



**universidad
de león**



FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AMBIENTALES

**ANÁLISIS DE LA DIVERSIDAD LIQUÉNICA
EPÍFITA EN EL “FAEDO DE LA BOYARIZA”**

**ANALYSIS OF THE EPIPHYTIC LICHEN
DIVERSITY IN “LA BOYARIZA” BEECH FOREST**

Autor: Álvaro Pradal Álvarez-Prida

GRADO EN BIOLOGÍA

Julio, 2020

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, querría reconocer la labor de tutela ofrecida por la Ana Belén Fernández Salegui para dirigir este Trabajo de Fin de Grado, así como su apoyo recibido en todo momento. Su ayuda y disposición han sido determinantes para sacar adelante este proyecto.

También me gustaría agradecer al Departamento de Biodiversidad y Gestión Ambiental de la Universidad de León, en especial al Área de Botánica, por todas las instalaciones y material que ha puesto a mi disposición para el desarrollo de este trabajo.

Finalmente, también querría reconocer el interés, apoyo y ayuda recibidos por parte de mi familia y amigos (especialmente mis padres, hermana y Mario Rodríguez Rodríguez) y agradecer la disposición de un medio de transporte que hiciera posible el desplazamiento hasta el lugar de muestreo y la compañía y ayuda ofrecidos durante estos.

RESUMEN

Los líquenes representan una importante fracción de los ecosistemas y son de vital importancia para la biodiversidad de estos debido a sus funciones como bioindicadores de la calidad del aire, fijadores de nitrógeno y constituyentes de microhábitats para muchos organismos. Multitud de estudios se han centrado en estudiar las respuestas de plantas, hongos, animales o microorganismos a distintas variables ambientales, sin embargo, el conocimiento es más limitado en líquenes, y se requiere una investigación más profunda. Por ello, este trabajo se centra en analizar la diversidad liquénica epífita de un hayedo cantábrico y relacionarla, junto con la cobertura, con los distintos factores ambientales. Además, se profundiza más analizando los rasgos morfológicos de las especies encontradas y caracterizando el área de estudio con la información aportada por los diferentes taxones liquénicos. Los resultados muestran que el área de estudio presenta una gran diversidad liquénica que aporta información fiel sobre el entorno, que no todas las variables ambientales afectan de la forma esperada y que el ambiente afecta en mayor medida al número de taxones que la cobertura. A pesar de la peculiaridad del hayedo, el solapamiento de factores ambientales y la necesidad de un muestreo más amplio, que muestran la complejidad de realizar conclusiones contundentes en estudios ecológicos de este tipo, se constata el grado de conservación y la buena calidad del aire de la zona de estudio.

Palabras clave: diversidad, epífito, hayedo, liquen, simbiosis

ABSTRACT

Lichens represent a significant fraction of ecosystems and are of vital importance to its biodiversity due to their functions as bioindicators of air quality, nitrogen fixers and microhabitat constituents for many organisms. A multitude of studies have focused on studying the responses of plants, fungi, animals or microorganisms to different environmental variables, however, knowledge is more limited in lichens, and further investigation is required. For this reason, this work focuses on analyzing the epiphytic lichen diversity of a Cantabrian beech forest and relating it, together with the coverage, with the different environmental factors. In addition, it is deepened further by analyzing the morphological features of the species found and characterizing the study area with the information provided by the different lichene taxa. The results show that the study area presents a great lichen diversity that provides faithful information about the environment, that not all environmental variables affect as expected and that the number of taxa is more affected by the environment than coverage. Despite the peculiarity of the beech forest, the overlapping of environmental factors and the need of a broader sampling, which demonstrate the complexity of making forceful conclusions in ecological studies of this type, the degree of conservation and the good air quality of the studied area are verified.

Key words: beech forest, diversity, epiphytic, lichen, symbiosis



ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN.....	1
1.1. <i>Qué es un líquen.....</i>	1
1.2. <i>Morfología.....</i>	2
1.3. <i>Fisiología.....</i>	3
1.4. <i>Factores que influyen en la diversidad, distribución y abundancia de los líquenes.....</i>	5
1.5. <i>Comunidades liquénicas como objeto de estudio en los hayedos.....</i>	7
2. OBJETIVOS.....	8
3. MATERIALES Y MÉTODOS.....	8
3.1. <i>Área de estudio.....</i>	8
3.2. <i>Muestreo e identificación de los líquenes.....</i>	10
3.3. <i>Análisis de los datos.....</i>	12
4. RESULTADOS.....	13
4.1. <i>Análisis de la diversidad, distribución y abundancia de líquenes epífitos en Fagus sylvatica L.</i>	13
4.2. <i>Análisis de los rasgos morfológicos.....</i>	18
4.3. <i>Índices ecológicos.....</i>	21
5. DISCUSIÓN.....	22
5.1. <i>Análisis de la diversidad, distribución y abundancia de líquenes epífitos en Fagus sylvatica.....</i>	22
5.2. <i>Análisis de los rasgos morfológicos.....</i>	24
5.3. <i>Índices ecológicos.....</i>	26
6. CONCLUSIONES.....	28
7. REFERENCIAS.....	28

1. INTRODUCCIÓN

1.1. *Qué es un líquen*

Los líquenes son organismos vivos complejos resultado de la unión simbiótica mutualista entre un organismo fotosintético (fotobionte) y un hongo (micobionte) (Barreno Rodríguez y Pérez-Ortega, 2003). El fotobionte puede ser un organismo eucariota, como es el caso de un alga (en cuyo caso se denomina ficobionte, y comúnmente pertenece a la división Chlorophyta) y/o un organismo procariota, concretamente una cianobacteria (en cuyo caso es denominada cianobionte y que suele ser integrante de la división Cyanophyta) (Moya *et al.*, 2017). En cuanto a los micobiontes, estos pueden ser hongos pertenecientes a las divisiones Basidiomycota o Ascomycota, siendo este último el caso más común, con hasta un 40% de especies que son simbiontes obligados (Buschbom y Barker, 2006) y en dichos casos, se denominan hongos liquenizantes (Hawksworth *et al.*, 2005). Debido precisamente a estos múltiples orígenes del micobionte, los líquenes forman un clado polifilético, es decir, un grupo con ancestros diferentes (Barreno Rodríguez y Pérez-Ortega, 2003), pero a pesar de ello, todas las especies se encuentran enmarcadas en el reino Fungi, representando en torno a un 20% de todas las especies pertenecientes a este reino (Hill, 1994).

Aunque la relación fisiológica entre el fotobionte y el micobionte todavía no está comprendida en su totalidad, se tiene certeza de que ambos organismos encuentran beneficios en su asociación. Por un lado, el micobionte obtiene glúcidos y alcoholes sacarinos que el fotobionte sintetiza (y en el caso de los cianobiontes, obtiene además beneficio de la fijación del nitrógeno), mientras que el micobionte, ofrece al fotobionte humedad y protección frente a la desecación y diversas sustancias minerales (Barreno Rodríguez y Pérez-Ortega, 2003).

Por tanto, recogiendo de forma breve la información previamente explicada, el concepto “*líquen*” podría ser resumido como un hongo liquenizante (normalmente un ascomiceto) asociado a células algales (generalmente clorofíceas) que en conjunto forman una relación simbiótica que les permite sobrevivir a las adversidades del medio, ocupando nichos que ninguno de los componentes podría ocupar por separado (Barreno Rodríguez y Pérez-Ortega, 2003). Esta capacidad para ocupar nichos no aptos para multitud de organismos, los convierte en organismos “primocolonizadores”, pudiendo desarrollarse en ambientes hostiles como son la roca, la arena del desierto, la madera o incluso huesos y metal oxidado (Desbenoit *et al.*, 2004).

Actualmente hay descritas alrededor de 14.000 especies de líquenes, distribuidas por todo el planeta (Barreno Rodríguez y Pérez-Ortega, 2003). Sin embargo, únicamente dominan en torno al 8% de la superficie terrestre (Hill, 1994), ya que en los lugares donde las plantas vasculares pueden desarrollarse, los líquenes se ven desplazados por éstas y ven reducido su protagonismo en el ecosistema (Barreno Rodríguez y Pérez-Ortega, 2003). Por ello, en un principio se pensó que el papel que desempeñaban las comunidades liquénicas en ecosistemas donde dominan las plantas vasculares era irrelevante, y que sus aportes de materia y energía eran poco comparables a los de otros productores primarios (Barreno Rodríguez y Pérez-Ortega, 2003). Sin embargo, a día de hoy, se sabe que los líquenes constituyen un importante grupo biológico en múltiples ecosistemas y son cruciales para su funcionamiento, tomando protagonismo en el ciclo del agua y de los nutrientes (Asplund y Wardle, 2017) y junto a otras criptógamas (como algas, cianobacterias, hongos o briófitos), son de vital importancia (Elbert *et al.*, 2012), pues son responsables de la mitad de la fijación de nitrógeno terrestre (Miller *et al.*, 2017).

1.2. Morfología

El talo, la unidad morfológica más relevante de los líquenes, es el resultado del contacto físico obligatorio establecido por los componentes de la simbiosis, en el que los tejidos del hongo rodean a los del fotobionte (Hawksworth *et al.*, 2005). Está formado principalmente por el micobionte y puede clasificarse de diversas maneras en función del carácter al que se quiera atender, pues los talos liquénicos presentan una gran diversidad tanto morfológica como fisiológica (Barreno Rodríguez y Pérez-Ortega, 2003). La clasificación más destacable se centra en la morfología del talo, pudiéndose distinguir según Barreno y Pérez-Ortega (2003).

- **Leprarioide o solediano** (*ej.: Lepraria sp.*): talo más sencillo y compuesto únicamente por las hifas del hongo con las células del alga. Su superficie es granulosa y/o pulverulenta y generalmente son estériles.

- **Gelatinoso** (*ej.: Collema sp.*): talo con micobionte y fotobionte (siempre cianobacteria) dispuestos en una matriz gelatinosa que puede retener gran cantidad de agua, lo que le aporta una consistencia pulposa.

- **Foliáceo** (*ejs.: Peltigera sp. y Parmelia sp.*): talo laminar y estratificado, en el que se pueden distinguir un córtex superior, una médula y un córtex inferior que puede estar presente o ausente. Los márgenes con frecuencia están lobulados, y aunque pueden separarse del sustrato, se adhieren a éste con órganos de sujeción, como ricinas, hapterios u ombligos centrales

(formando este último caso un subtipo de talo foliáceo denominado **umbilicado** (ej.: *Umbilicaria* sp.)).

- **Crustáceo** (ej.: *Lecanora* sp.): talo en íntimo contacto con el sustrato al cual se une por medio de un hipotalo o la médula, en lugar de órganos de sujeción. La unión talo-sustrato es tan estrecha que resulta imposible aislarlo del mismo sin dañarlo o destruirlo. Dentro de esta morfología, también aparece el talo de tipo **escuamuloso** (ej.: *Squamarina* sp.) que engloba talos semejantes a los crustáceos pero que poseen lóbulos o escuámulas que tienden a separarse del sustrato.

- **Fruticuloso** (ej.: *Usnea* sp., *Ramalina* sp.): talo que siempre sobresale del sustrato, al que se adhiere por medio de hapterios o discos basales. La superficie de unión es muy inferior en comparación con la total del talo. Pueden ser talos erectos o colgantes y comúnmente se encuentran ramificados. En ese caso, los ejes de las ramificaciones pueden ser aplanados (denominados lacinias) o cilíndricos.

- **Compuesto o dimórfico** (ej.: *Cladonia* sp.): talo que consta de dos partes fácilmente distinguibles, un talo primario granuloso o escuamuloso y un talo secundario fruticuloso que emerge del primario perpendicularmente al sustrato. En este tipo de talo es común la formación de podocios que pueden ensancharse en su extremo formando una estructura en forma de embudo o copa denominada escifo.

