



universidad
de león

TESIS DOCTORAL

Efecto de la fragmentación, el clima y las características del hábitat sobre la diversidad taxonómica, funcional y filogenética de las comunidades de líquenes epífitos en el ecotono templado-mediterráneo

Sonia Trobajo Pérez

Programa de Doctorado en Ecología Funcional y Aplicada

Tutora:

María Reyes Tárrega García-Mares

Directores:

Arsenio Terrón Alfonso

Ana Belén Fernández Salegui

Isabel Martínez Moreno

León, 2023

TESIS DOCTORAL

León, 2023

Efecto de la fragmentación, el clima y las características del hábitat sobre la diversidad taxonómica, funcional y filogenética de las comunidades de líquenes epífitos en el ecotono templado-mediterráneo



Sonia Trobajo Pérez

Directores: Arsenio Terrón Alfonso, Ana Belén Fernández Salegui e Isabel Martínez Moreno



universidad
de león

Departamento de Biodiversidad y Gestión Ambiental
Área de Botánica
Programa de Doctorado en Ecología Funcional y Aplicada

A mi madre

El aspecto más agradable de esta investigación es que ha sido realizada conjuntamente con los líquenes. Su objetivo es el de analizar las alteraciones ecológicas trabajando al lado de estos queridos talófitos. Pero, ¿es posible colaborar con los líquenes? ¿Por qué no?

Las ventajas son las siguientes:

Los líquenes no participan en tensiones políticas y, por tanto, no se ven afectados por el síndrome de la mentira.

Cuando quieren advertir que la cosa se pone mal y que la consecuencia de este malestar puede ser fatal para nosotros, lo hacen mediante una señal de interpretación inequívoca y clara lectura: muriendo antes que nosotros.

Esta es una componente oriental en la tradición cultural de los líquenes, ya que recuerda a la religión oriental donde el disentimiento no desemboca en la agresividad hacia el prójimo, sino en el sacrificio – siempre sublime – de sí mismos, mucho más eficaz en el plano de la persuasión.

El deseo no puede ser más que uno:

¡Larga vida a los líquenes! Y con ellos a todos nosotros.

(Texto adaptado de Mario Guerra en la Rivista del Museo Civico di Scienze Naturali “Enrico Caffi”, vol 17)



Autora: Ana B. Fernández Salegui

ÍNDICE

RESUMEN _____	11
Resumen abreviado	13
Introducción	16
Justificación	28
Objetivos y estructura de la tesis	29
Metodología general	30
Listado de manuscritos	40
Afiliación de los coautores	41
Referencias	42
CAPÍTULOS/CHAPTERS _____	55
Capítulo 1	57
Capítulo 2	61
Capítulo 3	65
DISCUSIÓN GENERAL _____	69
CONCLUSIONES _____	99
RECONOCIMIENTOS Y AGRADECIMIENTOS _____	105

RESUMEN



1. RESUMEN ABREVIADO

La pérdida de biodiversidad actual constituye una problemática medioambiental sin precedentes a nivel mundial. El cambio climático, la fragmentación de los bosques como consecuencia de la actividad antrópica, así como la pérdida de calidad en el hábitat que deriva de ello son algunos de los principales motores del cambio global responsables de la pérdida de especies. En este contexto y con el fin de diseñar medidas de gestión eficaces que minimicen su impacto sobre la biodiversidad, resulta necesario conocer cómo se estructuran las comunidades biológicas y cómo responden a los cambios en su ambiente. Sin embargo, el concepto de biodiversidad es complejo y, pese a que tradicionalmente solo se ha considerado su dimensión taxonómica, es decir, cambios en la riqueza y composición de especies, la información que esta faceta aporta de manera aislada es muy limitada, puesto que considera que todas las especies son equivalentes ecológicamente e independientes en términos evolutivos. Para salvar estas limitaciones y obtener información completa sobre las comunidades resulta necesario incorporar otras dos facetas de la diversidad, las denominadas diversidad funcional y filogenética. La diversidad funcional expresa la variedad de rasgos funcionales morfológicos, fisiológicos, ecológicos, etc. que están presentes en la comunidad y contribuyen al funcionamiento del ecosistema, mientras que la diversidad filogenética refleja la historia evolutiva y el grado de parentesco entre las especies que la conforman. A pesar de la importancia de este enfoque plural, aún existen muchos interrogantes sobre la respuesta de cada una de las facetas de la diversidad a los motores del cambio global a diferentes escalas, especialmente en organismos como los líquenes epífitos que, a pesar de su necesario papel en los ecosistemas forestales y de ser indicadores ambientales ampliamente reconocidos, pasan a menudo desapercibidos. Por todo ello, el objetivo general de esta Tesis Doctoral consiste en evaluar el efecto a diferentes escalas espaciales de la fragmentación forestal, el clima, la estructura y calidad del hábitat sobre la diversidad taxonómica, funcional y filogenética de las comunidades de líquenes epífitos.

Para ello, muestreamos las comunidades de líquenes epífitos que se desarrollan en ambientes fragmentados al noroeste de la península Ibérica. En concreto, seleccionamos 20 fragmentos de robledal en un área de ecotonía climática templada-mediterránea, y en ellos cuantificamos la cobertura de cada especie liquénica a escala de fragmento, parcela y árbol. A nivel funcional, obtuvimos la información para tres rasgos funcionales suaves o cualitativos ampliamente utilizados en estos organismos y, adicionalmente, para

algunas de las especies de macrolíquenes más representativas medimos dos rasgos duros o cuantitativos relacionados con la estrategia hídrica. Asimismo, construimos un árbol filogenético utilizando cuatro marcadores moleculares (nuITS, nuLSU, mtSSU y RPB1) para cuantificar la diversidad filogenética de cada una de las comunidades de estudio. Por último, en cada una de las tres escalas registramos diferentes factores ambientales relacionados con el grado de fragmentación, el clima, la estructura y calidad del hábitat como variables explicativas de los patrones de diversidad observados.

Los resultados obtenidos muestran que, tanto el clima como la estructura y calidad del hábitat ejercen un efecto sobre los patrones de diversidad de las comunidades de líquenes epífitos. Sin embargo, a distintas escalas espaciales, la diversidad está determinada por factores diferentes. La estructura del hábitat y el clima resultaron más determinantes a escalas más amplias, mientras que, a escala de árbol, la calidad del hábitat emerge junto a los anteriores como uno de los factores más significativos. De manera general, la mayor calidad del hábitat y la heterogeneidad microambiental influyen de manera positiva sobre la diversidad, así como los mayores niveles de precipitación y las temperaturas suaves sin grandes fluctuaciones estacionales. No obstante, según la faceta de la diversidad considerada, varían los predictores ambientales responsables de los patrones observados. Mientras que la estructura y calidad del hábitat tuvieron un efecto (directo y/o indirecto) sobre las tres facetas consideradas, el clima únicamente repercutió sobre la dimensión taxonómica. Por otra parte, la diversidad funcional se postula como el componente clave que modula la respuesta de las otras dos facetas de la diversidad al ambiente. Las comunidades más diversas funcionalmente, son más diversas taxonómica y filogenéticamente y, además, las dos últimas también se relacionan de manera positiva entre sí. Al analizar por separado las distintas categorías de los rasgos considerados (forma de crecimiento, tipo de fotobionte y estrategia reproductiva) demostramos que difieren en su respuesta a los factores abióticos. A nivel de fragmento, la fragmentación ejerce un efecto negativo sobre la mayoría de rasgos, especialmente sobre el tipo de fotobionte y la estrategia reproductiva, en tanto que las precipitaciones estivales y las temperaturas más suaves durante el invierno repercuten positivamente. En cambio, a nivel de parcela es la calidad del hábitat la que influye sobre todo sobre la estrategia reproductiva adoptada por los líquenes, mientras que la estructura del hábitat determina las formas de crecimiento. Por otra parte, los rasgos cuantitativos *capacidad de retención de agua* y *masa específica del talo* de los macrolíquenes analizados muestran diferencias

interespecíficas según el tipo de fotobionte y otras particularidades concretas de cada especie, mientras que la forma de crecimiento tiene menor importancia. La masa del talo se relaciona de manera positiva con la capacidad de retención hídrica. Los cianolíquenes, seguidos de los cefalolíquenes, acumulan más agua por unidad de biomasa que los líquenes con algas verdes. Además, los rasgos cuantitativos considerados varían con las condiciones ambientales, aunque ambos rasgos parecen responder en mayor medida a variaciones microambientales. No obstante, y en contra de lo esperado, una disminución de la humedad no siempre conlleva un aumento de la capacidad de retención hídrica y/o de la masa específica del talo, al menos en las especies más sensibles a la sequedad ambiental.

En conclusión, las tres facetas de la diversidad ofrecen información distinta y complementaria acerca de la respuesta de las comunidades a los factores ambientales del medio. Por ello, es necesario un enfoque integrador y plural que tenga en cuenta no solo la composición de las comunidades liquénicas, sino sus rasgos funcionales e historias evolutivas. Además, dado que los factores abióticos que determinan los patrones de diversidad difieren según la escala espacial, se debe abordar su estudio desde planteamientos multiescala para evitar informaciones parciales y sesgadas. A pesar de lo anterior, la diversidad funcional es un componente clave que determina la respuesta de los líquenes a su medio abiótico. Los rasgos *forma de crecimiento*, *tipo de fotobionte* y *estrategia reproductiva* pueden utilizarse como indicadores de cambios relacionados con la fragmentación y el clima, así como la estructura y calidad del hábitat. Sin embargo, aún queda mucho por explorar acerca de los rasgos cuantitativos relacionados con la estrategia hídrica y su papel mediador en la adaptación de los líquenes a las condiciones cambiantes del medio.

2. INTRODUCCIÓN

En las últimas décadas, estamos asistiendo a una pérdida alarmante de la biodiversidad (Cowie et al., 2022). Cada vez son más las especies en peligro debido a la actividad humana, la cual supone una amenaza sin precedentes en el ritmo de desaparición de las mismas (Sanderson et al., 2002; Rands et al., 2010). En consecuencia, los esfuerzos en materia de conservación se centran en descubrir cuáles son las causas que están detrás de esta pérdida de especies, para lo cual resulta fundamental conocer los patrones que determinan la estructura de las comunidades y cómo estas varían con las condiciones ambientales de su entorno (Pavoine & Bonsall, 2011). En concreto, profundizar en el estudio del efecto de los motores del cambio global sobre la diversidad nos permite anticipar escenarios futuros y disponer de herramientas de gestión eficaces para mitigar sus efectos. Para lograrlo, se ha de entender la diversidad como un concepto plural evaluando la respuesta de las comunidades no solo a nivel taxonómico, sino también teniendo en cuenta su papel funcional en el ecosistema, así como su diversidad de linajes. Por lo tanto, evaluar el efecto que los principales motores del cambio global ejercen sobre la diversidad taxonómica, filogenética y funcional de las comunidades biológicas puede ayudarnos a comprender cómo se estructuran y cómo estas comunidades pueden responder frente a cambios ambientales presentes o futuros.

2.1. Fragmentación, pérdida de calidad del hábitat y cambio climático como motores de cambio global

La fragmentación, la pérdida de calidad del hábitat y el cambio climático están consideradas tres de las amenazas más serias que comprometen la biodiversidad de todo el planeta (Debinski & Holt, 2000; Young & Clarke, 2000; Fahrig, 2003; Santos & Tellería, 2006; Ellis & Coppins, 2007; Rands et al., 2010; Scheffers et al., 2016) y cuya interacción provoca un efecto sinérgico (Rogan & Lacher, 2018).

La **fragmentación del hábitat** consiste en la transformación progresiva de grandes y continuas extensiones de hábitat en pequeños fragmentos aislados y separados por distintos tipos de matrices (Didham, 2010). En concreto, los hábitats forestales albergan una parte muy importante de la diversidad terrestre (Ozanne et al., 2003) y su fragmentación, como consecuencia de la actividad humana a lo largo de décadas, está provocando la sustitución de la cubierta vegetal natural por otro tipo de sistemas tales como cultivos, pastos o infraestructuras de diversa índole (Cardós et al., 2016), con el

detrimento que ello ocasiona ya que los bosques actúan como sumideros de carbono que mitigan los efectos del calentamiento global (Scheffers et al., 2016). De hecho, se estima que en torno al 50% de la superficie terrestre se ha visto transformada por la acción humana (Millennium Ecosystem Assessment, 2005; Barnosky et al., 2012). Y aún más alarmante es el estado de los bosques europeos, dado que menos del 3% de ellos mantenía sus condiciones naturales intactas al principio de este milenio (Hannah et al., 1995; McGillivray, 2001).

Entre las principales causas responsables del declive de los bosques se encuentran la explotación minera y maderera, la deforestación con fines agrícolas y ganaderos, la expansión urbana o la actividad cinegética (Rogan & Lacher, 2018). Estos cambios en el paisaje provocan una serie de transformaciones físicas que suponen la alteración de las condiciones homeostáticas de los bosques y, en consecuencia, repercuten de manera seria en las poblaciones que los habitan (Saunders et al., 1991; Santos & Tellería, 2006). Por una parte, la reducción del tamaño de un bosque supone una disminución de la cantidad de hábitat disponible y de su heterogeneidad, por lo que podrá albergar un menor número de especies y las poblaciones presentes serán cada vez más pequeñas (Saunders et al., 1991; Gignac & Dale, 2005; Hanski, 2005). Esta disminución en superficie hace que la cantidad de zona central o *core area* que conserva las particularidades típicas de bosque disminuya (Saunders et al., 1991) y, por el contrario, aumente el efecto borde con la consiguiente alteración de las condiciones microclimáticas (Murcia, 1995; Kivistö & Kuusinen, 2000): aumento de la insolación e intensidad lumínica, mayor exposición al viento y tasa de evaporación, temperaturas más extremas, disminución de la humedad, etc. (Chen et al., 1993; Harper et al., 2005; Crockatt, 2012). Esto repercute sobre la distribución y abundancia de las especies, pudiendo subsistir aquellas más tolerantes y generalistas en detrimento de las especies más sensibles ligadas a las condiciones del interior del bosque (Rheault et al., 2003; Aragón et al., 2015). Por otra parte, la formación de fragmentos aislados puede dar lugar a poblaciones también aisladas con importantes problemas de dispersión y viabilidad genética (Hanski, 2005; Martínez et al., 2011), especialmente si la matriz entre fragmentos ofrece tal contraste que dificulta la colonización de otros nuevos (Belinchón et al., 2009; Smith et al., 2011; Aragón et al., 2015).

La **pérdida de calidad del hábitat** es un concepto subjetivo muy ligado al organismo de estudio. En el caso de especies epífitas que se desarrollan sobre los troncos

de los árboles, la fragmentación a menudo conlleva una pérdida de calidad en los forófitos, los cuales constituyen su hábitat principal (Whittet & Ellis, 2013). Por una parte, el tamaño de los árboles es un claro reflejo de la madurez del bosque (Nascimbene et al., 2014), indicativo del tiempo que esos forófitos llevan allí desarrollándose y, por tanto, del tiempo que han estado disponibles para su colonización por especies epífitas (Riiali et al., 2001). Esta variable es crucial para organismos tales como líquenes o briófitos que requieren de largos periodos de tiempo para la colonización de nuevos sustratos (Snäll et al., 2003; Nascimbene et al., 2013). Además de la variable temporal, la espacial también cobra especial relevancia ya que los árboles más grandes presentan un área disponible mayor para la colonización por estos organismos (Ranius et al., 2008). Por otra parte, conforme un árbol se desarrolla, se producen una serie de cambios físicos y químicos en su corteza tales como mayor rugosidad y más cantidad de grietas y fisuras, cambios de textura y pH, aumento de su capacidad de absorción de agua, etc. (Mistry & Berardi, 2005; Lie et al., 2009) que incrementan la heterogeneidad ambiental al favorecer la formación de nuevos microhábitats (Nascimbene et al., 2013). Por lo tanto, la pérdida de calidad del hábitat en los fragmentos de bosque es un factor clave que repercute en la supervivencia y diversidad de diferentes especies (Johansson & Ehrlén, 2003; Belinchón et al., 2009).

Por otra parte, los efectos del **cambio climático** son hoy en día notables en prácticamente todos los ecosistemas terrestres, marinos y de agua dulce, por lo que minimizar su impacto se ha convertido en una prioridad absoluta en términos de conservación (Scheffers et al., 2016). El clima terrestre ha ido variando a lo largo de millones de años sucediéndose periodos glaciares de temperaturas muy bajas intercalados con episodios interglaciares más cálidos. Estos cambios se han originado de manera cíclica debido a las variaciones de la órbita terrestre alrededor del sol, pero también otros factores como cambios abruptos en las corrientes oceánicas o erupciones volcánicas han jugado un papel determinante (Gignac, 2001). En los últimos años, se han producido cambios muy rápidos en el clima debido a las grandes emisiones de gases de efecto invernadero como consecuencia de la actividad antrópica (quema de combustibles fósiles, deforestación, etc.) (Beerling & Royer, 2011). Dichas emisiones están suponiendo un aumento generalizado de las temperaturas y de la sequía, el deshielo de los polos con el consiguiente incremento del nivel del mar o la formación de eventos extremos en lo que a precipitaciones y viento se refiere (Smith et al., 2015; Scheffers et al., 2016).

El cambio climático afecta a la biodiversidad en todos sus niveles, desde el nivel genético al ecosistémico, a través de cambios de diversa índole que suponen un intento de adaptación a las nuevas condiciones ambientales (Scheffers et al., 2016). A nivel fisiológico, se están produciendo variaciones en la tolerancia a las altas temperaturas de los organismos con mayor plasticidad (Chown et al., 2010), lo que está determinando cambios a nivel poblacional en la abundancia y distribución de las especies (Gregory et al., 2009; Lehikoinen & Virkkala, 2016). Además, dichos ajustes fisiológicos pueden reflejarse también a nivel morfológico, a través de una reducción del tamaño de los individuos que resulta más ventajosa en estas condiciones (Sheridan & Bickford, 2011). Por otro lado, la fenología de las especies está muy condicionada por las variaciones en el clima, por lo que procesos como el brote de las hojas o la floración en plantas, la eclosión de los huevos en aves, la hibernación de algunos mamíferos o las migraciones estacionales se están viendo también afectados por el cambio climático (Visser & Both, 2005; Travers et al., 2015). Además, la variación en la temporalidad de estos procesos repercute en las relaciones interespecíficas de las comunidades a través de la desincronización de los ciclos biológicos de insectos y plantas hospedadoras o de depredadores y presas (Thomas et al., 2001; Millon et al., 2014), a la par que emergen nuevas relaciones (García et al., 2015).

2.2. La biodiversidad como concepto plural: dimensión taxonómica, filogenética y funcional

Desde que la biodiversidad está en el foco de las políticas de gestión y conservación, su estudio se ha planteado desde una perspectiva **taxonómica**. Es decir, la mayoría de trabajos se basan en la riqueza y composición de especies, debido a su sencillez o conveniencia (Prieto et al., 2017; Benítez et al., 2018; De Pauw et al., 2021). Sin embargo, reducir la diversidad únicamente a su faceta taxonómica puede llevar a conclusiones erróneas debido a las grandes limitaciones que presenta. Por una parte, la riqueza y composición de especies aportan poca información, puesto que asumen que todas las especies son equivalentes en términos ecológicos e independientes evolutivamente, sin importar sus características funcionales e historias evolutivas (Swenson, 2011; Arnan et al., 2015; Alves et al., 2021). En consecuencia, no son un buen indicador del papel que juegan las especies en el funcionamiento del ecosistema ni permiten comprender los procesos ecológicos y evolutivos que están detrás del ensamblaje de las comunidades (Safi et al., 2011; Concostrina-Zubiri et al., 2014; Benítez

et al., 2018). Además, la diversidad taxonómica no refleja cambios en las comunidades dado que el número de especies puede mantenerse constante a pesar de que se produzca un recambio de especies (Pinho et al., 2012; Lelli et al., 2019). De hecho, dos comunidades pueden presentar el mismo número de especies, pero ser completamente distintas en términos funcionales o filogenéticos (Petchey & Gaston, 2006). Por otra parte, la riqueza está muy ligada a la escala y a la zona geográfica, lo que dificulta los estudios comparativos en gradientes más amplios y entre áreas geográficas diferentes (Chiarucci et al., 2011; Stapper & John, 2015).

En los últimos años, las limitaciones ligadas al uso exclusivo de la diversidad taxonómica han conducido al desarrollo de nuevas medidas alternativas como la diversidad funcional y filogenética, que permitan esclarecer qué factores influyen en la estructuración y ensamblaje de las comunidades (Swenson, 2011; Srivastava et al., 2012). Por lo tanto, una aproximación integrada y plural que tenga en cuenta las tres facetas de la diversidad y su interrelación podría ser la forma más adecuada de abordar los efectos de los motores del cambio global sobre la diversidad de las comunidades biológicas (Si et al., 2017; Hurtado et al., 2019). La **diversidad funcional** refleja la variedad de rasgos funcionales (morfológicos, fisiológicos, ecológicos, etc.) presentes en una comunidad (Lavorel et al., 2008) y permite cuantificar el papel de las especies en el funcionamiento del ecosistema y su contribución a los servicios ecosistémicos (Petchey & Gaston, 2006; Dias et al., 2013), así como medir el efecto de las perturbaciones (Bässler et al., 2016). Por otro lado, la **diversidad filogenética** expresa la historia evolutiva de la comunidad (Webb et al., 2002; Chao et al., 2021), es decir, el grado de divergencia evolutiva y parentesco entre las especies que la conforman en base a su filogenia molecular (Srivastava et al., 2012; Venail et al., 2015), lo que repercute en la estabilidad y capacidad de adaptación de la comunidad frente a futuros e inciertos cambios ambientales (Cadotte et al., 2012; Arnan et al., 2016).

Recientemente, varios trabajos han comenzado a integrar las tres facetas de la diversidad en el estudio de comunidades de diversos taxones y sus resultados muestran que cada una responde de manera diferente a los cambios ambientales, por lo que la información que aportan es distinta y complementaria, reforzando la necesidad de abordar su estudio desde este enfoque multidimensional (Devictor et al., 2010; Purschke et al., 2013; Arnan et al., 2016; Hurtado et al., 2019, 2020a; De Pauw et al., 2021). Además, la **escala espacial** a la que se evalúa la relación diversidad-ambiente puede arrojar

diferencias en los resultados finales (Pan et al., 2022). En particular, la respuesta de la diversidad frente a la misma variable explicativa puede variar en dirección, magnitud y significación estadística según la escala (Piano et al., 2020). Las comunidades responden tanto a factores ambientales que operan a gran escala en los que el filtrado ambiental comúnmente determina el ensamblaje de la comunidad (De Oliveira et al., 2014), como a pequeña escala, donde ganan peso los factores microambientales así como las interacciones bióticas (Medina et al., 2014). Este es también el caso de los motores del cambio global sobre la biodiversidad, cuyos efectos varían no solo según la faceta considerada, sino que también la escala es determinante en su relación, lo que respalda la necesidad de realizar estos estudios desde una perspectiva multiescala (Smith et al., 2011). En definitiva, los patrones de diversidad en respuesta a las condiciones ambientales pueden variar en función de si estos afectan a las especies, rasgos o linajes de la comunidad (Hurtado et al., 2020b), así como a tenor de la escala espacial a la que se evalúa la relación entre ambos (Ellis et al., 2021).

Las diferencias que muestran las distintas facetas de la diversidad en su respuesta a los motores del cambio global a diferentes escalas suponen un reto a la hora de establecer estrategias y prioridades en materia de conservación. Tradicionalmente, estos planes de conservación se han elaborado atendiendo a la necesidad de preservar la diversidad taxonómica (e.g., Myers et al., 2000). Sin embargo, la protección de áreas de alta riqueza de especies no garantiza la conservación de la diversidad funcional o filogenética, tanto o más importantes (Gonçalves-Souza et al., 2015). Por lo tanto, una estrategia de conservación efectiva frente al cambio global debería poder preservar la biodiversidad en todas sus facetas (Devictor et al., 2010; Alves et al., 2021).

Pese a las numerosas evidencias de la importancia de combinar las diferentes facetas de la diversidad, aún son pocos los estudios que las integran y la mayoría de ellos están sesgados hacia organismos vertebrados (especialmente, aves), aunque también plantas vasculares o artrópodos (Alves et al., 2021; De Pauw et al., 2021; Hacala et al., 2021; Morelli et al., 2021; Napoleone et al., 2021; Palmeirim et al., 2021). En cambio, poco se conoce sobre la respuesta de las múltiples facetas de la diversidad a los motores del cambio global en otros seres vivos de gran importancia ecológica y ampliamente distribuidos, pero más inconspicuos, como los líquenes, aunque en los últimos años algunos estudios se han focalizado en estos organismos (e.g., Prieto et al., 2017; Hurtado et al., 2019, 2020a, 2020b; Malíček et al., 2019).

