

Diversidad y distribución vertical de líquenes corticícolas en la pluvisilva montana de la Gran Piedra, Cuba

Dania Rosabal¹, Ana Rosa Burgaz² y Orlando J. Reyes¹

Resumen: Rosabal, D.; Burgaz, A. R. & Reyes, O. J. 2012. Diversidad y distribución vertical de líquenes corticícolas en la pluvisilva montana de la Gran Piedra, Cuba. *Bot. Complut.* 36: 19-30.

Los líquenes epífitos que crecen en los árboles de la pluvisilva montana de la Gran Piedra (Cuba) muestran claramente una distribución vertical sobre los troncos. Se han establecido nueve cuadrados de 625 m² de cinco forófitos diferentes. Cada árbol se dividió en cuatro zonas desde la base hasta las ramas más altas. Se han encontrado 115 especies de las que hay 50 nuevas para Cuba. Las especies de biotipo crustáceo con reproducción sexual son las más frecuentes a lo largo de todo el árbol. La familia *Thelotremataceae* domina en la base de los troncos (zona I) mientras que *Graphidaceae* y *Parmeliaceae* son más abundantes en las ramas más altas. Las zonas II, III y IV poseen la mayor diversidad de especies.

Palabras clave: Neotrópico, líquenes del Caribe, epífitos.

Abstract: Rosabal, D.; Burgaz, A. R. & Reyes, O. J. 2012. Diversity and vertical distribution of corticolous lichens in the montane rainforest of the Gran Piedra, Cuba. *Bot. Complut.* 36: 19-30.

The epiphytic lichen flora in the montane rainforest of the Gran Piedra (Cuba) shows a clear vertical distribution. Nine quadrats of 625 m² were established and thirty chosen trees of five different species were surveyed. Each tree was divided in four zones from the ground to highest external branches. One hundred and fifteen corticolous lichen species were recorded, including 50 newly recorded for Cuba. Crustose species with sexual reproduction strategies were the commonest along the tree. *Thelotremataceae* family was dominant at the tree bases (zone I) while *Graphidaceae* and *Parmeliaceae* were more abundant in the highest branches. The zones II, III and IV harbour the highest lichen diversity.

Key words: Neotropic, Caribbean lichens, epiphytes.

INTRODUCCIÓN

Estudios ecológicos en el Neotrópico han demostrado que los líquenes no están distribuidos de manera aleatoria sobre el árbol, sino que responden a una pronunciada estratificación vertical (Cornelissen & ter Steege 1989, Sipman & Harris 1989, Benzing 1990, Montfoort & Ek 1990, Komposch & Hafellner 2000, Gradstein *et al.* 2003). Esta zonación puede estar influida por las condiciones de humedad, luz y temperatura, las cuales varían en un gradiente desde la base del árbol hasta el dosel (Wolseley & Aguirre-Hudson 1997). La mayoría de las especies de líquenes se encuentran por encima de los 2 m de altura (Komposch & Hafellner 2000), lo cual realza la importancia del estudio de la distribución vertical de los líquenes para propósitos de conservación. Johans-

son (1974) propone un esquema de zonación vertical con seis zonas de altura, desarrollado originalmente para grandes árboles de un bosque lluvioso del oeste africano y está basado principalmente en la estructura del forófito. Este esquema es el más comúnmente usado en estudios de distribución vertical de líquenes en bosques tropicales (Cornelissen & ter Steege 1989, Montfoort & Ek 1990, Komposch & Hafellner 2000).

En Cuba, los trabajos sobre ecología de líquenes son escasos (Rosabal *et al.* 2010) y estudios sobre su distribución vertical son desconocidos. El objetivo de la investigación es determinar la variación de la composición, riqueza y frecuencia de líquenes en un gradiente vertical de altura desde la base del árbol hasta las ramas superiores en cinco especies de forófitos en la pluvisilva montana de la Gran Piedra.

¹ Departamento de Biología, Universidad de Oriente. Patricio Lumumba s/n. CP. 90500, Cuba. drl@cnt.ou.edu.cu

² Departamento de Biología Vegetal I, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Complutense de Madrid, E-28040 Madrid, Spain. arburgaz@bio.ucm.es

Recibido: 21 mayo 2012. Aceptado: 6 junio 2012.

MATERIALES Y MÉTODOS

El Paisaje Natural Protegido Gran Piedra pertenece a la Reserva de la Biosfera Baconao en este se localiza la pluvisilva montana de la Gran Piedra, en las coordenadas 75° 37' 47'' y 20° 0' 42'' (Fig. 1). La temperatura media anual es de 18,4 °C y la media anual de las precipitaciones es de 1664 mm (Montenegro 1991). La humedad relativa promedio es de 89,6%; condicionado fundamentalmente por la ocurrencia de las nieblas,

el uso de cortarramas (tubo plástico de 4 m de longitud con una tijera podadora en el extremo).

Las especies fueron identificadas mediante claves especializadas (Hale 1976, 1987; Wirth & Hale 1978; Moberg 1990; Brako 1991; Galloway 1994; Lumbsch *et al.* 1999; Brodo *et al.* 2001; Rivas Plata *et al.* 2006; Aptroot *et al.* 2008, 2009). Los cortes de talo y estructuras reproductoras se realizaron bajo el microscopio estereoscopio Novel NTB-2B (4x) y la observación y medición de las esporas se realizó bajo el microscopio

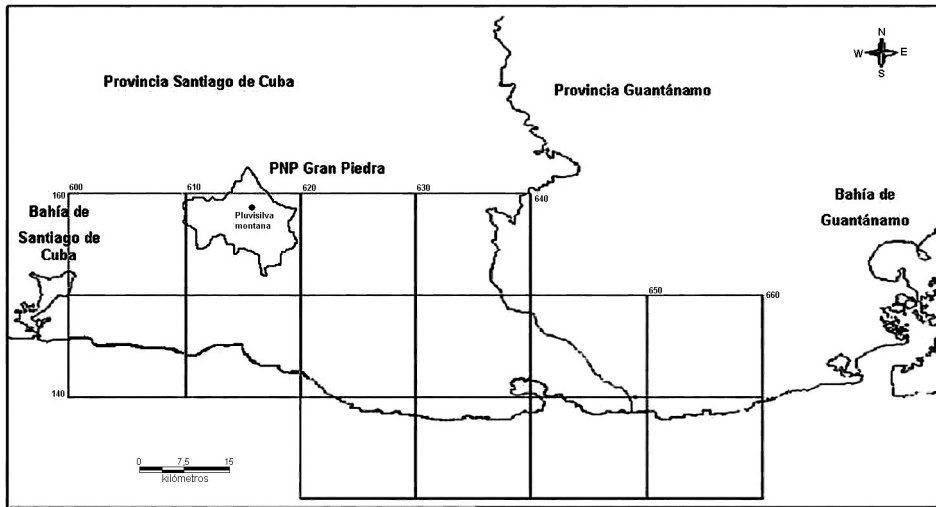


Fig. 1– Ubicación geográfica del Paisaje Natural Protegido Gran Piedra. El punto señala la ubicación de la pluvisilva montana de la Gran Piedra.

las cuales se presentan como promedio 238 días al año (Montenegro 1991).

La altura del estrato arbóreo es de 12-18 m, clasificado como un bosque bajo a medio (Reyes *et al.* 2005). Las especies de árboles *Myrcia fenzliana*, *Coccoloba wrightii*, *Clusia tetrastigma*, *Dendropanax arboreus* y *Brunellia comocladifolia* son forófitos con una elevada abundancia de individuos en este bosque.