1.3. Fisiología

Los líquenes carecen de determinados caracteres como son sistema vascular y sistema radicular, por lo que no son capaces de obtener los nutrientes necesarios directamente del sustrato sobre el que se asientan, ni de transportarlos con el fin de que estén disponibles para todas las células. Por ello, han desarrollado sistemas para obtener los nutrientes directamente de la atmósfera, siendo capaces incluso de acumular contaminantes atmosféricos, tanto de origen orgánico como inorgánico (Landis *et al.*, 2019). Además de su carácter no vascular, los líquenes son organismos poiquilohídricos (Matos *et al.*, 2015), lo que significa que no son capaces de regular la cantidad de agua en el interior de sus células para mantener un estado de homeostasis. Esto es debido a que carecen de cutícula (Hawksworth *et al.*, 2005) que les permita regular y controlar ese intercambio no sólo de agua, sino también de nutrientes, gases u otras sustancias como contaminantes atmosféricos. Esta incapacidad para regular el flujo de agua entre sus células y el medio, los hace especialmente vulnerables a los cambios climáticos que puedan acontecer en su entorno (Martínez *et al.*, 2011) ya que dependen totalmente de él, a pesar de su

alta capacidad para tolerar la desecación sin sufrir daño celular (una de las características que precisamente permite a los líquenes sobrevivir en lugares donde pocas plantas vasculares logran hacerlo). Además, los líquenes también son poiquilotermos, puesto que son incapaces de regular su propia temperatura y dependen por completo de la del sustrato sobre el que se desarrollan y de la temperatura del ambiente (Barreno Rodríguez y Pérez-Ortega, 2003).

En cuanto a su reproducción, los líquenes presentan diferentes adaptaciones o métodos, pudiendo reproducirse tanto de forma sexual como asexual. La reproducción sexual, que únicamente presenta el micobionte, consiste en la formación de esporas, al igual que ocurre en otros hongos no liquenizantes, y genera distintas estructuras especializadas, entre las que destacan los apotecios y los peritecios (González Montelongo, inédito). Sin embargo, este tipo de reproducción expone al hongo a una posible escasez de fotobiontes en el medio con los que establecer la simbiosis, por ello, algunos líquenes son capaces de reproducirse asexualmente y desarrollar propágulos vegetativos que ya poseen el componente fúngico y el algal, facilitando así la dispersión del líquen y evitando el pasar por un proceso de “reliquenización”, a pesar de que este método no proporcione la variabilidad génica que asegura la reproducción sexual (Martínez *et al.*, 2012). Estos propágulos, entre los que destacan los soredios y los isidios, son muy variados en cuanto a su morfología y desarrollo, actuando en numerosas ocasiones como caracteres determinantes para la identificación de líquenes (Barreno Rodríguez y Pérez-Ortega, 2003).

Cabe destacar que, en lo respectivo al crecimiento, los líquenes destacan por su lentitud (Hill, 1994), siendo los líquenes crustáceos los que poseen un ritmo más bajo de crecimiento (inferior a un 1 mm al año) y los fruticulosos los que lo hacen a un ritmo más acelerado (hasta 20 mm por año) (Desbenoit *et al.*, 2004). Una de las razones por las que los líquenes crecen a un ritmo tan bajo, es la baja tasa fotosintética del fotobionte, el cual necesita mayores aportes de luz respecto a otros organismos fotosintéticos, puesto que las hifas del micobionte impiden la llegada de toda la luz recibida al fotobionte (Desbenoit *et al.*, 2004).

Finalmente, es importante remarcar que, a pesar de su tolerancia a factores como la desecación, la mayoría de los líquenes son organismos estenoicos, es decir, que para determinados factores, como es el caso del pH, tienen rangos de tolerancia muy estrechos, y son en cierto modo, vulnerables a los cambios en su entorno (Miller *et al.*, 2017), siendo por ello considerados buenos indicadores ecológicos (Matos *et al.*, 2015).

1.4. Factores que influyen en la diversidad, distribución y abundancia de los líquenes

Debido a que los líquenes carecen de todos los caracteres fisiológicos y morfológicos necesarios para sobrevivir de forma autónoma, dependen de un elevado número de variables ambientales y están entre los organismos más sensibles a los cambios ambientales (Matos *et al.*, 2015). Barreno y Pérez-Ortega (2003) también citan diversos factores que afectan a la diversidad, distribución y abundancia de las distintas especies de líquenes, de los cuales se han seleccionado las que podrían estar influyendo en mayor medida en el área de estudio. Entre los factores abióticos destacan:

- **Características del sustrato:** el sustrato puede ser orgánico o inerte, pero en el caso de los líquenes epífitos el sustrato será siempre orgánico e influirá en el proceso de colonización por sus características físicas y químicas. Algunas de las características del sustrato con más influencia sobre los líquenes epífitos son su **textura, pH, color y estabilidad**. En cuanto a la **textura**, destaca el caso de la corteza, de especial relevancia para los líquenes epífitos, ya que su rugosidad, consistencia, dureza, porosidad, etc. serán determinantes para la instalación o no de estos, así como la retención de agua. Respecto al **pH** del sustrato, no se sabe con exactitud la influencia que tiene en el desarrollo del líquen, pero sí se ha observado cómo ciertas especies líquénicas están ligadas a un sustrato con un pH más ácido o más alcalino. En lo relativo al **color** del sustrato, podría pasar desapercibido como factor determinante, pero lo cierto es que también influye en la presencia de ciertas especies, pues colores más oscuros de sustrato absorben mejor el calor, pudiendo adquirir así una mayor temperatura e influyendo así en la disponibilidad de agua en el propio sustrato. Finalmente, la **estabilidad** del sustrato es importante porque la colonización y crecimiento de los líquenes es muy lenta, por lo que un sustrato estable y poco variable es de vital importancia para una colonización exitosa. Para los líquenes epífitos aquí entra en juego la especie sobre la que se asientan y su edad, ya que las cortezas adoptan diferentes texturas, pHs, colores, etc. en función del tipo de árbol del que se trate o los años de vida. Además, el sustrato puede variar dentro de un mismo árbol, pues en la base, suele ser de tipo esciófito y coniófito y en muchos casos con estrato muscinal, mientras que en secciones de tronco a mayor altura, el microambiente suele ser higrófito o fotófito.

- **Características macro- y microclimáticas:** el clima también tiene una gran relevancia en lo que a la distribución y abundancia de líquenes en un área respecta (Giordani, 2006). De él dependen una amplia gama de parámetros que conjuntamente delimitan en gran medida las áreas de distribución de cada especie. Entre estos parámetros destacan el **agua** y la **humedad** (dependientes del régimen de precipitaciones, las nieblas y las brumas), la **temperatura**, la

intensidad, cantidad y calidad de la **luz** recibida, el **viento**, etc. La humedad es importante debido a que, como se ha mencionado con anterioridad, los líquenes son poiquilohídricos, y dependen del agua, o en el caso de gran cantidad de especies foliáceas y fruticulosas (especies comúnmente epífitas), de la humedad relativa para poder alcanzar un rendimiento máximo. Esta característica convierte a estas especies en aerohigrófitas. Por otro lado, si dependen de capacidad del sustrato para retener agua, como es el caso de los talos crustáceos (también con representantes epífitos) se denominan sustratohigrófitos. En cuanto a la temperatura, los líquenes dependen de ella por dos razones principales. En primer lugar, determina tanto la humedad del ambiente, puesto que de ella dependen la tasa de evaporación de agua y la pérdida de agua de los talos, y en segundo lugar, influye en el metabolismo de los organismos que conforman la simbiosis. Los líquenes son organismos fotófitos, por lo que la luz cobra una gran importancia a la hora de determinar el asentamiento de poblaciones o comunidades liquénicas. Por último, aunque el viento puede aparentar menor influencia debido a su potencial mecánico y erosivo, y a la influencia que tiene sobre el estado hídrico de los talos. Por estas razones, cabe destacar que la ubicación del individuo que ofrece el sustrato al líquen también tienen una importante relevancia a la hora de determinar la diversidad, distribución y abundancia liquénicas, puesto que los individuos localizados en los márgenes forestales ofrecen unas condiciones de luz, humedad o exposición al viento diferentes a los localizados en el interior.

Como se puede observar, los líquenes se ven influenciados por una cantidad sustancial de variables abióticas, sin embargo, su colonización, desarrollo, crecimiento y reproducción también pueden verse también afectados por diversos factores bióticos:

- **Otras especies liquénicas:** en la mayoría de los casos, existe una concurrencia de especies liquénicas en un mismo lugar, es decir, unas especies coexisten con otras formando una comunidad liquénica. Esta concurrencia puede ser determinante en lo relativo a la instalación de las distintas especies liquénicas, puesto que unas pueden poseer rangos de tolerancia más amplios o adaptaciones morfológicas y/o fisiológicas más adecuadas para sobrevivir y desarrollarse en un entorno determinado, surgiendo así relaciones de competencia entre especies (Armstrong y Welch, 2007).

- **Especies vegetales:** la concurrencia de especies en el mismo ambiente previamente citada, puede darse, también con otras especies no liquénicas, como son los pteridófitos (helechos), briófitos (musgos y hepáticas) o espermatófitos (plantas con semilla). Esta concurrencia

derivará también en una competencia por los recursos, así como en la aparición de nuevas oportunidades y beneficios para determinadas especies liquénicas (Colesie *et al.*, 2012).

- **Especies animales:** los líquenes constituyen un hábitat idóneo para gran cantidad de invertebrados (Pettersson *et al.*, 1995), pueden constituir parte de la dieta de determinados animales o ser utilizados por diversas especies de aves y pequeños mamíferos como materia prima para la construcción de nidos y madrigueras, hecho por el que determinadas especies liquénicas pueden ver menguadas sus poblaciones.

- **Ser humano:** el ser humano es capaz de influir enormemente en la composición ecológica de los ecosistemas. Las actividades humanas pueden afectar a la distribución y diversidad de los líquenes epífitos (Giordani, 2006), generalmente influyendo negativamente en las poblaciones de líquenes, las cuales se ven menguadas debido a la recolección directa, la contaminación antropogénica del medio ambiente o la fragmentación de los hábitats.

1.5. Comunidades liquénicas como objeto de estudio en los hayedos

Los hayedos han sido sujeto de numerosos estudios ecológicos en repetidas ocasiones, especialmente en América del Norte y Europa, en gran medida, debido a su importancia ecológica y económica, su biodiversidad y su amplio rango de distribución en el caso del continente europeo (Magri *et al.*, 2006). Sin embargo, la mayoría de los estudios realizados en Europa se han desarrollado en Centroeuropa y Escandinavia, por lo que en otras zonas como la Península Ibérica y el área mediterránea hay un menor conocimiento acerca de todas las variables involucradas en la distribución de los líquenes epífitos, especialmente en hayedos, los cuales albergan una gran diversidad liquénica (Thor, 1997). Además, la mayoría de los hayedos conservados actualmente, se encuentran fragmentados y forman pequeños parches de hábitat adecuado inmersos en una matriz de hábitat degradado no apto para ser colonizado (Fritz *et al.*, 2008), sin tenerse certeza acerca de todos los aspectos en relación al efecto que la fragmentación y modificación de los bosques tiene en la diversidad y riqueza de las comunidades liquénicas (González Montelongo, inédito). Por ello, este estudio es de especial relevancia y puede aportar más información sobre los hayedos ibéricos y concretamente cantábricos en lo relativo a la comunidad liquénica que en ellos habita.

2. OBJETIVOS

El objetivo principal del presente estudio es el de caracterizar la flora líquénica epífita presente en el hayedo de la Boyariza. Si bien en un principio la intención era analizar un área más amplia y obtener una muestra de datos de mayor tamaño, debido a la situación sufrida por la COVID-19, este área se tuvo que restringir. Por tanto, se establecieron los siguientes objetivos:

1. Analizar la diversidad, distribución y cobertura de los líquenes epífitos en *Fagus sylvatica* L.: identificación de los diferentes taxones epífitos y análisis de su distribución y cobertura en las hayas en función de los diferentes microambientes creados por los diversos factores ambientales.

2. Comparar los rasgos morfológicos de los líquenes epífitos en *Fagus sylvatica*: análisis del fotobionte, biotipos y estrategias reproductivas de las especies líquénicas epífitas en *F. sylvatica*.