2.3. Los líquenes epífitos como indicadores de cambios ambientales

Los líquenes son organismos formados por la asociación simbiótica entre un hongo, mayoritariamente ascomicete (micobionte), y uno o más organismos fotosintetizadores (fotobiontes), comúnmente constituidos por un alga verde y/o una cianobacteria (Gauslaa et al., 2012). Como resultado de esta unión, se origina un talo estable, con características morfológicas y fisiológicas específicas que permiten a sus componentes desarrollarse en un mayor espectro ecológico (Nash, 1996). El micobionte aporta agua, sales minerales, protección frente a la desecación, etc. al fotobionte, mientras que este contribuye con la aportación de compuestos ricos en carbono procedentes de la fotosíntesis y, en ocasiones, también con compuestos nitrogenados (Palmqvist & Sundberg, 2000; Longinotti et al., 2017). Sin embargo, estudios recientes han cuestionado esta definición tradicional perpetuada durante más de 140 años al revelar la presencia en el talo de otros componentes tales como bacterias y levaduras que podrían convertir a los líquenes en auténticas simbiosis multiespecie (Aschenbrenner et al., 2016; Spribille et al., 2016).

Los líquenes tienen una amplia distribución y están presentes en la mayoría de ecosistemas terrestres, siendo especialmente abundantes en aquellos hábitats que por sus características (pobres en nutrientes, muy secos o fríos, etc.) impiden el desarrollo óptimo de las plantas (Asplund & Wardle, 2016). Así pues, se estima que estos organismos son dominantes en aproximadamente el 8% de la superficie terrestre (Nash, 2008a). En los ecosistemas forestales, son un componente especialmente abundante y diverso, por lo que constituyen una parte muy importante de su biomasa y desempeñan numerosas funciones que contribuyen a su buen funcionamiento (Galloway, 1992; Calviño-Cancela et al., 2013; Nascimbene et al., 2013). Los líquenes participan en el ciclo hidrológico del bosque al absorber el agua de las precipitaciones y prolongar la humedad ambiental tras los eventos de lluvia (Gauslaa & Coxson, 2011). También, participan en el ciclo del carbono y otros nutrientes dado que algunos líquenes con cianobacterias son capaces de fijar el nitrógeno atmosférico (Antoine, 2004; Ellis, 2012). Por otra parte, colaboran en la formación del suelo, evitan su erosión y modifican su reflectancia, con la consiguiente variación de la temperatura y evaporación en superficie (Chaudhary et al., 2009; Concostrina-Zubiri et al., 2019). Asimismo, los líquenes son el hábitat fundamental de multitud de pequeños seres vivos como insectos, arácnidos, gasterópodos, etc. que utilizan los líquenes como refugio y recurso trófico (Brodo et al., 2001; Asplund &

Wardle, 2016).

Por otra parte, los líquenes están entre los seres vivos más sensibles a los cambios ambientales, lo que hace de ellos excelentes indicadores de alerta temprana para otros organismos de menor sensibilidad (Pinho et al., 2014; Matos et al., 2015). La razón de su sensibilidad radica en sus características fisiológicas. Los líquenes son organismos poiquilohídricos, es decir, son incapaces de regular activamente la absorción, almacenamiento y pérdida de agua, por lo que su contenido hídrico fluctúa para equilibrarse al del ambiente, dependiendo en su totalidad del agua de lluvia, la condensación y la humedad del aire (Nash, 1996; Gauslaa, 2014). Esta característica los hace especialmente sensibles a pequeñas variaciones de temperatura, luz y humedad en su entorno (Nash, 2008b) y condiciona su actividad metabólica y crecimiento ya que, en ausencia de humedad ambiental (o incluso, agua líquida en algunos casos), permanecen inactivos (Green et al., 2011; Phinney et al., 2021). Además, carecen de raíces, estomas o sistemas de excreción por lo que el intercambio de gases y la toma de nutrientes de la atmósfera se realiza de manera pasiva a través de la superficie del talo, no pudiendo seleccionar las sustancias que absorben y, por tanto, acumulándolas (Barreno, 2003; Gauslaa, 2014).

Esta sensibilidad junto a otras características tales como su amplia distribución y largos ciclos de vida, su carácter perenne en el sustrato y mínima interacción con él, su baja capacidad de dispersión, fácil muestreo, disponibilidad todo el año, etc. (Martínez et al., 2001; Radies et al., 2009; Rapai et al., 2012) convierte a los líquenes, especialmente los epífitos, en organismos muy valiosos para evaluar el impacto antrópico sobre los ecosistemas (Werth et al., 2005). Además, el monitoreo ambiental a través de bioindicadores es una forma económica de obtener información detallada acerca del efecto de los motores del cambio global sobre la diversidad que puede ser crucial para establecer políticas de gestión y conservación (Pinho et al., 2012). En consecuencia, son numerosos los estudios que evalúan la respuesta de estos organismos a la contaminación atmosférica (e.g., Rose & Hawksworth, 1981; Giordani et al., 2002; Nimis et al., 2002), a la fragmentación y al manejo forestal (e.g., Rose, 1974; Kivistö & Kuusinen, 2000; Belinchón et al., 2007; Aragón et al., 2010; Nascimbene et al., 2013) y al cambio climático (e.g., Martínez et al., 2003; Ellis & Coppins, 2007; Ellis et al., 2007; Matos et al., 2015).

2.4. Los rasgos funcionales en líquenes epífitos

El uso de rasgos funcionales en líquenes epífitos como forma de evaluar la relación entre comunidad y ambiente constituye una herramienta muy prometedora en estudios ecológicos sobre la que aún queda mucho por investigar (Giordani et al., 2012). Los rasgos funcionales son los atributos morfológicos, fisiológicos, fenológicos, etc. de un organismo que determinan su crecimiento, reproducción y supervivencia y, como consecuencia de ello, afectan a su distribución y abundancia (Violle et al., 2007; Ellis et al., 2021). Están estrechamente ligados con la respuesta del individuo a las condiciones abióticas del medio (Ellis et al., 2021), de modo que la cuantificación del tipo de rasgos y su abundancia constituye un indicador muy útil para evaluar el efecto de los motores del cambio global y la adaptación de las especies a cambios ambientales (de Bello et al., 2010; Hurtado et al., 2020b; Łubek et al., 2020).

La mayoría de estudios que evalúan la respuesta funcional de los líquenes a cambios ambientales utilizan **rasgos suaves** o *soft traits* (e.g., Giordani et al., 2012; Matos et al., 2015; Benítez et al., 2018; Hurtado et al., 2019). Estos son rasgos comúnmente cualitativos, económicos y fáciles de medir, con gran poder explicativo e indicativos de la adaptación de los líquenes a las condiciones del medio (Cornelissen et al., 2007; Giordani et al., 2012; Ellis et al., 2021). Los rasgos suaves más utilizados en la bibliografía son la forma de crecimiento, el tipo de fotobionte y la estrategia reproductiva, tres rasgos fáciles de reconocer (Matos et al., 2015) y que aportan información relevante sobre la fisiología y actividad liquénica (Hurtado et al., 2020c). Además, están estrechamente relacionados con el efecto de la perturbación antrópica, el clima y la estructura forestal (Marini et al., 2011; Giordani et al., 2012; Nascimbene & Marini, 2015; Benítez et al., 2018). Por un lado, la forma de crecimiento está asociada a la toma y pérdida de agua (Lakatos et al., 2006; Büdel & Scheidegger, 2008), así como a la incidencia lumínica (Giordani et al., 2012). Por ejemplo, los líquenes fruticulosos generalmente requieren de mayores niveles de luz en comparación con otras formas de crecimiento (Giordani et al., 2012). De manera similar, el tipo de fotobionte determina el régimen hídrico del líquen y está relacionado con la luz y temperatura (Lange et al., 1986; Marini et al., 2011). La mayoría de cianolíquenes se desarrollan en hábitats de elevada humedad (Jovan & McCune, 2004), mientras que los líquenes con algas del género *Trentepohlia* Mart. están adaptados a entornos sombríos de temperaturas más suaves (Marini et al., 2011). Por otro lado, la estrategia reproductiva se asocia con procesos como

la dispersión, colonización y establecimiento (Stofer et al., 2006; Koch et al., 2013). Los propágulos asexuales como los soredios e isidios se dispersan con mayor dificultad debido a su tamaño (Scheidegger & Werth, 2009). Sin embargo, ambos simbiontes se dispersan juntos, por lo que las probabilidades de establecerse con éxito son mayores (Malíček et al., 2019). En cambio, las ascosporas de la reproducción sexual son mucho más pequeñas, lo que les permite llegar a distancias más largas (Werth et al., 2006), siendo un rasgo más ventajoso en ambientes extremos o perturbados (Murtagh et al., 2000). No obstante, su establecimiento puede no ser tan exitoso debido a la necesidad del hongo de encontrar un fotobionte compatible (Ellis, 2012).

Pese a su utilidad, los rasgos suaves no son más que subrogados de funciones más específicas, pero no están directamente vinculados con ellas (Violle et al., 2007). En cambio, los **rasgos duros** o *hard traits* permiten obtener información directa y precisa sobre funciones tales como la actividad fotosintética (por ejemplo, a través del contenido en clorofila), la estrategia hídrica (a través de la capacidad de retención de agua y la masa específica del talo) o la adquisición de nutrientes (con la concentración de radios isotópicos), entre otras (Hurtado et al., 2020c). Se trata de rasgos frecuentemente cuantitativos cuya medida suele ser más cara, compleja y/o requerir más tiempo (Violle et al., 2007; Shipley et al., 2016; Ellis et al., 2021). Pese a su potencial y la importancia de las criptógamas en el ecosistema, son pocos los estudios que han abordado el estudio funcional de los líquenes utilizando rasgos duros, mientras que en otros grupos de organismos como plantas vasculares y animales su uso es más común (de Bello et al., 2010; Wan & Ellis, 2020).

Dado su carácter poiquilohídrico, los líquenes han desarrollado estrategias que les permiten optimizar la toma y almacenamiento de agua (Hovind et al., 2020). A este respecto, la capacidad de retención de agua y la masa específica del talo son dos rasgos duros o cuantitativos especialmente valiosos en la fisiología de estos organismos (Gauslaa et al., 2017; Longinotti et al., 2017). Por un lado, la **capacidad de retención de agua** es una medida equivalente a los milímetros de lluvia o rocío necesarios para alcanzar la saturación hídrica del talo (Gauslaa et al., 2017) y que, por lo tanto, determina la duración del periodo en el que el líquen está metabólicamente activo tras un evento de hidratación (Gauslaa, 2014). Por otra parte, la **masa específica del talo** hace alusión al peso seco del talo por unidad de superficie, es decir, representa su grosor y está considerado un buen predictor de la capacidad de retención de agua (Gauslaa & Coxson, 2011; Gauslaa, 2014;

Merinero et al., 2014). Por lo tanto, un aumento en el peso seco por área suele conllevar un incremento en la capacidad de almacenar agua (Gauslaa & Coxson, 2011; Longinotti et al., 2017).

Tanto la capacidad de retención de agua como la masa específica del talo responden a los gradientes ambientales (Ellis et al., 2021) y muestran importantes diferencias inter- e intraespecíficas (Gauslaa & Coxson, 2011; Merinero et al., 2014). En consecuencia, el estudio de sus variaciones es de gran importancia para determinar el impacto de los cambios ambientales y la adaptación de las especies a ellos (Poorter et al., 2008; Roos et al., 2019). La **variabilidad entre especies** depende de características morfológicas y anatómicas que modifican la capacidad de almacenar agua tales como la forma de crecimiento, el tipo de fotobionte, la hidrofobicidad de la superficie del talo, su color, su grosor, la presencia o ausencia de tomento, la relación superficie-volumen, etc. (Pintado et al., 1997; Lakatos et al., 2006; Palmqvist et al., 2008; Gauslaa & Coxson, 2011; Esseen et al., 2015; Gauslaa et al., 2017; Wan & Ellis, 2020). Por ejemplo, el tipo de fotobionte es responsable de gran parte de estas diferencias, puesto que los clorolíquenes y cefalolíquenes (estos últimos con algas verdes como fotobionte principal y cianobacterias como fotobionte secundario) pueden activarse en condiciones de humedad (Lidén et al., 2010; Hovind et al., 2020), pero los cianolíquenes requieren necesariamente de agua en estado líquido para reanudar su actividad fotosintética (Lange et al., 1986). Por lo tanto, los cianolíquenes suelen presentar una mayor capacidad de retención hídrica en compensación a su incapacidad de utilizar vapor de agua (Gauslaa & Coxson, 2011; Gauslaa, 2014; Merinero et al., 2014). Por otro lado, la forma y el grosor del talo también influyen en las variaciones interespecíficas, dado que los líquenes más finos retienen menos agua (Esseen et al., 2015), pero se activan rápidamente (Phinney et al., 2018), en comparación con los talos más gruesos que requieren de más tiempo para hidratarse por completo (Larson, 1981). Así pues, parece existir una compensación entre los valores bajos de estos rasgos en clorolíquenes de talo fino, asociados a su rápida activación y al uso flexible de distintas formas de hidratación, frente a valores altos como estrategia conservadora en líquenes con talos gruesos que dependen del agua líquida (Gauslaa, 2014; Asplund & Wardle, 2016; Longinotti et al., 2017; Hovind et al., 2020).

Pese a que la mayoría de trabajos se han centrado en buscar las causas de las diferencias funcionales entre especies, recientemente el interés se ha focalizado en el estudio de la variabilidad intraespecífica de los rasgos de estos organismos (Siefert et al.,

2015). Ello se debe a que la **variabilidad intraespecífica** puede tener una mayor influencia a la hora de determinar las variaciones de los rasgos liquénicos en gradientes ambientales (Asplund & Wardle, 2014; Hurtado et al., 2020c). A este nivel, las variaciones entre organismos de la misma especie están asociados a su plasticidad fenotípica y variabilidad genética que les permiten hacer frente a los cambios ambientales (Pintado et al., 1997; Jung et al., 2010; Hurtado et al., 2020c; Ellis et al., 2021). Varios estudios han demostrado la gran variabilidad existente en la capacidad de retención hídrica y masa específica del talo entre individuos de la misma especie (e.g., Snelgar & Green, 1981; Asplund et al., 2012; Merinero et al., 2014, 2015; Hurtado et al., 2020d). Dicha variación se interpreta como una forma de aclimatación a condiciones ambientales adversas tales como el aumento de luz o la mayor tasa evaporativa en zonas soleadas y abiertas (Gauslaa, 2014; Merinero et al., 2014). Frente a estas situaciones de estrés, la masa específica del talo puede incrementarse con el fin de almacenar más agua y compensar así su rápida pérdida (Pintado et al., 1997; Gauslaa & Coxson, 2011; Macdonald & Coxson, 2013).

Teniendo en cuenta todo lo anterior, es de gran importancia ampliar el conocimiento sobre la variación de los rasgos funcionales en un mayor rango de especies con atributos y requerimientos diversos que permitan esclarecer el efecto de los motores del cambio global en la respuesta funcional de los líquenes epífitos (Giordani, 2019; Ellis et al., 2021).

3. JUSTIFICACIÓN

Aunque cada vez son más los estudios que evalúan la diversidad de manera plural considerando sus tres facetas (taxonómica, filogenética y funcional), el conocimiento a este respecto es aún limitado y poco diverso debido al sesgo existente hacia organismos tales como plantas vasculares, aves, mamíferos, etc. Por lo tanto, es necesario hacerlo extensivo a otros grupos de seres vivos como los líquenes epífitos que, aunque comúnmente pasan desapercibidos, están considerados buenos indicadores de cambios ambientales. Además, resulta necesario ampliar los factores ambientales estudiados y hacerlo a distintas escalas espaciales, con el objetivo de disponer de una información más detallada de la respuesta de las comunidades en distintos escenarios y poder así anticipar las consecuencias del cambio global.

Por otro lado, dada la importancia de los rasgos funcionales a la hora de determinar el papel de las especies en el ecosistema, resulta imprescindible extender su estudio a nuevas comunidades sometidas a distintas condiciones ambientales, como forma de evaluar su respuesta y capacidad de adaptación a los cambios del entorno. En esta línea, el estudio de los rasgos duros o cuantitativos es especialmente valioso pues permite la obtención de información mucho más concreta sobre la función de los organismos. Sin embargo, hasta la fecha están muy poco documentados en líquenes, por lo que resulta necesario ampliar el abanico de especies de estudio y analizar su variación tanto a nivel interespecífico como intraespecífico frente a distintas condiciones ambientales.

Por último, la mayoría de los estudios que evalúan la respuesta de las comunidades a los motores del cambio global se han desarrollado en amplias áreas de clima templado, boreal o mediterráneo. Sin embargo, poco se sabe acerca de la respuesta de las especies en zonas de transición climática, más susceptibles de sufrir alteraciones como consecuencia del cambio climático. A este respecto, el noroeste de la península Ibérica ofrece un área limítrofe entre el clima templado y el mediterráneo, donde cabría esperar un aumento de las temperaturas y la sequía que, unido a los efectos de la fragmentación forestal, podría comprometer la supervivencia de muchas especies y determinar cambios a nivel funcional y filogenético.

4. OBJETIVOS Y ESTRUCTURA DE LA TESIS

El objetivo general de esta Tesis Doctoral consiste en evaluar los efectos de la fragmentación forestal, el clima, la estructura y calidad del hábitat sobre los patrones de diversidad taxonómica, funcional y filogenética de las comunidades de líquenes epífitos a diferentes escalas espaciales.

Para alcanzar este objetivo general, la tesis se estructura en varios objetivos específicos que se abordan a lo largo de los siguientes tres capítulos:

- **Capítulo 1:** Analizar el efecto de la fragmentación forestal, el clima, la estructura y calidad del hábitat sobre los patrones de diversidad taxonómica, funcional y filogenética de las comunidades de líquenes epífitos en robledales de un área de transición templada-mediterránea al noroeste de la península Ibérica. Además, evaluar el efecto de la escala espacial en la relación entre los distintos factores abióticos y las tres dimensiones de la diversidad. Por último, analizar si el efecto de dichos factores ambientales sobre las tres facetas de la diversidad ocurre de manera directa o de manera indirecta a través de la diversidad funcional.

- **Capítulo 2:** Estudiar qué factores ambientales relacionados con la fragmentación forestal, el clima, la estructura y calidad del hábitat determinan la riqueza y abundancia de distintos rasgos funcionales en las comunidades de líquenes epífitos presentes en robledales de un área de ecotonía climática al sur de la cordillera Cantábrica. Asimismo, estudiar la influencia de la escala espacial en la relación entre los factores ambientales y los diferentes atributos funcionales. También, analizar si la abundancia de determinados rasgos funcionales puede considerarse un subrogado de la riqueza total de especies.

- **Capítulo 3:** Evaluar la variabilidad inter- e intraespecífica de dos rasgos relacionados con la estrategia hídrica (capacidad de retención de agua y masa específica del talo) en varias especies de macrolíquenes presentes en los robledales fragmentados de un área de transición climática al noroeste peninsular. Por un lado, analizar si hay diferencias en ambos rasgos entre las especies objeto de estudio a tenor de su forma de crecimiento, tipo de fotobionte y otras características. Por otro lado, examinar qué factores abióticos relacionados con el clima, la estructura forestal y las condiciones microclimáticas determinan la variabilidad de ambos rasgos a nivel intraespecífico. Asimismo, estudiar la relación entre los dos rasgos en cada una de las especies y si la masa específica del talo determina la capacidad de retención hídrica.

5. METODOLOGÍA GENERAL

En este apartado se hace una descripción general y resumida de la metodología seguida a lo largo de la tesis. Una información más detallada de la metodología utilizada en cada capítulo puede consultarse en la sección *Materials and methods* de cada uno de ellos.

5.1. Área de estudio

El área seleccionada para realizar este estudio se ubica al noroeste de la península Ibérica, concretamente en las comarcas de Omaña y Laciana de la provincia leonesa, situadas al sur de la cordillera Cantábrica (Fig. 1). Esta zona, que combina montañas escarpadas con otros terrenos más planos (desde 887 a 2025 m s.n.m.), se caracteriza por representar un área de ecotonía climática templada-mediterránea, con algunos territorios sometidos a ciertas condiciones de sequía estival. La precipitación anual varía entre 791 y 1515 mm y la media anual de temperaturas fluctúa entre los 5 °C y 10.45 °C (Fick & Hijmans, 2017).

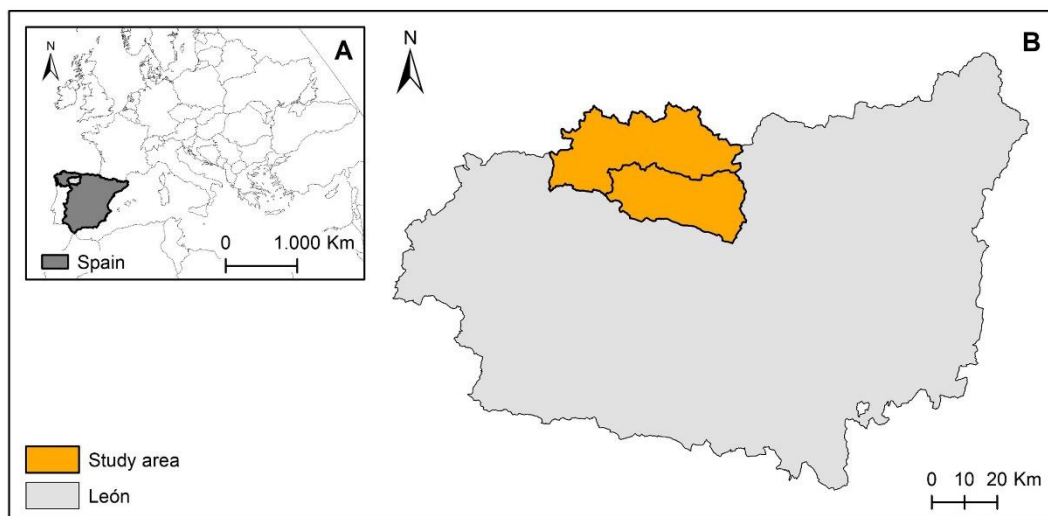


Fig. 1 Área de estudio. A) Situación geográfica del área de estudio en el noroeste de la península Ibérica. B) Extensión del área de estudio en las comarcas de Omaña y Laciana al norte de la provincia de León (España).

Las formaciones boscosas de la zona estudiada están dominadas principalmente por el melojo (*Quercus pyrenaica* Willd.), así como el roble albar (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl) y el abedul (*Betula alba* L.), rodeadas de diferentes tipos de matrices tales como pastos, cultivos, matorrales y plantaciones de pino (Fernández, 2012). Esta Tesis

Doctoral se centra en la diversidad de líquenes epífitos que se desarrollan sobre los troncos de *Quercus* L. (principalmente, *Q. pyrenaica* y ocasionalmente *Q. petraea* o sus híbridos), sometidos a un proceso de fragmentación a lo largo de décadas como consecuencia de la actividad económica de la zona, sustentada hasta hace bien poco en la explotación de sus minas de carbón (Santos & Fernández, 2011). A la disminución y fragmentación de la cubierta vegetal por la minería a cielo abierto, se le unen otras transformaciones tales como la instalación de turbinas eólicas, plantaciones de pinos o la creación de escombreras, cortafuegos y pistas forestales para el acceso de maquinaria pesada, que han conducido a la completa fragmentación del paisaje de la zona (Fig. 2) (García & Cantó, 2010; Santos & Fernández, 2011).

5.2. Diseño experimental y toma de datos

Para abordar el muestreo en campo, se seleccionaron 20 fragmentos de robledal a través de las ortofotos ofrecidas por el servicio de cartografía de la Junta de Castilla y León (2014) (Fig. 3 y 4). Para su selección, se siguieron algunos criterios: (1) Que fueran bosques puros de *Quercus* (los bosques mixtos con abedul fueron descartados); (2) que fueran variados en tamaños, formas y matrices circundantes; y (3) que estuvieran separados por un corte en la continuidad forestal de al menos 5 metros de ancho. Asimismo, siguiendo a Cardós et al. (2016) con pequeñas modificaciones, se determinó el número de parcelas que era necesario muestrear según la superficie del fragmento para detectar al menos el 90% de las especies liquénicas en él presentes. Así, se establecieron tres parcelas en los fragmentos de menos de 40 hectáreas, cuatro y cinco respectivamente en los fragmentos entre 40–90 y 90–170 hectáreas y siete parcelas en aquellos superiores a 170 hectáreas.