El trabajo se llevó a cabo desde marzo de 2010 hasta marzo de 2011. Se establecieron nueve parcelas cuadradas de 625 m² y en cada una se seleccionó uno de los árboles presentes de las cinco especies de forófitos, según su disponibilidad. Cada árbol se dividió en cuatro zonas de altura (Fig. 2). La zona I se extendió desde el suelo hasta los 2 m de altura sobre el tronco. La zona II (dosel interno) desde 2-4 m, seleccionando las ramas que presentaron un diámetro mayor de 15 cm. La zona III (dosel medio) desde los 4 m hasta la mitad de la distancia al extremo terminal de las ramas, se seleccionaron ramas de diámetro entre 5-15 cm. La zona IV desde el límite de la zona III hasta el extremo de las ramas externas; en este nivel se escogieron, aleatoriamente, diez ramas con diámetros entre 1-3 cm. En las zonas II y III el muestreo se realizó trepando sobre el árbol con ayuda de una cuerda. La recolecta en la zona IV se facilitó por

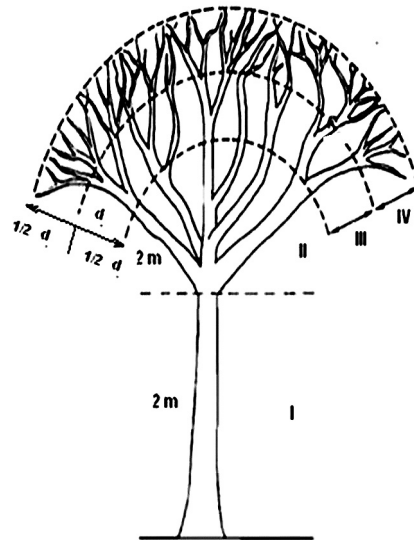


Fig. 2– Esquema de zonación vertical propuesto para las cinco especies de forófitos en la pluvisilva montana. d: distancia desde los cuatro metros hasta el extremo terminal de las ramas.

óptico Novel XSZ-N207 (400x). Para la actualización de la taxonomía de las especies de líquenes se ha seguido el criterio de Kirk (2008). Los materiales colectados fueron depositados en el Herbario Charles Ramsden del Departamento de Biología de la Universidad de Oriente, sección docente del Herbario Dr. Jorge Sierra Calzado (BSC) del Centro Oriental de Ecosistemas y Biodiversidad.

Para determinar la variación de la composición de especies de líquenes entre las cuatro zonas de altura se utilizó el método de ordenación Non-metric Multidimensional Scaling (NMS), contenido en el programa PC-Ord 5.0 para Windows (McCune & Mefford 1999). Para comprobar diferencias en cuanto a riqueza y frecuencia de especies entre las zonas se empleó la prueba Kruskal-Wallis con comparaciones múltiples a priori, según el criterio de Siegel & Castellán (1995) y para el análisis se usó el paquete estadístico STATISTICA 6.0.

RESULTADOS

La composición de líquenes corticícolas sobre los 30 árboles de las cinco especies de forófitos, muestreados desde la base del tronco hasta las ramas externas de la copa, se relaciona en la Tabla 1. Se encontraron 115 especies de líquenes, las cuales pertenecen a 43 géneros de 24 familias. Las familias con mayor número de especies son *Graphidaceae* (20), *Parmeliaceae* (16) y *Thelotrema* (13). Se registraron 50 nuevas especies para Cuba (Tabla 1). Los líquenes crustáceos predominaron en todas las zonas de altura. El número de especies con biotipo foliáceo aumentó hacia las zonas II, III y IV. Las especies con biotipos escumuloso y filamentosos predominan en las zonas I y II. Los líquenes fruticulosos se encuentran restringidos a las zonas III y IV (Fig. 3).

En cuanto a las estrategias reproductivas, las especies con reproducción por esporas predominaron en todas las zonas. Las especies con reproducción vegetativa (isidios o soredios) aumentaron su número hacia las zonas II, III y IV (Fig. 4). No se encontraron especímenes con los dos tipos de reproducción en el mismo talo.

La composición de líquenes mostró variación en relación con las cuatro zonas de altura (Fig. 5). Se encontró un patrón de segregación de especies hacia las zonas I y IV, evidenciando la mayor disimilitud entre estas dos zonas.

Los valores de riqueza y frecuencia de líquenes entre las zonas se muestran en la Tabla 2, no se encontraron diferencias significativas en cuanto a estas variables entre zonas. De las 115 especies registradas, 83 (72,2 %) se hallaron exclusivamente por encima de los 2 m de altura.

La zona I fue la que presentó menor riqueza y frecuencia de líquenes (Tabla 2). En esta zona, la especie con ma-

yor frecuencia fue *Porina distans* (11), seguida de *Herpothallon rubrocinctum* (10). El 46,9% de las especies de líquenes tuvieron el mínimo valor de frecuencia. Los géneros con mayor número de especies fueron *Coenogonium* (4), *Ocellularia* (3), *Phyllopsora* (3), *Leptogium* (3), *Porina* (3) y *Graphis* (3). La familia con la mayor riqueza específica fue *Thelotrema* representada por cinco especies de líquenes distribuidas en tres géneros.

Los mayores valores de riqueza y frecuencia de líquenes se registraron en la zona II (Tabla 2). Las especies *Sticta weigeli* (7) y *Ocellularia dolichotata* (7) fueron las de mayor frecuencia. El 56,9% de las especies registradas en esta zona presentaron el menor valor de frecuencia y los géneros *Ocellularia* y *Coenogonium* aumentaron su riqueza a seis especies cada uno. Otros géneros que contribuyen a la diversidad de líquenes en esta área del árbol son *Pertusaria*, *Graphis*, *Leptogium*, *Porina* y *Parmotrema*. *Thelotrema*, con nueve especies, fue la familia con la mayor riqueza específica en esta zona.

En la zona III, los líquenes con mayor frecuencia fueron *Hypotrachyna subphysodolica*, *Leptogium cyaneoscens* y *Parmotrema tinctorum* (Tabla 2). El 60% de las especies de líquenes presentaron el valor mínimo de frecuencia. *Graphis* es el género con mayor número de especies (7), le sigue *Pertusaria* con seis especies. En esta zona, predomina la familia *Graphidaceae* con 11 especies distribuidas en tres géneros, le continúa en importancia *Parmeliaceae* con nueve especies pertenecientes a tres géneros.

La especie *Brigantiaea leucoxantha* presentó el mayor valor de frecuencia en la zona IV, le continúan *Hypotrachyna subphysodolica*, *Pertusaria pustulata* y *Graphis rustica* (Tabla 2). El 59,7% de las especies presentaron el menor valor de frecuencia (1). El género *Graphis* es el que mayor número de especies presenta. Las familias *Graphidaceae* (16) y *Parmeliaceae* (11) aumentan la diversidad de especies en esta zona.

De manera general, la frecuencia de los líquenes dominantes disminuye mientras que la frecuencia total de especies aumenta desde la zona I hacia la zona IV; así como, el porcentaje de especies con el valor mínimo de frecuencia aumenta hacia la zona IV. Los géneros *Ocellularia*, *Coenogonium* y *Phyllopsora* presentaron mayor riqueza y frecuencia hacia las zonas I y II del árbol mientras que *Graphis*, *Parmotrema* y *Pertusaria* aumentan estos parámetros hacia las zonas III y IV. La familia *Thelotrema* incrementa su riqueza y frecuencia de líquenes hacia la base del árbol, en tanto *Graphidaceae* y *Parmeliaceae* lo hacen hacia los estratos superiores.