3. Conocer las condiciones ambientales del área de estudio: caracterización de la zona de estudio utilizando la información aportada por los índices ecológicos de los taxones más representativos de la misma.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. Área de estudio

El área seleccionada para la realización de este estudio, el “*Faedo de la Boyariza*”, es uno de esos enclaves en los que las masas forestales todavía conservan su protagonismo en la Península Ibérica, actualmente dominada por el herbazal y el matorral debido a la presión ejercida por el ser humano (Pérez Carro, 1986). Se trata de un hayedo localizado en el municipio de La Pola de Gordón (León) en plena Cordillera Cantábrica, un conjunto montañoso que recorre el norte de la Península Ibérica de forma paralela al mar Cantábrico durante una extensión de 480 kilómetros y que destaca por su abundante biodiversidad y alto valor ecológico. En lo relativo a la flora, determinante en la distribución de los líquenes epífitos, cabe destacar que, en su vertiente norte, presenta una vegetación característicamente atlántica debido a la influencia constante de los vientos marinos procedentes del mar Cantábrico, mientras que la vertiente sur (en la cual se ubica el área de estudio) presenta una mezcla de taxones vegetales de características tanto subatlánticas como submediterráneas (Ortega Villazán y Morales Rodríguez, 2015) y está dominada por robledales (*Quercus* sp.) en las zonas que de mayor

insolación y por hayedos (*Fagus sylvatica*) en las zonas más umbrías y húmedas (Ortega Villazán y Morales Rodríguez, 2015), lo que determinará a última instancia, tanto la diversidad como la distribución de los líquenes presentes en estos. A pesar de que el haya es una especie genuinamente centroeuropea, la Península Ibérica cuenta con los hayedos más meridionales y occidentales de todo el continente europeo.

La Cordillera Cantábrica es la única de las presentes en España que ha sido caracterizada como oceánica (Ortega Villazán y Morales Rodríguez, 2015) y aunque tiene características climáticas similares a grandes rasgos, a la hora de realizar estudios más detallados se puede observar que no es climáticamente homogénea y presenta diferencias climáticas entre distintos valles, las zonas occidental y oriental, o las vertientes norte y sur.

El municipio de La Pola de Gordón, al cual pertenece el hayedo seleccionado, se encuentra ubicado en la zona central de la Cordillera Cantábrica, más concretamente en la vertiente leonesa (sur). Además, este entorno pertenece a la Reserva de la Biosfera del Alto Bernesga, la cual pertenece a RERB (Red Española de Reservas de la Biosfera) que está constituida por el conjunto de todas las Reservas de la Biosfera en territorio español designadas por la UNESCO (Domínguez Núñez y Villoldo Pelayo, 2012) y es una de las siete que se ubican en la provincia de León, lo que le convierte en el lugar con una mayor concentración de Reservas de la Biosfera del mundo.

La masa forestal seleccionada es, como ha sido mencionado con anterioridad, un bosque dominado por hayas sujeto a las condiciones climáticas y ambientales previamente citadas. De toda la extensión de este hayedo, se seleccionó una porción bien delimitada entre el comienzo del hayedo, el límite marcado por el arroyo de Meleros y la cresta del cueto Mellazo, la cual abarca un área total de $\sim 60.350 \text{ m}^2$ (Figura 1).

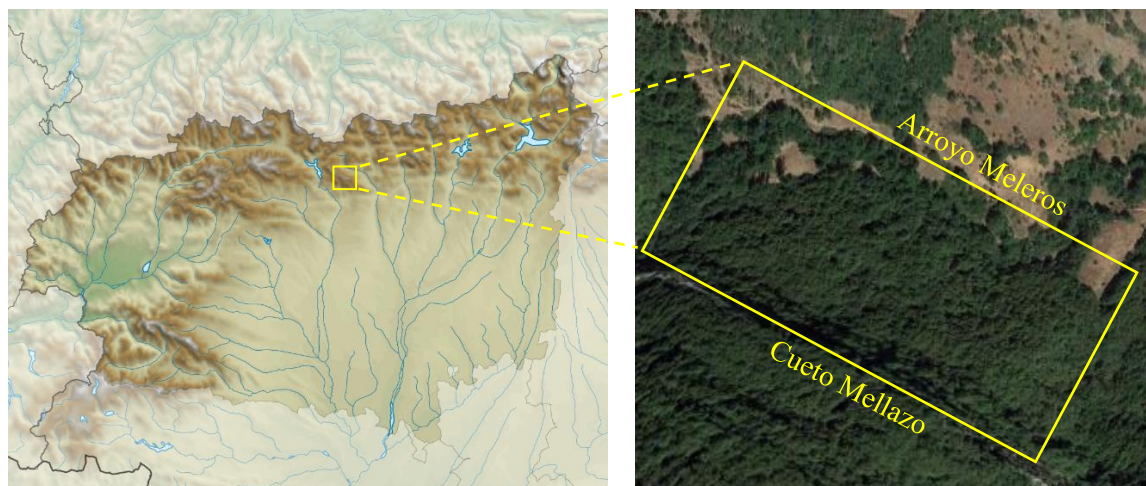


Figura 1: Mapa de la provincia de León (A) donde se señala (cuadro amarillo) la ubicación del área de estudio e imagen de satélite (B) del área de estudio.

La temperatura media anual registrada en Pola de Gordón, capital del municipio y lugar del que se han recogido datos climáticos más próximo al área seleccionada es de 10,1 °C, mientras que la precipitación anual, es de 713 mm (Climate-Data.org). Es un área influenciada por un clima de tipo oceánico submediterráneo supratemplado (del Río, 2005), con precipitaciones abundantes, y durante el invierno, caracterizado por ser frío y prolongado, comúnmente en forma de nieve, la cual se puede prolongar hasta el mes de abril. Por otro lado, los veranos son moderadamente cálidos, pudiendo llegar a sufrir durante los meses estivales leves sequías, ya que la mayor parte de las precipitaciones ocurren durante el otoño y la primavera (a excepción de las nevadas invernales). Cabe destacar que a lo largo de los últimos años, se ha observado un cambio en el régimen climático en esta zona, registrándose temperaturas medias más elevadas así como una disminución en la cantidad de precipitación anual (Fundación Reserva de la Biosfera del Alto Bernesga, 2020).

Finalmente, y como curiosidad toponímica, el nombre del lugar seleccionado (*Faedo de la Boyariza*) tiene un origen asturleonés, pues *faedo* (con variaciones como *faéu*, *faidiellu*, *fayéu* o *jaido/haido*) es un término común para denominar a los hayedos en numerosas zonas de León y Asturias, mientras que *la Boyariza* (al igual que sus variantes en otras zonas de influencia asturleonés como *la Boría*, *la Bobia* o *la Guariza*) hace referencia al buey (*Bos taurus*) señalando la ancestral presencia de este tipo de ganadería en el entorno.

3.2. Muestreo e identificación de los líquenes

Los muestreos son utilizados en ecología en casos en los que el estudio no puede abarcar a la totalidad de la población, comunidad o ecosistema objeto de estudio, en este caso la comunidad líquénica del hayedo. Por ello, para el análisis de la diversidad, distribución y abundancia en *F.*

sylvatica, se decidió recurrir a un muestro aleatorio simple ante la inviabilidad de muestrear todos los ejemplares de haya del área de estudio y con el fin de evitar posibles sesgos subjetivos.

Primeramente, se escogieron ejemplares de haya sobre los que posteriormente se realizaron los muestreos, según el recién mencionado muestreo aleatorio simple. Dado que una de las variables que se esperaba afectasen a los patrones de diversidad, distribución o abundancia de líquenes era la edad del árbol, se procedió a la medición del perímetro del tronco del ejemplar de haya seleccionado. Para ello, se utilizó una cinta métrica y se midió el DAP (Diámetro a la Altura del Pecho), el cual se mide a los 1,3 m de altura en estudios ecológicos de características biométricas de los árboles. Los árboles elegidos fueron clasificados como gruesos (> 90 cm), medianos (> 50 y < 90 cm) y finos (< 50 cm) (o antiguos, de edad media y jóvenes respectivamente) en función de la longitud de la circunferencia del tronco. Otra de las variables estudiadas, fue la ubicación del árbol seleccionado, por lo que se tomaron datos GPS de la ubicación exacta con el fin de determinar si éste se ubicaba en los márgenes del bosque o periferia, o en el interior de la masa forestal. Se procuró muestrear un mismo número de hayas en función de su posición y de los tres tipos de grosor que se ubicasen dentro de la unidad experimental (los ~ 60.350 m² de hayedo cuyos límites fueron previamente citados). El muestreo abarcó un total de 34 hayas.

También se utilizó un cincel y una maza para tomar muestras de la corteza de todos los árboles estudiados con el fin de analizar el pH de las mismas y obtener más datos de posible relevancia para el estudio, sin embargo, la medición no pudo realizarse debido al cierre de los laboratorios a consecuencia del SARS-CoV-2 y por tanto, la inaccesibilidad a pH-metros necesarios para este fin.

Una vez tomados los datos mencionados (grosor, ubicación y muestra de la corteza del haya), se procedió al análisis de la diversidad, distribución y abundancia o cobertura líquénicas mediante un análisis de frecuencia, procedimiento realizado en otros estudios ecológicos sobre líquenes epífitos, como es el caso del llevado a cabo por Calviño-Cancela *et al.* (2013). El muestreo consistió en tomar datos del número de especies presentes en cada haya (diversidad) y de la porción de tronco cubierta por éstas (abundancia), para lo que se usó una red de muestreo dividida en 100 cuadrados de 1 cm² de área cada uno. Ésta se colocó en la base del tronco y a una altura superior (en torno a 1,70 m del suelo) y se determinó el número de unidades de 1 cm² que contaban con la presencia de cada especie de liquen respecto al total de 100 cm² con el fin de observar la posible influencia de la proximidad al sustrato sobre la diversidad,

distribución y abundancia de los líquenes. Además, el muestreo también se llevó a cabo en la cara norte del tronco y en la cara sur, para determinar de la misma manera, las posibles diferencias en diversidad y distribución liquénicas causadas por las diferentes condiciones presentes en una cara o en otra. Por tanto, por cada ejemplar de haya seleccionado, se realizaron cuatro muestreos sucesivos (la base en la cara norte, a altura media de la cara norte, la base en la parte sur y la sección a altura media orientada hacia la cara sur). En todos los árboles el muestreo se realizó de la misma manera, pero cabe destacar que en los árboles de menor grosor (< 50 cm), el 100% de la malla o red de muestreo no era equiparable al 100% del grosor del tronco, por lo que se realizaron los cálculos pertinentes para ajustar el resultado a la realidad. Este fue, por tanto, un diseño de medición, dado que en ningún momento se aplicó tratamiento a ninguna unidad experimental.

Para la identificación de las especies de líquenes presentes en el área de estudio, necesaria para alcanzar todos los objetivos de este trabajo, se tomaron muestras de las distintas especies de interés y posteriormente, fueron identificadas con claves dicotómicas y reactivos en el laboratorio del Área de Botánica de la Universidad de León. También se realizó una selección de algunas especies representativas para su presentación en un herbario, por lo que fueron secadas y prensadas debidamente. Debido a los parecidos fenotípicos y a la existencia de quimiotipos entre especies de los géneros *Cladonia* sp. y *Usnea* sp., se pretendió realizar cromatografías para corroborar el resultado de la identificación con claves. Sin embargo, el proceso quedó paralizado debido a la situación de emergencia sanitaria causada por el SARS-CoV-2, la cual conllevó al cierre de los laboratorios.

3.3. Análisis de los datos

Con el fin de observar posibles patrones de diversidad, distribución o abundancia liquénicas en función de un determinado número de factores, primero se decidió estudiar la influencia de cada factor por separado sobre ambas variables a medir (diversidad de especies y cobertura). Para comprobar la significancia de los datos recogidos en lo relativo a la edad del haya, se procedió a utilizar un One-Way ANOVA dado que las variables se agrupaban en tres grupos diferentes (fino/mediano/grueso). Puesto que el resto de factores analizados agrupaban a las variables en dos grupos (norte/sur, base/altura media o interior/margen) se procedió a realizar un test t-Student. Este test también se aplicó a la edad separada por parejas (fino/mediano, fino/grueso y mediano/grueso). Ambos tests fueron realizados a través de GraphPad Prism 8 con el fin de comprobar la significancia tanto de la diversidad como de la cobertura liquénicas.