Para los **capítulos 1 y 2**, se establecieron en cada fragmento parcelas de 10 x 10 metros separadas entre sí por una distancia mínima de 300 metros siempre que fuera posible, y alejadas del borde al menos 70 metros para evitar sus efectos (Laurance & Yensen, 1991). En total, se analizaron 94 parcelas. En cada una de ellas, se preseleccionaron los árboles cuyos diámetros a la altura del pecho (DBH) estuvieran comprendidos entre 14 y 28 cm. De ellos, se muestrearon cuatro árboles: el de mayor y el de menor DBH, así como los dos árboles cuyos valores de DBH estuvieran más próximos a la media de la parcela (Cardós et al., 2016). En total, se muestrearon 376 árboles.

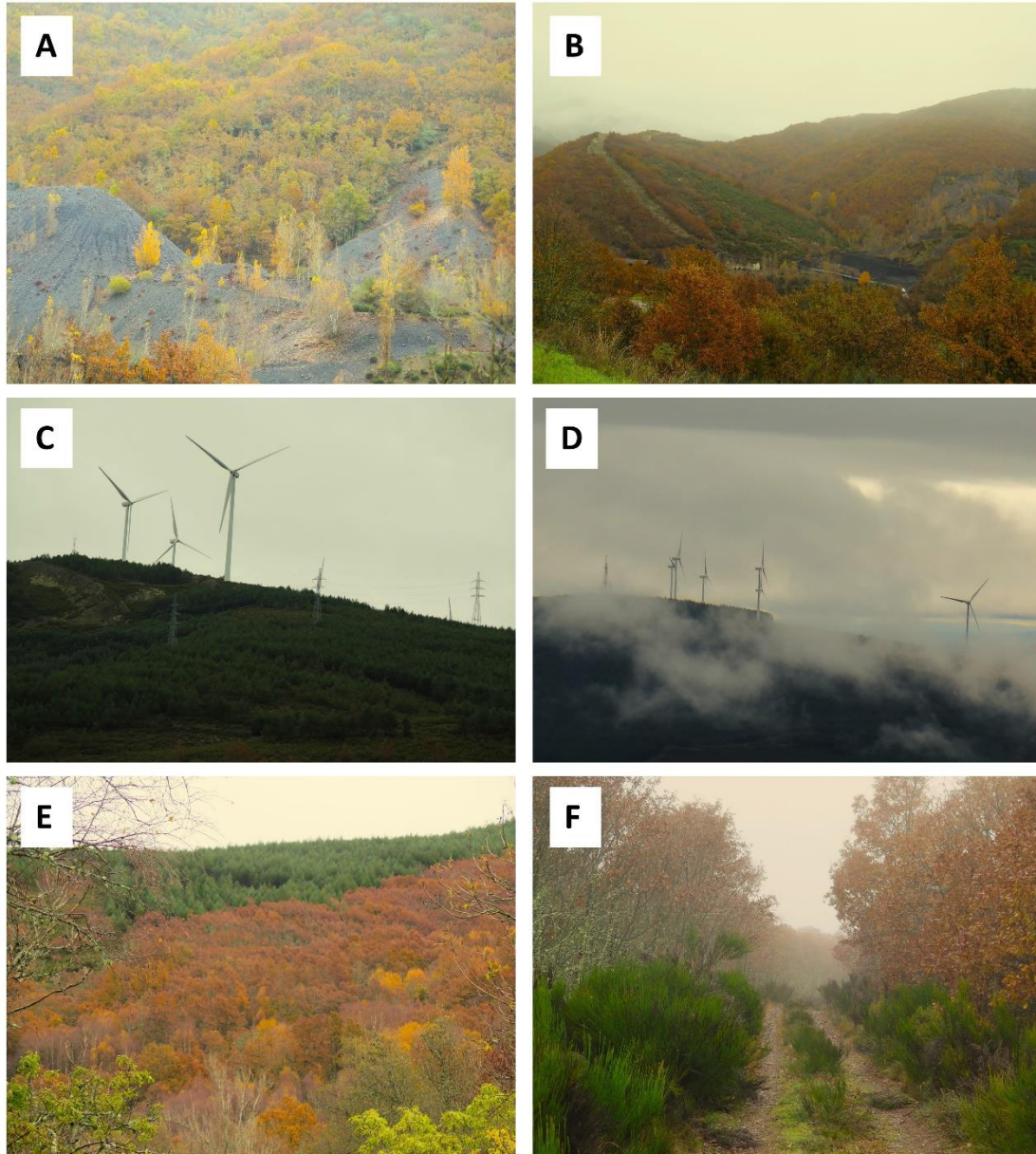


Fig. 2 Ejemplos de paisaje fragmentado en el área de estudio. A) Escombreras fragmentando el robledal. **B)** Vista general de escombreras (derecha) y cortafuegos (izquierda) intercalados en el robledal. **C)** Aerogeneradores, tendidos eléctricos y plantaciones de pinos en el área de estudio. **D)** Vista general de los aerogeneradores que fragmentan el hábitat. **E)** Plantación de pinos que colinda con el robledal. **F)** Dos fragmentos de robledal (a derecha e izquierda) separados por un camino con crecimiento de herbáceas y arbustos. Autoría de las imágenes: Ana B. Fernández Salegui.

El muestreo se realizó durante el periodo estival de 2017, 2018 y 2019 tras el brote de las hojas, y en cada forófito se colocaron cuatro cuadrículas de 20 x 20 cm a dos alturas (base del tronco y altura del pecho) y orientaciones (norte y sur del tronco). En cada una de ellas, se cuantificó el porcentaje de cobertura de cada especie liquénica situada en los

límites de la cuadrícula. En total, se realizaron 1504 inventarios. En aquellos casos en los que la identificación no fue posible en el campo, se tomaron muestras para su posterior identificación en el laboratorio siguiendo claves de determinación (Clauzade & Roux, 1985; Burgaz & Ahti, 2009; Smith et al., 2009; Araujo, 2015) y/o técnicas cromatográficas en algunos casos (White & James, 1985). Para la nomenclatura de las especies se siguió Index Fungorum (2020). Finalmente, se calculó la media de la cobertura de cada especie a escala de árbol, parcela y fragmento.

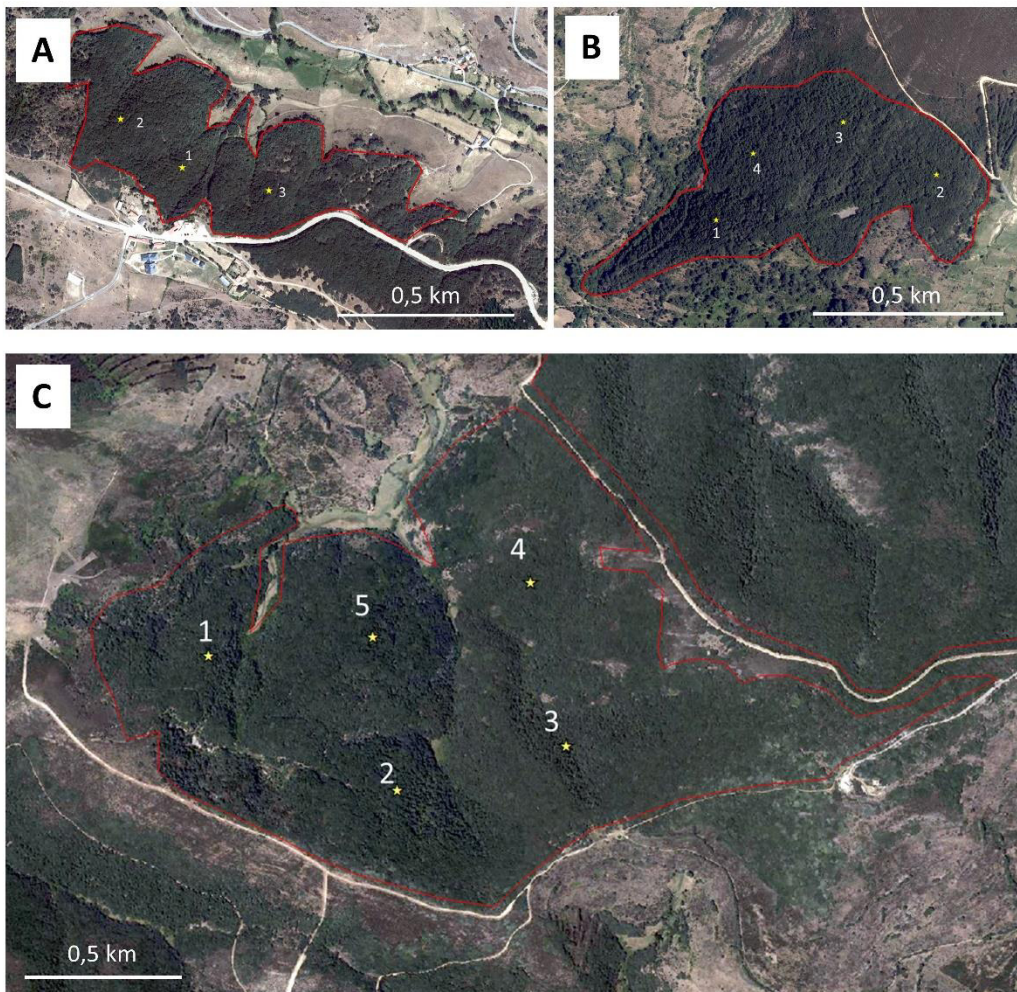


Fig. 3 Ejemplos de fragmentos y parcelas muestreadas. A–C) Se muestra la delimitación (línea roja) de tres de los fragmentos de bosque muestreados sobre el fondo de ortofoto. En el interior, se indican en amarillo las parcelas de muestreo.

Adicionalmente para el **capítulo 3**, se seleccionaron siete especies de macrolíquenes representativas del área de estudio y diversas en cuanto a forma de crecimiento y tipo de fotobionte, con el fin de cuantificar sus rasgos funcionales (Fig. 5):

Parmelia sulcata Taylor, *Parmelina tiliacea* (Hoffm.) Hale, *Evernia prunastri* (L.) Ach., *Ramalina farinacea* (L.) Ach., *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm., *Lobarina scrobiculata* (Scop.) Nyl. ex Cromb. y *Nephroma resupinatum* (L.) Ach. En cada fragmento, se recogieron cinco talos maduros, sanos y de tamaño similar de cada una de las siete especies, siempre que fue posible, ya que algunas especies no estaban presentes en todos los boques muestreados. En total, se recogieron 475 talos que fueron secados a temperatura ambiente y almacenados a $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ hasta la realización de las medidas (Honegger, 2003).

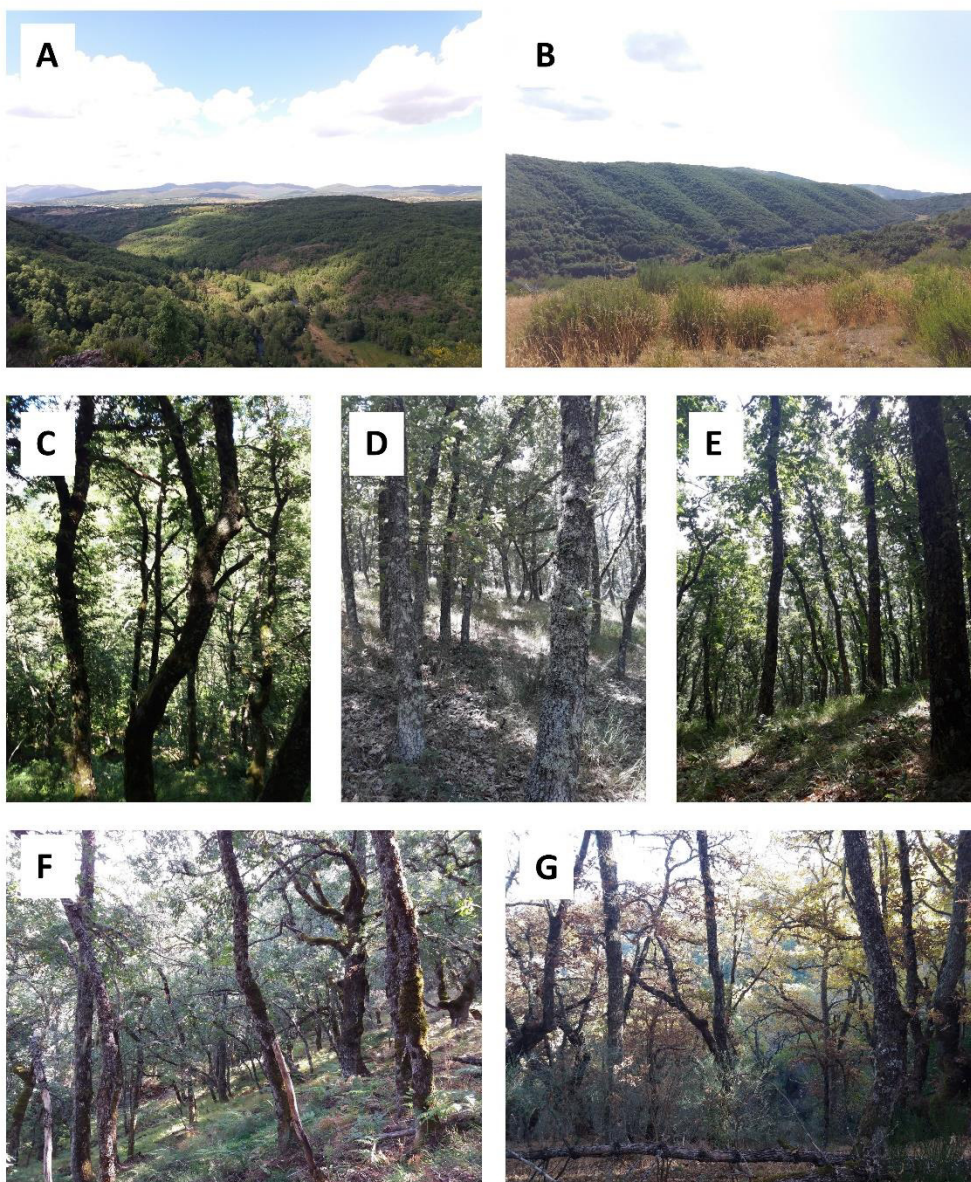


Fig. 4 Aspecto de los bosques donde se realizó el diseño experimental y toma de datos. A–B) Aspecto externo de algunos de los fragmentos muestreados. C–G) Imágenes ejemplo de la estructura interna de los bosques muestreados. Autoría de las imágenes: Sonia Trobajo.

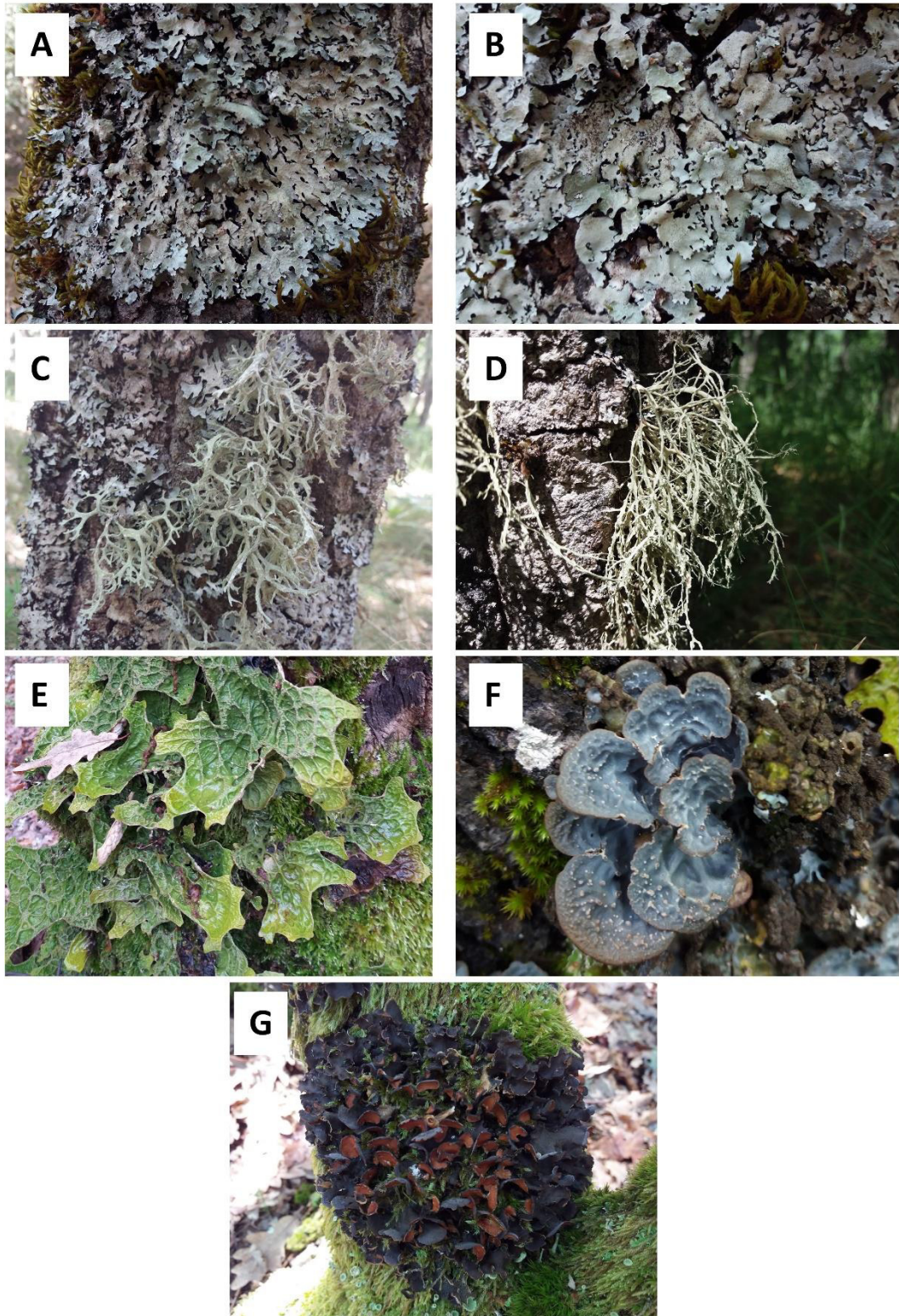


Fig. 5 Especies de macrolíquenes seleccionadas para medir sus rasgos funcionales (capacidad de retención de agua y masa específica del talo). **A)** *Parmelia sulcata*; **B)** *Parmelina tiliacea*; **C)** *Evernia prunastri*; **D)** *Ramalina farinacea*; **E)** *Lobaria pulmonaria*; **F)** *Lobarina scrobiculata*; **G)** *Nephroma resupinatum* (Capítulo 3). Autoría de las imágenes: Sonia Trobajo.

5.3. Rasgos funcionales

Para abordar el estudio funcional de los **capítulos 1 y 2**, se seleccionaron tres rasgos suaves o cualitativos (forma de crecimiento, tipo de fotobionte y estrategia reproductiva), relacionados con diferentes aspectos de la biología de los líquenes tales como el balance hídrico, la actividad fotosintética y la capacidad de dispersión y establecimiento (Lange et al., 1986; Büdel & Scheidegger, 2008; Koch et al., 2013). Cada especie fue clasificada siguiendo la información para dichos rasgos presente en las bases de datos de ITALIC (Nimis & Martellos, 2017) y Lias Light (Rambold et al., 2014), así como en Aragón et al. (2016), con ligeras modificaciones.

Para el **capítulo 3**, se cuantificaron en el laboratorio dos rasgos duros o cuantitativos (capacidad de retención de agua, WHC y masa específica del talo, STM), siguiendo el protocolo de Merinero et al. (2014). Para ello, los talos fueron saturados en agua y digitalizados con un escáner, con el fin de medir su área con Adobe Photoshop (Fig. 6). Posteriormente, se saturaron nuevamente en agua para calcular su peso húmedo y se secaron a 65 °C durante 72h para cuantificar su peso seco. WHC fue calculada sustrayendo al peso húmedo el peso seco y dividiéndolo por el área, mientras que STM se cuantificó como la relación entre peso seco y área.

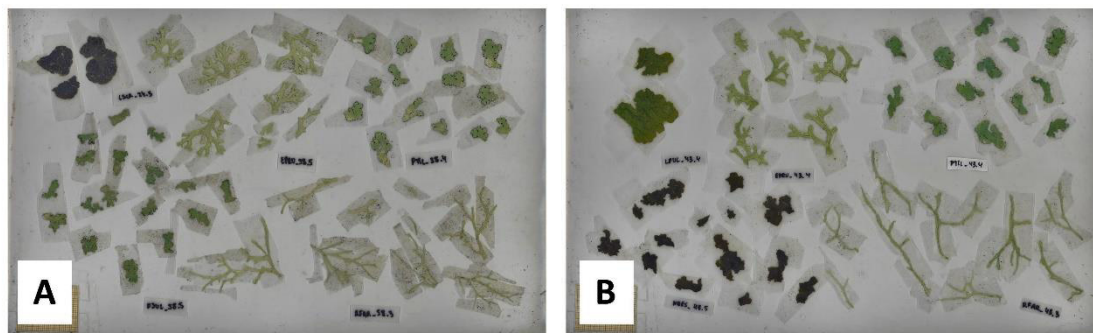


Fig. 6 Imágenes obtenidas para la medición de la capacidad de retención de agua y masa específica del talo. A–B) Se muestran dos ejemplos de las imágenes obtenidas mediante escaneo de los talos líquénicos en el proceso de medida de sus rasgos funcionales (Capítulo 3).

5.4. Métricas de diversidad taxonómica, funcional y filogenética

En el **capítulo 1**, se calcularon diferentes índices que muestran la diversidad taxonómica, funcional y filogenética de las comunidades liquénicas de los bosques muestreados a dos escalas: escala de parcela y de árbol.

- **Diversidad taxonómica:** se calculó el Inverso de Simpson a partir de las medidas de cobertura de cada especie.
- **Diversidad funcional:** con los datos de cobertura de cada rasgo funcional (rasgos suaves: forma de crecimiento, tipo de fotobionte y estrategia reproductiva) se calculó el índice de disimilitud de Rao (Rao, 1982). Posteriormente, se combinaron en un único Rao todos los rasgos (*Rao multitrait*).
- **Diversidad filogenética:** se calculó nuevamente el índice de disimilitud de Rao (Rao, 1982). Para ello se construyó un árbol filogenético combinado utilizando cuatro marcadores moleculares (nuITS, nuLSU, mtSSU y RPB1). Las secuencias fueron obtenidas de GenBank o en el caso de no estar disponibles en la base de datos, fueron generadas en el laboratorio con especímenes recolectados en el área de muestreo siguiendo el protocolo de Prieto & Wedin (2013).

5.5. Variables ambientales

Se midieron 33 variables ambientales relacionadas con la fragmentación forestal, el clima, la estructura y calidad del hábitat. A **nivel de fragmento**, se midió la superficie y el perímetro de cada fragmento utilizando GIS ArcMap (Esri Inc., 2016). A través del índice de forma formulado por Patton (1975) y modificado por Laurance & Yensen (1991), se cuantificó la forma de cada fragmento y su desviación de la circularidad. Asimismo, se calculó el porcentaje de perímetro en contacto con tres tipos de matrices: (1) matriz de alto contraste microclimático pero facilitadora para la dispersión de los propágulos (DFM); (2) matriz de fisonomía similar al robledal y que facilita la dispersión (SFM), y (3) matriz formada por plantaciones de pino que dificultan la dispersión de los propágulos liquénicos (PM).

A **nivel de parcela**, se midió la latitud y longitud, altitud, pendiente y orientación, porcentaje de matorral, densidad arbórea por m², promedio del DBH arbóreo y apertura del dosel arbóreo. Para cuantificar esta última, se tomaron dos fotografías hemisféricas en el centro de la parcela (a la altura del pecho y del suelo) y se analizaron posteriormente con Gap Light Analyzer (Frazer et al., 1999). Adicionalmente, a **nivel de árbol** se midió el DBH de todos los forófitos del interior de la parcela.

