGOB, K. & W. POLYIAM. 2007. Ecological groups of lichens along environmental gradients an two different host tree species in the tropical rain forest at Khao Yai National Park, Thailand. *Bibliotheca Lichenologica* 96: 25-48.
- CÁCERES, M.E.S., R. LÜCKING & G. RAMBOLD. 2007. Phorophyte specificity and environmental parameters versus stochasticity as determinants for species composition of corticolous lichen communities in the Atlantic rain forest of northeastern Brazil. *Mycological Progress* 6: 117-136.
- CAMELO-SALAMANCA, D. 2015. Evaluación del estado sucesional actual de las áreas restauradas y con invasión previa de *Ulex europaeus* L. en los Cerros Orientales de Bogotá. Trabajo de Grado, Universidad Javeriana, Bogotá D. C.
- CANSECO, A., R. ANZE & M. FRANKEN. 2006. Comunidades de líquenes: indicadores de la calidad del aire en la ciudad de La Paz, Bolivia. *Acta Nova* 3: 286-307.
- CLEAVITT, N.L., J.W., HINDS, R.L. POIROT, L.H. GEISER, A.C. DIBBLE, B. LEON, R. PERRON, R. & L.H. PARDO. 2015. Epiphytic macrolichen communities correspond to patterns of sulfur and nitrogen deposition in the northeastern United States. *The Bryologist* 118: 304-324.
- COCCHIETTO, M., N. SKERT, P.L. NIMIS & G. SAVA. 2002. A review on usnic acid, an interesting natural compound. *Die Naturwissenschaften* 89: 137-146.
- COPPINS, B. J. & P. WOLSELEY. 2002. Lichens of tropical forests. In: R. Watling, J.C. Frankland, A.M. Ainsworth, S. Isaac & C.H. Robinson (eds). *Tropical Mycology: Volume 2, Micromycetes*. CABI Publishing, Wallingford, pp. 113-131.
- CORNELISSEN, J.H.C. & H. TER STEEGE. 1989. Distribution and ecology of epiphytic bryophytes and lichens in dry evergreen forest of Guyana. *Journal of Tropical Ecology* 5: 131-150.
- CORTÉS, S., T. VAN DER HAMMEN & O. RANGEL-CH. 1999. Comunidades vegetales y patrones de degradación y sucesión en la vegetación de los cerros occidentales de Chía-Cundinamarca-Colombia. *Revista*

- de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales 89: 529-554.
- COYLE, J.R. & A.H. HURLBERT. 2016. Environmental optimality, not heterogeneity, drives regional and local species richness in lichen epiphytes. *Global Ecology and Biogeography* 25: 406-417.
- CRESPO, A., F. KAUFF, P.K. DIVAKAR, R. DEL PRADO, S. PEREZ-ORTEGA, G.A. DE PAZ, Z. FERENCOVA, O. BLANCO, B. ROCA-VALIENTE, J. NUNEZ-ZAPATA & P. CUBAS. 2010. Phylogenetic generic classification of parmelioid lichens (Parmeliaceae, Ascomycota) based on molecular, morphological and chemical evidence. *Taxon* 59: 1735-1753.
- DÍAZ-ESCONDÓN, D., E. SOTO-MEDINA, R. LÜCKING & P. A. SILVERSTONE-SOPKIN. 2016. Corticolous lichens as environmental indicators of natural sulphur emissions near the sulphur mine El Vinagre (Cauca, Colombia). *The Lichenologist* 48: 147-159.
- ESSLINGER, T.L. 1989. Systematics of *Oropogon* (Alectoriaceae) in the New World. *Systematic Botany Monographs* 28: 1-111.
- GRADSTEIN, S.R., P. HIETZ, R. LÜCKING, A. LÜCKING, H.J.M. SIPMAN, H.F.M. VESTER, J.H.D. WOLF & E. GARDETTE. 1996. How to sample the epiphytic diversity of tropical rain forests. *Ecotropica* 2: 59-72.