Posteriormente, se decidió estudiar la influencia de todos los factores a la vez sobre cada variable y así esclarecer si había algún patrón más concreto o preciso que fuera determinante en el número de especies o la cobertura liquénica que pasara desapercibido con la agrupación simple inicial. Esta agrupación, genera una gran cantidad de datos a analizar, lo que conlleva una alta dificultad a la hora de poder detectar posibles relaciones entre variables, por lo que se decidió someter a la matriz de datos de especies y de inventarios (Anexo, Tabla 1) a un análisis multivariante (clasificación y ordenación) utilizando el programa SPSS 21, el cual permite individualizar los principales grupos de especies liquénicas que presenten un comportamiento similar. Para la clasificación se aplicó un Análisis Cluster calculando la distancia euclídea como medida de semejanza y posteriormente se representó el dendrograma resultante del análisis por ligamiento completo. Tras la transformación de los datos, para su ordenación se utilizó un ACP (Análisis de Componentes Principales), un método frecuente en estudios ecológicos sobre vegetación que reduce la magnitud del número de variables tomadas con una mínima pérdida de información. Previa realización del ACP, se procedió a realizar un test KMO (Kaiser-Meyer-Olkin) y una prueba de esfericidad de Bartlett, que tienen el fin de evaluar la aplicabilidad del análisis factorial a las variables seleccionadas.

Finalmente, se utilizó la información proporcionada por Nimis y Martellos (2016) para comparar los rasgos morfológicos de los líquenes epífitos en *F. sylvatica* (análisis del fotobionte, biotipos y estrategias reproductivas) y conocer las condiciones ambientales del área de estudio según los índices ecológicos de las especies encontradas. Los índices seleccionados fueron el pH (rango de pH del sustrato tolerable por el líquen), la irradiación (cantidad de luz solar que el líquen es capaz de tolerar), la poleotolerancia (alteración del medio, especialmente debida a la contaminación, que el líquen puede tolerar) y la altitud (tipo de ecosistema boscoso en el que la especie se encuentra en función de la altitud).

4. RESULTADOS

4.1. Análisis de la diversidad, distribución y abundancia de líquenes epífitos en Fagus sylvatica

En cuanto a la diversidad liquénica (Figura 2), los resultados muestran una relación directa entre el número de especies epífitas sobre las hayas y la edad de las mismas, aumentando el número de taxones conforme aumenta la edad del haya. También puede observarse la tendencia de los árboles del interior del hayedo a poseer un mayor número de especies respecto a los del margen. De la misma forma, los árboles presentaron mayor diversidad en la cara sur y a una altura media

en relación al sustrato. Sin embargo, según muestran los tests estadísticos ANOVA y t-Student estas diferencias no son significativas (Tabla 1), salvo para el número de especies en función de la altura del muestreo, siendo significativamente menor en la base, y el número de especies que poseen los árboles más jóvenes en comparación a los de los antiguos, teniendo de forma significativa más especies las hayas de mayor edad.

En lo que a la cobertura respecta (Figura 3) la tendencia parece ser contraria a la de diversidad para la edad del árbol, descendiendo ligeramente a medida que aumenta la edad del árbol, sin embargo, para la ubicación del árbol y la orientación del punto de muestreo, los resultados para la cobertura son semejantes a los de diversidad, habiendo una cobertura liquénica mayor en el interior del hayedo y en la cara sur, aunque las diferencias son muy pequeñas (variando menos de un 2% y un 1% respectivamente). En cuanto a la influencia de la altura en la cobertura, se vuelve a obtener un resultado acorde al número de especies, con menos cobertura en la base que a una altura media. Sin embargo, los tests estadísticos ANOVA y t-Student revelan que los resultados obtenidos para la cobertura liquénica no son significativos (Tabla 1).

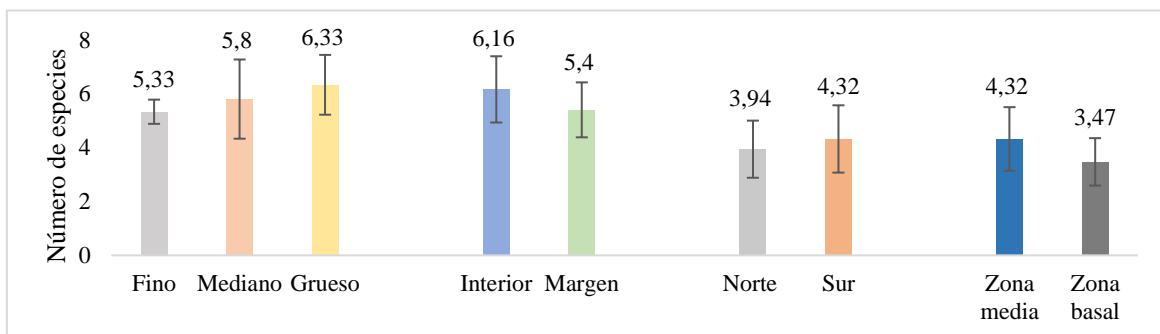


Figura 2: Número de especies liquénicas epífitas sobre *F. sylvatica* en función de la edad (fino, grueso y mediano) y ubicación del árbol (interior y margen) y de la orientación (norte y sur) y altura del punto de muestreo (zona media y zona basal). Se representa la media \pm desviación estándar. N=34.

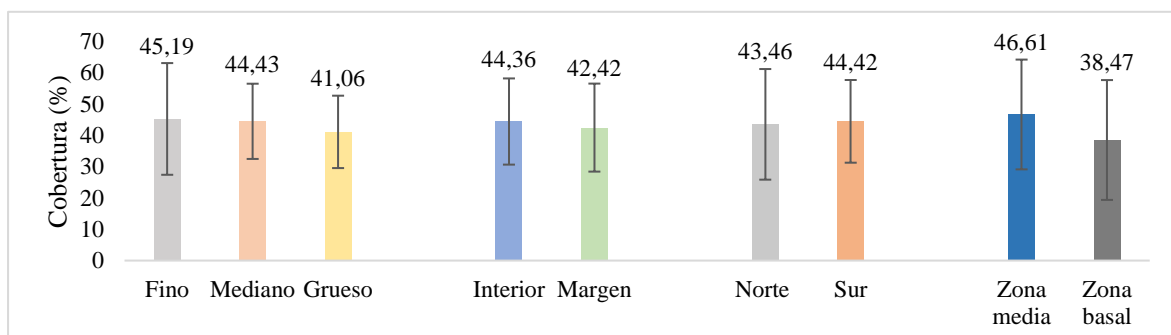


Figura 3: Cobertura liquénica (%) epífitas sobre *F. sylvatica* en función de la edad (fino grueso y mediano) y ubicación del árbol (interior y margen) y de la orientación (norte y sur) y altura del punto de muestreo (zona media y zona basal). Se representa la media \pm desviación estándar. N=34.

Tabla 1: Resultados de los tests estadísticos ANOVA y t-Student para el análisis de la diversidad, distribución y abundancia de los líquenes epífitos en *F. sylvatica*. Se destacan (en negrita) y con un (*) los resultados significativos para un nivel de significancia de $p < 0,05$.

Factor analizado	Número de especies				Cobertura			
	ANOVA		t-Student test		ANOVA		t-Student test	
	F	p-valor	t	p-valor	F	p-valor	t	p-valor
Edad (Fino/Mediano/Grueso)	2,17	0,13	-	-	0,23	0,79	-	-
Edad (Fino/Mediano)	-	-	0,92	0,37	-	-	0,21	0,84
Edad (Fino/Grueso)	-	-	0,49	0,02*	-	-	0,64	0,53
Edad (Mediano/Grueso)	-	-	0,93	0,37	-	-	0,50	0,63
Ubicación (Interior/Margen)	-	-	1,87	0,07	-	-	0,38	0,70
Muestreo (Norte/Sur)	-	-	1,34	0,18	-	-	0,25	0,80
Muestreo (Zona basal/media)	-	-	3,32	0,0015*	-	-	1,78	0,08

En la Figura 4 se observa el dendrograma en el que se puede observar una ligera tendencia a una agrupación liquénica en 3 grupos diferentes. El primero (A) engloba diversos taxones frecuentes en el área como son especies del género *Usnea* sp., *Parmelia sulcata* o *Evernia prunastri*, con una presencia casi constante en todos los árboles muestreados. El segundo (B), formado por especies pioneras y con un biotipo crustáceo, como *Lecidella elaeochroma*, *Lecanora clarotera*, *Pertusaria leioplaca* o *Phlyctis argena*. El tercero (C), es el grupo formado por los líquenes más sensibles a perturbaciones en su entorno como la contaminación o fragmentación del mismo, y que tienden a aparecer en árboles de porte mediano-grande, como *Lobaria pulmonaria* o los cianolíquenes *Peltigera rufescens* y *Nephroma resupinatum*.

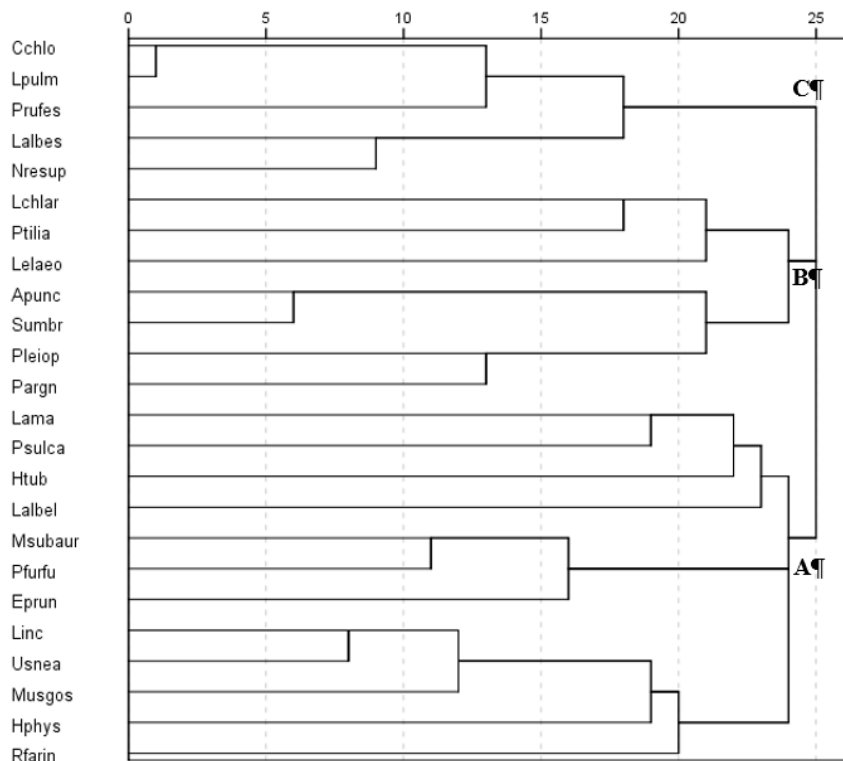


Figura 4: Dendrograma de agrupación de especies líquénicas epífitas creado a partir de los datos recogidos en los muestreos y su posterior análisis por ACP.

A la vista de estos resultados, se procedió a realizar el ACP reuniendo los factores seleccionados en grupos más complejos para el número de especies y la cobertura líquénica (Figura 5 y Figura 6). Primero se debió analizar la idoneidad de la realización de dicho análisis, para lo que se realizó un test KMO (Kaiser-Meyer-Olkin) que determina si las correlaciones parciales entre las variables son pequeñas y un test de esfericidad de Bartlett, que evalúa la aplicabilidad del análisis a las variables consideradas. En este caso, el test KMO obtuvo un valor de 0,459, lo que se corresponde con un valor muy bajo de KMO, al ser menor de 0,5 e indica que no debe usarse un análisis factorial con los datos a analizar, ya que cuanto más cercano a 1 sea el índice KMO, mayor relación existe entre las variables. El resultado del test de esfericidad de Bartlett fue de Sig.= 0,748, el cual está muy por encima del (p -valor) Sig.< 0,05 que indicaría que la matriz de correlaciones no es una matriz identidad y el análisis factorial sería aplicable, lo que podría estar relacionado con el tamaño muestral. Estos resultados indican, por lo tanto, que no es recomendable utilizar en este estudio un análisis factorial. A pesar de ello, se procedió a realizar el ACP con el fin de obtener un gráfico (Figura 7) que diese una idea acerca del comportamiento de las especies líquénicas en la zona. El análisis de la varianza acumulada según el test ACP (Anexo, Tabla 2) mostró una acumulación de varianza muy baja, de manera

que se comprobó que la información que aportaron los datos recogidos no es muy contundente ni significativa para los factores analizados.