Tabla 1
 Lista de especies de líquenes. C: crustáceo; E: escumoso; F: foliáceo; Fi: filamentosos; Fr: fruticuloso.
 * Nuevo registro de especie para Cuba

Familias	Especies de líquenes	Abreviaturas	Biotipo	Fotobionte
Arthoniaceae	* <i>Arthonia orbygniae</i> Bat. & J. L. Bezerra	Arth-orb	C	<i>Trentepohlia</i>
	<i>Arthothelium spectabile</i> A. Massal.	Athth-sp	C	<i>Trentepohlia</i>
	* <i>Arthonia lecythidicola</i> (Bat. & H. Maia) Lücking & Sérus.	Arth-lec	C	<i>Trentepohlia</i>
	<i>Cryptothecia striata</i> Thor	Cryp-str	C	<i>Trentepohlia</i>
	<i>Herpothallon rubrocinctum</i> (Ehrenb) Aptroot, Lücking & G. Thor	Herp-rub	C	<i>Trentepohlia</i>
Arthopyreniaceae	* <i>Mycomicrothelia punctata</i> Aptroot	Mycom-pu	C	<i>Trentepohlia</i>
	* <i>Mycomicrothelia subfallens</i> (Müll. Arg.) D. Hawksw.	Mycom-su	C	<i>Trentepohlia</i>
Atheliaceae	<i>Dictyonema glabratum</i> (Spreng.) D. Hawksw.	Dict-gla	F	<i>Scytonema</i>
Bacidiaceae	<i>Phyllopsora furfuracea</i> Zahlbr.	Phyl-fur	E	<i>Pseudochlorella</i>
	<i>Phyllopsora buettneri</i> (Müll. Arg.) Zahlbr.	Phyl-bue	E	<i>Pseudochlorella</i>
	<i>Phyllopsora corallina</i> (Eschw.) Müll. Arg.	Phyl-cor	E	<i>Pseudochlorella</i>
	<i>Phyllopsora parvifolia</i> (Pers.) Müll. Arg.	Phyl-par	E	<i>Pseudochlorella</i>
Brigantiaceae	<i>Brigantiaea leucoxantha</i> (Spreng.) R. Sant. & Hafellner	Brig-leu	C	<i>Clorobionte</i>
Byssolomataceae	<i>Byssoloma leucoblepharum</i> (Nyl.) Vain.	Byss-leu	C	<i>Clorobionte</i>
Chrysothricaceae	<i>Chrysothrix candelaris</i> (L.) J. R. Laundon	Chry-can	C	<i>Clorobionte</i>
Coccocarpiaceae	<i>Coccocarpia palmicola</i> (Spreng.) Arv. & D. J. Galloway	Coc-palm	F	<i>Scytonema</i>
Coenogoniaceae	<i>Coenogonium disjunctum</i> Nyl.	Coe-disj	Fi	<i>Trentepohlia</i>
	<i>Coenogonium interplexum</i> Nyl.	Coe-ipl	Fi	<i>Trentepohlia</i>
	<i>Coenogonium interpositum</i> Nyl.	Coe-ipo	Fi	<i>Trentepohlia</i>
	<i>Coenogonium leprieurii</i> (Mont.) Nyl.	Coe-lepr	Fi	<i>Trentepohlia</i>
	<i>Coenogonium linkii</i> Ehrenb.	Coe-link	Fi	<i>Trentepohlia</i>
	<i>Coenogonium pusillum</i> (Mont.) Lücking, Aptroot & Sipman	Coe-pus	C	<i>Trentepohlia</i>
Collemataceae	<i>Leptogium marginellum</i> (Sw.) Gray	Lept-mar	F	<i>Nostoc</i>
	<i>Leptogium austroamericanum</i> (Malme) C.W. Dodge	Lept-aus	F	<i>Nostoc</i>
	<i>Leptogium azureum</i> (Sw. ex Ach.) Mont.	Lept-azu	F	<i>Nostoc</i>
	<i>Leptogium cyanescens</i> (Pers.) Körb.	Lept-cya	F	<i>Nostoc</i>
Crocyniaceae	<i>Crocynia pyxinoidea</i> Nyl.	Cro-pyxi	C	<i>Trentepohlia</i>
Graphidaceae	* <i>Diorygma hieroglyphicum</i> (Pers.) Staiger & Kalb	Dior-hie	C	<i>Trentepohlia</i>
	<i>Diorygma poitaei</i> (Fée) Kalb, Staiger & Elix.	Dior-poi	C	<i>Trentepohlia</i>
	* <i>Fissurina dumastoides</i> (Fink) Staiger	Fiss-dum	C	<i>Trentepohlia</i>
	* <i>Fissurina incrustans</i> Fée	Fiss-inc	C	<i>Trentepohlia</i>

Familias	Especies de líquenes	Abreviaturas	Biotipo	Fotobionte
	<i>*Graphis acharii</i> Fée	Grap-ach	C	<i>Trentepohlia</i>
	<i>Graphis adpressa</i> Vain.	Grap-adp	C	<i>Trentepohlia</i>
	<i>Graphis anfractuosa</i> (Eschw.) Eschw.	Grap-anf	C	<i>Trentepohlia</i>
	<i>*Graphis antillarum</i> Vain.	Grap-ant	C	<i>Trentepohlia</i>
	<i>*Graphis chlorocarpa</i> Fée	Grap-chl	C	<i>Trentepohlia</i>
	<i>Graphis chrysocarpa</i> (Raddi) Spreng.	Grap-chr	C	<i>Trentepohlia</i>
	<i>*Graphis descuamescens</i> Fée	Grap-des	C	<i>Trentepohlia</i>
	<i>*Graphis flexibilis</i> Kremp.	Grap-fle	C	<i>Trentepohlia</i>
	<i>*Graphis humilis</i> Vain.	Grap-hum	C	<i>Trentepohlia</i>
	<i>*Graphis illinata</i> Eschw.	Grap-ill	C	<i>Trentepohlia</i>
	<i>*Graphis imshaugii</i> M. Wirth & Hale	Grap-ims	C	<i>Trentepohlia</i>
	<i>*Graphis macella</i> Kremp.	Grap-mac	C	<i>Trentepohlia</i>
	<i>Graphis rhizocola</i> (Fée) Lücking & Chaves	Grap-rhi	C	<i>Trentepohlia</i>
	<i>Graphis rustica</i> Kremp.	Grap-rus	C	<i>Trentepohlia</i>
	<i>Platythecium grammitis</i> (Fée) Staiger	Plat-gra	C	<i>Trentepohlia</i>
	<i>*Sarcographa difformis</i> (Vain.) Zahlbr.	Sarc-dif	C	<i>Trentepohlia</i>
Monoblasticeae	<i>*Anisomeridium americanum</i> (A. Massal.) R. C. Harris	Anis-ame	C	<i>Trentepohlia</i>
	<i>*Anisomeridium ambiguum</i> (Zahlbr.) R. C. Harris	Anis-amb	C	<i>Trentepohlia</i>
Parmeliaceae	<i>Canoparmelia caroliniana</i> (Nyl.) Elix & Hale	Cano-car	F	<i>Trebouxia</i>
	<i>Hypotrachyna costaricensis</i> (Nyl.) Hale	Hyp-cost	F	<i>Trebouxia</i>
	<i>Hypotrachyna lineariloba</i> (Kurok.) Hale	Hyp-line	F	<i>Trebouxia</i>
	<i>Hypotrachyna livida</i> (Taylor) Hale	Hyp-liv	F	<i>Trebouxia</i>
	<i>Hypotrachyna lopezii</i> Hale	Hyp-lop	F	<i>Trebouxia</i>
	<i>Hypotrachyna subphysodolica</i> (Hale) Hale	Hyp-subp	F	<i>Trebouxia</i>
	<i>Parmotrema crinitum</i> (Ach.) M. Choisy	Parm-cri	F	<i>Trebouxia</i>
	<i>Parmotrema cristiferum</i> (Taylor) Hale	Parm-crs	F	<i>Trebouxia</i>
	<i>*Parmotrema hypotropum</i> (Nyl.) Hale	Parm-hyp	F	<i>Trebouxia</i>
	<i>*Parmotrema michauxianum</i> (Zahlbr.) Hale	Parm-mic	F	<i>Trebouxia</i>
	<i>*Parmotrema xanthinum</i> (Müll. Arg.) Hale	Parm-xan	F	<i>Trebouxia</i>
	<i>Parmotrema tinctorum</i> (Despr. ex Nyl.) Hale	Parm-tin	F	<i>Trebouxia</i>
	<i>*Rimelia cetrata</i> (Ach.) Hale & A. Fletcher	Rim-cetr	F	<i>Trebouxia</i>
	<i>*Rimelia reticulata</i> (Taylor) Hale & A. Fletcher	Rim-ret	F	<i>Trebouxia</i>
	<i>Usnea hirta</i> (L.) Weber ex F.H. Wigg.	Usn-hirt	Fr	<i>Trebouxia</i>
	<i>Usnea rubicunda</i> Stirt.	Usn-rub	Fr	<i>Trebouxia</i>
Pertusariaceae	<i>*Pertusaria albescens</i> (Huds.) M. Choisy & Werner	Pert-alb	C	<i>Trebouxia</i>
	<i>*Pertusaria amara</i> (Ach.) Nyl.	Pert-ama	C	<i>Trebouxia</i>
	<i>Pertusaria azulensis</i> B. de Lesd.	Pert-azu	C	<i>Trebouxia</i>
	<i>*Pertusaria pustulata</i> (Ach.) Duby	Pert-pu	C	<i>Trebouxia</i>
	<i>*Pertusaria rubefacta</i> Erichsen	Pert-rub	C	<i>Trebouxia</i>
	<i>*Pertusaria tetrathalamia</i> (Fée) Nyl.	Pert-tet	C	<i>Trebouxia</i>
	<i>*Pertusaria texana</i> Müll. Arg.	Pert-tex	C	<i>Trebouxia</i>
	<i>*Pertusaria xanthodes</i> Müll. Arg.	Pert-xan	C	<i>Trebouxia</i>
Physciaceae	<i>*Physcia atrostriata</i> Moberg	Phys-atr	F	<i>Trebouxia</i>
	<i>*Physcia lopezii</i> Moberg	Phys-lop	F	<i>Trebouxia</i>