- GREEN, T.G.A., W.P. SNELGAR & A.L. WILKINS. 1985. Photosynthesis, water relations and thallus structure of Stictaceae lichens. In: Brown, D. H. (ed.). *Lichen Physiology and Cell Biology*. Plenum Press, Nueva York & Londres, pp. 57-75.
- HAWKSWORTH, D.L. & F. ROSE. 1976. *Lichens as Pollution Monitors*. Edward Arnold, Londres. 59 pp.
- HAWKSWORTH, D.L., T. ITURRIAGA & A. CRESPO. 2005. Líquenes como bioindicadores inmediatos de contaminación y cambios medio-ambientales en los trópicos. *Revista Iberoamericana de Micología* 22: 71-82.
- HERRERA-CAMPOS, M.A.P. CLERC & T.H. NASH III. 1998. Pendulous species of *Usnea* from the temperate forests in Mexico. *The Bryologist* 101: 303-329.
- HOLZ, I. & S.R. GRADSTEIN. 2005. Cryptogamic epiphytes in primary and recovering upper montane oak forests of Costa Rica – species richness, community composition and ecology. *Plant Ecology* 178: 89-109.
- JENTSCH, A., C. BEIERKUHNEIN & P. WHITE. 2002. Scale, the dynamic stability of forest ecosystems, and the persistence of biodiversity. *Silva Fennica* 36: 393-400.
- KÄFFER, M.I., S.M.A. MARTINS, R.V. DANTAS & F. C. MACIEL. 2015. Lichen community composition in riparian forest in the APA of Ibirapuitã, Rio Grande do Sul State, Brazil. *Hoehnea* 42: 273-288.
- KASHIWADANI, H. & K. KALB. 1993. The genus *Ramalina* in Brazil. *Lichenologist* 25: 1-31.
- KELLY, B.B. & V.E. BECKER. 1975. Effects of light intensity and temperature on nitrogen fixation by *Lobaria pulmonaria*, *Sticta weigelia*, *Leptogium cyanescens* and *Collema subfurvum*. *Bryologist* 78: 350-355.
- KOCH, N.M., R.W. MALUF & S.M.A. MARTINS. 2012. Comunidade de líquenes foliosos em *Piptocarpha angustifolia* Dusén ex Malme (Asteraceae) em área de Floresta Ombrófila Mista no estado do Rio Grande do Sul, Brasil. *Iheringia Série Botânica* 67: 47-57.
- LEAVITT, S.D., E. KRAICHAK, M.P. NELSEN, S. ALTERMANN, P.K. DIVAKAR, D. ALORS, T.L. ESSLINGER, A. CRESPO & H.T. LUMBSCH. 2015. Fungal specificity and selectivity for algae play a major role in determining lichen partnerships across diverse ecogeographic regions in the lichen-forming family Parmeliaceae (Ascomycota). *Molecular Ecology* 24: 3779-3797.
- LEBLANC, F. & J. DE SLOOVER. 1970. Relation between industrialization and the distribution and growth of epiphytic lichens and mosses in Montreal. *Canadian Journal of Botany* 48: 1485-1496.
- LEGAZ, M.E., C.V. CÓRDOBA, E.C. PEREIRA, L. XAVIER FILHO & S.A. RODRIGUES. 2006. Importância econômica dos líquenes para o

- homem. In: L. Xavier Filho, M.E. Legaz, C.V. Cordoba & E.C. Pereira (eds). *Biologia de Líquens. Âmbito Cultural Edições, Ltda., Rio de Janeiro*, pp. 579-619.
- LOWE, S., M. BROWNE, S. BOUDJELAS & M. DE POORTER. 2000. 100 of the World's Worst Invasive Alien Species. A selection from the Global Invasive Species Database. The Invasive Species Specialist Group (ISSG), Species Survival Commission (SSC), World Conservation Union (IUCN).
- LÜCKING, R. & E. RIVAS PLATA. 2008. Clave y guía ilustrada para géneros de Graphidaceae. *Glalia* 1: 1-41.
- LÜCKING, R., A.W. ARCHER & A. APTROOT. 2009b. A world-wide key to the genus *Graphis* (Ostropales: Graphidaceae). *The Lichenologist* 41: 363-452.