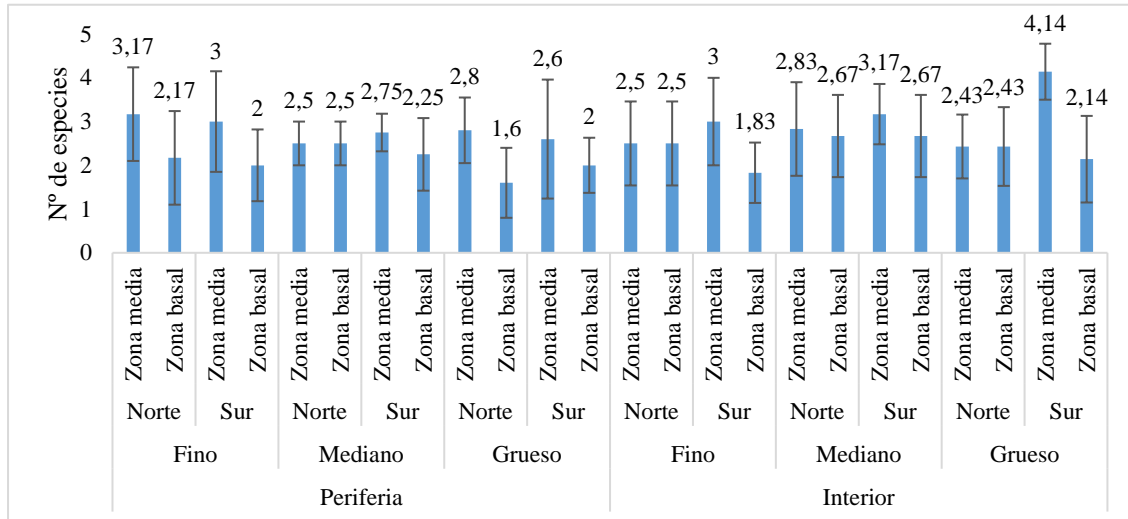


Figura 5: Número de especies líquénicas sobre *F. sylvatica* en función de todas las variables seleccionadas para el estudio de diversidad líquénica epífita sobre *F. sylvatica*: ubicación (periferia e interior) y edad (fino, mediano y grueso) del árbol y la orientación (norte y sur) y altura (zona media y zona basal) del punto de muestreo. Se representa la media \pm desviación estándar. N=34.

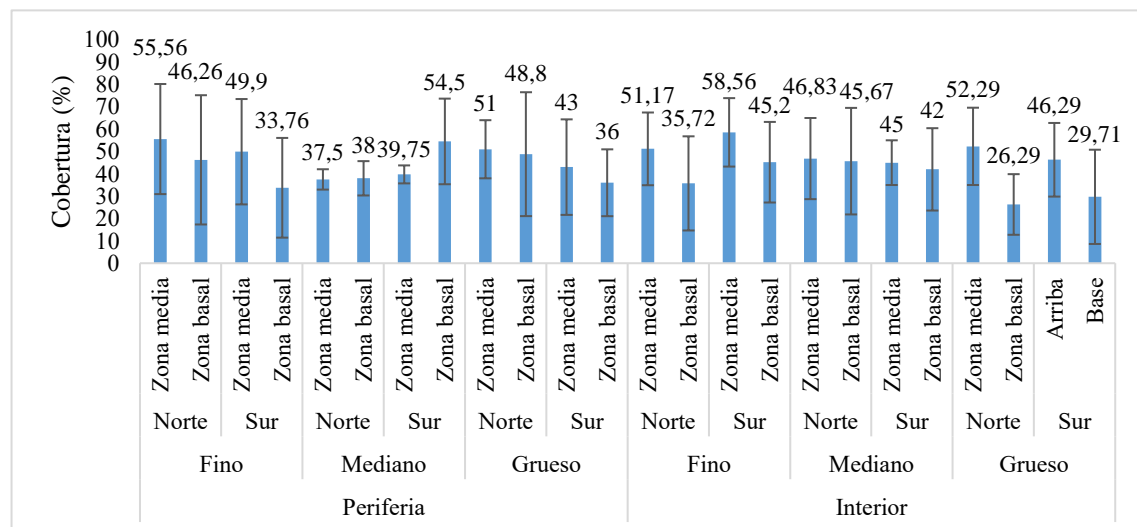


Figura 6: Cobertura líquénica (%) sobre *F. sylvatica* en función de todas las variables seleccionadas (para el estudio de diversidad líquénica epífita sobre *F. sylvatica*: ubicación (periferia e interior) y edad (fino, mediano y grueso) del árbol y la orientación (norte y sur) y altura (zona media y zona basal) del punto de muestreo. Se representa la media \pm desviación estándar. N=34.

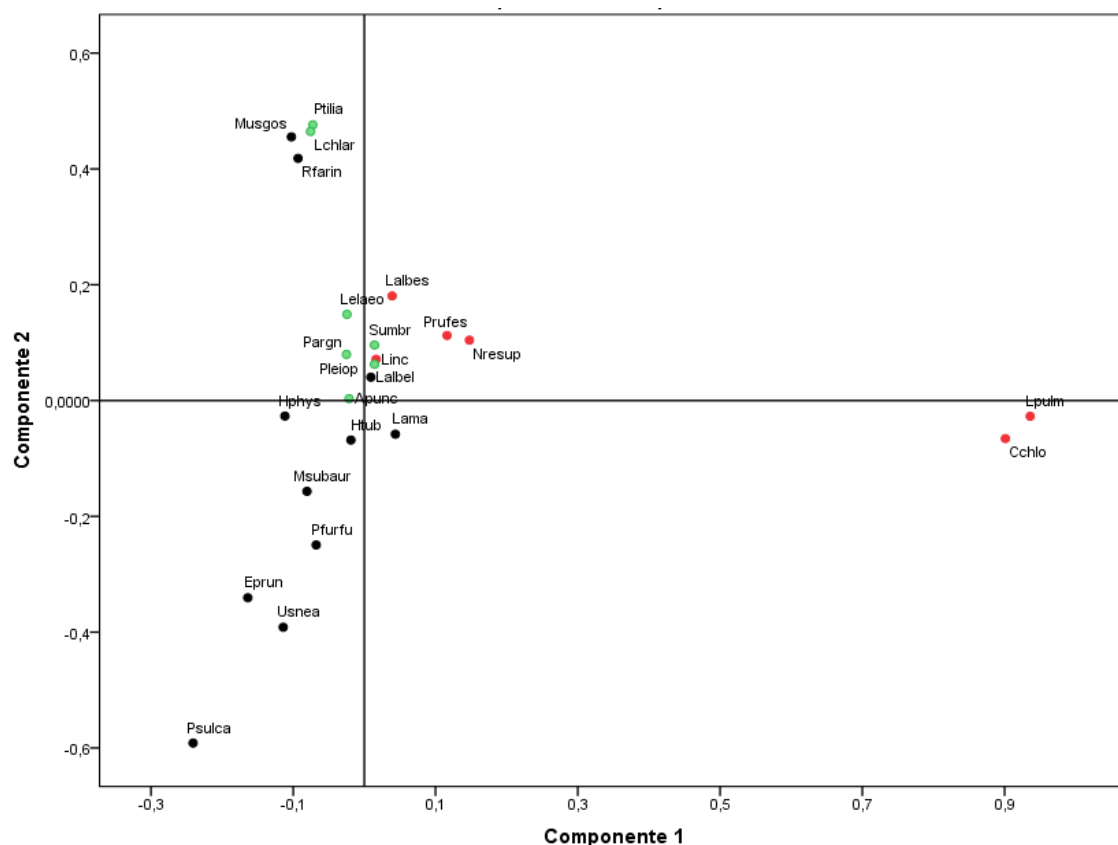


Figura 7: Análisis de componentes principales (ACP) donde se representan los dos primeros componentes resultantes del análisis realizado con los datos de la matriz de especies/forófitos. Los colores representan los grupos formados en el dendrograma de la Figura 6: en negro el grupo A, en verde el grupo B y en rojo el grupo C.

Otra información de especial relevancia es la diversidad general de taxones líquénicos presentes en esta área. Los análisis de diversidad en el área de estudio permitieron identificar un total de 38 especies pertenecientes a 26 géneros diferentes (Tabla 2) de las cuales 27 (pertenecientes a 19 géneros), eran epífitas sobre *F. sylvatica*, aunque probablemente la cantidad de taxones encontrados habría sido superior en caso de haberse podido realizar las cromatografías.

Tabla 2: Géneros y especies de líquenes (epífitos y no epífitos) identificados en el área de estudio durante los muestreos de diversidad líquénica. Entre ellos, se destacan (en negrita) las especies de líquenes epífitos que se tuvieron en cuenta para el estudio de diversidad, distribución y abundancia de líquenes epífitos en *F. sylvatica*.

Género	Especie	Género	Especie
<i>Amandinea</i>	<i>Amandinea punctata</i>	<i>Nephroma</i>	<i>Nephroma resupinatum</i>
<i>Anaptychia</i>	<i>Anaptychia ciliaris</i>	<i>Parmelia</i>	<i>Parmelia sulcata</i>
<i>Cetraria</i>	<i>Cetraria aculeata</i>	<i>Parmelina</i>	<i>Parmelina tiliacea</i>
<i>Cladonia</i>	<i>Cladonia chlorophaea</i>	<i>Peltigera</i>	<i>Peltigera horizontalis</i>
	<i>Cladonia foliacea</i>		<i>Peltigera praetextata</i>
	<i>Cladonia furcata</i>		<i>Peltigera rufescens</i>
	<i>Cladonia merochlorophaea</i>	<i>Pertusaria</i>	<i>Pertusaria leioplaca</i>
	<i>Cladonia rangiformis</i>	<i>Phlyctis</i>	<i>Phlyctis argena</i>
<i>Evernia</i>	<i>Evernia prunastri</i>	<i>Physcia</i>	<i>Physcia aipolia</i>

<i>Hypogymnia</i>	<i>Hypogymnia physodes</i>	<i>Platismatia</i>	<i>Platismatia glauca</i>
	<i>Hypogymnia tubulosa</i>	<i>Pseudevernia</i>	<i>Pseudevernia furfuracea</i>
<i>Lecanora</i>	<i>Lecanora albella</i>	<i>Ramalina</i>	<i>Ramalina farinacea</i>
	<i>Lecanora chlorotera</i>		<i>Ramalina fraxinea</i>
<i>Lecidella</i>	<i>Lecidella elaeochroma</i>	<i>Scoliciosporum</i>	<i>Scoliciosporum umbrinum</i>
<i>Lepra</i>	<i>Lepra albescens</i>	<i>Squamarina</i>	<i>Squamarina cartilaginea</i>
	<i>Lepra amara</i>	<i>Usnea</i>	<i>Usnea dasopoga</i>
<i>Lepraria</i>	<i>Lepraria incana</i>		<i>Usnea glabrescens</i>
<i>Lobaria</i>	<i>Lobaria pulmonaria</i>		<i>Usnea subfloridiana</i>
<i>Melanelixia</i>	<i>Melanelixia subaurifera</i>	<i>Xanthoria</i>	<i>Xanthoria parietina</i>

4.2 Análisis de los rasgos morfológicos

Ante la gran variedad de aspectos morfológicos analizables, a la hora de realizar estudios con líquenes es importante conocer el tipo de estrategias tanto fisiológicas como reproductivas que siguen las especies presentes un área de estudio (Hurtado *et al.*, 2020).

En lo relativo al fotobionte que forma parte de la simbiosis de cada especie (Figura 8), cabe destacar que la gran mayoría (88,89%) de especies identificadas poseían como fotobionte a un alga verde (no incluyendo al género *Trentehpelia* sp.). Esto fue así para todas las especies excepto para *Nephroma resupinatum*, *Peltigera praetextata* y *Peltigera rufescens* (que representan el 11,11%) en cuyo caso el fotobionte se trata de cianobacterias filamentosas (como *Nostoc* o *Scytonema*).