Además, se obtuvieron 19 **variables climáticas** a través de WorldClim (Fick & Hijmans, 2017) calculadas a nivel de fragmento y/o de parcela: temperatura media anual, media del rango diario, isothermicidad, estacionalidad de la temperatura, temperatura

máxima del mes más cálido, temperatura mínima del mes más frío, rango anual de temperatura, temperatura media del cuatrimestre más húmedo, temperatura media del cuatrimestre más seco, temperatura media del cuatrimestre más cálido, temperatura media del cuatrimestre más frío, precipitación anual, precipitación del mes más húmedo, precipitación del mes más seco, estacionalidad de la precipitación, precipitación del cuatrimestre más húmedo, precipitación del cuatrimestre más seco, precipitación del cuatrimestre más cálido y precipitación del cuatrimestre más frío.

5.6. Análisis estadísticos

En cada capítulo, se seleccionó un grupo de variables ambientales diferentes para construir los modelos que evalúan la respuesta de los líquenes a los factores abióticos. Para ello, se analizó la correlación entre variables y se atendió a los objetivos perseguidos en cada capítulo. Además, se testó la normalidad de las variables seleccionadas y se transformaron cuando fue necesario para cumplir con los supuestos de normalidad y homocedasticidad. Para evaluar la idoneidad de los modelos ajustados, de manera general se testó que los residuos de los modelos se distribuyeran de acuerdo a la normalidad sin patrones observables (Zuur et al., 2009). Asimismo, se empleó el estadístico C de Fisher para evaluar el ajuste de los modelos de ecuaciones estructurales. Para la realización de todos los análisis estadísticos se empleó el programa estadístico R versión 4.0.3 (R Core Team, 2020).

En el **capítulo 1** se utilizaron modelos de ecuaciones estructurales para testar el efecto directo e indirecto de las variables ambientales relacionadas con la fragmentación, el clima, la estructura y calidad del hábitat sobre las tres facetas de la diversidad. Para ello, se partió de un marco teórico *a priori* que asume que la diversidad funcional modula la respuesta de las otras dos facetas al ambiente. Se ajustaron dos modelos a dos escalas: uno a escala de parcela y otro a nivel de árbol, siguiendo un diseño anidado en el que el fragmento actúa como factor aleatorio a nivel de parcela y la parcela incluida en cada fragmento lo hace a nivel de árbol.

En el **capítulo 2** se emplearon modelos lineares generalizados (GLMs) y modelos lineares generalizados mixtos (GLMMs) para testar el efecto de los factores ambientales sobre la riqueza y abundancia de los distintos grupos funcionales. Para ello, se calculó la riqueza y cobertura media de cada categoría de forma de crecimiento, tipo de fotobionte y estrategia reproductiva a escala de fragmento y de parcela. A nivel de fragmento, se

emplearon GLMs y a nivel de parcela, GLMMs, atendiendo a la estructura jerarquizada de los datos por la cual las parcelas se anidan en fragmentos. Además, se seleccionó para cada variable respuesta la familia de distribución de errores más apropiada según el tipo de datos (Gaussiana, binomial, Poisson, etc.) para ajustar los modelos.

En el **capítulo 3** se utilizaron análisis de varianza (ANOVA) y test de Tukey para testar las diferencias existentes en a) WHC, b) STM y c) contenido de agua por unidad de masa, entre especies, formas de crecimiento y tipos de fotobionte. Además, se emplearon modelos lineares (LMs) para establecer la relación entre WHC y STM. A nivel intraespecífico, se emplearon también modelos lineares para testar el efecto de las variables ambientales sobre los valores de WHC y STM.

6. LISTADO DE MANUSCRITOS

La presente tesis está conformada por tres manuscritos escritos en inglés. Dos artículos se encuentran ya publicados en las revistas *Fungal Ecology* y *Fungal Biology* mientras que un tercer artículo está en preparación. A continuación, se detalla el título de cada uno de ellos, los coautores y su estado actual de publicación.

- **Capítulo 1**

Trobajo S, Martínez I, Prieto M, Fernández-Salegui AB, Terrón A, Hurtado P. Environmental drivers shaping functional, taxonomic and phylogenetic diversity are scale-dependent in epiphytic lichen communities within Temperate-Mediterranean fragmented forests. *En preparación*.

- **Capítulo 2**

Trobajo S, Fernández-Salegui AB, Terrón A, Martínez I. (2022). Functional traits of epiphytic lichen communities in a Temperate-Mediterranean fragmented landscape: Importance of patch size, tree diameter and summer rainfall. *Fungal Ecology*, 57-58: 101160. DOI: 10.1016/j.funeco.2022.101160

- **Capítulo 3**

Trobajo S, Fernández-Salegui AB, Hurtado P, Terrón A, Martínez I. (2022). Interspecific and intraspecific variability of water use traits in macrolichen species in a fragmented landscape along a climatic ecotone area. *Fungal Biology*, 126: 438–448. DOI: 10.1016/j.funbio.2022.04.008

7. AFILIACIÓN DE LOS COAUTORES

- Ana Belén **Fernández-Salegui**¹, Arsenio **Terrón**¹ e Isabel **Martínez**² (directores de tesis, Capítulos 1-3)

¹Área de Botánica, Departamento de Biodiversidad y Gestión Ambiental, Facultad de CC Biológicas y Ambientales, Universidad de León, 24071, León, España.

²Área de Biodiversidad y Conservación, Departamento de Biología y Geología, Física y Química Inorgánica, Escuela Superior de Ciencias Experimentales y Tecnología, Universidad Rey Juan Carlos, 28933, Móstoles (Madrid), España.

- Pilar **Hurtado** (Capítulos 1 y 3)

Área de Biodiversidad y Conservación, Departamento de Biología y Geología, Física y Química Inorgánica, Escuela Superior de Ciencias Experimentales y Tecnología, Universidad Rey Juan Carlos, 28933, Móstoles (Madrid), España.

Department of Pharmacy (DIFAR), University of Genoa, I-16148, Genoa, Italy.

- María **Prieto** (Capítulo 1)

Área de Biodiversidad y Conservación, Departamento de Biología y Geología, Física y Química Inorgánica, Escuela Superior de Ciencias Experimentales y Tecnología, Universidad Rey Juan Carlos, 28933, Móstoles (Madrid), España.

8. REFERENCIAS

- Alves, F.J., de Siqueira, D., Loyola, R., 2021. Critical areas for retaining multiple dimensions of bird diversity in the Cerrado. *Journal of Nature Conservation*, 64: 126079.
- Antoine, M.E., 2004. An ecophysiological approach to quantifying nitrogen fixation by *Lobaria oregana*. *The Bryologist*, 107: 82–87.
- Aragón, G., Abuja, L., Belinchón, R., Martínez, I., 2015. Edge type determines the intensity of forest edge effect on epiphytic communities. *European Journal of Forest Research*, 134: 443–451.
- Aragón, G., Belinchón, R., Martínez, I., Prieto, M., 2016. A survey method for assessing the richness of epiphytic lichens using growth forms. *Ecological Indicators*, 62: 101–105.
- Aragón, G., Martínez, I., Izquierdo, P., Belinchón, R., Escudero, A., 2010. Effects of forest management on epiphytic lichen diversity in Mediterranean forests. *Applied Vegetation Science*, 13: 183–194.
- Araujo, E., 2015. Sistemática integrada del género *Usnea* Adans. (Parmeliaceae) en la Península Ibérica. Tesis Doctoral, Universidad Complutense de Madrid.
- Arnan, X., Cerdá, X., Retana, J., 2015. Partitioning the impact of environment and spatial structure on alpha and beta components of taxonomic, functional, and phylogenetic diversity in European ants. *PeerJ*, 3: e1241.
- Arnan, X., Cerdá, X., Retana, J., 2016. Relationships among taxonomic, functional, and phylogenetic ant diversity across the biogeographic regions of Europe. *Ecography*, 39: 1–10.
- Aschenbrenner, I.A., Cernava, T., Berg, G., Grube, M., 2016. Understanding microbial multi-species symbioses. *Frontiers in Microbiology*, 7: 1–9.
- Asplund, J., Sandling, A., Wardle, D.A., 2012. Lichen specific thallus mass and secondary compounds change across a retrogressive fire-driven chronosequence. *PLoS One*, 7: e49081.
- Asplund, J., Wardle, D.A., 2014. Within-species variability is the main driver of community-level responses of traits of epiphytes across a long-term chronosequence. *Functional Ecology*, 28: 1513–1522.
- Asplund, J., Wardle, D.A., 2016. How lichens impact on terrestrial community and ecosystem properties. *Biological Reviews*, 92: 1720–1738.
- Barnosky, A.D., Hadly, E.A., Bascompte, J., Berlow, E.L., Brown, J.H., Fortelius, M., Getz, W.M., Harte, J., Hastings, A., Marquet, P.A., Martinez, N.D., Mooers, A., Roopnarine, P., Vermeij, G., Williams, J.W., Gillespie, R., Kitzes, J., Marshall, C., Matzke, N., Mindell, D.P., Revilla, E., Smith, A.B., 2012. Approaching a state shift in Earth's biosphere. *Nature*, 486: 52–58.
- Barreno, E., 2003. Hongos simbioses: líquenes, micoficobiosis y micorrizas. In: Izco, J., Barreno, E., Brigués, M., Costa, M., Devesa, J., Fernández, F., Gallardo, T., Llimona, X., Salvo, E., Talavera, S., Valdés, B. (Eds.), *Botánica*. McGraw Hill Interamericana de España, Madrid, pp. 309–340.
- Bässler, C., Cadotte, M.W., Beudert, B., Heibl, C., Blaschke, M., Bradtka, J.H., Langbehn, T., Werth, S., Müller, J., 2016. Contrasting patterns of lichen functional diversity and species richness across an elevation gradient. *Ecography*, 39: 689–698.
- Beerling, D.J., Royer, D.L., 2011. Convergent Cenozoic CO₂ history. *Nature Geoscience*, 4: 418–420.
- Belinchón, R., Martínez, I., Escudero, A., Aragón, G., Valladares, F., 2007. Edge effects on epiphytic communities in a Mediterranean *Quercus pyrenaica* forest. *Journal of Vegetation Science*, 18: 81–

92.

- Belinchón, R., Martínez, I., Otálora, M.A.G., Aragón, G., Dimas, J., Escudero, A., 2009. Fragment quality and matrix affect epiphytic performance in a Mediterranean forest landscape. *American Journal of Botany*, 96: 1974–1982.
- Benítez, Á., Aragón, G., González, Y., Prieto, M., 2018. Functional traits of epiphytic lichens in response to forest disturbance and as predictors of total richness and diversity. *Ecological Indicators*, 86: 18–26.
- Brodo, I.M., Sharnoff, S.D., Sharnoff, S., 2001. Lichens of North America. Yale University Press, New Haven, CT.
- Büdel, B., Scheidegger, C., 2008. Thallus morphology and anatomy. In: Nash III, T.H. (Ed.), *Lichen Biology*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 40–68.
- Burgaz, A.R., Ahti, T., 2009. Cladoniaceae, Flora liquenológica ibérica. Sociedad Española de Liquenología, Madrid.
- Cadotte, M.W., Dinnage, R., Tilman, D., 2012. Phylogenetic diversity promotes ecosystem stability. *Ecology*, 93: 223–233.
- Calviño-Cancela, M., López de Silanes, M.E., Rubido-Bará, M., Uribarri, J., 2013. The potential role of tree plantations in providing habitat for lichen epiphytes. *Forest Ecology and Management*, 291: 386–395.
- Cardós, J.L.H., Martínez, I., Calvo, V., Aragón, G., 2016. Epiphyte communities in Mediterranean fragmented forests: importance of the fragment size and the surrounding matrix. *Landscape Ecology*, 31: 1975–1995.
- Chao, A., Henderson, P.A., Chiu, C.H., Moyes, F., Hu, K.H., Dornelas, M., Magurran, A.E., 2021. Measuring temporal change in alpha diversity: a framework integrating taxonomic, phylogenetic and functional diversity and the iNEXT.3D standardization. *Methods in Ecology and Evolution*, 12: 1926–1940.
- Chaudhary, V.B., Bowker, M.A., O'Dell, T.E., Grace, J.B., Redman, A.E., Rillig, M.C., Johnson, N.C., 2009. Untangling the biological contributions to soil stability in semiarid shrublands. *Ecological Applications*, 19: 110–122.
- Chen, J., Franklin, J.F., Spies, T.A., 1993. Contrasting microclimates among clearcut, edge, and interior of old-growth Douglas-fir forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 63: 219–237.
- Chiarucci, A., Bacaro, G., Scheiner, S.M., 2011. Old and new challenges in using species diversity for assessing biodiversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366: 2426–2437.
- Chown, S.L., Hoffmann, A.A., Kristensen, T.N., Angilletta, M.J., Stenseth, N.C., Pertoldi, C., 2010. Adapting to climate change: a perspective from evolutionary physiology. *Climate Research*, 43: 3–15.
- Clauzade, G., Roux, C., 1985. Likenoj de Okcidenta Europo. Ilustrita determinlibro. *Bulletin de la Société Botanique du Centre-Ouest*, 7: 1–893.
- Concostrina-Zubiri, L., Arenas, J.M., Martínez, I., Escudero, A., 2019. Unassisted establishment of biological soil crusts on dryland road slopes. *Web Ecology*, 19: 39–51.

- Concostrina-Zubiri, L., Pescador, D.S., Martínez, I., Escudero, A., 2014. Climate and small scale factors determine functional diversity shifts of biological soil crusts in Iberian drylands. *Biodiversity and Conservation*, 23: 1757–1770.
- Cornelissen, J.H.C., Lang, S.I., Soudzilovskaia, N.A., During, H.J., 2007. Comparative cryptogam ecology: A review of bryophyte and lichen traits that drive biogeochemistry. *Annals of Botany*, 99: 987–1001.
- Cowie, R.H., Bouchet, P., Fontaine, B., 2022. The Sixth Mass Extinction: fact, fiction or speculation? *Biological Reviews*, 97: 640–663.
- Crockatt, M.E., 2012. Are there edge effects on forest fungi and if so do they matter? *Fungal Biology Reviews*, 26: 94–101.
- de Bello, F., Lavorel, S., Díaz, S., Harrington, R., Cornelissen, J.H.C., Bardgett, R.D., Berg, M.P., Cipriotti, P., Feld, C.K., Hering, D., da Silva, P.M., Potts, S.G., Sandin, L., Sousa, J.P., Storkey, J., Wardle, D.A., Harrison, P.A., 2010. Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation*, 19: 2873–2893.
- De Oliveira, A.A., Vicentini, A., Chave, J., Castanho, C.D.T., Davies, S.J., Martini, A.M.Z., Lima, R.A.F., Ribeiro, R.R., Iribar, A., Souza, V.C., 2014. Habitat specialization and phylogenetic structure of tree species in a coastal Brazilian white-sand forest. *Journal of Plant Ecology*, 7: 134–144.
- De Pauw, K., Meeussen, C., Govaert, S., Sanczuk, P., Vanneste, T., Bernhardt-Römermann, M., Bollmann, K., Brunet, J., Calders, K., Cousins, S.A.O., Diekmann, M., Hedwall, P.O., Iacopetti, G., Lenoir, J., Lindmo, S., Orczewska, A., Ponette, Q., Plue, J., Selvi, F., Spicher, F., Verbeeck, H., Vermeir, P., Zellweger, F., Verheyen, K., Vangansbeke, P., De Frenne, P., 2021. Taxonomic, phylogenetic and functional diversity of understorey plants respond differently to environmental conditions in European forest edges. *Journal of Ecology*, 109: 2629–2648.
- Debinski, D.M., Holt, R.D., 2000. A survey and overview of habitat fragmentation experiments. *Conservation Biology*, 14: 342–355.
- Devictor, V., Mouillot, D., Meynard, C., Jiguet, F., Thuiller, W., Mouquet, N., 2010. Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: the need for integrative conservation strategies in a changing world. *Ecology Letters*, 13: 1030–1040.
- Dias, A.T.C., Berg, M.P., de Bello, F., Van Oosten, A.R., Bílá, K., Moretti, M., 2013. An experimental framework to identify community functional components driving ecosystem processes and services delivery. *Journal of Ecology*, 101: 29–37.
- Didham, R.K., 2010. The ecological consequences of habitat fragmentation. In: Jansson, R. (Ed.), *Encyclopedia of Life Sciences*. John Wiley & Sons, Ltd., Chichester, pp. 1–11.
- Ellis, C.J., 2012. Lichen epiphyte diversity: A species, community and trait-based review. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 14: 131–152.
- Ellis, C.J., Asplund, J., Benesperi, R., Branquinho, C., Di Nuzzo, L., Hurtado, P., Martínez, I., Matos, P., Nascimbene, J., Pinho, P., Prieto, M., Rocha, B., Rodríguez-Arribas, C., Thüs, H., Giordani, P., 2021. Functional traits in lichen ecology: A review of challenge and opportunity. *Microorganisms*, 9: 766.
- Ellis, C.J., Coppins, B.J., 2007. Changing climate and historic-woodland structure interact to control species

- diversity of the ‘*Lobarion*’ epiphyte community in Scotland. *Journal of Vegetation Science*, 18: 725–734.
- Ellis, C.J., Coppins, B.J., Dawson, T.P., Seaward, M.R.D., 2007. Response of British lichens to climate change scenarios: Trends and uncertainties in the projected impact for contrasting biogeographic groups. *Biological Conservation*, 140: 217–235.
- Esri Inc., 2016. ArcMap (version 10.5.1). Software. Esri Inc., Redlands.
- Esseen, P.A., Olsson, T., Coxson, D., Gauslaa, Y., 2015. Morphology influences water storage in hair lichens from boreal forest canopies. *Fungal Ecology*, 18: 26–35.
- Fahrig, L., 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34: 487–515.
- Fernández, L., 2012. Plantas silvestres de la comarca de Laciana. Club Xeiitu, León.
- Fick, S.E., Hijmans, R.J., 2017. Worldclim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 37: 4302–4315.
- Frazer, G.W., Canham, C.D., Lertzman, K.P., 1999. Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York.
- Galloway, D.J., 1992. Biodiversity: a lichenological perspective. *Biodiversity and Conservation*, 1: 312–323.
- García, A., Cantó, F., 2010. Plan director para la restauración edafopaisajística y recuperación ambiental de los espacios degradados por la minería del carbón en la comarca de El Bierzo. Centro de Investigaciones Energéticas, Medioambientales y Tecnológicas (CIEMAT), Madrid.
- García, J., Halpern, B.S., Schoeman, D.S., Brown, C.J., Kiessling, W., Moore, P.J., Pandolfi, J.M., Poloczanska, E.S., Richardson, A.J., Burrows, M.T., 2015. Climate velocity and the future global redistribution of marine biodiversity. *Nature Climate Change*, 6: 83–88.
- Gauslaa, Y., 2014. Rain, dew, and humid air as drivers of morphology, function and spatial distribution in epiphytic lichens. *The Lichenologist*, 46: 1–16.
- Gauslaa, Y., Coxson, D., 2011. Interspecific and intraspecific variations in water storage in epiphytic old forest foliose lichens. *Botany*, 89: 787–798.
- Gauslaa, Y., Coxson, D.S., Solhaug, K.A., 2012. The paradox of higher light tolerance during desiccation in rare old forest cyanolichens than in more widespread co-occurring chloro- and cephalolichens. *New Phytologist*, 195: 812–822.
- Gauslaa, Y., Solhaug, K.A., Longinotti, S., 2017. Functional traits prolonging photosynthetically active periods in epiphytic cephalolichens during desiccation. *Environmental and Experimental Botany*, 141: 83–91.
- Gignac, L.D., 2001. Bryophytes as indicators of climate change. *The Bryologist*, 104: 410–420.
- Gignac, L.D., Dale, M.R.T., 2005. Effects of fragment size and habitat heterogeneity on cryptogam diversity in the low-boreal forest of western Canada. *The Bryologist*, 108: 50–66.
- Giordani, P., 2019. Lichen diversity and biomonitoring: A special issue. *Diversity*, 11: 171.
- Giordani, P., Brunialti, G., Alleleo, D., 2002. Effects of atmospheric pollution on lichen biodiversity (LB)

- in a Mediterranean region (Liguria, northwest Italy). *Environmental Pollution*, 118: 53–64.
- Giordani, P., Brunialti, G., Bacaro, G., Nascimbene, J., 2012. Functional traits of epiphytic lichens as potential indicators of environmental conditions in forest ecosystems. *Ecological Indicators*, 18: 413–420.
- Gonçalves-Souza, T., Santos, A.J., Romero, G.Q., Lewinsohn, T.M., 2015. Conservation along a hotspot rim: spiders in Brazilian coastal restingas. *Biodiversity and Conservation*, 24: 1131–1146.
- Green, T.G.A., Sancho, L.G., Pintado, A., 2011. Ecophysiology of desiccation/rehydration cycles in mosses and lichens. In: Lüttge, U., Beck, E., Bartels, D. (Eds.), *Plant Desiccation Tolerance*. Springer, Berlin, Germany, pp. 89–120.
- Gregory, R.D., Willis, S.G., Jiguet, F., Voříšek, P., Klvaňová, A., van Strien, A., Huntley, B., Collingham, Y.C., Couvet, D., Green, R.E., 2009. An indicator of the impact of climatic change on European bird populations. *PLoS One*, 4: e4678.
- Hacala, A., Lafage, D., Prinzing, A., Sawtschuk, J., Pétilion, J., 2021. Drivers of taxonomic, functional and phylogenetic diversities in dominant ground-dwelling arthropods of coastal heathlands. *Oecologia*, 197: 511–522.
- Hannah, L., Carr, J.L., Lankerani, A., 1995. Human disturbance and natural habitat: a biome level analysis of a global data set. *Biodiversity and Conservation*, 4: 128–155.
- Hanski, I., 2005. *The shrinking world: Ecological consequences of habitat loss*. Excellence in Ecology. International Ecology Institute, Oldendorf/Luhe, Alemania.
- Harper, K.A., Macdonald, S.E., Burton, P.J., Chen, J., Brosofske, K.D., Saunders, S.C., Euskirchen, E.S., Roberts, D., Jaiteh, M.S., Esseen, P.A., 2005. Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conservation Biology*, 19: 768–782.
- Honegger, R., 2003. The impact of different long-term storage conditions on the viability of lichen-forming ascomycetes and their green algal photobiont, *Trebouxia* spp. *Plant Biology*, 5: 324–330.
- Hovind, A.B., Phinney, N.H., Gauslaa, Y., 2020. Functional trade-off of hydration strategies in old forest epiphytic cephalolichens. *Fungal Biology*, 124: 903–913.
- Hurtado, P., Matos, P., Aragón, G., Branquinho, C., Prieto, M., Martínez, I., 2020a. How much matching there is in functional, phylogenetic and taxonomic optima of epiphytic macrolichen communities along a European climatic gradient? *Science of the Total Environment*, 712: 136533.
- Hurtado, P., Prieto, M., Aragón, G., de Bello, F., Martínez, I., 2020c. Intraspecific variability drives functional changes in lichen epiphytic communities across Europe. *Ecology*, 101: e03017.
- Hurtado, P., Prieto, M., Aragón, G., Escudero, A., Martínez, I., 2019. Critical predictors of functional, phylogenetic and taxonomic diversity are geographically structured in lichen epiphytic communities. *Journal of Ecology*, 107: 2303–2316.
- Hurtado, P., Prieto, M., de Bello, F., Aragón, G., López-Angulo, J., Giordani, P., Díaz-Peña, E.M., Vicente, R., Merinero, S., Košuthová, A., Benesperi, R., Bianchi, E., Mayrhofer, H., Nascimbene, J., Grube, M., Wedin, M., Westberg, M., Martínez, I., 2020b. Contrasting environmental drivers determine biodiversity patterns in epiphytic lichen communities along a European gradient. *Microorganisms*, 8: 1913.
- Hurtado, P., Prieto, M., Martínez-Vilalta, J., Giordani, P., Aragón, G., López-Angulo, J., Košuthová, A.,