- LÜCKING, R., F. SEAVEY, R.S. COMMON, S.Q. BEECHING, O. BREUSS, W.R. BUCK, L. CRANE, M. HODGES, B.P. HODKINSON, E. LAY, J.C. LENDEMER, R.T. MCMULLIN, J.A. MERCADO-DÍAZ, M.P. NELSEN, E. RIVAS PLATA, W. SAFRANEK, W.B. SANDERS, H.P. SCHAEFER JR & J. SEAVEY. 2011. The lichens of Fakahatchee Strand Preserve State Park, Florida: Proceedings from the 18<sup>th</sup> Tuckerman Workshop. *Bulletin of the Florida Museum of Natural History, Biological Sciences* 49: 127-186.
- LÜCKING, R., M.K. JOHNSTON, A. APTROOT, E. KRAICHAK, J.C. LENDEMER, K. BOONPRAGOB, M.E.S. CÁCERES, D. ERTZ, L.I. FERRARO, Z.F. JIA, K. KALB, A. MANGOLD, L. MANOCH, J.A. MERCADO-DÍAZ, B. MONCADA, P. MONGKOLSUK, K.B. PAPONG, S. PARNMEN, R.N. PELÁEZ, V. POENGSUNGNOEN, E. RIVAS PLATA, W. SAIPUNKAEW, H.J.M. SIPMAN, J. SUTJARITTURAKAN, D. VAN DEN BROECK, M. VON KONRAT, G. WEERAKOON & H.T. LUMBSCH. 2014. One hundred and seventy five new species of Graphidaceae: closing the gap or a drop in the bucket? *Phytotaxa* 189: 7-38.
- LÜCKING, R., J.L. VILLASEÑOR, M.A. HERRERA-CAMPOS, R.E. PÉREZ-PÉREZ, R.S. EGAN, T.L. ESSLINGER & T.H. NASH III. 2016. Phylogenetic structure of metacommunities in Mexican Parmeliaceae (lichenized Ascomycota: Lecanorales). *Bibliotheca Lichenologica* (in press).
- LUMBSCH, H.T., M. PLÜMPER, R. GUDERLEY & G.B. FEIGE. 1997. The corticolous species of *Lecanora* sensu stricto with pruinose apothecial discs. *Symbologiae Botanicae Upsalienses* 32: 131-161.
- MARCELLI, M.P. 1992. Ecologia liquenica nos manguezais do sul-sudeste brasileiro. *Bibliotheca Lichenologica* 47: 1-310.
- MARÍN-SANTAMARÍA, C.M. 2010. Potencial de aprovechamiento alimenticio para consumo humano de frutos silvestres en la Reserva Biológica Encenillo, Guasca, Colombia. Pontificia Universidad Javeriana, Facultad de Ciencias. Bogotá D. C.
- MARTÍNEZ, X., D. RINCÓN, P. GALVIS & C. MONJE. 2005. Valoración biofísica y planificación predial para la conformación de la Reserva Encenillo. Fundación Natura, Bogotá D. C.
- MATEUS, N., J. AGUIRRE & R. LÜCKING. 2012. Contribuciones a la biota líquénica foliícola del Chocó (Colombia). *Caldasia* 34: 25-32.
- MCCUNE, B. & J.B. GRACE. 2002. Analysis of Ecological Communities. MjM Software, Gleneden Beach, Oregon.
- MCCUNE, B. & M.J. MEFFORD. 1999. PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data, Version 4.0. MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, USA.
- MOBERG, R. 2011. The lichen genus *Heterodermia* (Physciaceae) in South America - A contribution including five new species. *Nordic Journal of Botany* 29: 129-147.
- MONCADA, B. 2012. El género *Sticta* en Colombia, Taxonomía, Ecogeografía e Importancia. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D. C.
- MONCADA, B. & R. LÜCKING. 2011. Lichens of the Colombian Paramo. Rapid Field Guides #344, The Field Museum, Chicago, USA. <http://fieldguides.fieldmuseum.org/guides/guide/344>.