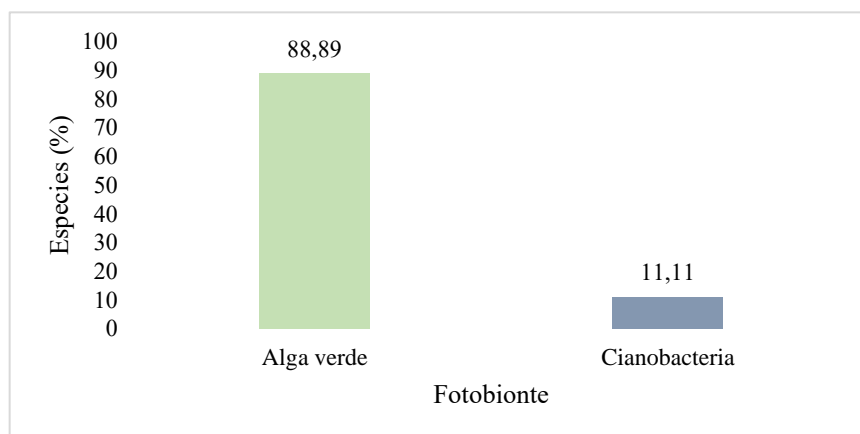


Figura 8: Número de especies epífitas (%) sobre *F. sylvatica* respecto al total de especies identificadas en función del fotobionte.

En cuanto a las estrategias reproductivas (Figura 9), se puede decir que el hayedo está dominado por especies que escogen la reproducción asexual (76,43%), ya sea por soredeos (58,57%) o por isidios (17,86%), como principal estrategia reproductiva. Los líquenes que principalmente se reproducen de forma sexual representan claramente un grupo reducido de especies (28,57%).

Si se desglosa la reproducción asexual entre las especies que forman isidios y las que forman soredios, se puede ver que la mayoría forman parte del grupo de especies que utilizan los soredios como estructura reproductora, siendo los isidios las estructuras de menor peso dentro de este grupo, menos comunes incluso que las especies que se reproducen sexualmente por esporas en este hayedo.

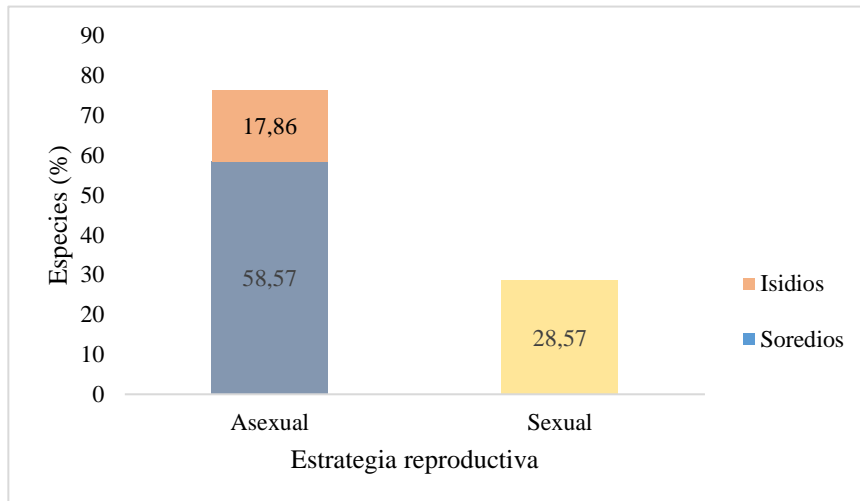


Figura 9: Número de especies epífitas sobre *F. sylvatica* (%) respecto al total de especies identificadas en función de la estrategia reproductiva adoptada por cada especie.

También se procedió a buscar alguna tendencia o patrón que desvelara la vinculación de una estrategia reproductiva en concreto con alguno de los parámetros analizados, como pudiera ser la ubicación del árbol, el punto de muestreo en el tronco o la edad del árbol, sin embargo, sólo se pudo observar la ya citada tendencia a la reproducción asexual por soredios y la menor prevalencia de la reproducción asexual por isidios así como de la sexual por esporas, pero en ningún caso, ninguna estrategia estaba asociada a ninguno de los parámetros analizados.

Respecto a las morfologías que el talo puede adoptar (Figura 10) en el área de estudio se pudieron encontrar biotipos leprarioideos (ej.: *Lepraria incana*), crustáceos (ej.: *Lecanora chlorotera*), foliáceos (ej.: *Lobaria pulmonaria*), fruticulosos (ej.: *Evernia prunastri*) o compuestos (ej.: *Cladonia chlorophaea*). De todos ellos, el menos representado es el compuesto, del cual únicamente se identificó una especie (*Cladonia chlorophaea*) y en un único árbol. Aunque este género posee varias especies epífitas, es común que éstas aparezcan asociadas a musgos y preferentemente en la base de los troncos. Sin embargo, en el entorno este género es bastante común y se encontraron más especies pertenecientes al mismo y con un talo compuesto, como *Cladonia merochlorophaea* pero no en los troncos de los ejemplares

analizados. El siguiente menos común es el leprarioide, mientras que el fruticoloso, foliáceo y crustáceo son más comunes, especialmente el foliáceo.

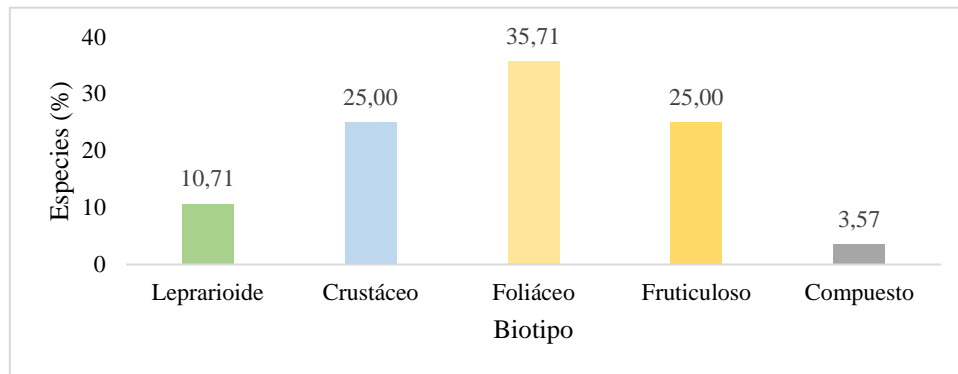


Figura 10: Número de especies epífitas (%) sobre *F. sylvatica* respecto al total de especies identificadas en función del biotipo.

4.3. Índices ecológicos

Como ya se ha mencionado previamente, los líquenes pueden aportar mucha información relevante acerca del área donde se distribuyen. Por ello, se decidió caracterizar el área de estudio con la información aportada por los diferentes taxones identificados. Para ello, se realizó un estudio a nivel individual de cada especie epífita en haya junto con alguna especie epífita presente en otras especies, ya que también son muy representativas del área de estudio. Para realizar esta parte del estudio se interpretaron los índices asignados a cada especie para cada parámetro por Nimis y Martellos (2016) (Anexo, Tabla 3).

En lo relativo al pH (Anexo, Tabla 4), en el entorno se pueden encontrar especies que toleran un margen estrecho de pH del sustrato (como es el caso de *Parmelina tiliacea* o *Nephroma resupinatum*) conviviendo con especies capaces de sobrevivir en un intervalo de pH más amplio, pudiendo tolerar desde sustratos muy ácidos hasta subácidos/subneutrales (como es el caso de *Evernia prunastri* o *Usnea subfloridiana*, entre otros). Únicamente tres especies del total analizadas, son capaces de tolerar sustratos ligeramente básicos (*Lecidella elaeochroma*, *Peltigera praetextata* y *Peltigera rufescens*). Dado que el número común a todas las especies es el 2, se aprecia la existencia de una predilección del sustrato ácido en todas las especies, ya que incluso aquéllas capaces de tolerar sustratos ligeramente básicos, pueden desarrollarse en sustratos ácidos. La única especie que no compartía con las demás el número 2, *Peltigera rufescens*, no se tuvo en cuenta, puesto que los sustratos más comunes a esta especie son suelos, restos de plantas y musgos, pero no la corteza de árboles. La presencia de *Peltigera rufescens* en los pies de planta de las hayas fue únicamente en 3 árboles de los 34 analizados, por lo que

no es un dato realmente relevante o generalizable a todo el hayedo, puesto que se sitúa sobre bases de árboles con aporte de suelos.

En cuanto a la irradiación o tolerancia a la luz solar (Anexo, Tabla 4), de nuevo hay líquenes más generalistas, mientras que otros son más especialistas y por ello, requieren unas condiciones de luz específicas. Los números más repetidos en el total del listado son el 3 y el 4, los cuales se corresponden respectivamente con zonas con luz solar escasa o difusa e irradiación alta, pero en ningún caso extrema, como la que ofrecen masas forestales como los hayedos.

En lo respectivo a la tolerancia a la contaminación del aire del entorno (Anexo, Tabla 4), de nuevo aparecen especies capaces de tolerar desde los aires únicamente más puros y menos perturbados por el ser humano, hasta lugares con mayor influencia antrópica, muy modificados y con peor calidad del aire debido a las actividades humanas, siendo, por tanto, más generalistas. Cabe mencionar la presencia en el área de estudio de especies muy sensibles a la contaminación del aire como *Nephroma resupinatum*, con un índice de tolerancia igual a 0 (especies con muy baja tolerancia a la contaminación atmosférica y que aparecen únicamente en bosques antiguos y muy poco modificados) o especies como *Lecanora albella*, *Lepraria incana*, *Lobaria pulmonaria*, *Pertusaria leioplaca*, *Ramalina fraxinea*, *Usnea dasopoga* o *Usnea glabrescens* con un valor de tolerancia de 1 (especies con tolerancia baja o moderada a la contaminación atmosférica y que aparecen en hábitats completamente naturales o seminaturales).

Finalmente, se vio que muchas de las especies analizadas son capaces de adaptarse a un amplio rango de altitudes y forófitos ligados a éstas (Anexo, Tabla 4), apareciendo como número común el 3, el cual se corresponde con bosques de entornos montañosos, especialmente de *F. sylvatica*, lo que concuerda a la perfección con el tipo de área seleccionada para este estudio.

5. DISCUSIÓN

5.1. Análisis de la diversidad, distribución y abundancia de líquenes epífitos en Fagus sylvatica

La tendencia observada por parte de los árboles gruesos a poseer más especies líquénicas que los jóvenes, descendiendo el número de taxones epífitos encontrados a medida que disminuye la edad del árbol, coincide con otros estudios como el de Calviño-Cancela *et al.* (2013), lo que podría ser debido a que la edad del árbol, y por tanto, el diámetro de tronco, refleja el tiempo que ha estado disponible para ser colonizado por los propágulos líquénicos (Martínez *et al.*, 2011) de manera que a mayor edad, más tiempo ha estado disponible para su colonización.

Además, algunas especies como *Lobaria pulmonaria* requieren sustratos específicos como los ofrecidos por árboles de gran porte (Belinchón *et al.*, 2009) por lo que no pueden colonizar árboles jóvenes y favorecen una diversidad mayor en los árboles de mayor edad. Por estas razones, en un entorno con alta diversidad taxonómica, se esperaba que los árboles más antiguos poseyeran un mayor número de especies. La mayor diversidad de especies en el interior del hayedo respecto a la periferia, también sigue la línea de lo esperado, ya que en el margen del hayedo, los líquenes se ven expuestos a factores más extremos, ya sea por insolación (muchos de los taxones encontrados evitaban la incidencia de luz solar de forma extrema o muy directa), menor humedad, falta de sustratos adecuados (ya que en la periferia hay más efecto borde y menor probabilidad de colonizar hayas), viento o una mayor influencia de la matriz vegetal que rodea a la masa forestal, la cual también puede afectar a la abundancia de las poblaciones de algunos líquenes (Belinchón *et al.*, 2009).