Familias	Especies de líquenes	Abreviaturas	Biotipo	Fotobionte
	<i>Heterodermia leucomela</i> (L.) Poelt	Het-leuc	F	<i>Trebouxia</i>
	<i>Heterodermia obscurata</i> (Nyl.) Trevis.	Het-obsc	F	<i>Trebouxia</i>
Porinaceae	<i>Porina americana</i> Fée	Por-ame	C	<i>Trentepohlia</i>
	* <i>Porina conspersa</i> Malme	Por-cons	C	<i>Trentepohlia</i>
	* <i>Porina rudiusscula</i> (Nyl.) Müll. Arg.	Por-rudi	C	<i>Trentepohlia</i>
	<i>Porina distans</i> Vězda & Vivant	Por-dist	C	<i>Trentepohlia</i>
	<i>Porina mastoidea</i> Fée	Por-mast	C	<i>Trentepohlia</i>
	<i>Porina nucula</i> Ach.	Por-nuc	C	<i>Trentepohlia</i>
Pyrenulaceae	* <i>Anthracothecium macrosporum</i> (Hepp) Müll. Arg.	Anth-mac	C	<i>Trentepohlia</i>
	* <i>Lithothelium illotum</i> (Nyl.) Aptroot	Lith-ill	C	<i>Trentepohlia</i>
	* <i>Pyrenula dermatodes</i> (Borrer) Schaer.	Pyr-derm	C	<i>Trentepohlia</i>
	* <i>Pyrenula mastophoroides</i> (Nyl.) Zahlbr.	Pyr-mph	C	<i>Trentepohlia</i>
	<i>Pyrenula macrocarpa</i> A. Massal.	Pyr-macr	C	<i>Trentepohlia</i>
	<i>Pyrenula santesis</i> (Nyl.) Müll. Arg.	Pyr-sant	C	<i>Trentepohlia</i>
	<i>Pyrenula subcongruens</i> Müll. Arg.	Pyr-subc	C	<i>Trentepohlia</i>
Ramalinaceae	* <i>Ramalina stenospora</i> Müll. Arg.	Ram-sten	Fr	<i>Trebouxia</i>
Stereocaulaceae	* <i>Lepraria lobificans</i> Nyl.	Lepr-lob	C	<i>Clorobionte</i>
Stictaceae	<i>Sticta beauvoisii</i> Delise	Stic-bea	F	<i>Nostoc</i>
	<i>Sticta weigeliai</i> Isert	Stic-wei	F	<i>Nostoc</i>
Teloschistaceae	<i>Teloschistes exilis</i> (Michx.) Vain.	Telo-exi	Fr	<i>Trebouxia</i>
Thelotremataceae	* <i>Myriotrema microporellum</i> (Nyl.) Hale	Myr-micr	C	<i>Trentepohlia</i>
	<i>Myriotrema costaricense</i> (Müll. Arg.) Hale	Myr-cost	C	<i>Trentepohlia</i>
	<i>Ocellularia antillensis</i> Hale	Oce-anti	C	<i>Trentepohlia</i>
	* <i>Ocellularia chiriquiensis</i> (Hale) Hale	Ocel-chi	C	<i>Trentepohlia</i>
	<i>Ocellularia crocea</i> (Kremp.) Overeem & D. Overeem	Ocel-cro	C	<i>Trentepohlia</i>
	<i>Ocellularia dolichotata</i> (Nyl.) Zahlbr.	Ocel-dol	C	<i>Trentepohlia</i>
	<i>Ocellularia perforata</i> (Leight.) Müll. Arg.	Ocel-per	C	<i>Trentepohlia</i>
	<i>Ocellularia praestans</i> (Müll. Arg.) Hale	Ocel-pra	C	<i>Trentepohlia</i>
	<i>Ocellularia xanthostroma</i> (Nyl.) Zahlbr.	Ocel-xan	C	<i>Trentepohlia</i>
	* <i>Stegobolus submersus</i> (Müll. Arg.) Frisch	Steg-sub	C	<i>Trentepohlia</i>
	<i>Thelotrema adjectum</i> Nyl.	The-adj	C	<i>Trentepohlia</i>
	<i>Thelotrema lepadinum</i> (Ach.) Ach.	The-lepa	C	<i>Trentepohlia</i>
	* <i>Thelotrema occlusum</i> Nyl.	The-occl	C	<i>Trentepohlia</i>
Trypetheliaceae	* <i>Architrypethelium hyalinum</i> Aptroot	Arch-hya	C	<i>Trentepohlia</i>
	* <i>Megalotremis biocellata</i> Aptroot	Mega-bio	C	<i>Trentepohlia</i>
	* <i>Megalotremis lateralis</i> Aptroot	Mega-lat	C	<i>Trentepohlia</i>
	* <i>Polymeridium quinquesseptatum</i> (Nyl.) R. C. Harris	Poly-qui	C	<i>Trentepohlia</i>
	* <i>Polymeridium subcinereum</i> (Nyl.) R. C. Harris	Poly-sub	C	<i>Trentepohlia</i>
	<i>Pseudopyrenula subnudata</i> Müll. Arg.	Pseu-sub	C	<i>Trentepohlia</i>
	<i>Trypethelium subcatervarium</i> Malme	Try-subc	C	<i>Trentepohlia</i>

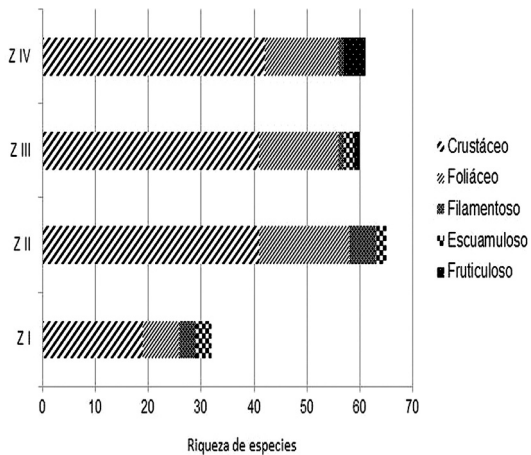


Fig. 3– Riqueza de especies por biotipos en las cuatro zonas de altura.