- MONCADA, B., R. LÜCKING & L. BETANCOURT-MACUASE. 2013. Phylogeny of the Lobariaceae (lichenized Ascomycota: Peltigerales), with a reappraisal of the genus *Lobariella*. *Lichenologist* 45: 203-263.
- MONCADA, B., J. AGUIRRE & R. LÜCKING. 2014. Ecogeografía del género *Sticta* (Ascomycota liquenizados: Lobariaceae) en Colombia. *Revista de Biología Tropical* 62: 257-272.
- MONGE-NÁJERA, J., M.I. GONZÁLEZ, M.R. ROSSI & V.H. MÉNDEZ-ESTRADA. 2002. Twenty years of lichen cover change in a tropical habitat (Costa Rica) and its relation with air pollution. *Revista de Biología Tropical* 50: 309-319.
- NASH, T.H. (ed.). 2008. *Lichen Biology*. Second Edition. Cambridge University Press, Cambridge.
- NELSON, P.R., B. McCUNE, C. ROLAND & S. STEHN. 2015. Non-parametric methods reveal non-linear functional trait variation of lichens along environmental and fire age gradients. *Journal of Vegetation Science* 26: 848-865.
- NIMIS, P. L., C. SCHEIDEGGER & P. A. WOLSELEY (eds.). 2002. *Monitoring with Lichens – Monitoring Lichens*. Nato Science Series. IV. Earth and Environmental Sciences, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- NORDÉN, B. & T. APPELQUIST. 2001. Conceptual problems of ecological continuity and its bioindicators. *Biodiversity and Conservation* 10: 779-791.
- NÖSKE, N.M. 2005. Effekte anthropogener Störung auf die Diversität kryptogamischer Epiphyten (Flechten, Moose) in einem Bergregenwald in Südecuador. Staats- und Universitätsbibliothek Göttingen. <http://webdoc.sub.gwdg.de/diss/2005/noeske/noeske.pdf>.
- OTÁLORA, M.A.G., P.M. JØRGENSEN & M. WEDIN. 2014. A revised generic classification of the jelly lichens, Collemataceae. *Fungal Diversity* 64: 275-293.
- PELÁEZ, R.N., B. MONCADA & R. LÜCKING. 2014. High diversity of *Ocellularia* (Ascomycota: Graphidaceae) in the Colombian Llanos, including two species new to science. *Phytotaxa* 189: 245-254.
- PERICO-FRANCO, L.S., J.L. ROJAS, M.A. CERBÓN, I. GONZÁLEZ-SÁNCHEZ & N.A. VALENCIA-ISLAS. 2015. Antioxidant activity and protective effect on cell and DNA oxidative damage of substances isolated from lichens of Colombian Páramo. *UK Journal of Pharmaceutical and Biosciences* 3: 9-17.
- PINZÓN, M. & E.L. LINARES. 2006. Diversidad de líquenes y briofitos en la región subxerofítica de La Herrera, Mosquera (Cundinamarca-Colombia). I. Riqueza y estructura. *Caldasia* 28: 243-257.
- RANGEL-CH., J.O. (ed.). 2000. *Colombia Diversidad Biótica III. La Región de Vida Paramuna*. Instituto de Ciencias Naturales y Instituto Alexander von Humboldt, Bogotá.
- RANGEL-CH., J.O. (ed.). 2008. *Diversidad Biótica VI. Riqueza y diversidad de los musgos y líquenes en Colombia*. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias, Instituto de Ciencias Naturales. Bogotá. 616 pp.
- RINCÓN-ESPITIA, A., J. AGUIRRE-C. & R. LÜCKING. 2011. Corticolous lichens in the Caribbean region of Colombia. *Caldasia* 33: 331-347.
- RIVAS PLATA, E., R. LÜCKING, A. APTROOT, H. J.M. SIPMAN, J.L. CHAVES, L. UMAÑA & D. LIZANO. 2006. A first assessment of the Ticolichen biodiversity inventory in Costa Rica: the genus *Coenogonium* (Ostropales: Coenogoniaceae), with a world-wide key and checklist and a phenotype-based cladistic analysis. *Fungal Diversity* 23: 255-321.