En cuanto a la orientación del punto de muestreo, se encontró una ligera tendencia por parte de la cara sur a poseer un mayor número de taxones en comparación con la norte, la cual suele ser más húmeda y por tanto, más apreciada por diversas especies liquénicas. Sin embargo, los hayedos son bosques con condiciones de humedad relativamente constantes, lo que podría explicar esa ausencia de preferencia por la cara norte. Respecto a la altura del punto de muestreo, el número de especies parece ser mayor en una altura media que en la base, resultados que podrían ser debidos a la abundante cobertura muscinal que presentan las hayas de esta masa forestal en la base, generándose competencia con los líquenes o un sustrato no idóneo para la mayoría de especies encontradas (a excepción de especies como *Peltigera* sp., *Nephroma resupitanum* o *Cladonia chlorophaea* que suelen aparecer ligados a briófitos). Además, la base suele tener una cobertura liquénica más pobre, incluyendo los árboles de mayor edad, por la influencia de más factores (Calviño-Cancela *et al.*, 2013). De todas formas, ninguno de estos resultados, ni siquiera reuniéndolos en agrupaciones más complejas pareció ser lo suficientemente significativo, ya que las diferencias encontradas no son muy notables. Probablemente, haber recogido un mayor número de datos con un muestreo más amplio habría esclarecido las tendencias encontradas, sin embargo, la incapacidad para realizar los muestreos debido al coronavirus no permitió esta posibilidad.

En lo relativo a cobertura liquénica, la tendencia es a la inversa si se analiza la edad del árbol, es decir, los más antiguos poseen más especies pero tienen una menor superficie del tronco cubierta por líquenes, al contrario que los árboles de menor edad. Este resultado podría explicarse debido a una desarrollada cobertura muscinal más homogénea observada en el tronco

de los árboles de mayor tamaño que está ausente en los jóvenes y que produce una relación de competencia con los líquenes. Es decir, los árboles antiguos presentan un mayor número de especies, pero éstas estarían menos desarrolladas debido a la competencia establecida con los briófitos. La cobertura en función de la ubicación de cada árbol es prácticamente la misma, pareciendo, por tanto, que las diferentes características de los árboles localizados en el corazón del hayedo y de los que se ubican en la periferia no tienen ningún efecto en la cobertura líquénica, pero sí en el número de especies, como se acaba de mencionar anteriormente, sugiriendo que el punto crítico para el líquen es su establecimiento, de manera que si éste es exitoso, el líquen podrá desarrollarse adecuadamente. Algo semejante ocurre con la cobertura en la cara norte del haya y la sur, ya que es prácticamente la misma, sin parecer verse afectada, al igual que se ha podido observar en otros estudios (Calviño-Cancela *et al.*, 2013), que también respaldan el resultado de una cobertura líquénica más pobre y menos desarrollada en la base, concordando con los resultados obtenidos para el número de especies, que de nuevo, podría explicarse por la presencia de la capa muscinal desarrollada que impide el desarrollo de los líquenes de la base. Al igual que con el número de especies, un tamaño de muestra mayor habría esclarecido los datos que acaban de presentarse, ya que las diferencias encontradas para la cobertura tampoco fueron significativas.

Lo mismo ocurrió cuando se separaron las variables a medir en grupos más específicos para observar posibles relaciones entre distintos factores. Obtener resultados claros en estudios ecológicos de este tipo es difícil, además de por el tamaño de la muestra en este caso, porque existe un solapamiento de múltiples factores ambientales que hace que sea muy complejo discernir entre el efecto causado por un factor u otro. Además, el bosque se caracteriza por ser muy homogéneo en cuanto a las condiciones predominantes en su interior, lo que provoca que existan pocas variaciones.

También, es preciso recalcar que un buen estado de conservación y gran calidad ambiental no eximen la ausencia de presiones antropogénicas. De hecho, el área de estudio es un área de alto valor ecológico, pero comúnmente transitada por senderistas y ganado que podrían estar añadiendo factores que afecten a los resultados del estudio, que sólo tenía en cuenta ciertas variables de origen natural.

5.2 Análisis de los rasgos morfológicos

En cuanto al fotobionte que participa en la simbiosis líquénica, el análisis de cada taxón identificado pone en evidencia la prevalencia o dominancia de las algas verdes como fotobionte

principal, siendo mucho menos comunes los líquenes con bacterias filamentosas, como *Nostoc* o *Scytonema*, como fotobionte, ya que estas cianobacterias sólo aparecían en 3 de las 38 especies identificadas (*Peltigera rufescens*, *Peltigera praetextata* y *Nephroma resupinatum*), especies que comparten una serie de rasgos ecológicos, morfológicos, fisiológicos típicos (Colesie *et al.*, 2012) que los separan de los otros grupos de líquenes. La explicación a este resultado podría residir simplemente en el mayor número de especies existentes cuyo fotobionte está formado por un alga verde, siendo las cinofíceas fotobiontes mucho menos comunes.

En cuanto a las formas reproductivas, los resultados muestran una gran incidencia de la reproducción asexual (especialmente a través de soredios), la cual es una estrategia más competitiva debido al mayor tamaño de los propágulos o mayor inversión en supervivencia (Calviño-Cancela *et al.*, 2013). La reproducción sexual (realizada por esporas) es, mucho menos común que el conjunto de las estrategias asexuales. Las especies que tienen una reproducción sexual suelen ser pioneras porque las esporas son de menor tamaño y se producen en cantidades mucho mayores que los propágulos liquénicos (Ellis, 2012) y, por tanto, aparecen en primer lugar, colonizando antes árboles de menor edad (Calviño-Cancela *et al.*, 2013) y siendo más abundantes en estos, tendencia que pueden observarse en este estudio.

En lo referente a la morfología del talo, cabe destacar la presencia predominante de especies de tipo foliáceo, seguidas de fruticulosos y crustáceos. Estos últimos tienen importancia ya que son en su mayoría especies pioneras y aparecen en primer lugar en la sucesión liquénica, especialmente en cortezas lisas (Calviño-Cancela *et al.*, 2013) como es el caso de la corteza de haya. Estas especies colonizan los sustratos disponibles antes que otras, contribuyendo a la formación de un sistema aditivo, en el que unas pocas especies, normalmente los líquenes crustáceos, son las colonizadoras tempranas y posteriormente otras especies más tardías continúan el proceso de colonización del sustrato pudiendo ser las especies pioneras menos competitivas a medida que aumenta la cobertura liquénica (Calviño-Cancela *et al.*, 2020). Es el caso de *Lecanora chlarotera*, *Lecidella elaeochroma*, *Pertusaria leioplaca* o *Phlyctis argena*. La prevalencia de los talos foliáceos no sólo se debería a una mayor diversidad de especies con esta morfología, sino también a la presencia de las condiciones adecuadas en el entorno para el desarrollo de éstas como son las abundantes precipitaciones (Giordani *et al.*, 2012).

Por otro lado, la presencia común de varias especies con talos fruticulosos de notable longitud, da pistas sobre el buen estado de conservación del entorno y de nuevo, sobre la climatología, ya que son especies comunes en ambientes con alta humedad y nieblas habituales (Rundel,

1978). Los talos compuestos y lepraroides tienen una incidencia menor en el área de estudio que podría explicarse como resultado del menor número de especies que presentan estas morfologías.

5.3. Índices ecológicos

Finalmente, como se pudo observar en el apartado de índices ecológicos, los líquenes son una importante fuente de información ecológica y ambiental de elevada fiabilidad y exactitud. En lo relativo al pH del sustrato, todos los líquenes poseían la capacidad de desarrollarse en sustratos ácidos o subácidos/subneutrales. Estos resultados, son acordes a la información que se tiene sobre el pH que la corteza de *F. sylvatica* posee, ya que, como han probado estudios anteriores, la corteza del haya tiene valores promedio de en torno a pH=5,4 (ácido) pudiendo llegar hasta un pH=6,5 (subácido/subneutral) (Albin, 1975) pero en todo caso por debajo de neutro y en la línea de los resultados obtenidos. Únicamente *Peltigera rufescens*, no comparte la tendencia generalizada de preferencia por sustratos ácidos, pero sí la de subneutrales, ya que esta especie comienza a desarrollarse en estos rangos de pH y puede seguir tolerando un incremento del mismo hasta sustratos básicos. Este resultado podría explicarse de dos formas. Una posible hipótesis es que las hayas de este bosque oscilen en pH, ya que como acaba de mencionarse, las hayas pueden variar en pH tomando valores desde subácidos a subneutrales, siendo en estos individuos en los que se asentaría *Peltigera rufescens*. La segunda hipótesis y probablemente más acertada, es la presencia generalizada de un gran número de briófitos en los pies de planta en este hayedo (debido a la inclinación de la pendiente y su orientación), de manera que proporciona un sustrato adecuado para especies como *Peltigera rufescens*, que no llega a asentarse sobre la corteza del árbol, sino que ésta ejerce la función de soporte para los briófitos, organismos en los que líquenes como éste encuentran una asociación ventajosa (Colesie *et al.*, 2012). En cuanto a los niveles de irradiación tolerados por los taxones encontrados, todos coinciden en la preferencia por zonas alcanzadas por luz solar difusa, escasa o tenue o mayor irradiación pero que en ningún caso alcanza valores extremos. Este tipo de irradiación es común en bosques caducifolios con un dosel más o menos abierto, lo que concuerda con el área de estudio, ya que los hayedos ofrecen diferentes zonas fóticas (Gálhidy *et al.*, 2006), con lugares donde la luz solar ejerce mayor influencia, como los márgenes del bosque o las zonas con dosel menos desarrollado, y lugares más umbríos en las zonas del interior o donde los árboles poseen una copa desarrollada que forma doseles densos y hay una menor penetración de luz así como un sotobosque más desarrollado (Calviño-Cancela *et al.*, 2020). La cantidad de luz que llega al tronco generalmente tiene un efecto positivo sobre el

crecimiento de líquenes (Moning *et al.*, 2009). Sin embargo, los resultados no parecen demostrar en este estudio un efecto negativo de la menor disponibilidad de luz. La posible explicación a estos resultados reside en que, como se acaba de mencionar, la mayoría de los taxones encontrados evitan la insolación directa, y en el tipo de masa forestal, ya que los hayedos son bosques que aunque puedan estar muy desarrollados, van a permitir una mayor entrada de luz respecto a otras formaciones boscosas de otras especies como por ejemplo, abetos (*Abies* sp.), y son de hoja caduca, por lo que una parte del año, el dosel vegetal no frena la irradiación solar, hechos que permiten el establecimiento de especies fruticulosas desarrolladas, cuya presencia se relaciona negativamente con la baja disponibilidad de luz (Giordani *et al.*, 2012). En lo relativo a la poleotolerancia, se pudieron encontrar especies comunes en numerosos ecosistemas, incluyendo aquéllas adaptadas a los entornos modificados por el hombre, pero también especies muy especialistas y poco tolerantes a la contaminación, hallazgos que dejan entrever el buen estado de conservación y buena calidad ambiental que este entorno privilegiado posee. La altitud es un factor crucial a la hora de determinar el tipo de hábitat que aparece en un enclave determinado, ya que muchas características climáticas (las cuales son cruciales a la hora de determinar la distribución de vegetales, así como de líquenes como ya se ha citado) se ven influenciadas por este factor. A pesar de los distintos intervalos tolerados por cada especie, el tipo de hábitat presente en el área de estudio se encontraba dentro de su rango de tolerancia en todas ellas, es decir, todas las especies encontradas podían completar su ciclo biológico en bosques de cinturones montañosos, especialmente hayedos. Como sugieren los resultados obtenidos en el análisis de la diversidad líquénica, el área de estudio se encuentra dentro de un entorno privilegiado, con altos índices de biodiversidad y calidad ambiental, que se traducen en una enorme variedad de especies líquénicas habitando este entorno. Los resultados obtenidos siguen la línea de lo esperado, ya que además de encontrarse en una Reserva de la Biosfera, otros estudios ecológicos ya han demostrado que los bosques de hayas, tanto densos como abiertos, albergan una rica diversidad líquénica (Thor, 1997).

Como se observa, por tanto, la caracterización del área de estudio en función de la información proporcionada por los taxones líquénicos epífitos encontrados es muy exacta, quedando en evidencia la gran fiabilidad y precisión de la información que estos organismos bioindicadores aportan.