- Merinero, S., Díaz-Peña, E.M., Rosas, T., Benesperi, R., Bianchi, E., Grube, M., Mayrhofer, H., Nascimbene, J., Wedin, M., Westberg, M., Martínez, I., 2020d. Disentangling functional trait variation and covariation in epiphytic lichens along a continent-wide latitudinal gradient. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 287: 20192862.
- Index Fungorum Partnership, 2020. Index Fungorum. Checklist dataset. <http://www.indexfungorum.org/> (accessed 15.09.20).
- Johansson, P., Ehrlén, J., 2003. Influence of habitat quantity, quality and isolation on the distribution and abundance of two epiphytic lichens. *Journal of Ecology*, 91: 213–221.
- Jovan, S., McCune, B., 2004. Regional variation in epiphytic macrolichen communities in northern and central California forests. *The Bryologist*, 107: 328–339.
- Jung, V., Violle, C., Mondy, C., Hoffmann, L., Muller, S., 2010. Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of Ecology*, 98: 1134–1140.
- Junta de Castilla y León, 2014. IDECYL, Infraestructura de datos espaciales de Castilla y León <https://cartografia.jcyl.es/web/es/datos-servicios/servicio-descargas.html> (accessed 15.05.17).
- Kivistö, L., Kuusinen, M., 2000. Edge effects on the epiphytic lichen flora of *Picea abies* in middle boreal Finland. *The Lichenologist*, 32: 387–398.
- Koch, N.M., Martins, S.M.D.A., Lucheta, F., Müller, S.C., 2013. Functional diversity and traits assembly patterns of lichens as indicators of successional stages in a tropical rainforest. *Ecological Indicators*, 34: 22–30.
- Lakatos, M., Rascher, U., Büdel, B., 2006. Functional characteristics of corticolous lichens in the understory of a tropical lowland rain forest. *New Phytologist*, 172: 679–695.
- Lange, O.L., Kilian, E., Ziegler, H., 1986. Water vapor uptake and photosynthesis of lichens: performance differences in species with green and blue-green algae as phycobionts. *Oecologia*, 71: 104–110.
- Larson, D.W., 1981. Differential wetting in some lichens and mosses: the role of morphology. *The Bryologist*, 84: 1–15.
- Laurance, W.F., Yensen, E., 1991. Predicting the impacts of edge effects in fragmented habitats. *Biological Conservation*, 55: 77–92.
- Lavorel, S., Grigulis, K., McIntyre, S., Williams, N.S.G., Garden, D., Dorrough, J., Berman, S., Quétier, F., Thébault, A., Bonis, A., 2008. Assessing functional diversity in the field - methodology matters! *Functional Ecology*, 22: 134–147.
- Lehikoinen, A., Virkkala, R., 2016. North by north-west: climate change and directions of density shifts in birds. *Global Change Biology*, 22: 1121–1129.
- Lelli, C., Henrik, H., Chiarucci, A., Donati, D., Frascaroli, F., Fritz, Ö., Goldberg, I., Nascimbene, J., Tøttrup, A.P., Rahbek, C., Heilmann-Clausen, J., 2019. Biodiversity response to forest structure and management: Comparing species richness, conservation relevant species and functional diversity as metrics in forest conservation. *Forest Ecology and Management*, 432: 707–717.
- Lidén, M., Jonsson, A. V., Ottosson-Löfvenius, M., Palmqvist, K., Lundmark, T., 2010. Species-specific activation time-lags can explain habitat restrictions in hydrophilic lichens. *Plant, Cell and Environment*, 33: 851–862.
- Lie, M.H., Arup, U., Grytnes, J.A., Ohlson, M., 2009. The importance of host tree age, size and growth rate

- as determinants of epiphytic lichen diversity in boreal spruce forests. *Biodiversity and Conservation*, 18: 3579–3596.
- Longinotti, S., Solhaug, K.A., Gauslaa, Y., 2017. Hydration traits in cephalolichen members of the epiphytic old forest genus *Lobaria* (s. lat.). *The Lichenologist*, 49: 493–506.
- Łubek, A., Kukwa, M., Jaroszewicz, B., Czortek, P., 2020. Identifying mechanisms shaping lichen functional diversity in a primeval forest. *Forest Ecology and Management*, 475: 118434.
- Macdonald, A., Coxson, D., 2013. A comparison of *Lobaria pulmonaria* population structure between subalpine fir (*Abies lasiocarpa*) and mountain alder (*Alnus incana*) host-tree species in British Columbia's inland temperate rainforest. *Botany*, 91: 535–544.
- Maliček, J., Palice, Z., Vondrák, J., Kostovčík, M., Lenzová, V., Hofmeister, J., 2019. Lichens in old-growth and managed mountain spruce forests in the Czech Republic: assessment of biodiversity, functional traits and bioindicators. *Biodiversity and Conservation*, 28: 3497–3528.
- Marini, L., Nascimbene, J., Nimis, P.L., 2011. Large-scale patterns of epiphytic lichen species richness: Photobiont-dependent response to climate and forest structure. *Science of the Total Environment*, 409: 4381–4386.
- Martínez, I., Aragón, G., Burgaz, A.R., 2001. Propuesta de áreas de conservación en el Sistema Ibérico Central (España) utilizando la diversidad líquénica. *Botanica Complutensis*, 25: 129–140.
- Martínez, I., Aragón, G., Sarrion, F.J., Escudero, A., Burgaz, A.R., Coppins, B.J., 2003. Threatened lichens in central Spain (saxicolous species excluded). *Cryptogamie Mycologie*, 24: 73–97.
- Martínez, I., Belinchón, R., Otárola, M.G., Aragón, G., Prieto, M., Escudero, A., 2011. Efectos de la fragmentación de los bosques sobre los líquenes epífitos en la Región Mediterránea. *Ecosistemas*, 20: 54–67.
- Matos, P., Pinho, P., Aragón, G., Martínez, I., Nunes, A., Soares, A.M.V.M., Branquinho, C., 2015. Lichen traits responding to aridity. *Journal of Ecology*, 103: 451–458.
- McGillivray, Z., 2001. WWF Annual Report. Gland, Switzerland.
- Medina, N.G., Albertos, B., Lara, F., Mazimpaka, V., Garilleti, R., Draper, D., Hortal, J., 2014. Species richness of epiphytic bryophytes: drivers across scales on the edge of the Mediterranean. *Ecography*, 37: 80–93.
- Merinero, S., Hilmo, O., Gauslaa, Y., 2014. Size is a main driver for hydration traits in cyano- and cephalolichens of boreal rainforest canopies. *Fungal Ecology*, 7: 59–66.
- Merinero, S., Martínez, I., Rubio-Salcedo, M., Gauslaa, Y., 2015. Epiphytic lichen growth in Mediterranean forests: Effects of proximity to the ground and reproductive stage. *Basic and Applied Ecology*, 16: 220–230.
- Millennium Ecosystem Assessment, 2005. Ecosystems and human well-being: Synthesis. Island Press, Washington, DC.
- Millon, A., Petty, S.J., Little, B., Gimenez, O., Cornulier, T., Lambin, X., 2014. Dampening prey cycle overrides the impact of climate change on predator population dynamics: a long-term demographic study on tawny owls. *Global Change Biology*, 20: 1770–1781.
- Mistry, J., Berardi, A., 2005. Effects of phorophyte determinants on lichen abundance in the cerrado of central Brazil. *Plant Ecology*, 178: 61–76.

- Morelli, F., Benedetti, Y., Ibáñez-Álamo, J.D., Tryjanowski, P., Jokimäki, J., Kaisanlahti-Jokimäki, M.L., Suhonen, J., Díaz, M., Møller, A.P., Moravec, D., Prosek, J., Bussière, R., Mägi, M., Kominos, T., Galanaki, A., Bukas, N., Marko, G., Pruscini, F., Tonelli, M., Jerzak, L., Ciebiera, O., Reif, J., 2021. Effects of urbanization on taxonomic, functional and phylogenetic avian diversity in Europe. *Science of the Total Environment*, 795: 148874.
- Murcia, C., 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, 10: 58–62.
- Murtagh, G.J., Dyer, P.S., Crittenden, P.D., 2000. Sex and the single lichen. *Nature*, 404: 564.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A.B., Kent, J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403: 853–858.
- Napoleone, F., Giarrizzo, E., Burrascano, S., 2021. Habitat conservation state and plant diversity respond to different drivers in semi-natural grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 32: 1–13.
- Nascimbene, J., Marini, L., 2015. Epiphytic lichen diversity along elevational gradients: biological traits reveal a complex response to water and energy. *Journal of Biogeography*, 42: 1222–1232.
- Nascimbene, J., Nimis, P.L., Dainese, M., 2014. Epiphytic lichen conservation in the Italian Alps: the role of forest type. *Fungal Ecology*, 11: 164–172.
- Nascimbene, J., Thor, G., Nimis, P.L., 2013. Effects of forest management on epiphytic lichens in temperate deciduous forests of Europe - A review. *Forest Ecology and Management*, 298: 27–38.
- Nash, T.H., 1996. Photosynthesis, respiration, productivity and growth. In: Nash III, T.H. (Ed.), *Lichen Biology*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 88–120.
- Nash, T.H., 2008a. *Lichen Biology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Nash, T.H., 2008b. Photosynthesis, respiration, productivity and growth. In: Nash, T.H. (Ed.), *Lichen Biology*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 88–120.
- Nimis, P.L., Martellos, S., 2017. ITALIC - The Information System on Italian Lichens. Version 5.0. University of Trieste, Dept. of Biology <http://dryades.units.it/italic> (accessed 18.03.20).
- Nimis, P.L., Scheidegger, C., Wolseley, P., 2002. *Monitoring with lichens - Monitoring lichens*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Ozanne, C.M.P., Anhof, D., Boulter, S.L., Keller, M., Kitching, R.L., Körner, C., Meinzer, F.C., Mitchell, A.W., Nakashizuka, T., Silva Dias, P.L., Stork, N.E., Wright, S.J., Yoshimura, M., 2003. Biodiversity meets the atmosphere: A global view of forest canopies. *Science*, 301: 183–186.
- Palmeirim, A.F., Farneda, F.Z., Vieira, M.V., Peres, C.A., 2021. Forest area predicts all dimensions of small mammal and lizard diversity in Amazonian insular forest fragments. *Landscape Ecology*, 36: 3401–3418.
- Palmqvist, K., Dahlman, L., Jonsson, A., Nash III, T.H., 2008. The carbon economy of lichens. In: Nash III, T.H. (Ed.), *Lichen Biology*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 182–215.
- Palmqvist K, Sundberg B, 2000. Light use efficiency of dry matter gain in five macrolichens: relative impact of microclimate conditions and species-specific traits. *Plant, Cell and Environment*, 23: 1–14.
- Pan, Y., Hersperger, A.M., Kienast, F., Liao, Z., Ge, G., Nobis, M.P., 2022. Spatial and temporal scales of landscape structure affect the biodiversity-landscape relationship across ecologically distinct

- species groups. *Landscape Ecology*, 37: 2311–2325.
- Patton, D.R., 1975. A diversity index for quantifying habitat “edge.” *Wildlife Society Bulletin*, 3: 171–173.
- Pavoine, S., Bonsall, M.B., 2011. Measuring biodiversity to explain community assembly: a unified approach. *Biological Reviews*, 86: 792–812.
- Petchey, O.L., Gaston, K.J., 2006. Functional diversity: Back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9: 741–758.
- Phinney, N.H., Gauslaa, Y., Palmqvist, K., Esseen, P.A., 2021. Macroclimate drives growth of hair lichens in boreal forest canopies. *Journal of Ecology*, 109: 478–490.
- Phinney, N.H., Solhaug, K.A., Gauslaa, Y., 2018. Rapid resurrection of chlorolichens in humid air: specific thallus mass drives rehydration and reactivation kinetics. *Environmental and Experimental Botany*, 148: 184–191.
- Piano, E., Souffreau, C., Merckx, T., Baardsen, L.F., Backeljau, T., Bonte, D., Brans, K.I., Cours, M., Dahirel, M., Debortoli, N., Decaestecker, E., De Wolf, K., Engelen, J.M.T., Fontaneto, D., Gianuca, A.T., Govaert, L., Hanashiro, F.T.T., Higuti, J., Lens, L., Martens, K., Matheve, H., Matthysen, E., Pinseel, E., Sablon, R., Schön, I., Stoks, R., Van Doninck, K., Van Dyck, H., Vanormelingen, P., Van Wichelen, J., Vyverman, W., De Meester, L., Hendrickx, F., 2020. Urbanization drives cross-taxon declines in abundance and diversity at multiple spatial scales. *Global Change Biology*, 26: 1196–1211.
- Pinho, P., Bergamini, A., Carvalho, P., Branquinho, C., Stofer, S., Scheidegger, C., Máguas, C., 2012. Lichen functional groups as ecological indicators of the effects of land-use in Mediterranean ecosystems. *Ecological Indicators*, 15: 36–42.
- Pinho, P., Llop, E., Ribeiro, M.C., Cruz, C., Soares, A., Pereira, M.J., Branquinho, C., 2014. Tools for determining critical levels of atmospheric ammonia under the influence of multiple disturbances. *Environmental Pollution*, 188: 88–93.
- Pintado, A., Valladares, F., Sancho, L.G., 1997. Exploring phenotypic plasticity in the lichen *Ramalina capitata*: Morphology, water relations and chlorophyll content in North- and South-facing populations. *Annals of Botany*, 80: 345–353.
- Poorter, L., Wright, S.J., Paz, H., Ackerly, D.D., Condit, R., Ibarra-Manríquez, G., Harms, K.E., Licona, J.C., Martínez-Ramos, M., Mazer, S.J., Muller-Landau, H.C., Peña-Claros, M., Webb, C.O., Wright, I.J., 2008. Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests. *Ecology*, 89: 1908–1920.
- Prieto, M., Martínez, I., Aragón, G., Verdú, M., 2017. Phylogenetic and functional structure of lichen communities under contrasting environmental conditions. *Journal of Vegetation Science*, 28: 871–881.
- Prieto, M., Wedin, M., 2013. Dating the diversification of the major lineages of Ascomycota (Fungi). *PLoS One*, 8: e65576.
- Purschke, O., Schmid, B.C., Sykes, M.T., Poschlod, P., Michalski, S.G., Durka, W., Kühn, I., Winter, M., Prentice, H.C., 2013. Contrasting changes in taxonomic, phylogenetic and functional diversity during a long-term succession: insights into assembly processes. *Journal of Ecology*, 101: 857–866.

- R Core Team, 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Radies, D., Coxson, D., Johnson, C., Konwicky, K., 2009. Predicting canopy macrolichen diversity and abundance within old-growth inland temperate rainforests. *Forest Ecology and Management*, 259: 86–97.
- Rambold, G., Elix, J., Heindl-Tenhunen, B., Köhler, T., Nash III, T., Neubacher, D., Reichert, W., Zedda, L., Triebel, D., 2014. LIAS light – towards the ten thousand species milestone. *MycKeys*, 8: 11–16.
- Rands, M.R.W., Adams, W.M., Bennun, L., Butchart, S.H.M., Clements, A., Coomes, D., Entwistle, A., Hodge, I., Kapos, V., Scharlemann, J.P.W., Sutherland, W.J., Vira, B., 2010. Biodiversity conservation: Challenges beyond 2010. *Science*, 329: 1298–1303.
- Ranius, T., Johansson, P., Berg, N., Niklasson, M., 2008. The influence of tree age and microhabitat quality on the occurrence of crustose lichens associated with old oaks. *Journal of Vegetation Science*, 19: 653–662.
- Rao, C.R., 1982. Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. *Theoretical Population Biology*, 21: 24–43.
- Rapai, S.B., McMullin, R.T., Newmaster, S.G., 2012. The importance of macrolichen traits and phylogeny in forest community assemblage along a high elevation gradient in southwestern British Columbia. *Forest Ecology and Management*, 274: 231–240.
- Rheault, H., Drapeau, P., Bergeron, Y., Esseen, P.A., 2003. Edge effects on epiphytic lichens in managed black spruce forests of eastern North America. *Canadian Journal of Forest Research*, 33: 23–32.
- Riiali, A., Penttinen, A., Kuusinen, M., 2001. Bayesian mapping of lichens growing on trees. *Biometrical Journal*, 43: 717–736.
- Rogan, J.E., Lacher, T.E., 2018. Impacts of habitat loss and fragmentation on terrestrial biodiversity. Reference Module in Earth Systems and Environmental Sciences. Elsevier, pp. 1–18.
- Roos, R.E., van Zuijlen, K., Birkemoe, T., Klanderud, K., Lang, S.I., Bokhorst, S., Wardle, D.A., Asplund, J., 2019. Contrasting drivers of community-level trait variation for vascular plants, lichens and bryophytes across an elevational gradient. *Functional Ecology*, 33: 2430–2446.
- Rose, C.I., Hawksworth, D.L., 1981. Lichen recolonization in London's cleaner air. *Nature*, 289: 289–292.
- Rose, F., 1974. The epiphytes of oak. In: Morris, M.G., Perring, F.H. (Eds.), *The British Oak: Its History and Natural History*. Classey, Faringdon, pp. 250–273.
- Safi, K., Cianciaruso, M. V., Loyola, R.D., Brito, D., Armour-Marshall, K., Diniz-Filho, J.A.F., 2011. Understanding global patterns of mammalian functional and phylogenetic diversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366: 2536–2544.
- Sanderson, E.W., Jaiteh, M., Levy, M.A., Redford, K.H., Wannebo, A. V., Woolmer, G., 2002. The human footprint and the last of the wild. *Bioscience*, 52: 891–904.
- Santos, J., Fernández, E., 2011. Guía de campo: patrimonio geológico en las reservas de la biosfera del valle de Laciana y de Babia (León). In: Fernández-Martínez, E., Castaño de Luis, R. (Eds.), *Avances y Retos En La Conservación Del Patrimonio Geológico En España*. Actas de La IX Reunión Nacional de La Comisión de Patrimonio Geológico. Área de publicaciones, Universidad

- de León, León, pp. 279–293.
- Santos, T., Tellería, J.L., 2006. Pérdida y fragmentación del hábitat: efecto sobre la conservación de las especies. *Ecosistemas*, 15: 3–12.
- Saunders, D.A., Hobbs, R.J., Margules, C.R., 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology*, 5: 18–32.
- Scheffers, B.R., De Meester, L., Bridge, T.C.L., Hoffmann, A.A., Pandolfi, J.M., Corlett, R.T., Butchart, S.H.M., Pearce-Kelly, P., Kovacs, K.M., Dudgeon, D., Pacifici, M., Rondinini, C., Foden, W.B., Martin, T.G., Mora, C., Bickford, D., Watson, J.E.M., 2016. The broad footprint of climate change from genes to biomes to people. *Science*, 354: aaf7671.
- Scheidegger, C., Werth, S., 2009. Conservation strategies for lichens: insights from population biology. *Fungal Biology Reviews*, 23: 55–66.
- Sheridan, J.A., Bickford, D., 2011. Shrinking body size as an ecological response to climate change. *Nature Climate Change*, 1: 401–406.
- Shipley, B., De Bello, F., Cornelissen, J.H.C., Laliberté, E., Laughlin, D.C., Reich, P.B., 2016. Reinforcing loose foundation stones in trait-based plant ecology. *Oecologia*, 180: 923–931.
- Si, X., Cadotte, M.W., Zeng, D., Baselga, A., Zhao, Y., Li, J., Wu, Y., Wang, S., Ding, P., 2017. Functional and phylogenetic structure of island bird communities. *Journal of Animal Ecology*, 86: 532–542.
- Siefert, A., Violle, C., Chalmandrier, L., Albert, C.H., Taudiere, A., Fajardo, A., Aarssen, L.W., Baraloto, C., Carlucci, M.B., Cianciaruso, M. V., de L. Dantas, V., de Bello, F., Duarte, L.D.S., Fonseca, C.R., Freschet, G.T., Gaucherand, S., Gross, N., Hikosaka, K., Jackson, B., Jung, V., Kamiyama, C., Katabuchi, M., Kembel, S.W., Kichenin, E., Kraft, N.J.B., Lagerström, A., Le Bagousse-Pinguet, Y., Li, Y., Mason, N., Messier, J., Nakashizuka, T., Overton, J.M., Peltzer, D.A., Pérez-Ramos, I.M., Pillar, V.D., Prentice, H.C., Richardson, S., Sasaki, T., Schamp, B.S., Schöb, C., Shipley, B., Sundqvist, M., Sykes, M.T., Vandewalle, M., Wardle, D.A., 2015. A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecology Letters*, 18: 1406–1419.
- Smith, A.C., Fahrig, L., Francis, C.M., 2011. Landscape size affects the relative importance of habitat amount, habitat fragmentation, and matrix quality on forest birds. *Ecography*, 34: 103–113.
- Smith, C.W., Aptroot, A., Coppins, B.J., Fletcher, A., Gilbert, O.L., James, P.W., Wolseley, P.A., 2009. *The lichens of Great Britain and Ireland*, 2nd edition. British lichen Society, London.
- Smith, S.J., Edmonds, J., Hartin, C.A., Mundra, A., Calvin, K., 2015. Near-term acceleration in the rate of temperature change. *Nature Climate Change*, 5: 333–336.
- Snäll, T., Ribeiro, P.J., Rydin, H., 2003. Spatial occurrence and colonisations in patch-tracking metapopulations: local conditions versus dispersal. *Oikos*, 103: 566–578.
- Snelgar, W.P., Green, T.G.A., 1981. Ecologically-linked variation in morphology, acetylene reduction, and water relations in *Pseudocypbellaria dissimilis*. *New Phytologist*, 87: 403–411.
- Spribile, T., Tuovinen, V., Resl, P., Vanderpool, D., Wolinski, H., Aime, M.C., Schneider, K., Stabentheiner, E., Toome-Heller, M., Thor, G., Mayrhofer, H., Johannesson, H., McCutcheon, J.P., 2016. Basidiomycete yeasts in the cortex of ascomycete macrolichens. *Science*, 353: 488–492.

- Srivastava, D.S., Cadotte, M.W., MacDonald, A.A.M., Marushia, R.G., Mirotnick, N., 2012. Phylogenetic diversity and the functioning of ecosystems. *Ecology Letters*, 15: 637–648.
- Stapper, N.J., John, V., 2015. Monitoring climate change with lichens as bioindicators. *Pollution atmosphérique*, 226: 1–12.
- Stofer, S., Bergamini, A., Aragón, G., Carvalho, P., Coppins, B.J., Davey, S., Dietrich, M., Farkas, E., Kärkkäinen, K., Keller, C., Lökös, L., Lommi, S., Máguas, C., Mitchell, R., Pinho, P., Rico, V.J., Truscott, A.M., Wolseley, P.A., Watt, A., Scheidegger, C., 2006. Species richness of lichen functional groups in relation to land use intensity. *The Lichenologist*, 38: 331–353.
- Swenson, N.G., 2011. The role of evolutionary processes in producing biodiversity patterns, and the interrelationships between taxonomic, functional and phylogenetic biodiversity. *American Journal of Botany*, 98: 472–480.
- Thomas, C.D., Bodsworth, E.J., Wilson, R.J., Simmons, A.D., Davies, Z.G., Musche, M., Conradt, L., 2001. Ecological and evolutionary processes at expanding range margins. *Nature*, 411: 577–581.
- Travers, S.E., Marquardt, B., Zerr, N.J., Finch, J.B., Boche, M.J., Wilk, R., Burdick, S.C., 2015. Climate change and shifting arrival date of migratory birds over a century in the northern Great Plains. *The Wilson Journal of Ornithology*, 127: 43–51.
- Venail, P., Gross, K., Oakley, T.H., Narwani, A., Allan, E., Flombaum, P., Isbell, F., Joshi, J., Reich, P.B., Tilman, D., van Ruijven, J., Cardinale, B.J., 2015. Species richness, but not phylogenetic diversity, influences community biomass production and temporal stability in a re-examination of 16 grassland biodiversity studies. *Functional Ecology*, 29: 615–626.
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E., 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116: 882–892.
- Visser, M.E., Both, C., 2005. Shifts in phenology due to global climate change: the need for a yardstick. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272: 2561–2569.
- Wan S, Ellis CJ, 2020. Are lichen growth form categories supported by continuous functional traits: water-holding capacity and specific thallus mass? *Edinburgh Journal of Botany*, 77: 65–76.
- Webb, C.O., Ackerly, D.D., McPeck, M.A., Donoghue, M.J., 2002. Phylogenies and Community Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33: 475–505.
- Werth, S., Tømmervik, H., Elvebakk, A., 2005. Epiphytic macrolichen communities along regional gradients in northern Norway. *Journal of Vegetation Science*, 16: 199–208.
- Werth, S., Wagner, H.H., Holderegger, R., Kalwij, J.M., Scheidegger, C., 2006. Effect of disturbances on the genetic diversity of an old-forest associated lichen. *Molecular Ecology*, 15: 911–921.
- White, F.J., James, P.W., 1985. A new guide to microchemical techniques for the identification of lichen substances. *British Lichen Society Bulletin*, 57: 1–41.
- Whittet, R., Ellis, C.J., 2013. Critical tests for lichen indicators of woodland ecological continuity. *Biological Conservation*, 168: 19–23.
- Young, A.G., Clarke, G.M., 2000. Genetics, demography and viability of fragmented populations. Cambridge University Press, Cambridge.
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N.J., Saveliev, A., Smith, G.M., 2009. Mixed effects models and extensions in ecology with R. Springer, New York.