- RIVAS PLATA, E., R. LÜCKING & H.T. LUMBSCH. 2008. When family matters: an analysis of Thelotremaaceae (Lichenized Ascomycota: Ostropales) as bioindicators of ecological continuity in tropical forests. *Biodiversity and Conservation* 17: 1319-1351.
- RIVAS PLATA, E., R. LÜCKING, H.J.M. SIPMAN, A. MANGOLD, K. KALB & H.T. LUMBSCH.

2010. A world-wide key to the thelotremoid Graphidaceae, excluding the *Ocellularia-Myriotrema-Stegobolus* clade. *The Lichenologist* 42: 139-185.
- RIVAS PLATA, E., H.T. LUMBSCH & R. LÜCKING. 2012. A new classification for the lichen family Graphidaceae s.lat. (Ascomycota: Lecanoromycetes: Ostropales). *Fungal Diversity* 52: 107-121.
- ROJAS, J.L., M. DÍAZ-SANTOS & N.A. VALENCIA-ISLAS. 2015. Metabolites with antioxidant and photo-protective properties from *Usnea roccellina* Motyka, a lichen from Colombian Andes. *UK Journal of Pharmaceutical and Biosciences* 3: 18-26.
- ROMERO, P.A. 2013. Líquenes cortícolas como indicadores atmosféricos en la localidad de Kennedy, Bogotá, Colombia. *Boletín Semillas Ambientales* 7(1).
- ROSABAL, D., A.R. BURGAS & O.J. REYES. 2012. Diversidad y distribución vertical de líquenes cortícolas en la pluvisilva montana de la Gran Piedra, Cuba. *Botanica Complutensis* 36: 19-30.
- ROSE, F. 1976. Lichenological indicators of age and ecological continuity in Woodlands. In: D.H. Brown, D.L. Hawksworth & R.H. Bailey (eds). *Lichenology: Progress and Problems*. Academic Press, Londres, pp 279-307.
- ROSE, F. 1992. Temperate forest management: its effects on bryophyte and lichen floras and habitats. In: J.W. Bates, & A.M. Farmer (eds). *Bryophytes and Lichens in a Changing Environment*. Oxford Scientific Publications, Oxford, pp 211-233.
- 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*. Island Press, Washington, DC, pp 35-48.
- SIMIJACA, D., M. MORALES & C. DÍAZ. 2011. Líquenes y contaminación atmosférica en la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, Tunja-Boyacá-Colombia). *Ciencia en Desarrollo* 3: 19.
- SIMIJACA-SALCEDO, D.F., D.L. VARGAS-ROJAS & M.E. MORALES-PUENTES. 2014. Use of non-vascular plant organisms as indicators of urban air pollution (Tunja, Boyacá, Colombiano). *Acta Biológica Colombiana* 19: 221-231.
- SIPMAN, H.J.M. 1986. Notes on the lichen genus *Everniastrum* (Parmeliaceae). *Mycotaxon* 26: 235-251.
- SIPMAN, H.J.M. 1989. Lichen zonation in the Parque los Nevados transect. *Studies on Tropical Andean Ecosystems* 3: 461-483.
- SIPMAN, H.J.M. 1995. Preliminary review of the lichen biodiversity of the Colombian montane forests. In: S.P. Churchill, H. Balslev, E. Forero & J.L. Luteyn (eds.). *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests*. New York Botanical Garden, Bronx, Nueva York, pp. 313-320.
- SIPMAN, H.J.M. 1999. Lichens. In: J.L. Luteyn (ed.). *Páramos: a Checklist of Plant Diversity, Geographical Distribution, and Botanical Literature*. *Memoirs of The New York Botanical Garden*, New York Botanical Garden, Bronx, Nueva York, pp. 41-53.
- SIPMAN, H.J.M. 2002. The significance of the northern Andes for lichens. *Botanical Review* 68: 88-99.