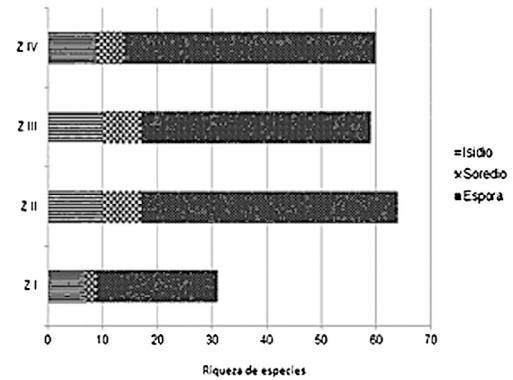


Fig. 4– Riqueza de especies por estrategias reproductivas en las cuatro zonas de altura.

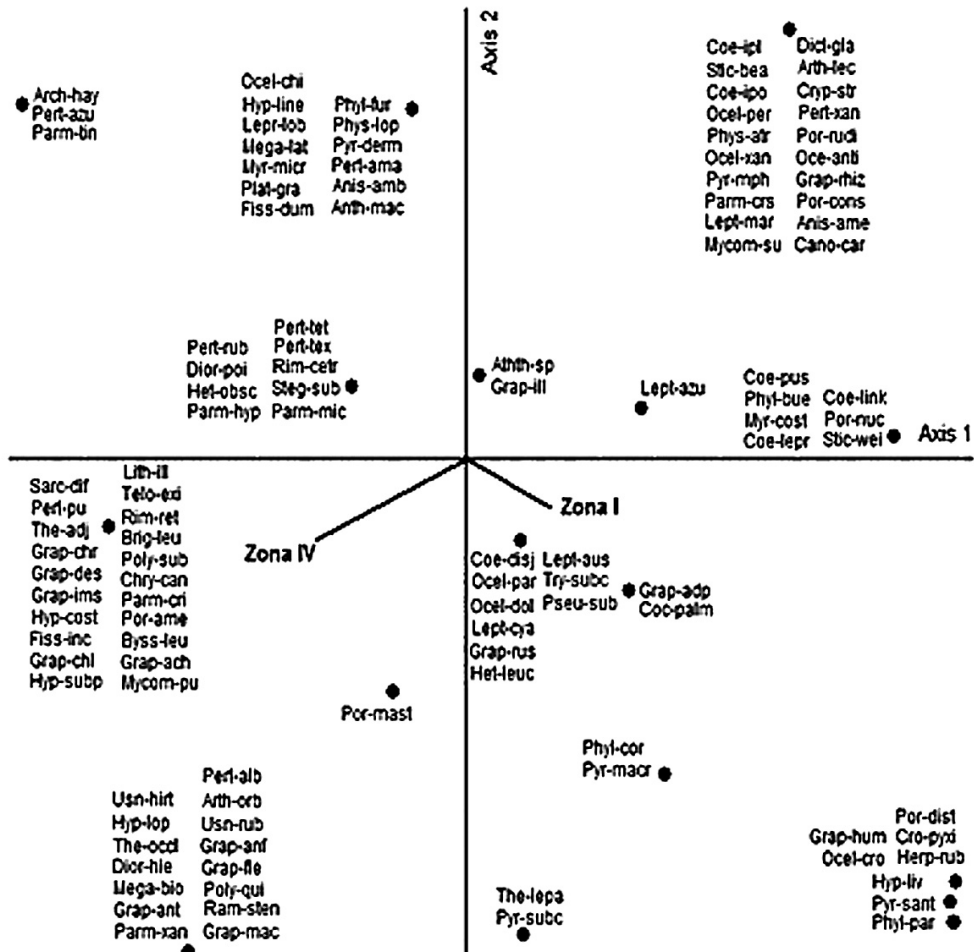


Fig. 5– Composición de especies de líquenes en las cuatro zonas de altura. La dirección y longitud de las líneas indican el sentido y la fortaleza de la correlación con las especies de líquenes (puntos).

Tabla 2
Riqueza y frecuencia de especies de líquenes desde el suelo hasta las ramas externas de la copa en las cinco especies de forófitos. Z: zona