CAPÍTULOS

CHAPTERS



Capítulo 1

Chapter 1

Environmental drivers shaping functional, taxonomic and phylogenetic diversity are scale-dependent in epiphytic lichen communities within Temperate-Mediterranean fragmented forests

Sonia Trobajo | Isabel Martínez | María Prieto | Ana B. Fernández-Salegui | Arsenio Terrón | Pilar Hurtado

En preparación



ABSTRACT

Global change drivers, including fragmentation, climate change and habitat degradation, are responsible for the worldwide decline in biodiversity. Moreover, biodiversity-environment interactions may differ depending on the spatial scale since communities are determined by both large and small-scale factors. Therefore, it is fundamental to assess the taxonomic, functional and phylogenetic response of communities to environmental factors operating at different scales. To that end, we studied epiphytic lichen communities thriving in 20 oak forest fragments located between the Temperate and Mediterranean climates in the northwest of the Iberian Peninsula. We used structural equation modelling to test the effect of forest fragmentation, climate, habitat structure and quality on functional (FD), taxonomic (TD) and phylogenetic (PD) diversities at plot and tree scales, considering both direct and indirect effects mediated through FD. We found that habitat structure and climate determined diversity at both spatial scales, but additionally, habitat quality emerged as an important predictor exclusively at tree scale. Heterogeneity in habitat structure performed a strong effect on diversity, making FD, TD and PD increase, while climate only affected the TD. Conversely, habitat quality positively influenced both FD and TD but its net effect on PD was negative. Although TD may be inferred through PD, FD arose as the cornerstone mediating between the environment and the rest of diversity facets. However, direct relationships were also found, reinforcing the importance of a pluralistic and multi-scale approach to understand the complexity of the response of communities to environmental changes.

Key words

Epiphytic lichens; Forest fragmentation; Functional diversity; Global change drivers; Habitat quality; Habitat structure; Phylogenetic diversity; Spatial scale; Taxonomic diversity; Temperate-Mediterranean climate.

Capítulo 2

Chapter 2

Functional traits of epiphytic lichen communities in a Temperate-Mediterranean fragmented landscape: Importance of patch size, tree diameter and summer rainfall

Sonia Trobajo | Ana B. Fernández-Salegui |
Arsenio Terrón | Isabel Martínez

Publicado en Fungal Ecology



ABSTRACT

Functional traits have become important tools for evaluating the response of epiphytic lichens to environmental changes. In this study, we evaluated which predictors related to fragmentation, habitat quality and climate were driving the richness and cover of lichen growth form, type of photobiont and reproduction traits, at both fragment and plot levels in a Temperate-Mediterranean area dominated by *Quercus* forests. At fragment level, patch size and summer rainfall positively contributed to richness in most of the traits, while tree diameter and slope were the most important drivers, especially for the type of reproduction and growth form at plot scale. High coverage of growth forms especially sensitive to fragmentation were indicative of high values of total species richness, while early-colonizers indicated the opposite. These results provide important information on how lichen traits respond to environmental conditions in an ecotone area where a shift towards a drier climate is more likely to occur.

Key words

Epiphytic lichens; Fragment size; Functional traits; Growth forms; Photobiont; Reproduction; Summer rainfall; Temperate-Mediterranean climate; Total species richness; Tree diameter.

Capítulo 3

Chapter 3

Interspecific and intraspecific variability of water use traits in macrolichen species in a fragmented landscape along a climatic ecotone area

Sonia Trobajo | Ana B. Fernández-Salegui |
Pilar Hurtado | Arsenio Terrón | Isabel Martínez

Publicado en Fungal Biology



ABSTRACT

Water use traits in lichens are important attributes that determine the duration of hydration and metabolically active periods. In this study, the water holding capacity (WHC) and specific thallus mass (STM) were measured for seven macrolichen species (*Parmelia sulcata*, *Parmelina tiliacea*, *Evernia prunastri*, *Ramalina farinacea*, *Lobaria pulmonaria*, *Lobarina scrobiculata* and *Nephroma resupinatum*) from a Temperate-Mediterranean fragmented landscape. Twenty *Quercus* forests with different environmental conditions were selected to gather therein five lichen samples of each species in order to analyse their interspecific and intraspecific variation in WHC and STM. The type of photobiont was mainly responsible for differences in the WHC and the water content per biomass among species. Lichens with cyanobacteria as the main or secondary photobiont showed the highest value for both parameters. However, particular features of species were more important in modulating STM, while growth form had a minor explanatory importance. At the intraspecific level, variation in WHC relied on climatic, microclimatic and forest structure factors, while STM variability was only dependent on the two last predictors. Future research should be focused on other drivers at the microscale to unveil the environmental conditions that shape WHC and STM in lichens.

Key words

Growth form; Photobiont; Specific thallus mass; Temperate-Mediterranean region; Water holding capacity.

DISCUSIÓN GENERAL



Los resultados de esta Tesis Doctoral confirman la necesidad de abordar la respuesta de las comunidades biológicas a los motores del cambio global desde una perspectiva multiescala, puesto que las variables ambientales que determinan los patrones de diversidad varían según la escala espacial considerada. Así, algunos factores tales como el nivel de fragmentación o el clima resultaron relevantes a gran escala, mientras que otros como la calidad del hábitat ganaron peso a escalas más pequeñas. Además, nuestros resultados demuestran la importancia de analizar la respuesta de la biodiversidad a cambios en su ambiente desde un enfoque plural que tenga en cuenta no solo su faceta taxonómica, sino también sus rasgos funcionales e historias evolutivas. El efecto de los factores abióticos varía según la dimensión de la diversidad considerada, por lo que las conclusiones pueden ser parciales y sesgadas si solo consideramos una única faceta de la biodiversidad.

Pese a la necesidad de considerar la diversidad en sus tres facetas, la dimensión funcional emerge en este estudio como la piedra angular que media entre las otras facetas y el ambiente. Las comunidades de líquenes epífitos responden al entorno a través de sus rasgos funcionales, los cuales varían en función de las características abióticas del hábitat en el que se desarrollan. A este respecto, demostramos que los rasgos suaves o cualitativos (forma de crecimiento, tipo de fotobionte, estrategia reproductiva) responden de diversas maneras al nivel de fragmentación, el clima, la estructura y calidad del hábitat, pudiendo utilizarse como bioindicadores de estos procesos. Por otro lado, los rasgos duros o cuantitativos, mucho más específicos, muestran importantes diferencias entre las especies más representativas del área de estudio en función de sus características anatómicas y fisiológicas. Asimismo, varían a nivel intraespecífico según las condiciones del medio en el que se desarrollan, aunque parecen responder a cambios a escalas más pequeñas.

En los últimos años, numerosos estudios han puesto el foco en conocer los factores ambientales que determinan la estructura y composición de las comunidades, especialmente en un contexto de cambio global cuyos efectos repercuten y continuarán repercutiendo en un futuro próximo sobre la biodiversidad (e.g., Concostrina-Zubiri et al., 2014; Arnan et al., 2015; Cardós et al., 2016; Prieto et al., 2017; Hurtado et al., 2019). Sin embargo, aún queda mucho por conocer sobre la respuesta de organismos tan valiosos en su papel de indicadores de cambios en el ambiente como son los líquenes. Además, la zona estudiada en esta Tesis Doctoral se centra en un área de ecotonía climática, entre el clima templado y el mediterráneo, donde se espera que el calentamiento global podría

traducirse en cambios significativos sobre las comunidades estudiadas. Con este trabajo se da respuesta a preguntas planteadas anteriormente, obteniendo tanto resultados en la misma línea a estudios previos como novedosos en otros casos. Asimismo, se exploran y se trata de contestar a nuevas cuestiones que contribuyen a incrementar el conocimiento sobre la respuesta de los líquenes al ambiente. E inevitablemente, como consecuencia del trabajo de investigación, surgen nuevas dudas y preguntas que marcan la línea de partida para abordar nuevos estudios en el futuro.

1. Efecto de la escala sobre los patrones de diversidad de las comunidades de líquenes epífitos

Los resultados obtenidos en el **capítulo 1** de esta Tesis Doctoral demuestran que los factores ambientales que son determinantes sobre las distintas facetas de la diversidad varían según la escala espacial considerada, lo que refuerza la necesidad de realizar planteamientos multiescala para comprender de manera más certera los procesos que controlan el ensamblaje de las comunidades. A nivel de parcela, la estructura del bosque y el clima resultaron ser los únicos factores responsables de los patrones de diversidad, mientras que, a escala de árbol, la calidad del hábitat emergió junto a los anteriores como una de las variables ambientales más significativas. Por tanto, los patrones observados son el resultado de múltiples variables operando a diferentes escalas (Devictor et al., 2010; Arnan et al., 2015, 2016; Chun & Lee, 2017; Zhao et al., 2020; Ellis et al., 2021).

El **clima** está reconocido como uno de los principales factores que determina los patrones de diversidad a gran escala (Medina et al., 2014), ya que limita el rango de supervivencia de las especies y, por tanto, sus distribuciones geográficas (Gignac, 2001; Pearson & Dawson, 2003). Los resultados del capítulo 1 respaldan la importancia de la temperatura y la precipitación a la hora de explicar los patrones observados a gran escala, aunque la variable con más poder explicativo resultó ser la **estructura del bosque** cuantificada a través de la pendiente. Este factor es responsable, entre otros aspectos, de la heterogeneidad en la cantidad de radiación solar que alcanza el interior del bosque (Gallardo-Cruz et al., 2009; Fan et al., 2020), lo que provoca importantes variaciones de temperatura y humedad en distancias muy cortas (Davis et al., 2019). Por tanto, el macroclima (a través de la temperatura y la precipitación) interactúa con la estructura del bosque generando diferentes microclimas que influyen en los patrones de distribución líquénica a gran escala (Phinney et al., 2021).

En cambio, a escala de árbol emergió la **calidad del hábitat** (medida a través del diámetro arbóreo) como una de las variables más importantes para explicar los patrones de diversidad, no siendo significativa a escalas mayores. Las características de los forófitos suponen para los líquenes epífitos un aspecto clave ya que representan su hábitat principal (Ellis et al., 2021). Así, variaciones en la diversidad a esta escala suelen reflejar cambios a nivel microambiental (Medina et al., 2014) asociados a los cambios físicos y químicos que experimentan los árboles de mayor porte (Ellis, 2012). Además, el área estudiada se encuentra en el límite entre el clima templado y el mediterráneo, donde la sequía estival puede ser limitante en el metabolismo de los líquenes. En estas condiciones, un hábitat de alta calidad puede ayudar a mitigar el estrés asociado a las condiciones climáticas adversas (Hurtado et al., 2019), lo que explicaría por qué este factor resultó relevante a pequeña escala.

Los resultados obtenidos son consistentes con la suposición de que, a gran escala, las condiciones ambientales actúan como filtros que determinan el ensamblaje de la comunidad, de modo que únicamente las especies compatibles con las condiciones abióticas existentes podrán establecerse (Mayfield & Levine, 2010). En cambio, a escalas más pequeñas, son los factores locales y la competencia por el espacio las variables más determinantes (Swenson et al., 2012; De Oliveira et al., 2014). No obstante, el efecto del clima y de la pendiente fue también visible a escala de árbol, por lo que el efecto de ambos se transmite de escalas mayores a menores. Tal y como indicaban en su estudio Medina et al. (2014), el clima y la topografía limitan la riqueza de especies a gran escala y ello repercute limitando también la riqueza a una escala menor.

En contra de lo esperado, el nivel de **fragmentación** no resultó ser una variable significativa a ninguna de las dos escalas, a pesar de la cantidad de estudios que señalan la importancia del tamaño del fragmento en el aumento de la diversidad de una amplia variedad de organismos tales como líquenes, mamíferos, reptiles, aves, insectos, etc. (Si et al., 2017; Hurtado et al., 2019; Zhao et al., 2020; Palmeirim et al., 2021). No obstante, este factor es muy dependiente de la escala (Smith et al., 2011), por lo que su efecto podría ser más notable a escalas más amplias.

En consecuencia, en el **capítulo 2** ampliamos las escalas de estudio a nivel de fragmento, manteniendo también el nivel de parcela. Los resultados de este capítulo suponen una evidencia más de la importancia de la escala, en este caso sobre la diversidad de rasgos funcionales (suaves o cualitativos) en las comunidades de líquenes epífitos

estudiadas. A escala de fragmento, el grado de fragmentación, representado por el tamaño del bosque, junto con el clima fueron las variables más determinantes sobre la riqueza y abundancia de ciertos rasgos funcionales, en tanto que, a nivel de parcela, la calidad y estructura del hábitat emergieron como los factores más importantes.

Así pues, el tamaño del bosque como subrogado del nivel de **fragmentación** sí es un factor importante sobre la riqueza de rasgos funcionales a nivel de fragmento. Cuanto mayor es la superficie del bosque, mayor es la heterogeneidad ambiental existente (Marini et al., 2011), así como el área central o *core area* alejado de las condiciones desfavorables del borde (Saunders et al., 1991), lo que repercute en un aumento de la diversidad funcional. Asimismo, el **clima** representado por la precipitación estival y la temperatura mínima del mes más frío, emergen como el segundo y tercer factor más importante a esta escala. La precipitación durante los meses de verano puede ser especialmente relevante en un área de ecotonía climática como la estudiada en la que algunos territorios se ven afectados por la sequía estival. De igual forma, unas temperaturas demasiado bajas pueden repercutir negativamente sobre el metabolismo de los líquenes (Van Haluwyn & Lerond, 1993).

A nivel de parcela, el efecto de la **estructura del bosque** a través de la pendiente resultó ser uno de los factores más importantes, como ya se vio en los resultados del capítulo anterior. Sin embargo, la **calidad del hábitat** medida a través del diámetro arbóreo fue la variable más explicativa a esta escala, a diferencia del capítulo 1, donde solo resultó significativa a nivel de árbol. No obstante, en este capítulo se evalúa el efecto del diámetro arbóreo sobre cada una de las categorías de los rasgos analizados, por lo que, aunque de manera global pudiera no ser relevante a nivel de parcela, su efecto podría ser visible a una escala superior en determinados rasgos específicos como los relacionados con la estrategia reproductiva, muy dependientes de la rugosidad y textura de los troncos donde deben establecerse los propágulos (Armstrong, 1990). De hecho, algunos estudios han revelado cómo variables a nivel local pueden conducir a respuestas globales (Saniewski et al., 2020).

2. Patrones de diversidad taxonómica, funcional y filogenética de las comunidades de líquenes epífitos en respuesta a la fragmentación, clima, estructura y calidad del hábitat

En el **capítulo 1** se demuestra que las tres facetas de la diversidad aportan

información distinta y complementaria acerca de las comunidades biológicas, dado que difieren en su respuesta a las condiciones ambientales. La estructura del hábitat a través de la pendiente fue el factor más importante sobre las tres facetas de la diversidad, determinando de manera directa las dimensiones taxonómica y funcional e indirectamente, la filogenética. En cambio, el clima únicamente influyó sobre la faceta taxonómica, en tanto que la calidad del hábitat tuvo un efecto directo sobre las dimensiones funcional y filogenética, así como un efecto indirecto sobre la taxonómica, mediado por los rasgos funcionales. Por el contrario, como ya se discutió en el apartado anterior, la fragmentación no tuvo un efecto significativo sobre ninguna de las tres facetas a las escalas evaluadas.

Como se comentó previamente, el **clima** es uno de los determinantes más importantes de la biodiversidad a nivel mundial (González-Caro et al., 2014; Chun & Lee, 2017; De Pauw et al., 2021). En el capítulo 1, se utiliza como variable climática el primer eje resultante del análisis de componentes principales realizado con las 19 variables de precipitación y temperatura (ver el apartado *Material and Methods* del capítulo 1). Dicha variable, que representa aquellos territorios con mayores niveles de precipitación y temperaturas más suaves sin grandes fluctuaciones estacionales, se relacionó de manera positiva y directa con la diversidad taxonómica a las dos escalas analizadas. En esta zona de ecotonía climática con una clara influencia mediterránea, era de esperar que las precipitaciones tuvieran un papel importante determinando la diversidad. Este resultado podría estar apuntando a la naturaleza poiquilohídrica de los líquenes, una característica que los hace dependientes de la humedad ambiental debido a su incapacidad para regular su contenido hídrico (Nash, 2008), así como a su máxima eficiencia fotosintética a temperaturas moderadas (Van Haluwyn & Lerond, 1993). Estudios previos también respaldan la influencia del clima en el aumento de la diversidad taxonómica en líquenes (e.g., Malíček et al., 2019; Hurtado et al., 2020a), así como en otros grupos de organismos (e.g., Arnan et al., 2015; Hacala et al., 2021). Sin embargo, son también muchos los estudios que muestran la conexión entre el clima y las otras dos facetas de la diversidad (e.g., Safi et al., 2011; Arnan et al., 2015; Chun & Lee, 2017; Li et al., 2018; Hurtado et al., 2019, 2020a, 2020b, 2020c), pese a que en este capítulo de la tesis no haya resultado significativa dicha relación. No obstante, la variación macroclimática en nuestra área de estudio quizá sea demasiado pequeña para observar su influencia sobre la diversidad funcional y filogenética (De Pauw et al., 2021), pudiendo ser más determinantes sobre la

comunidad liquénica otros factores que reflejen variaciones en las condiciones microclimáticas (Cardós et al., 2016), al menos a las escalas aquí consideradas. Por lo tanto, en este contexto, el clima podría no actuar como filtro ambiental sobre los rasgos funcionales y, en consecuencia, su efecto se reduciría únicamente a la faceta taxonómica.

La **estructura del bosque** cuantificada a través de la pendiente podría reflejar esas variaciones locales. De manera general, un incremento de la pendiente conlleva un aumento de la radiación solar (Davis et al., 2019). Sin embargo, diversos factores como el ángulo con el que los rayos solares inciden sobre la superficie, el dosel arbóreo o la orientación geográfica modulan esta relación (Davis et al., 2019; Fan et al., 2020), incrementando la heterogeneidad ambiental y promoviendo la formación de diferentes microhábitats. En estas circunstancias, cada especie se especializa en un nicho concreto, mostrando diferencias en sus rangos de tolerancia y distribuciones espaciales, lo que permitirá su coexistencia (Balvanera et al., 2002; De Oliveira et al., 2014). En consecuencia, a mayores niveles de heterogeneidad, se produjo un aumento en el número de especies de las comunidades estudiadas (mayor diversidad taxonómica), así como un incremento en la variedad de rasgos funcionales para optimizar los diferentes microhábitats disponibles (mayor diversidad funcional), lo que también implicó un aumento indirecto de la diversidad filogenética. Numerosos estudios documentan el incremento de diversidad que se produce en estas condiciones en una amplia variedad de grupos biológicos (Balvanera et al., 2002; Gignac & Dale, 2005; Mandl et al., 2009; Aragón et al., 2010a; Safi et al., 2011; Kitagawa et al., 2014; Arnan et al., 2015; Cardós et al., 2016; Chun & Lee, 2017; McDonald et al., 2017; Ardelean et al., 2019; Malíček et al., 2019; Tripp et al., 2019). Por lo tanto, la pendiente podría considerarse un buen indicativo de la heterogeneidad en los niveles de radiación solar y en las condiciones microclimáticas que podrían ser más determinantes que el macroclima en organismos poiquilohídricos (Mandl et al., 2009). Además, las áreas de mayor pendiente suelen ser menos productivas y más difíciles de acceder, por lo que su explotación y manejo no es tan común. Por tanto, en estas zonas podrían situarse los bosques mejor conservados (Cardós et al., 2017), lo que también podría explicar los altos valores de diversidad encontrados al darse las condiciones microclimáticas idóneas para ello (Martínez et al., 2011).

Tras la pendiente, la **calidad del hábitat** a través del diámetro arbóreo fue la variable más importante, pero únicamente a nivel de árbol, como ya se comentó en el

punto anterior. Los árboles de más tamaño presentan un área de colonización mayor (Nascimbene et al., 2014), junto a una superficie más estable para el establecimiento de los propágulos (Lie et al., 2009; Ellis, 2012). Asimismo, su mayor tamaño se relaciona con el mayor tiempo que han estado presentes y disponibles como hábitat, algo crucial para organismos con baja capacidad de dispersión y lento metabolismo como los líquenes (Marmor et al., 2011). Esto hace que el diámetro arbóreo sea considerado un buen indicativo de la calidad del hábitat para estos organismos (Belinchón et al., 2009), especialmente en el área de transición climática en la que el estudio tiene lugar donde puede ayudar a mitigar el estrés climático (Hurtado et al., 2019). Además, los cambios físicos y químicos que se producen en la corteza con la edad tales como mayor rugosidad y grosor, cambios de pH y textura, mayor número de grietas, etc. (Ellis, 2012; Nascimbene et al., 2014; Rubio-Salcedo et al., 2015), son responsables del aumento de la heterogeneidad en los forófitos y de la mayor disponibilidad de microhábitats (Upadhyay et al., 2018). Todas estas características explican por qué los árboles más grandes albergaron comunidades más diversas desde el punto de vista funcional, al aumentar la variedad de rasgos funcionales con distintos requerimientos ecológicos que permitan aprovechar los nichos disponibles (Venail et al., 2015), lo que indirectamente influyó de manera positiva sobre la diversidad taxonómica.

Dada la relación positiva entre el diámetro arbóreo y la diversidad funcional, esperábamos que este factor se relacionara también de forma positiva con la diversidad filogenética, en concordancia con estudios previos (Hurtado et al., 2019, 2020a). Sin embargo, los árboles de mayor tamaño albergaron comunidades filogenéticamente más emparentadas, pese a que ello comúnmente se asocia con un incremento de la competencia interespecífica (Cahill et al., 2008). Sin embargo, estudios recientes se muestran escépticos acerca de esta interpretación perpetuada durante años e indican que la competencia no tiene por qué implicar necesariamente un aumento de la dispersión filogenética (Mayfield & Levine, 2010; Kitagawa et al., 2015). No obstante, nosotros no evaluamos el efecto directo de la competencia entre especies, por lo que serán necesarios nuevos estudios para comprobarlo. Por el contrario, los árboles más pequeños y homogéneos se asociaron a una mayor diversidad filogenética. Estudios previos indican que las características que permiten la adaptación de las especies a ambientes desfavorables pueden evolucionar en linajes independientes por convergencia adaptativa, lo que conduciría a comunidades similares funcionalmente pero filogenéticamente

dispersas (Culmsee & Leuschner, 2013; González-Caro et al., 2014). Por lo tanto, el mismo factor ambiental puede tener efectos opuestos dependiendo de la dimensión de la diversidad considerada, lo que refuerza la necesidad de considerar todas las facetas de la misma en la evaluación de la respuesta de las comunidades a su ambiente.

3. Relación entre las tres facetas de la diversidad

En el **capítulo 1** evaluamos la relación entre las facetas taxonómica, funcional y filogenética. Estudios previos resaltan la importancia de los rasgos funcionales en la adaptación de las especies a su ambiente (Pavoine et al., 2011; Arnan et al., 2015). Por ello, los factores abióticos deberían ser los que en primer lugar determinarían la diversidad funcional de la comunidad y, a través de ella, influir sobre las otras dos facetas (Hurtado et al., 2020a). Los modelos planteados partieron de esta premisa y, en consecuencia, la diversidad funcional emergió como la piedra angular responsable de modular la respuesta de las dimensiones taxonómica y filogenética al medio abiótico. Los resultados de este capítulo señalan la existencia de una relación fuerte y positiva entre la diversidad funcional y cada una de las otras dos dimensiones. Por tanto, se demuestra que las especies más emparentadas tienden a presentar rasgos funcionales similares (conservación de nicho), es decir, que los rasgos que permiten la adaptación de las especies al ambiente generalmente están conservados evolutivamente (Webb et al., 2002; Wiens & Graham, 2005; Palmeirim et al., 2021). Asimismo, la relación positiva con la diversidad taxonómica indica que, a mayor número de especies, mayor es el rango de rasgos esperable por especialización de nicho o complementariedad funcional (Petchey & Gaston, 2002; Venail et al., 2015).