- SIPMAN, H.J.M. 2005. 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*. <http://www.bgbm.org/sipman/keys/neokeyA.htm>.
- SIPMAN, H.J.M. & J. AGUIRRE-C. 1982. Contribucion al conocimiento de los líquenes de Colombia - 1. Clave genérica para los líquenes foliosos y fruticosos de los páramos colombianos. *Cladasia* 12: 603-634.
- SIPMAN, H.J.M., J.A. ELIX & T.H. NASH, III. 2009: *Hypotrachyna* (Parmeliaceae, Lichenized Fungi). *Flora Neotropica Monograph* 104: 1-176.
- SOTO-MEDINA, E., R. LÜCKING & A.B. ROJAS. 2012. Especificidad de forófito y preferencias

- microambientales de los líquenes cortícolas en cinco forófitos del bosque premontano de finca Zingara, Cali, Colombia. *Revista de Biología Tropical* 60: 843-856.
- SOTO-MEDINA, E., V. LONDOÑO-LEMS & D. DÍAZ-ESCADÓN. 2015. Epiphytes from a forest type transition zone in the Choco biogeographic region, Valle del Cauca, Colombia. *Revista de Biología Tropical* 63: 915-926.
- SPIELMANN, A.A. & M.P. MARCELLI. 2009. *Parmotrema* s. l. (Parmeliaceae, lichenized Ascomycota) from Serra Geral slopes in central Rio Grande do Sul State, Brazil. *Hoehnea* 36: 551-595.
- STOCKER-WÖRGÖTTER, E., L.M.C. CORDEIRO & M. IACOMINI. 2013. Accumulation of potential pharmaceutically relevant lichen metabolites in lichens and cultured lichen symbionts. *Studies in Natural Products Chemistry* 39: 337-380.
- TIMDAL, E. 2008. Studies on *Phyllopsora* (Ramalinaceae) in Peru. *Lichenologist* 40: 337-362.
- TIMDAL, E. 2011. The lichen genus *Phyllopsora* (Ramalinaceae) in the West Indies. *Bibliotheca Lichenologica* 106: 319-351.
- TRUONG, C., F. BUNGARTZ & P. CLERC. 2011. The lichen genus *Usnea* (Parmeliaceae) in the tropical Andes and the Galapagos: species with a red-orange cortical or subcortical pigmentation. *The Bryologist* 114: 477-503.
- TRUONG, C., J.M. RODRIGUEZ & P. CLERC. 2013. Pendulous *Usnea* species (Parmeliaceae, lichenized Ascomycota) in tropical South America and the Galapagos. *The Lichenologist* 45: 505-542.
- VALENCIA-ISLAS, N., A. ZAMBRANO & J.L. ROJAS. 2007. Ozone reactivity and free radical scavenging behavior of phenolic secondary metabolites in lichens exposed to chronic oxidant air pollution from Mexico City. *Journal of Chemical Ecology* 33: 1619-1634.
- VILLAREAL, H., M. ÁLVAREZ, S. CÓRDOBA, F. ESCOBAR, G. FAGUA, F. GAST, H. MENDOZA, M. OSPINA & A.M. UMAÑA. 2006. Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad. Programa de Inventarios de Biodiversidad. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá. 236 pp.
- WILL-WOLF, S., S. JOVAN, P. NEITLICH, J.E. PECK & R. ROSENRETER. 2015. Lichen-based indices to quantify responses to climate and air pollution across northeastern USA. *The Bryologist* 118: 59-82.
- WOLF, J.H.D. 1995. Non-vascular epiphyte diversity patterns in the canopy of an upper montane rain forest (2550-3670 m), Central Cordillera, Colombia. *Selbyana* 16: 185-195.
- ZOTZ, G., B. BÜDEL, A. MEYER, H. ZELLNER & O.L. LANGE. 1998. In situ studies of water relations and CO<sub>2</sub> exchange of the tropical macrolichen, *Sticta tomentosa*. *New Phytologist* 139: 525-535.

Recibido: 10/12/2014

Aceptado: 13/04/2016