Especies de líquenes	Z I	Z II	Z III	Z IV	Especies de líquenes	Z I	Z II	Z III	Z IV
<i>Anisomeridium americanum</i>	0	1	0	0	<i>Hypotrachyna livida</i>	1	0	0	0
<i>Anisomeridium ambiguun</i>	0	1	2	0	<i>Hypotrachyna lopezii</i>	0	0	0	1
<i>Anthracotheceum macrosporum</i>	0	1	1	0	<i>Hypotrachyna subphysodalica</i>	0	0	5	4
<i>Architrypethelium hyalinum</i>	0	0	1	0	<i>Lepraria lobificans</i>	0	3	1	0
<i>Arthonia lecytidicola</i>	0	1	0	0	<i>Leptogium austroamericanum</i>	5	3	1	1
<i>Arthonia orbygniae</i>	0	0	0	1	<i>Leptogium azureum</i>	1	2	1	0
<i>Arthothelium spectabile</i>	0	2	0	3	<i>Leptogium cyanescens</i>	1	6	4	1
<i>Brigantiaea leucoxantha</i>	0	0	2	5	<i>Leptogium marginellum</i>	0	1	0	0
<i>Byssoloma leucoblepharum</i>	0	0	1	2	<i>Lithothelium illotum</i>	0	0	1	1
<i>Canoparmelia caroliniana</i>	0	2	0	0	<i>Megalotremis biocellata</i>	0	0	0	2
<i>Chrysotrix candelaris</i>	0	0	3	2	<i>Megalotremis lateralis</i>	0	2	2	0
<i>Coccocarpia palmicola</i>	1	6	0	1	<i>Mycocomrothelia punctata</i>	0	0	1	1
<i>Coenogonium disjunctum</i>	2	2	2	2	<i>Mycocomrothelia subfallens</i>	0	2	0	0
<i>Coenogonium interplexum</i>	0	1	0	0	<i>Myriotrema costarisensis</i>	2	1	0	0
<i>Coenogonium interpositum</i>	0	1	0	0	<i>Myriotrema microporellum</i>	0	3	1	0
<i>Coenogonium leprieurii</i>	2	2	0	0	<i>Ocellularia antillensis</i>	0	1	0	0
<i>Coenogonium linkii</i>	1	2	0	0	<i>Ocellularia chiriquiensis</i>	0	3	1	0
<i>Coenogonium pusillum</i>	2	2	0	0	<i>Ocellularia crocea</i>	1	0	0	0
<i>Crocynia pyxinoides</i>	4	0	0	0	<i>Ocellularia dolichotata</i>	1	7	3	2
<i>Cryptotecia striata</i>	0	1	0	0	<i>Ocellularia perforata</i>	0	2	0	0
<i>Dictyonema glabratum</i>	0	1	0	0	<i>Ocellularia praestans</i>	2	2	3	1
<i>Diorygma hieroglyphicum</i>	0	0	0	1	<i>Ocellularia xanthostroma</i>	0	1	0	0
<i>Diorygma poitaei</i>	0	1	1	3	<i>Parmotrema crinitum</i>	0	0	1	2
<i>Fissurina dumastoides</i>	0	1	1	0	<i>Parmotrema cristiferum</i>	0	1	0	0
<i>Fissurina incrustans</i>	0	0	1	1	<i>Parmotrema hypotropum</i>	0	2	1	1
<i>Graphis acharii</i>	0	0	2	3	<i>Parmotrema michauxianum</i>	0	1	2	1
<i>Graphis adpresa</i>	2	1	0	1	<i>Parmotrema ticntorum</i>	0	0	4	0
<i>Graphis anfractuosa</i>	0	0	0	1	<i>Parmotrema xanthinum</i>	0	0	0	1
<i>Graphis antillarum</i>	0	0	0	1	<i>Pertusaria albescens</i>	0	0	0	1
<i>Graphis chlorocarpa</i>	0	0	1	1	<i>Pertusaria amara</i>	0	1	1	0
<i>Graphis chrysocarpa</i>	0	0	1	1	<i>Pertusaria azulensis</i>	0	0	2	0
<i>Graphis descuamescens</i>	0	0	1	1	<i>Pertusaria pustulata</i>	0	0	3	4
<i>Graphis flexibilis</i>	0	0	0	1	<i>Pertusaria rubefacta</i>	0	1	2	1
<i>Graphis humilis</i>	1	0	0	0	<i>Pertusaria tetrathalamia</i>	0	1	1	2
<i>Graphis illinata</i>	0	1	0	1	<i>Pertusaria texana</i>	0	1	2	1
<i>Graphis imshaugii</i>	0	0	1	1	<i>Pertusaria xanthodes</i>	0	1	0	0
<i>Graphis macella</i>	0	0	0	1	<i>Phyllopsora buettneri</i>	6	1	0	0
<i>Graphis rhizocola</i>	0	2	0	0	<i>Phyllopsora corallina</i>	2	0	1	0
<i>Graphis rustica</i>	2	1	3	4	<i>Phyllopsora furfuracea</i>	0	1	1	0
<i>Herpothallon rubrocinctum</i>	10	5	0	0	<i>Phyllopsora parvifolia</i>	5	0	0	0
<i>Heterodermia leucomela</i>	4	4	1	2	<i>Physcia atrostriata</i>	0	1	0	0
<i>Heterodermia obscurata</i>	0	1	1	1	<i>Physcia lopezii</i>	0	1	1	0
<i>Hypotrachyna costaricensis</i>	0	0	3	2	<i>Platythecium grammitis</i>	0	1	1	0
<i>Hypotrachyna lineariloba</i>	0	1	1	0	<i>Polymeridium quinqueseptatum</i>	0	0	0	2

Especies de líquenes	Z I	Z II	Z III	Z IV
<i>Polymeridium subcinereum</i>	0	0	1	3
<i>Porina americana</i>	0	0	2	1
<i>Porina conspersa</i>	0	1	0	0
<i>Porina distans</i>	11	3	1	0
<i>Porina mastoidea</i>	4	0	2	1
<i>Porina nucula</i>	1	3	0	0
<i>Porina rudiusscula</i>	0	2	0	0
<i>Pseudopyrenula subnudata</i>	3	1	3	1
<i>Pyrenula dermatodes</i>	0	1	1	0
<i>Pyrenula macrocarpa</i>	1	0	2	0
<i>Pyrenula mastophoroides</i>	0	1	0	0
<i>Pyrenula santesis</i>	1	0	0	0
<i>Pyrenula subcongruens</i>	1	0	0	2
<i>Ramalina stenospora</i>	0	0	0	3
<i>Rimelia cetrata</i>	0	1	1	1

Especies de líquenes	Z I	Z II	Z III	Z IV
<i>Rimelia reticulata</i>	0	0	1	1
<i>Sarcographa difformis</i>	0	0	1	2
<i>Stegobolus subemersus</i>	0	3	2	1
<i>Sticta beauvoisii</i>	0	3	0	0
<i>Sticta weigeli</i>	1	7	0	0
<i>Teloschistes exilis</i>	0	0	1	1
<i>Thelotrema adjectum</i>	0	0	1	1
<i>Thelotrema lepadinum</i>	1	0	0	1
<i>Thelotrema oclusum</i>	0	0	0	2
<i>Trypethelium subcatervarium</i>	1	1	2	1
<i>Usnea hirta</i>	0	0	0	2
<i>Usnea rubicunda</i>	0	0	0	2
Riqueza	32	65	60	62
Frecuencia	83	124	98	100

DISCUSIÓN

Según Frisch *et al.* (2006), la familia *Thelotremataceae* constituye un componente importante de la biota líquénica epifítica de los bosques montanos, tendiendo a decrecer en la vegetación xeromorfa y en bosques a bajas altitudes. Coppins & Wolseley (2002) destacan a esta familia como una de las dominantes en los estratos bajos de los bosques tropicales asiáticos. La presencia de especies de esta familia ha sido asociada a ecosistemas poco perturbados y es rara en la vegetación secundaria o antropogénica (Frisch *et al.* 2006; Rivas Plata *et al.* 2007).

Según Lücking & Rivas-Plata (2008), *Graphidaceae* es una de las familias de líquenes con mayor número de especies y muestra una gran amplitud ecológica, ocupando diversos tipos de hábitats (Wirth & Hale 1978). El elevado número de especies de esta familia puede estar relacionado con el tipo de fotobionte que participa en la simbiosis (*Trentepohlia*), muy frecuente en las formaciones vegetales tropicales (Sipman & Harris, 1989). La reproducción en este grupo se realiza por esporas de origen sexual. Este tipo de diáspora puede ser propagada fácilmente por el viento, el agua y pequeños animales (moluscos, insectos), lo cual le permite llegar a una mayor cantidad de micrositios. El éxito de la colonización de estos hábitats se halla potenciado por la alta disponibilidad de *Trentepohlia*, el fotobionte específico de esta familia. Además, todas las especies desarrollan talos crustáceos, lo cual constituye una ventaja adaptativa tanto en ambientes húmedos como los bosques lluviosos montanos (Lakatos

et al. 2006). Rosabal & Aragón (2010), encontraron que *Graphidaceae* fue la de mayor riqueza de especies en el matorral xeromorfo costero de la Reserva Ecológica Siboney-Juticí, corroborando la alta plasticidad ecológica de la familia.

Las especies con biotipo crustáceo predominaron en todas las zonas de alturas. En el tronco, donde la humedad es elevada, esta forma de crecimiento limita la retención de agua y escurre más rápidamente el exceso, lo cual permite alcanzar niveles adecuados de hidratación del talo. Este parámetro influye sobre el intercambio de gases y la fotosíntesis neta, donde por encima del 80% de saturación del talo, la fotosíntesis neta comienza a disminuir (Nash 1996, Purvis 2000). En las ramas externas de la copa del árbol, las especies de líquenes crustáceos también son abundantes. Este biotipo, fuertemente adherido al sustrato reduce el área de exposición y limita la pérdida de agua por evaporación (Jahns 1988). Cornelissen & ter Steege (1989), Montfoort & Ek (1990) y Komposch & Hafellner (2000) obtuvieron patrones similares en cuanto a las formas de crecimiento en las zonas de altura sobre el árbol.

Los líquenes fruticulosos fueron exclusivos de las ramas del dosel medio y externo. Büdel & Scheidegger (1996) plantean que las especies con este biotipo son encontradas preferencialmente en ecosistemas con climas muy húmedos. La morfología de los talos, altamente ramificados y separados del sustrato, les provee una mayor superficie en proporción a su volumen. Dicha característica resulta en un aumento de la velocidad de hidratación y desecación del talo.