Como ya se ha mencionado, deberían realizarse un muestreo más amplio en este área de estudio para poder esclarecer la autenticidad de los resultados obtenidos, y sería interesante la

realización de un mayor número de estudios ecológicos en hayedos similares en la cordillera Cantábrica que pudieran esclarecer el porqué de los resultados obtenidos o desvelar patrones de distribución y abundancia que en este hayedo, por sus características, no fueron hallados, además de poner en valor la importancia de las comunidades liquénicas para la biodiversidad y la necesidad de mantener los ecosistemas sanos y estructurados con el fin de preservar y conservar nuestro patrimonio natural.

6. CONCLUSIONES

I. El Faedo de la Boyariza es un entorno de alto valor ecológico que, a pesar de estar influenciado por la habitual presencia del ser humano y actividades como la ganadería, alberga una rica y muy diversa flora liquénica resultado de un buen estado de conservación y muy buena calidad del aire.

II. Las diferencias en la diversidad, distribución y abundancia de los líquenes epífitos en este hayedo son poco significativas, probablemente debido a la peculiaridad del mismo en lo relativo a su homogeneidad, ubicación e influencia de las actividades agropecuarias y orografía del terreno, las cuales fomentan desviaciones respecto a los datos observados en hayedos más continuos, salvajes o de mayor tamaño.

III. Un muestreo más amplio en un mayor número de hayas y en un área de mayor alcance probablemente habrían esclarecido las tendencias que muestran los resultados.

IV. Los briófitos desempeñan un papel importante a la hora de determinar la colonización, distribución y cobertura de los líquenes, promoviendo relaciones negativas de competencia con unas y proporcionando condiciones favorables a otras con las que aparecen asociados.

V. Los factores analizados tienen un mayor efecto sobre la diversidad liquénica epífita que sobre su cobertura, es decir, el punto más crítico para un líquen es el momento de la colonización.

VI. Los líquenes aportan una gran cantidad información muy fiable acerca del estado de conservación de un hábitat, así como de la climatología de la zona y otros factores abióticos que en éste actúan.

7. REFERENCIAS

- Albin A., R. (1975) "Determinación del pH en diversas especies de los renovales de la provincia de Valdivia", *Bosque*, 1(1), pp. 3–5. doi:10.4206/bosque.1975.v1n1-02.
- Armstrong, R. A. y Welch, A. R. (2007) "Competition in lichen communities", *Symbiosis*, 43(1), pp. 1–12.

- Asplund, J. y Wardle, D. A. (2017) "How lichens impact on terrestrial community and ecosystem properties", *Biological Reviews*, 92(3), pp. 1720–1738. doi:10.1111/brv.12305.
- Barreno Rodríguez, E. y Pérez-Ortega, S. (2003) *Líquenes de la Reserva Natural Integral de Muniellos, Asturias*. Consejería de Medio Ambiente, Ordenación del Territorio e Infraestructuras del Principado de Asturias. Oviedo: KRK Ediciones
- Belinchón, R., Martínez, I., Aragón, G., Dimas, J. y Escudero, A. (2009) "Fragment quality and matrix affect epiphytic performance in a mediterranean forest landscape", *American Journal of Botany*, 96(11), pp. 1974–1982. doi:10.3732/ajb.0900040.
- Buschbom, J. y Barker, D. (2006) "Evolutionary history of vegetative reproduction in *Porpidia* s.l. (lichen-forming ascomycota)", *Systematic Biology*, 55(3), pp. 471–484. doi:10.1080/10635150600697465.
- Calviño-Cancela, M., López de Silanes, M. E., Rubido-Bará, M. y Uribarri, J. (2013) "The potential role of tree plantations in providing habitat for lichen epiphytes", *Forest Ecology and Management*, 291(December 2019), pp. 386–395. doi:10.1016/j.foreco.2012.11.023.
- Calviño-Cancela, M., Neumann, M. y López de Silanes, M. E. (2020) "Contrasting patterns of lichen abundance and diversity in *Eucalyptus globulus* and *Pinus pinaster* plantations with tree age", *Forest Ecology and Management*, 462(March). doi:10.1016/j.foreco.2020.117994.
- Climate-Data.org: Datos climáticos mundiales (sin fecha). Disponible en: <https://es.climate-data.org/europe/espana/castilla-y-leon/la-pola-de-gordon-100235/> Accedido: 10 de diciembre de 2019.
- Colesie, C., Scheu, S., Green, T. G. A., Weber, B., Wirth, R. y Büdel, B. (2012) "The advantage of growing on moss: Facilitative effects on photosynthetic performance and growth in the cyanobacterial lichen *Peltigera rufescens*", *Oecologia*, 169(3), pp. 599–607. doi:10.1007/s00442-011-2224-5.
- del Río, S. (2005) "El cambio climático y su influencia en la vegetación de Castilla y León". *Itinera Geobotanica* 16, pp. 5-533
- Desbenoit, B., Galin, E. y Akkouche, S. (2004) "Simulating and modeling lichen growth", *Computer Graphics Forum*, 23(3 SPEC. ISS.), pp. 341–350. doi:10.1111/j.1467-8659.2004.00765.x.
- Domínguez Núñez, L., Villoldo Pelayo, L. A. (2012) Plan de Acción de la Reserca de la Biosfera del Alto Bernesga
- Elbert, W., Weber, B., Burrows, S., Steinkamp, J., Büdel, B., Andreae, M. O. y Pöschl, U. (2012) "Contribution of cryptogamic covers to the global cycles of carbon and nitrogen", *Nature Geoscience*. Nature Publishing Group, 5(7), pp. 459–462. doi:10.1038/ngeo1486.
- Ellis, C. J. (2012) "Lichen epiphyte diversity: A species, community and trait-based review", *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 14(2), pp. 131–152. doi:10.1016/j.ppees.2011.10.001.
- Fritz, Ö., Gustafsson, L. y Larsson, K. (2008) "Does forest continuity matter in conservation? - A study of epiphytic lichens and bryophytes in beech forests of southern Sweden", *Biological Conservation*, 141(3), pp. 655–668. doi:10.1016/j.biocon.2007.12.006.
- Fundación Reserva de la Biosfera del Alto Bernesga (2020) Plan de acción 2020-2026. La Pola de Gordón (León): Ayuntamiento de La Pola de Gordón.
- Gálhidy, L., Mihók, B., Hagyó, A., Rajkai, K. y Standovár, T. (2006) "Effects of gap size and associated changes in light and soil moisture on the understorey vegetation of a Hungarian beech forest", *Plant Ecology*, 183(1), pp. 133–145. doi:10.1007/s11258-005-9012-4.
- Giordani, P. (2006) "Variables influencing the distribution of epiphytic lichens in heterogeneous areas: A case study for Liguria, NW Italy", *Journal of Vegetation Science*, 17(2), pp. 195–206. doi:10.1111/j.1654-1103.2006.tb02438.x.
- Giordani, P., Brunialti, G., Bacaro, G. y Nascimbene, J. (2012) "Functional traits of epiphytic lichens as potential indicators of environmental conditions in forest ecosystems", *Ecological Indicators* 18, pp. 413–420. doi:10.1016/j.ecolind.2011.12.006.
- González Montelongo, C. (2014) *Estudio del Impacto en las Comunidades Liquénicas Epífitas de las Plantaciones de Especies Exóticas Invasoras en Áreas de Monteverde*. Trabajo de Fin de Máster. Universidad de La Laguna.

- Hawksworth, D. L., Iturriaga, T. y Crespo, A. (2005) "Líquenes como bioindicadores inmediatos de contaminación y cambios medio-ambientales en los trópicos", *Revista Iberoamericana de Micología*, 22(2), pp. 71–82. doi:10.1016/S1130-1406(05)70013-9.
- Hill, D. J. (1994) "The nature of the symbiotic relationship in lichens", *Endeavour*, 18(3), pp. 96–103. doi:10.1016/S0160-9327(05)80083-3.
- Hurtado, P., Prieto, M., Aragón, G., de Bello, F. y Martínez, I. (2020) "Intraspecific variability drives functional changes in lichen epiphytic communities across Europe", *Ecology*, 101(6), pp. 1–10. doi:10.1002/ecy.3017.
- Landis, M. S., Berryman, S. D., White, E. M., Graney, J. R., Edgerton, E. S. y Studabaker, W. B. (2019) "Use of an epiphytic lichen and a novel geostatistical approach to evaluate spatial and temporal changes in atmospheric deposition in the Athabasca Oil Sands Region, Alberta, Canada", *Science of the Total Environment*, 692, pp. 1005–1021. doi:10.1016/j.scitotenv.2019.07.011.
- Magri, D., Vendramin, G. G., Comps, B., Dupanloup, I., Geburek, T., Gömöry, D., Latałowa, M., Litt, T., Paule, L., Roure, J. M., Tantau, I., Van Der Knaap, W. O., Petit, R. J. y De Beaulieu, J. L. (2006) "A new scenario for the Quaternary history of European beech populations: Palaeobotanical evidence and genetic consequences", *New Phytologist*, 171(1), pp. 199–221. doi:10.1111/j.1469-8137.2006.01740.x.
- Martínez, I., Belinchón, R., Otárola, M. G., Aragón, G., Prieto, M. y Escudero, A. (2011) "Efectos de la fragmentación de los bosques sobre los líquenes epífitos en la Región Mediterránea", *Ecosistemas*, 20(2–3), pp. 54–67. doi:10.7818/re.2014.20-2-3.00.
- Martínez, I., Flores, T., Otárola, M. A. G., Belinchón, R., Prieto, M., Aragón, G. y Escudero, A. (2012) "Multiple-scale environmental modulation of lichen reproduction", *Fungal Biology*, 116(11), pp. 1192–1201. doi:10.1016/j.funbio.2012.09.005.
- Matos, P., Pinho, P., Aragón, G., Martínez, I., Nunes, A., Soares, A. M. V. M. y Branquinho, C. (2015) "Lichen traits responding to aridity", *Journal of Ecology*, 103(2), pp. 451–458. doi:10.1111/1365-2745.12364.
- Miller, J. E. D., Vilella, J., Carey, G., Carlberg, T. y Root, H. T. (2017) "Canopy distribution and survey detectability of a rare old-growth forest lichen", *Forest Ecology and Management*, 392, pp. 195–201. doi:10.1016/j.foreco.2017.03.007.
- Moning, C., Werth, S., Dziöck, F., Bässler, C., Bradtka, J., Hothorn, T. and Müller, J. (2009) "Lichen diversity in temperate montane forests is influenced by forest structure more than climate", *Forest Ecology and Management*, 258(5), pp. 745–751. doi:10.1016/j.foreco.2009.05.015.
- Moya, P., Molins, A., Martínez-Alberola, F., Muggia, L. y Barreno, E. (2017) "Unexpected associated microalgal diversity in the lichen *Ramalina farinacea* is uncovered by pyrosequencing analyses", *PLoS ONE*, 12(4), pp. 1–21. doi:10.1371/journal.pone.0175091.
- Nimis, P.L. y Martellos, S. (2016) *Italic 5.0, The Information System of Italian Lichens*. Disponible en: <http://italic.units.it/> (Accedido: 6 de mayo de 2020).
- Ortega Villazán, M. T. y Morales Rodríguez, C. G. (2015) "El clima de la Cordillera Cantábrica castellano-leonesa: diversidad, contrastes y cambios", *Investigaciones Geográficas*, (63), pp. 45–67. doi:10.14198/ingeo2015.63.04.
- Pérez Carro, F. J. (1986) *Aportaciones al estudio de los hayedos de la Cordillera Cantábrica*. León: Institución Fray Bernardino de Sahagún.
- Pettersson, R. B., Ball, J. P., Renhorn, K. E., Esseen, P. A. y Sjöberg, K. (1995) "Invertebrate communities in boreal forest canopies as influenced by forestry and lichens with implications for passerine birds", *Biological Conservation*, 74(1), pp. 57–63. doi:10.1016/0006-3207(95)00015-V.
- Rundel, P. W. (1978) "Ecological Relationships of Desert Fog Zone Lichens", *The Bryologist*, 81(2), p. 277. doi:10.2307/3242189.
- Thor, G. (1997) "Red-listed lichens in Sweden: Habitats, threats, protection, and indicator value in boreal coniferous forests", *Biodiversity and Conservation*, 7(1), pp. 59–72. doi:10.1023/A:1008807729048.