Teniendo en cuenta lo anterior, la diversidad funcional podría utilizarse como un indicador que revele cambios en las otras dos facetas, en la misma línea que estudios anteriores (e.g., Safi et al., 2011; Arnan et al., 2016; Hurtado et al., 2019, 2020a; Malíček et al., 2019; Hacala et al., 2021). Sin embargo, también encontramos conexiones directas entre el ambiente y las dimensiones taxonómica y filogenética, lo que unido al hecho de que algunos estudios hallaron incongruencias entre las distintas facetas (e.g., Devictor et al., 2010; Culmsee & Leuschner, 2013; Purschke et al., 2013; Yang et al., 2014; Gonçalves-Souza et al., 2015), respaldaría la necesidad de evaluar la respuesta de la biodiversidad al ambiente desde una perspectiva multidimensional.

Por otra parte, también encontramos una relación positiva entre la diversidad

filogenética y la taxonómica, algo razonable dado que la presencia de más linajes en una comunidad normalmente se relaciona con un aumento en su número de especies (Losos, 2008). Estudios anteriores también encontraron esta relación causal entre ambas facetas en taxones animales (e.g., Alves et al., 2021; Hacala et al., 2021). Sin embargo, Hurtado et al. (2019) obtuvieron el patrón contrario en comunidades liquénicas, por lo que estudios posteriores deberán profundizar en el estudio de la relación entre ambas facetas en estos organismos.

En el **capítulo 2**, analizamos si la abundancia y/o riqueza de determinadas categorías de rasgos funcionales podrían utilizarse como indicadoras de la riqueza total de especies en la comunidad. Es decir, evaluamos la relación entre la faceta funcional y taxonómica, no ya de manera global, sino analizando la información aportada por cada rasgo de manera independiente. La riqueza de la mayor parte de las categorías funcionales utilizadas se relacionó con un mayor número total de especies, mientras que la abundancia de algunos rasgos específicos aportó una información mucho más detallada, al mostrar una relación positiva o negativa con la riqueza total en función del rasgo considerado. Por ejemplo, las comunidades con una mayor abundancia de líquenes grandes foliáceos, fruticulosos cilíndricos y/o cianolíquenes coincidieron con aquellas con mayor número total de especies. Dado que estos grupos de líquenes se consideran especialmente sensibles a la fragmentación y las condiciones ambientales de su hábitat (Gu et al., 2001; Rheault et al., 2003; Cardós et al., 2016), su elevada cobertura podría considerarse un indicador de bosques maduros y conservados, comúnmente asociados a mayores índices de diversidad taxonómica (Kuusinen & Siitonen, 1998). Por el contrario, la abundancia de líquenes con reproducción sexual fue mayor en las comunidades con menor número total de especies. Muchos de estos líquenes son primocolonizadores, por lo que su elevada abundancia podría ser un indicador de que las condiciones son desfavorables para otros líquenes, lo que explicaría el reducido número de especies de estas comunidades (Aragón et al., 2019). Pese a que estudios previos han demostrado la relación entre el rasgo forma de crecimiento y la riqueza total de especies (Pardow et al., 2012; Aragón et al., 2016, 2019; Benítez et al., 2018), la mayoría de ellos se centran en evaluar el número de especies en la comunidad que presenta el rasgo en cuestión, y no su abundancia, lo que puede aportar una información mucho más valiosa ya que dos comunidades pueden albergar el mismo número de rasgos funcionales, pero ser completamente diferentes en cuanto a la abundancia relativa de cada uno de ellos.

4. Efecto de la fragmentación, clima, estructura y calidad del hábitat sobre la riqueza y abundancia de rasgos funcionales en las comunidades de líquenes epífitos

En el capítulo 1 se demostró la importancia clave de los rasgos funcionales en la respuesta de las comunidades a su entorno abiótico, midiendo su efecto de manera numérica sobre la diversidad funcional, es decir, analizamos si las comunidades eran más o menos diversas en un determinado contexto ambiental. Sin embargo, desconocíamos qué rasgos funcionales en concreto se veían condicionados por diferentes factores ambientales. En consecuencia, en los capítulos 2 y 3 de la tesis se profundizó en el estudio de la faceta funcional de los líquenes.

Concretamente, en el **capítulo 2** evaluamos cómo responden los distintos tipos y categorías de rasgos funcionales (suaves o cualitativos) a las variables ambientales de su entorno a dos escalas: escala de fragmento y escala de parcela. A escala de fragmento, el nivel de fragmentación fue el factor más importante sobre la riqueza de rasgos, especialmente sobre el tipo de fotobionte y la estrategia reproductiva, seguido por la influencia del clima que afectó a la riqueza y abundancia de los distintos rasgos. A escala de parcela, la calidad del hábitat influyó tanto en la riqueza como en la abundancia de los rasgos relacionados con la estrategia reproductiva, mientras que la estructura del bosque fue sobre todo determinante sobre la riqueza y abundancia de las distintas formas de crecimiento.

El grado de **fragmentación** forestal medido a través del tamaño del bosque se relacionó de manera general con un aumento de la riqueza de los tres rasgos considerados, pero sobre todo en el caso de tipos de fotobionte y estrategias reproductivas. Específicamente, la riqueza de algunos grupos sensibles como los cianolíquenes, los líquenes grandes foliáceos y los fruticulosos cilíndricos fue mayor en los fragmentos de más tamaño. Los cianolíquenes están considerados importantes indicadores de continuidad ambiental y bosques bien conservados (Rose, 1976; Gu et al., 2001), dado que dependen de condiciones de elevada humedad y bajos niveles de luz en su entorno (Jovan & McCune, 2004; Belinchón et al., 2009). Por otro lado, la mayoría de líquenes grandes foliáceos pertenecen a la alianza *Lobarion*, constituida por especies de líquenes especialmente sensibles a la fragmentación de su hábitat (Sillett et al., 2000), y buenos bioindicadores de calidad y continuidad forestal (Rose, 1976). De manera similar, los líquenes fruticulosos cilíndricos como las especies de los géneros *Usnea* Dill. ex Adans., *Bryoria* Brodo & D. Hawksw. o *Alectoria* Ach. son también sensibles a los procesos de

fragmentación por el daño mecánico que experimentan los talos por la exposición al viento en los bordes forestales (Rheault et al., 2003).

Además de estos grupos considerados sensibles, la riqueza de líquenes con una estrategia reproductiva asexual (tanto por soredios como isidios) también aumentó con el tamaño del bosque. Este tipo de reproducción es común entre las especies adaptadas a hábitats estables (generalmente representados por los fragmentos de mayor tamaño), ya que la reproducción asexual perpetúa los genotipos adaptados a dicho ambiente (Hedenäs & Ericson, 2000; Scheidegger & Werth, 2009). Además, los propágulos asexuales, mucho más grandes y pesados que las esporas, se dispersan peor, por lo que requieren la presencia de hábitats adecuados en las proximidades para poder colonizar nuevos sustratos y establecerse de forma exitosa (Stofer et al., 2006).

La influencia del **clima** fue cuantificada a través de una variable de precipitación (precipitación estival) y otra de temperatura (temperatura mínima del mes más frío), ya que ambos factores determinan la actividad metabólica de los líquenes a lo largo del año. No se debe obviar que el área estudiada se encuentra en el límite entre los climas templado y mediterráneo, por lo que la cantidad de lluvia en el periodo más cálido del año puede ser un factor clave para estas comunidades. La precipitación estival fue más determinante en el aumento de la riqueza de rasgos funcionales, mientras que la temperatura mínima del invierno tuvo mayor peso en el incremento de su abundancia. Por ejemplo, la riqueza y abundancia de líquenes con talos crustáceos conspicuos fue mayor en las áreas con mayor precipitación en verano, en consonancia con otros estudios que también demostraron la relación directa entre esta forma de crecimiento y los mayores niveles de humedad (Aragón et al., 2010b; Giordani et al., 2012; Nunes et al., 2017). Este grupo de líquenes está constituido por especies sorediadas de los géneros *Pertusaria* DC., *Lepra* Scop. u *Ochrolechia* A. Massal., etc. capaces de repeler el agua y evitar eventos de sobresaturación (Lakatos et al., 2006). También, la reproducción por isidios se vio beneficiada por este factor, pese a que este rasgo se asocia comúnmente a áreas más áridas dada su capacidad para absorber agua (Matos et al., 2015). Sin embargo, la escorrentía generada por las lluvias facilita la dispersión de estos propágulos de gran tamaño (Giordani et al., 2014).

Por otra parte, la riqueza de grandes foliáceos, un grupo de líquenes comúnmente constituidos por un fotobionte de tipo cianobacteria, también aumentó con la precipitación estival. En contraposición, no hallamos una relación significativa entre la

riqueza y/o abundancia de cianolíquenes y este factor ambiental, a pesar de sus requerimientos de agua líquida (Lange et al., 1986). No obstante, varios estudios han demostrado la asociación de los cianolíquenes de pequeño tamaño a zonas áridas (Zedda et al., 2011; Giordani et al., 2014), por lo que este grupo estaría constituido por líquenes con requerimientos y niveles de tolerancia diversos, siendo recomendable su división en varios subgrupos como indicaron Hurtado et al. (2020c).

La temperatura mínima del mes más frío no fue un factor tan determinante como los anteriores, aunque influyó de manera positiva o negativa sobre la abundancia de algunos rasgos. Por una parte, encontramos una relación positiva entre esta variable y la abundancia de líquenes que se reproducen por isidios, más frecuentes en las partes más altas del tronco donde la radiación solar y las temperaturas son más elevadas (Martínez et al., 2012; Rubio-Salcedo et al., 2015). Por otra parte, la cobertura de líquenes con reproducción sexual, un rasgo ventajoso en hábitats abióticamente extremos (Murtagh et al., 2000), se relacionó de manera negativa con este factor.

Resulta llamativo que el clima no fuera determinante sobre la diversidad funcional en los resultados del capítulo 1, pero sí tuviera relevancia sobre determinados rasgos funcionales analizados en el capítulo 2. Como ya ocurriera con otros factores, su efecto podría no ser global sobre la diversidad funcional, pero sí sobre ciertos rasgos funcionales como los que aquí se han comentado. Además, dado que el clima es un factor clave sobre la diversidad a gran escala (Medina et al., 2014), esta variable podría tener más poder explicativo a escala de fragmento, la cual fue analizada en el segundo capítulo, pero no en el primero, donde se consideraron escalas más pequeñas.

La **calidad del hábitat** a través del diámetro arbóreo fue el factor más importante sobre la riqueza y abundancia a escala de parcela, especialmente sobre la estrategia reproductiva, con un efecto positivo o negativo según los rasgos considerados. La riqueza de líquenes con reproducción asexual, así como la abundancia de líquenes isidiados fue mayor en los árboles de mayor envergadura. Estos árboles presentan mayor rugosidad y más cantidad de grietas y fisuras que facilitan el establecimiento de los propágulos liquénicos (Armstrong, 1990; Sillett et al., 2000; Rubio-Salcedo et al., 2015). Por el contrario, la riqueza y abundancia de líquenes con reproducción sexual y la riqueza de líquenes crustáceos inconspicuos fue menor en los árboles de más diámetro. Ambos grupos se componen de especies primocolonizadoras (Hedenås & Ericson, 2000) que no requieren que el sustrato haya estado disponible por un largo periodo de tiempo para

poder establecerse y, cuyas esporas pueden prosperar en cortezas más lisas (Giordani et al., 2014; Nascimbene & Marini, 2015).

Tras el diámetro arbóreo, la **estructura del bosque** medida a través de la pendiente fue el segundo factor más determinante a escala de parcela, especialmente sobre la riqueza y abundancia de las diferentes formas de crecimiento. Su efecto puede explicarse en base a los requerimientos de luz y radiación solar que precisa cada rasgo funcional, factores cuya disponibilidad varía con la topografía del terreno. En concreto, un aumento de la pendiente se relaciona con un incremento de la radiación solar, salvo en orientaciones norte (Kumar et al., 1997), que fueron las predominantes en la zona muestreada. La riqueza y abundancia de líquenes grandes foliáceos fue mayor en las áreas de más pendiente, dado que este grupo de líquenes puede sufrir fotoinhibición y degradación de su clorofila en condiciones de exceso de luz (Gauslaa & Solhaug, 2001; Benítez et al., 2012). Asimismo, la difícil accesibilidad a las zonas de más pendiente contribuye a su mayor conservación (Cardós et al., 2017), un aspecto fundamental para los líquenes más sensibles. Aunque la pendiente fue un factor correlacionado positivamente con la mayoría de rasgos, también influyó de manera negativa sobre otros como la riqueza de clorolíquenes, mucho más tolerantes a la exposición solar puesto que disponen de mecanismos para evitar el daño producido por la fotoinhibición (Hedenås & Ericson, 2000; Koch et al., 2013; Benítez et al., 2018).

5. Variabilidad inter- e intraespecífica de dos rasgos relacionados con la estrategia hídrica de los macrolíquenes más representativos de las comunidades de estudio

Los resultados del capítulo 2 demostraron la importancia de los rasgos funcionales suaves o cualitativos como indicadores de cambios ambientales. Sin embargo, estos rasgos funcionales no reflejan de forma detallada funciones específicas como la estrategia hídrica o el rendimiento fotosintético (Violle et al., 2007; Hurtado et al., 2020b). En cambio, los rasgos duros o cuantitativos, pese a que su medición es mucho más costosa, sí aportan dicha información. En consecuencia, en el **capítulo 3** se realizó una aproximación a la medición de dos rasgos relacionados con la estrategia hídrica en algunas de las especies más representativas de las comunidades de líquenes estudiadas: la capacidad de retención de agua (WHC) y la masa específica del talo (STM).

A **nivel interespecífico**, encontramos diferencias significativas entre las siete especies estudiadas en función del tipo de fotobionte y particularidades concretas de las

especies, mientras que la forma de crecimiento tuvo una importancia menor como variable explicativa de las variaciones encontradas. Asimismo, los resultados demuestran que STM condiciona los valores de WHC (aunque no es el único factor determinante) y que la relación entre ambas depende del tipo de fotobionte.

En concreto, los valores de WHC fueron mayores en los ciano- y cefalolíquenes estudiados (*Lobarina scrobiculata*, *Nephroma resupinatum* y *Lobaria pulmonaria*). Los líquenes con cianobacterias como fotobionte principal dependen del agua líquida para su activación metabólica (Lange et al., 1986) y, por ello, requieren de reservas de agua que faciliten su hidratación y actividad fotosintética entre un evento de lluvia y el siguiente (Gauslaa et al., 2017). Así pues, su mayor capacidad de retención hídrica compensa su incapacidad de utilizar la humedad del ambiente (Gauslaa et al., 2012). Incluso los cefalolíquenes, que sí pueden reactivarse con la humedad del aire, son más eficientes en presencia de agua líquida (Hovind et al., 2020). Por otro lado, la morfología gruesa y compacta de estas especies (todas ellas son líquenes grandes foliáceos) garantiza la toma y pérdida de agua de forma más lenta (Phinney et al., 2018). Por tanto, resulta difícil separar el efecto del tipo de fotobionte del de la forma de crecimiento en estas especies y, en consecuencia, su mayor capacidad de retención hídrica puede deberse al efecto combinado de ambas. Por el contrario, los clorolíquenes estudiados presentaron menor WHC ya que este mecanismo facilita la rehidratación rápida en condiciones de humedad ambiental (Gauslaa & Coxson, 2011; Phinney et al., 2018).

En cuanto a la forma de crecimiento, los líquenes grandes foliáceos mostraron mayor WHC, seguidos de los fruticulosos y foliáceos de lóbulo ancho, respectivamente. Dado que los líquenes fruticulosos presentan mayor ratio área-volumen (Giordani et al., 2014), el intercambio de agua entre el talo y el ambiente es normalmente mayor en este grupo de líquenes que en los foliáceos (Hartard et al., 2009). Sin embargo, las especies fruticulosas estudiadas acumularon más agua. Por lo tanto, otras características de *Evernia prunastri* y *Ramalina farinacea* tales como el grosor de la capa de fotobionte y no tanto su forma de crecimiento, podrían estar detrás de su mayor capacidad de retención hídrica (Gauslaa & Coxson, 2011; Hovind et al., 2020). Por ello, no solo se debería considerar la morfología externa, sino que también la anatomía interna (Pintado et al., 1997).

Los resultados de este capítulo demostraron una relación fuerte y positiva entre WHC y STM en todas las especies estudiadas, en concordancia con estudios previos (e.g.,

Gauslaa & Coxson, 2011; Merinero et al., 2014; Longinotti et al., 2017; Hurtado et al., 2020d). Como resultado, STM determina la duración de los periodos metabólicamente activos (Gauslaa et al., 2017). De manera general, los talos más gruesos (con alta STM) retienen más agua que los talos más finos con baja STM (Hovind et al., 2020). Sin embargo, tal y como muestran los resultados obtenidos, STM no fue el único factor determinante de la retención hídrica, por lo que deben existir otras características de las especies que hacen incrementar su WHC sin que ello suponga un aumento de la masa específica del talo. De manera general, se asume que los clorolíquenes muestran valores bajos de STM, lo que permite una hidratación rápida y frecuente en condiciones de humedad, en contraposición con los cianolíquenes cuyos valores altos de STM garantizan el almacenamiento de agua durante un mayor periodo de tiempo (Gauslaa et al., 2012; Merinero et al., 2014). Los cefalolíquenes, con ambos tipos de fotobionte, suelen presentar valores intermedios (Wan & Ellis, 2020). Nuestros resultados no concuerdan íntegramente con ello ya que tanto *L. scrobiculata* (un cianoliquen) como *L. pulmonaria* (un cefaloliquen) presentaron los valores más altos de STM. En cambio, *N. resupinatum* (otro cianoliquen) fue la especie con los valores más bajos, a pesar de su elevada capacidad de retención hídrica. Por lo tanto, otras características como el denso tomento que recubre su superficie o las vainas de *Nostoc* podrían explicar su alta WHC (Honegger et al., 1996; Gauslaa & Coxson, 2011).

Asimismo, los valores de masa específica del talo de *R. farinacea* y *L. scrobiculata* fueron muy similares, a pesar de ser dos especies muy diferentes en cuanto a tipo de fotobionte y forma de crecimiento. Este resultado concuerda con estudios anteriores que también hallaron valores similares de STM entre cloro- y cianolíquenes, pese a la mayor capacidad de retención hídrica de los últimos, lo que podría explicarse a través de otras características como la capa de fotobionte, el grosor del córtex superior y/o la cantidad de clorofila (Gauslaa & Coxson, 2011; Hovind et al., 2020; Wan & Ellis, 2020). Por lo tanto, características particulares de las especies (no medidas en este estudio) y no tanto su forma de crecimiento y tipo de fotobionte podrían determinar su STM, resultado que debería confirmarse en estudios posteriores realizados con un mayor número de especies para obtener conclusiones generalizables.

Pese a los resultados inesperados obtenidos al analizar la variabilidad interespecífica de WHC y STM por separado, los resultados hallados en cuanto a la relación entre ambas concuerdan con lo que esperábamos. Los cianolíquenes presentaron

los valores más altos de WHC/STM (2.5 mg de agua por mg de masa), seguidos de cefalolíquenes (1.9) y clorolíquenes (1.5), resultados ligeramente superiores que los de otros estudios que encontraron ratios de 2:1, 1.5:1 y 1:1, respectivamente (Gauslaa & Coxson, 2011; Merinero et al., 2014). Por lo tanto, el tipo de fotobionte condiciona la relación entre WHC y STM. Entre las especies destaca *N. resupinatum* con una ratio de casi 3:1, probablemente gracias a las vainas gelatinosas de *Nostoc* capaces de almacenar gran cantidad de agua (Honegger et al., 1996), lo que podría ser una adaptación para compensar su masa específica tan baja. En cuanto a las formas de crecimiento, los líquenes grandes foliáceos presentaron los valores más altos de WHC/STM, seguidos de fruticulosos y foliáceos de lóbulo ancho, siguiendo la tendencia observada a lo largo del estudio por la cual *E. prunastri* y *R. farinacea* acumulan más agua de lo que cabría esperar dada su morfología.

A **nivel intraespecífico**, encontramos que los valores de WHC y STM varían en función de las condiciones del ambiente en el que se desarrollan los talos líquénicos. El clima influyó sobre WHC, pero no sobre STM, en tanto que la calidad del hábitat, así como la estructura del bosque asociada a las variaciones microclimáticas tuvieron un efecto sobre ambos rasgos funcionales. Sin embargo, y en contra de nuestra hipótesis inicial, una disminución de la humedad no siempre conllevó una adaptación a través del aumento de la capacidad de retención hídrica o de la masa del talo, al menos en las especies o grupos más sensibles a la desecación.

La influencia del **clima** sobre la variación de WHC y STM fue medida a través de la isothermicidad, una variable que cuantifica la fluctuación diaria de las temperaturas en relación a la oscilación anual (O'Donnell & Ignizio, 2012). Valores altos de este factor reflejan similitud entre las variaciones diarias y anuales de temperatura, mientras que los valores bajos indican que las fluctuaciones anuales son mayores que las diarias. Los resultados hallados demuestran una relación negativa entre la isothermicidad y el WHC global, así como con el WHC de las especies *Parmelia sulcata*, *Parmelina tiliacea* y *Evernia prunastri*, y el WHC de los líquenes fruticulosos, foliáceos de lóbulo ancho y los clorolíquenes. Estas especies, que presentan algas verdes como fotobionte, tienen una gran amplitud ecológica y fueron capaces de incrementar su almacenamiento de agua para hacer frente a los cambios abruptos de temperatura y altas tasas evaporativas que caracterizan a los territorios con baja isothermicidad. Cabe mencionar que dichas especies tuvieron los valores más bajos de WHC y, por lo tanto, pueden requerir un aumento de su

retención hídrica en condiciones climáticas severas, especialmente en un área de transición entre el clima templado y el mediterráneo donde la sequía estival puede ser un factor limitante (Prieto et al., 2017). Resulta llamativo que este aumento de WHC no está mediado por un incremento de STM (la relación no fue significativa), por lo que otros mecanismos (mayor grosor del córtex o de la capa de fotobionte, cambios de hidrofobicidad en la superficie, mayor densidad de lacinias o rizinas, etc.) podrían estar implicados (Lakatos et al., 2006; Gauslaa & Coxson, 2011; Esseen et al., 2015; Phinney, 2019). Por otro lado, el gradiente climático de este estudio podría ser demasiado limitado como para observar grandes variaciones en los rasgos especializados en la estrategia hídrica de los líquenes estudiados y debería comprobarse en un área mayor. No obstante, Hurtado et al. (2020b, 2020c) no encontraron variaciones claras de estos rasgos en respuesta a las condiciones climáticas, sugiriendo que las especies podrían responder de manera más notoria a las variaciones microambientales.

Por otro lado, la **estructura del bosque** y la heterogeneidad en las condiciones microambientales fue cuantificada a través de la apertura del dosel arbóreo y la cobertura de matorral. La apertura del dosel arbóreo modula la cantidad de luz y humedad en el interior del bosque y, por tanto, el metabolismo liquénico (Giordani et al., 2014; Aragón et al., 2015). Un dosel denso ralentiza la evaporación, en tanto que un dosel abierto acelera la desecación ya que aumenta la radiación solar que penetra en el interior (Cardós et al., 2016). Este factor influyó de manera negativa sobre la WHC y STM de los líquenes grandes foliáceos y cianolíquenes, un resultado contrario a nuestra hipótesis inicial por la que esperábamos que los líquenes se adaptaran a los mayores niveles de radiación solar a través del aumento de su retención hídrica y masa específica. No obstante, ambos grupos son especialmente sensibles a la desecación y requieren de altas cantidades de agua líquida para mantenerse activos (Lange et al., 1986). Por lo tanto, puede que no sean capaces de adaptarse a las condiciones ambientales que caracterizan los doseles abiertos, especialmente en el área submediterránea donde la precipitación no es tan elevada. Varios estudios han demostrado incrementos en STM como adaptación a condiciones de elevada radiación solar y tasa evaporativa (e.g., Gauslaa & Coxson, 2011; Larsson et al., 2012; Gauslaa, 2014; Merinero et al., 2014, 2015). Sin embargo, un aumento en la tasa de desecación puede también reducir la tasa fotosintética (Insarov & Schroeter, 2002), limitando el crecimiento y, por tanto, la masa específica del talo.