Según Barkman (1958), las especies del género *Usnea* frecuentemente están restringidas a la región de la copa de los árboles en bosques densos. Este autor plantea que la evaporación en la copa del árbol es, generalmente, más fuerte que en las zonas bajas. Esto se produce por el efecto del viento, el cual aumenta su velocidad con la altura sobre el suelo. Nash (1996) destaca la capacidad de la mayoría de los líquenes de recuperar completamente los niveles metabólicos después de períodos prolongados de desecación. Esto ha sido probado en el líquen fruticuloso *Ramalina maciformis* (Lange 1969). No obstante, en la pluvisilva montana la humedad relativa es elevada, por lo que los períodos de desecación de los talos son más cortos, comparado con los que podrían experimentarse en otros ambientes. Probablemente, estos cortos períodos de desecación del talo favorecen el establecimiento de estas especies fotófilas en las ramas externas con un bajo costo metabólico.

Las especies con reproducción por esporas prevalecieron en todas las zonas del árbol. No obstante, las especies productoras de isidios y soredios se distribuyeron en todo el gradiente vertical. Las esporas son diásporas dispersadas fácilmente por el viento, el agua y pequeños animales. La gran cantidad de agentes dispersores aumenta las probabilidades de colonización de microhábitats disponibles por estas especies. Barkman (1958), planteó que los propágulos vegetativos, fundamentalmente los isidios hidrofílicos, son transportados por el agua de lluvia. Esto promueve una extensión de la población a lo largo del tronco y dificulta la dispersión a larga distancia. Komposch & Hafellner (2002), hallaron que la reproducción por esporas es predominante hacia el dosel y la reproducción vegetativa es una estrategia más frecuente en las especies del sotobosque. El patrón observado en la pluvisilva montana difiere del encontrado por esos autores.

La composición de especies mostró una estratificación vertical bien definida desde la base del árbol hasta las ramas externas del dosel. En la zona I (hasta los 2 m) se encontraron líquenes de los géneros *Porina*, *Leptogium* y *Coenogonium*. Según Sipman y Harris (1989), las especies de estos géneros son tolerantes a las condiciones de baja iluminación y por tanto dominantes en las zonas bajas de los árboles en los bosques tropicales. La familia *Thelotrema* junto a géneros como *Phyllopsora* y *Crocynia*, así como otros líquenes crustáceos estériles, por ejemplo *Herpothallon rubrocinctum*, pueden llegar a alcanzar gran diversidad en esta zona (Sipman & Harris 1989). Además de la tolerancia a los bajos niveles de iluminación, estas especies se encuentran favorecidas por las adaptaciones que presentan a la elevada humedad en los

estratos más bajos del árbol. Los resultados difieren de los obtenidos por Komposch & Hafellner (2000), quienes encontraron un patrón de dominancia de especies diferente para este estrato.

La riqueza y frecuencia total de líquenes disminuyó hacia la zona I. Esta zona tiene una mayor abundancia de líquenes crustáceos y foliáceos que desarrollan grandes talos formando manchas que cubren la superficie del tronco y disminuyendo el espacio disponible para la colonización de nuevas especies. Además, en esta zona se encuentra una gran abundancia de briófitos que compiten exitosamente por el hábitat. La combinación de estos factores presupone una disminución de la riqueza y frecuencia de especies de líquenes hacia el estrato más bajo del árbol así como el establecimiento de una composición de especies características de esta zona por sus capacidades de adaptación a las condiciones del microhábitat. Por otro lado, el tronco es un microhábitat continuo, por lo que las especies favorecidas por la continuidad de las condiciones existentes en este estrato excluirán a otras especies, disminuyendo la diversidad de líquenes sobre el árbol. Según Wolf (1995), la dominancia de especies está asociada a los últimos estadios sucesionales. Los resultados obtenidos coinciden con los encontrados por Hinds (1970), Eversman *et al.* (1987), Komposch & Hafellner (2000) y Fanning *et al.* (2007).

La mayoría de las especies se hallaron por encima de los 2 m de altura sobre el tronco, en las zonas II, III y IV. La zona II tuvo la mayor riqueza de especies, la cual presenta las ramas de mayor diámetro en comparación con las del dosel medio y externo. En esta zona hay una mayor superficie y ha permanecido por más tiempo expuesta a la llegada de las diásporas. Por otro lado, esta es una zona donde los parámetros microambientales no son extremos, lo cual puede favorecer la colonización de numerosas especies. Este resultado podría estar determinado por una mayor diversidad de microhábitats, si se tiene en cuenta que estas son zonas intermedias donde factores como iluminación y humedad no son extremos. Según Barkman (1958), el microclima es menos extremo desde la periferia de la copa hacia la base de la copa, donde decrece la velocidad del viento y la intensidad luminosa.

Además, el grosor y ramificación de las ramas aumenta el área expuesta a la llegada de propágulos. MacArthur & Wilson (1967), postularon la teoría de la biogeografía de islas, donde predicen que la diversidad de especies aumenta con el aumento del área de superficie. Wolf (1995), plantea que las ramas de mayor diámetro han permanecido expuesta a la llegada de las diásporas por más tiempo. Este autor encontró un aumento de la riqueza de especies

hacia las ramas de mayor diámetro en la copa de los árboles, lo cual coincide con los resultados obtenidos.

La zona IV estuvo dominada por especies de la familia *Graphidaceae*. Komposch & Hafellner (2000) obtuvieron resultados similares, sugiriendo una amplia plasticidad ecológica dentro de la familia. Las zonas II, III y IV tuvieron una elevada riqueza y frecuencia de especies. Según Hubbell (2001), la diversidad de especies se encuentra favorecida por la fragmentación del nicho y la dispersión altamente estocástica de las diásporas, como mecanismos que evitan la exclusión de especies equivalentes. Las ramas del dosel interno, medio y externo son más delgadas y altamente ramificadas, si las comparamos con el tronco, lo que posibilita que el espacio y las condiciones del microhábitat no sean continuas, permitiendo la llegada aleatoria de las diásporas y el establecimiento de diferentes especies en diferentes fragmentos del mismo nicho.

CONCLUSIONES

Los líquenes en la pluvisilva montana de la Gran Piedra muestran una pronunciada estratificación vertical. El talo crustáceo en combinación con la reproducción sexual es la estrategia más frecuente desde la base del tronco hasta la copa del árbol. *Thelotrema* predominó hacia la base, disminuyendo su diversidad en las ramas externas. *Graphidaceae* y *Parmeliaceae*, por el contrario, aumentan su diversidad hacia la copa del árbol. La mayor riqueza de líquenes se encontró por encima de los dos metros de altura. Las zonas I y IV presentaron la mayor disimilitud en la composición de especies.

AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer a Robert Lücking las correcciones en la nomenclatura de algunas especies.

BIBLIOGRAFÍA

- APTRoot, A.; THOR, G.; LÜCKING, R.; ELIX, J. A. & CHÁVEZ, J. L. 2009. The lichen genus *Herpothallon* reinstated. *Biblioth. Lichenol.* 99: 19-66.
- APTRoot, A.; LÜCKING, R.; SIPMAN, H.; UMAÑA, L. & CHÁVEZ, J. 2008. Pyrenocarpous lichens with bitunicate asci. A first assessment of the lichen biodiversity inventory in Costa Rica: *Biblioth. Lichenol.* 97: 1-162.
- BARKMAN, J. J. 1958. *Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes*. Van Gorcum, Assen.
- BENZING, D. H. 1990. *Vascular epiphytes: General biology and related biota*. Cambridge Univ. Press, New York.
- BRAKO, L. 1991. *Phyllopsora (Bacidiaceae)*. *Flora Neotropica. Monogr.* 55: 1-66.
- BRODO, I. M.; SHARNOFF, S. D. & SHARNOFF, S. 2001. *Lichens of North America*. Yale University Press.
- BÜDEL, B. & SCHEIDEGGER, C. 1996. Thallus morphology and anatomy. En T. Nash (Ed), *Lichen Biology*: 37-64. Cambridge University Press.
- COPPINS, B. J. & WOLSELEY, P. 2002. Lichens of tropical forests. En R. Wätling, J. C. Frankland, A. M. Ainsworth, S. Issac & C. H. Robinson (Eds.), *Tropical Mycology*, 2. Micromycetes. CAB International.
- CORNELISSEN, J. H. C. & TER STEEGE, H. 1989. Distribution and ecology of epiphytic bryophytes and lichens in dry evergreen forest of Guyana. *J. Trop. Ecol.* 5: 131-150.
- EVERSMAN, Sh.; JOHNSON, C. & GUSTAFSON, D. 1987. Vertical distribution of epiphytic lichens on three tree species in Yellowstone National Park. *Bryologist* 90(3): 212-216.
- FANNING, E.; ELY, J. S.; LUMBSCH, H. T. & KELLER, H. W. 2007. Vertical distribution of lichen growth forms in tree canopies of Great Smoky Mountains National Park. *Southeastern Naturalist* 6(2): 83-88.
- FRISCH, A.; KALB, K. & GRUBE, M. 2006. Contributions towards a new systematics of the lichen family *Thelotrema*. *Biblioth. Lichenol.* 92: 1-556.
- GALLOWAY, D. J. 1994. Studies on the lichen genus *Sticta* (Schreber) Ach.: I. Southern South American species. *Lichenologist* 26(3): 223-282.
- GRADSTEIN, R.; NADKARNI, N.; KRÖMER, T.; HOLZ, I. & NÖSKE, N. 2003. A protocol for rapid and representative sampling of vascular and non-vascular epiphyte diversity of tropical rain forest. *Selbyana* 24(1): 105-111.
- HALE, E. Jr. 1976. A monograph of the lichen genus *Pseudoparmelia* Lynge (*Parmeliaceae*). *Smithsonian Contributions to Botany* 31: 1-62.
- HALE, E. Jr. 1987. A monograph of the lichen genus *Parmelia* Acharius sensu stricto (Ascomycotina: *Parmeliaceae*). *Smithsonian Contributions to Botany* 66: 1-55.
- HINDS, H. 1970. Vertical Distribution of Lichens on Aspens in Michigan. *Bryologist* 73 (3): 626-628.
- HUBBELL, S. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press.
- JAHNS, H. M. 1988. The lichen thallus. En M. Galum (Ed.), *Handbook of lichenology*, 1: 95-143. Boca Raton: CRC Press.
- JOHANSSON, D. 1974. Ecology of vascular epiphytic in West African rain forest. *Acta Phytogeogr. Suec.* 59: 1-129.
- KIRK, P. M. 2008. *Species Fungorum*. <http://www.speciesfungorum.org>
- KOMPOSCH, H. & HAFELLNER, J. 2000. Diversity and vertical distribution of lichen in Venezuela tropical lowland rain forest. *Selbyana* 21(1, 2): 11-24.
- KOMPOSCH, H. & HAFELLNER, J. 2002. Life form diversity of lichenized fungi in an Amazon lowland rainforest. *Biblioth. Lichenol.* 82: 311-326.

- LAKATOS, M.; RASCHER, U. & BÜDEL, B. 2006. Functional characteristics of corticolous lichens in the understory of a tropical lowland. *New Phytologist* 172: 679-695.
- LANGE, O. L. 1969. Experimentell-ökologische Untersuchungen an Flechten der Negev-Wüste. I. CO₂- Gaswechsel von *Ramalina maciformis* (Del.) Bory unter kontrollierten Bedingungen im Laboratorium. *Flora (Jena)* 158: 324-359.
- LÜCKING, R. & RIVAS-PLATA, E. 2008. Clave y guía ilustrada para géneros de *Graphidaceae*. *Glalia* 1: 1-41.
- LUMBSCH, T.; NASH, T. H. & MESSUTI, M. I. 1999. A revision of *Pertusaria* species with hyaline ascospores in Southwestern North America (Pertusariales, Ascomycotina). *Bryologist* 102(2): 215-239.
- MACARTHUR R. H & WILSON, E. O. 1967. The theory of island biogeography. *Monogr. Pop. Biol.* Princeton Univ. Press.
- MCCUNE, B. & MEFFORD, M. J. 1999. *PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data*. Version 5.0, MjM Software, Gleneden. Beach, Oregon, U.S.A.
- MOBERG, R. 1990. The lichen genus *Physcia* in Central and South America. *Nord. J. Bot.* 10: 319-342.
- MONTENEGRO, U. 1991. *Clima. Atlas de Santiago de Cuba*. BIOECO. MEGACEM.
- MONTFOORT, D. & EK, R. C. 1990. *Vertical distribution and ecology of epiphytic bryophytes and lichens in lowland rain forest in French Guiana*. Masters Thesis, Utrecht University, The Netherlands.
- NASH, T. 1996. *Lichen Biology*. Cambridge University Press.
- PURVIS, W. 2000. *Lichens*. The Natural History Museum, London.
- REYES, O. J.; PELICIÉ, O.; C. VINENT; LABRADA, L. M.; SEMANAT, E. & FORNARIS, E. 2005. Estudio fisionómico y funcional de la pluvisilvas montanas de la Gran Piedra, Cuba. *Foresta Veracruzana* 7(2): 7-14.
- RIVAS PLATA, E.; LÜCKING, R. & LUMBSCH, H. T. 2007. When family matters: An analysis of *Thelotrema* (Lichenized Ascomycota: Ostropales) as bioindicators of ecological continuity in tropical forests. *Biodiversity and Conservation* 17: 1319-1351.
- RIVAS PLATA, E.; LÜCKING, R.; APTROOT, A.; SIPMAN, H.; CHÁVEZ, J. L.; UMAÑA, L. & LIZANO, D. 2006. The genus *Coenogonium* (Ostropales: *Coenogoniaceae*), with a world-wide key and checklist and a phenotype-based cladistic analysis. A first assessment of the lichen biodiversity inventory in Costa Rica: *Fungal Diversity* 23: 255-321.
- ROSABAL, D. & ARAGÓN, G. 2010. Líquenes epífitos en el matorral costero de la Reserva Ecológica Siboney-Juticí (Cuba). *Bot. Complut.* 34: 21-25.
- ROSABAL, D.; BURGAZ, A. R. & DE LA MASA, R. 2010. Diversity and distribution of epiphytic macrolichens on tree trunks in two slopes of the montane rainforest of Gran Piedra, Santiago de Cuba. *Bryologist* 113 (2):313-321.
- SIEGEL, S. & N. J. CASTELLÁN. 1995. *Estadística no paramétrica: aplicada a las ciencias de la conducta*. Editorial Trillas, México D. F. México.
- SIPMAN, H. J. M. & HARRIS, R.C. 1989. Lichens. En H. Lieth & M. J. A. Werger (Eds.), *Ecosystems of the world*. 14B. Tropical rainforest ecosystem. Biogeographical and ecological studies, 15: 303-309. Amsterdam.
- WIRTH, M. & M. E. HALE, Jr. 1978. Morden-Smithsonian expedition to Dominica: The lichens (*Graphidaceae*). *Smithsonian Contributions to Botany* 40: 1-64.
- WOLF, J. 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.