La cobertura del matorral también influyó de manera negativa sobre la WHC y

STM de algunas especies y rasgos. Los cianolíquenes y *R. farinacea* presentaron valores más bajos de ambos rasgos en respuesta a los matorrales más densos, mientras que en los líquenes grandes foliáceos solo se redujo su WHC. Este resultado resulta llamativo ya que esperábamos que la apertura del dosel y la densidad del matorral tuvieran efectos opuestos si tenemos en cuenta la radiación solar que permiten llegar a los troncos sobre los que se desarrollan los líquenes. No obstante, los bosques con doseles más abiertos fueron frecuentemente también los de mayor desarrollo arbustivo, lo que podría explicar estos resultados. Además, el matorral muy denso puede suponer una barrera física que intercepta el agua de lluvia (Snyder et al., 2022), impidiendo que esta llegue a los líquenes de la parte baja de los troncos, algo especialmente perjudicial sobre los cianolíquenes y grandes foliáceos que requieren agua líquida (Lange et al., 1986). Así pues, esto disminuiría su almacenamiento, conduciendo a periodos más largos de inactividad y a la ralentización de su crecimiento en masa (Palmqvist & Sundberg, 2000).

Por último, la **calidad del hábitat** a través del diámetro arbóreo influyó de manera positiva sobre la WHC global. El mayor número de grietas y rugosidad que caracterizan a los árboles de mayor envergadura resultan en niveles más altos de humedad y mayor capacidad de absorción hídrica en los troncos (Mistry & Berardi, 2005). Estas condiciones podrían aumentar la disponibilidad y almacenamiento de agua de los líquenes que se desarrollan sobre ellos. Asimismo, los briófitos son más frecuentes en los árboles más grandes, lo que supone una fuente adicional de humedad para los líquenes (Rubio-Salcedo et al., 2015). Por el contrario, la STM de los líquenes foliáceos de lóbulo ancho y *R. farinacea* fue menor en los forófitos más grandes. Los árboles de mayor envergadura suelen asociarse a bosques maduros y bien conservados (Nascimbene et al., 2014), generalmente más sombríos. Estas condiciones podrían reducir la eficiencia fotosintética y, por tanto, el crecimiento de estos líquenes que muestran preferencia por áreas expuestas al sol (Nimis & Martellos, 2017).

6. Aspectos por evaluar y líneas de investigación futuras

Con los resultados de esta Tesis Doctoral se da respuesta a las principales preguntas planteadas, a través de la profundización en el estudio de las relaciones de la diversidad liquénica en todas sus facetas con cambios ambientales relacionados con la fragmentación, el clima, la estructura y calidad del hábitat, factores muy vinculados con la respuesta de las comunidades al cambio global. No obstante, también se han puesto de manifiesto las limitaciones del estudio y han surgido nuevas cuestiones que sería

necesario abordar en un futuro para obtener un conocimiento más exhaustivo acerca del tema.

En primer lugar, sería necesario ampliar las escalas de estudio, dada la gran importancia que esta ejerce en los resultados finales. Por ejemplo, en esta tesis hemos evaluado la relación entre las tres dimensiones de la diversidad y su ambiente a escala de parcela y árbol, pudiendo ser interesante su estudio a escalas más amplias. Asimismo, el estudio de los rasgos funcionales se abordó a escala de fragmento y parcela, por lo que sería conveniente evaluar su respuesta tanto a escalas más amplias como más pequeñas (escala de árbol). Por otra parte, también resultaría útil añadir nuevos factores ambientales al estudio. En particular, es necesario profundizar en el estudio del efecto que otros factores microambientales relacionados con las variaciones de luz y humedad ejercen sobre la variabilidad intraespecífica de los rasgos cuantitativos. También, el gradiente climático de este estudio es muy limitado, por lo que sería conveniente comprobar si los resultados se mantienen en gradientes más amplios.

Por otra parte, los resultados que obtuvimos al analizar las diferencias interespecíficas de los rasgos duros o cuantitativos utilizados plantearon la necesidad de cuantificar parámetros relacionados con la anatomía interna de las especies de estudio (por ejemplo, el grosor del córtex y capa de fotobionte), como posibles factores explicativos de su capacidad de retención hídrica. Asimismo, sería interesante estudiar cómo estos rasgos anatómicos responden a las variaciones ambientales del medio y si pueden suponer un mecanismo de adaptación a ciertas condiciones adversas. Además, en este estudio únicamente se estudiaron los rasgos cuantitativos relacionados con la estrategia hídrica de siete especies de macrolíquenes representativos de las comunidades de líquenes epífitos en el área de estudio. Por ello, ampliar el número de especies estudiadas y el número de individuos por especie, así como el pool de rasgos cuantitativos puede ofrecer una información mucho más completa acerca del funcionamiento de las comunidades analizadas.

Por último, en esta Tesis Doctoral solo se analiza el efecto sobre la diversidad de distintas variables del medio abiótico. Sin embargo, a escalas pequeñas donde los individuos interactúan, los factores bióticos juegan un papel fundamental. Por ello, sería interesante incorporar variables como la competencia entre especies y cómo esta influye en los patrones de diversidad observados.

7. Referencias

- Alves, F.J., de Siqueira, D., Loyola, R., 2021. Critical areas for retaining multiple dimensions of bird diversity in the Cerrado. *Journal of Nature Conservation*, 64: 126079.
- Aragón, G., Abuja, L., Belinchón, R., Martínez, I., 2015. Edge type determines the intensity of forest edge effect on epiphytic communities. *European Journal of Forest Research*, 134: 443–451.
- Aragón, G., Belinchón, R., Martínez, I., Prieto, M., 2016. A survey method for assessing the richness of epiphytic lichens using growth forms. *Ecological Indicators*, 62: 101–105.
- Aragón, G., López, R., Martínez, I., 2010b. Effects of Mediterranean dehesa management on epiphytic lichens. *Science of the Total Environment*, 409: 116–122.
- Aragón, G., Martínez, I., Hurtado, P., Benítez, Á., Rodríguez, C., Prieto, M., 2019. Using growth forms to predict epiphytic lichen abundance in a wide variety of forest types. *Diversity*, 11: 51.
- Aragón, G., Martínez, I., Izquierdo, P., Belinchón, R., Escudero, A., 2010a. Effects of forest management on epiphytic lichen diversity in Mediterranean forests. *Applied Vegetation Science*, 13: 183–194.
- Ardelean, I.V., Crişan, F., Gafta, D., Roman, A., 2019. High lichen species richness but low taxonomic diversity built up on abandoned tailings heaps in a cultural landscape. *Flora*, 251: 68–76.
- Armstrong, R.A., 1990. Dispersal, establishment and survival of soredia and fragments of the lichen, *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. *New Phytologist*, 114: 239–245.
- Anan, X., Cerdá, X., Retana, J., 2015. Partitioning the impact of environment and spatial structure on alpha and beta components of taxonomic, functional, and phylogenetic diversity in European ants. *PeerJ*, 3: e1241.
- Anan, X., Cerdá, X., Retana, J., 2016. Relationships among taxonomic, functional, and phylogenetic ant diversity across the biogeographic regions of Europe. *Ecography*, 39: 1–10.
- Balvanera, P., Lott, E., Segura, G., Siebe, C., Islas, A., 2002. Patterns of β -diversity in a Mexican tropical dry forest. *Journal of Vegetation Science*, 13: 145–158.
- Belinchón, R., Martínez, I., Otálora, M.A.G., Aragón, G., Dimas, J., Escudero, A., 2009. Fragment quality and matrix affect epiphytic performance in a Mediterranean forest landscape. *American Journal of Botany*, 96: 1974–1982.
- Benítez, Á., Aragón, G., González, Y., Prieto, M., 2018. Functional traits of epiphytic lichens in response to forest disturbance and as predictors of total richness and diversity. *Ecological Indicators*, 86: 18–26.
- Benítez, Á., Prieto, M., González, Y., Aragón, G., 2012. Effects of tropical montane forest disturbance on epiphytic macrolichens. *Science of the Total Environment*, 441: 169–175.
- Cahill, J.F., Kembel, S.W., Lamb, E.G., Keddy, P.A., 2008. Does phylogenetic relatedness influence the strength of competition among vascular plants? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 10: 41–50.
- Cardós, J.L.H., Aragón, G., Martínez, I., 2017. A species on a tightrope: Establishment limitations of an endangered lichen in a fragmented mediterranean landscape. *American Journal of Botany*, 104: 527–537.
- Cardós, J.L.H., Martínez, I., Calvo, V., Aragón, G., 2016. Epiphyte communities in Mediterranean fragmented forests: importance of the fragment size and the surrounding matrix. *Landscape*

- Ecology*, 31: 1975–1995.
- Chun, J.-H., Lee, C.-B., 2017. Disentangling the local-scale drivers of taxonomic, phylogenetic and functional diversity in woody plant assemblages along elevational gradients in South Korea. *PLoS One*, 12: 1–18.
- Concostrina-Zubiri, L., Martínez, I., Rabasa, S.G., Escudero, A., 2014. The influence of environmental factors on biological soil crust: from a community perspective to a species level approach. *Journal of Vegetation Science*, 25: 503–513.
- Culmsee, H., Leuschner, C., 2013. Consistent patterns of elevational change in tree taxonomic and phylogenetic diversity across Malesian mountain forests. *Journal of Biogeography*, 40: 1997–2010.
- Davis, F.W., Synes, N.W., Fricker, G.A., McCullough, I.M., Serra-Diaz, J.M., Franklin, J., Flint, A.L., 2019. LiDAR-derived topography and forest structure predict fine-scale variation in daily surface temperatures in oak savanna and conifer forest landscapes. *Agricultural and Forest Meteorology*, 269–270: 192–202.
- De Oliveira, A.A., Vicentini, A., Chave, J., Castanho, C.D.T., Davies, S.J., Martini, A.M.Z., Lima, R.A.F., Ribeiro, R.R., Iribar, A., Souza, V.C., 2014. Habitat specialization and phylogenetic structure of tree species in a coastal Brazilian white-sand forest. *Journal of Plant Ecology*, 7: 134–144.
- De Pauw, K., Meeussen, C., Govaert, S., Sanczuk, P., Vanneste, T., Bernhardt-Römermann, M., Bollmann, K., Brunet, J., Calders, K., Cousins, S.A.O., Diekmann, M., Hedwall, P.O., Iacopetti, G., Lenoir, J., Lindmo, S., Orczewska, A., Ponette, Q., Plue, J., Selvi, F., Spicher, F., Verbeeck, H., Vermeir, P., Zellweger, F., Verheyen, K., Vangansbeke, P., De Frenne, P., 2021. Taxonomic, phylogenetic and functional diversity of understorey plants respond differently to environmental conditions in European forest edges. *Journal of Ecology*, 109: 2629–2648.
- Devictor, V., Mouillot, D., Meynard, C., Jiguet, F., Thuiller, W., Mouquet, N., 2010. Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: the need for integrative conservation strategies in a changing world. *Ecology Letters*, 13: 1030–1040.
- Ellis, C.J., 2012. Lichen epiphyte diversity: A species, community and trait-based review. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 14: 131–152.
- Ellis, C.J., Asplund, J., Benesperi, R., Branquinho, C., Di Nuzzo, L., Hurtado, P., Martínez, I., Matos, P., Nascimbene, J., Pinho, P., Prieto, M., Rocha, B., Rodríguez-Arribas, C., Thüs, H., Giordani, P., 2021. Functional traits in lichen ecology: A review of challenge and opportunity. *Microorganisms*, 9: 766.
- Esseen, P.A., Olsson, T., Coxson, D., Gauslaa, Y., 2015. Morphology influences water storage in hair lichens from boreal forest canopies. *Fungal Ecology*, 18: 26–35.
- Fan, B., Tao, W., Qin, G., Hopkins, I., Zhang, Y., Wang, Q., Lin, H., Guo, L., 2020. Soil micro-climate variation in relation to slope aspect, position, and curvature in a forested catchment. *Agricultural and Forest Meteorology*, 290: 107999.
- Gallardo-Cruz, J.A., Pérez-García, E.A., Meave, J.A., 2009. β -Diversity and vegetation structure as influenced by slope aspect and altitude in a seasonally dry tropical landscape. *Landscape Ecology*, 24: 473–482.

- Gauslaa, Y., 2014. Rain, dew, and humid air as drivers of morphology, function and spatial distribution in epiphytic lichens. *The Lichenologist*, 46: 1–16.
- Gauslaa, Y., Coxson, D., 2011. Interspecific and intraspecific variations in water storage in epiphytic old forest foliose lichens. *Botany*, 89: 787–798.
- Gauslaa, Y., Coxson, D.S., Solhaug, K.A., 2012. The paradox of higher light tolerance during desiccation in rare old forest cyanolichens than in more widespread co-occurring chloro- and cephalolichens. *New Phytologist*, 195: 812–822.
- Gauslaa, Y., Solhaug, K.A., 2001. Fungal melanins as a sun screen for symbiotic green algae in the lichen *Lobaria pulmonaria*. *Oecologia*, 126: 462–471.
- Gauslaa, Y., Solhaug, K.A., Longinotti, S., 2017. Functional traits prolonging photosynthetically active periods in epiphytic cephalolichens during desiccation. *Environmental and Experimental Botany*, 141: 83–91.
- Gignac, L.D., 2001. Bryophytes as indicators of climate change. *The Bryologist*, 104: 410–420.
- Gignac, L.D., Dale, M.R.T., 2005. Effects of fragment size and habitat heterogeneity on cryptogam diversity in the low-boreal forest of western Canada. *The Bryologist*, 108: 50–66.
- Giordani, P., Brunialti, G., Bacaro, G., Nascimbene, J., 2012. Functional traits of epiphytic lichens as potential indicators of environmental conditions in forest ecosystems. *Ecological Indicators*, 18: 413–420.
- Giordani, P., Incerti, G., Rizzi, G., Rellini, I., Nimis, P.L., Modenesi, P., 2014. Functional traits of cryptogams in Mediterranean ecosystems are driven by water, light and substrate interactions. *Journal of Vegetation Science*, 25: 778–792.
- Gonçalves-Souza, T., Santos, A.J., Romero, G.Q., Lewinsohn, T.M., 2015. Conservation along a hotspot rim: spiders in Brazilian coastal restingas. *Biodiversity and Conservation*, 24: 1131–1146.
- González-Caro, S., Umaña, M.N., Álvarez, E., Stevenson, P.R., Swenson, N.G., 2014. Phylogenetic alpha and beta diversity in tropical tree assemblages along regional-scale environmental gradients in northwest South America. *Journal of Plant Ecology*, 7: 145–153.
- Gu, W.D., Kuusinen, M., Konttinen, T., Hanski, I., 2001. Spatial pattern in the occurrence of the lichen *Lobaria pulmonaria* in managed and virgin boreal forests. *Ecography*, 24: 139–150.
- Hacala, A., Lafage, D., Prinzing, A., Sawtschuk, J., Pétilion, J., 2021. Drivers of taxonomic, functional and phylogenetic diversities in dominant ground-dwelling arthropods of coastal heathlands. *Oecologia*, 197: 511–522.
- Hartard, B., Cuntz, M., Máguas, C., Lakatos, M., 2009. Water isotopes in desiccating lichens. *Planta*, 231: 179–193.
- Hedenås, H., Ericson, L., 2000. Epiphytic macrolichens as conservation indicators: successional sequence in *Populus tremula* stands. *Biological Conservation*, 93: 43–53.
- Honegger, R., Peter, M., Scherrer, S., 1996. Drought-induced structural alterations at the mycobiont-photobiont interface in a range of foliose macrolichens. *Protoplasma*, 190: 221–232.
- Hovind, A.A.B., Phinney, N.H., Gauslaa, Y., 2020. Functional trade-off of hydration strategies in old forest epiphytic cephalolichens. *Fungal Biology*, 124: 903–913.
- Hurtado, P., Matos, P., Aragón, G., Branquinho, C., Prieto, M., Martínez, I., 2020c. How much matching

- there is in functional, phylogenetic and taxonomic optima of epiphytic macrolichen communities along a European climatic gradient? *Science of the Total Environment*, 712: 136533.
- Hurtado, P., Prieto, M., Aragón, G., de Bello, F., Martínez, I., 2020b. Intraspecific variability drives functional changes in lichen epiphytic communities across Europe. *Ecology*, 101: e03017.
- Hurtado, P., Prieto, M., Aragón, G., Escudero, A., Martínez, I., 2019. Critical predictors of functional, phylogenetic and taxonomic diversity are geographically structured in lichen epiphytic communities. *Journal of Ecology*, 107: 2303–2316.
- Hurtado, P., Prieto, M., de Bello, F., Aragón, G., López-Angulo, J., Giordani, P., Díaz-Peña, E.M., Vicente, R., Merinero, S., Košuthová, A., Benesperi, R., Bianchi, E., Mayrhofer, H., Nascimbene, J., Grube, M., Wedin, M., Westberg, M., Martínez, I., 2020a. Contrasting environmental drivers determine biodiversity patterns in epiphytic lichen communities along a European gradient. *Microorganisms*, 8: 1913.
- Hurtado, P., Prieto, M., Martínez-Vilalta, J., Giordani, P., Aragón, G., López-Angulo, J., Košuthová, A., Merinero, S., Díaz-Peña, E.M., Rosas, T., Benesperi, R., Bianchi, E., Grube, M., Mayrhofer, H., Nascimbene, J., Wedin, M., Westberg, M., Martínez, I., 2020d. Disentangling functional trait variation and covariation in epiphytic lichens along a continent-wide latitudinal gradient. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 287: 20192862.
- Insarov, G., Schroeter, B., 2002. Lichen monitoring and climate change. In: Nimis, P.L., Scheidegger, C., Wolseley, P.A. (Eds.), *Monitoring with Lichens, Monitoring Lichens*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 183–201.
- Jovan, S., McCune, B., 2004. Regional variation in epiphytic macrolichen communities in northern and central California forests. *The Bryologist*, 107: 328–339.
- Kitagawa, R., Kondo, H., Sakai, A., 2014. Spatial pattern of forest structure mediated by topography in a steep mountain basin in West Tanizawa, Japan. *Journal of Forest Research*, 19: 205–214.
- Kitagawa, R., Mimura, M., Mori, A.S., Sakai, A., 2015. Topographic patterns in the phylogenetic structure of temperate forests on steep mountainous terrain. *AoB Plants*, 7: plv134.
- Koch, N.M., Martins, S.M.D.A., Lucheta, F., Müller, S.C., 2013. Functional diversity and traits assembly patterns of lichens as indicators of successional stages in a tropical rainforest. *Ecological Indicators*, 34: 22–30.
- Kumar, L., Skidmore, A.K., Knowles, E., 1997. Modelling topographic variation in solar radiation in a GIS environment. *International Journal of Geographical Information Science*, 11: 475–497.
- Kuusinen, M., Siitonen, J., 1998. Epiphytic lichen diversity in old-growth and managed *Picea abies* stands in southern Finland. *Journal of Vegetation Science*, 9: 283–292.
- Lakatos, M., Rascher, U., Büdel, B., 2006. Functional characteristics of corticolous lichens in the understory of a tropical lowland rain forest. *New Phytologist*, 172: 679–695.
- Lange, O.L., Kilian, E., Ziegler, H., 1986. Water vapor uptake and photosynthesis of lichens: performance differences in species with green and blue-green algae as phycobionts. *Oecologia*, 71: 104–110.
- Larsson, P., Solhaug, K.A., Gauslaa, Y., 2012. Seasonal partitioning of growth into biomass and area expansion in a cephalolichen and a cyanolichen of the old forest genus *Lobaria*. *New Phytologist*, 194: 991–1000.

- Li, D., Monahan, W.B., Baiser, B., 2018. Species richness and phylogenetic diversity of native and non-native species respond differently to area and environmental factors. *Diversity and Distributions*, 24: 853–864.
- Lie, M.H., Arup, U., Grytnes, J.A., Ohlson, M., 2009. The importance of host tree age, size and growth rate as determinants of epiphytic lichen diversity in boreal spruce forests. *Biodiversity and Conservation*, 18: 3579–3596.
- Longinotti, S., Solhaug, K.A., Gauslaa, Y., 2017. Hydration traits in cephalolichen members of the epiphytic old forest genus *Lobaria* (s. lat.). *The Lichenologist*, 49: 493–506.
- Losos, J.B., 2008. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters*, 11: 995–1003.
- Maliček, J., Palice, Z., Vondrák, J., Kostovčík, M., Lenzová, V., Hofmeister, J., 2019. Lichens in old-growth and managed mountain spruce forests in the Czech Republic: assessment of biodiversity, functional traits and bioindicators. *Biodiversity and Conservation*, 28: 3497–3528.
- Mandl, N.A., Kessler, M., Gradstein, S.R., 2009. Effects of environmental heterogeneity on species diversity and composition of terrestrial bryophyte assemblages in tropical montane forests of southern Ecuador. *Plant Ecology and Diversity*, 2: 313–321.
- Marini, L., Nascimbene, J., Nimis, P.L., 2011. Large-scale patterns of epiphytic lichen species richness: Photobiont-dependent response to climate and forest structure. *Science of the Total Environment*, 409: 4381–4386.
- Marmor, L., Tõrra, T., Saag, L., Randlane, T., 2011. Effects of forest continuity and tree age on epiphytic lichen biota in coniferous forests in Estonia. *Ecological Indicators*, 11: 1270–1276.
- Martínez, I., Belinchón, R., Otárola, M.G., Aragón, G., Prieto, M., Escudero, A., 2011. Efectos de la fragmentación de los bosques sobre los líquenes epífitos en la Región Mediterránea. *Ecosistemas*, 20: 54–67.
- Martínez, I., Flores, T., Otárola, M.A.G., Belinchón, R., Prieto, M., Aragón, G., Escudero, A., 2012. Multiple-scale environmental modulation of lichen reproduction. *Fungal Biology*, 116: 1192–1201.
- Matos, P., Pinho, P., Aragón, G., Martínez, I., Nunes, A., Soares, A.M.V.M., Branquinho, C., 2015. Lichen traits responding to aridity. *Journal of Ecology*, 103: 451–458.
- Mayfield, M.M., Levine, J.M., 2010. Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecology Letters*, 13: 1085–1093.
- McDonald, L., van Woudenberg, M., Dorin, B., Adcock, A.M., McMullin, R.T., Cottenie, K., 2017. The effects of bark quality on corticolous lichen community composition in urban parks of southern Ontario. *Botany*, 95: 1141–1149.
- Medina, N.G., Albertos, B., Lara, F., Mazimpaka, V., Garilleti, R., Draper, D., Hortal, J., 2014. Species richness of epiphytic bryophytes: drivers across scales on the edge of the Mediterranean. *Ecography*, 37: 80–93.
- Merinero, S., Hilmo, O., Gauslaa, Y., 2014. Size is a main driver for hydration traits in cyano- and cephalolichens of boreal rainforest canopies. *Fungal Ecology*, 7: 59–66.
- Merinero, S., Martínez, I., Rubio-Salcedo, M., Gauslaa, Y., 2015. Epiphytic lichen growth in Mediterranean

- forests: Effects of proximity to the ground and reproductive stage. *Basic and Applied Ecology*, 16: 220–230.
- Mistry, J., Berardi, A., 2005. Effects of phorophyte determinants on lichen abundance in the cerrado of central Brazil. *Plant Ecology*, 178: 61–76.
- Murtagh, G.J., Dyer, P.S., Crittenden, P.D., 2000. Sex and the single lichen. *Nature*, 404: 564.
- Nascimbene, J., Marini, L., 2015. Epiphytic lichen diversity along elevational gradients: biological traits reveal a complex response to water and energy. *Journal of Biogeography*, 42: 1222–1232.
- Nascimbene, J., Nimis, P.L., Dainese, M., 2014. Epiphytic lichen conservation in the Italian Alps: the role of forest type. *Fungal Ecology*, 11: 164–172.
- Nash, T.H., 2008. Photosynthesis, respiration, productivity and growth. In: Nash, T.H. (Ed.), *Lichen Biology*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 88–120.
- Nimis, P.L., Martellos, S., 2017. ITALIC - The Information System on Italian Lichens. Version 5.0. University of Trieste, Dept. of Biology <http://dryades.units.it/italic> (accessed 18.03.20).
- Nunes, A., Köbel, M., Pinho, P., Matos, P., de Bello, F., Correia, O., Branquinho, C., 2017. Which plant traits respond to aridity? A critical step to assess functional diversity in Mediterranean drylands. *Agricultural and Forest Meteorology*, 239: 176–184.
- O'Donnell, M.S., Ignizio, D.A., 2012. Bioclimatic predictors for supporting ecological applications in the conterminous United States: U.S Geological Survey Data Series 691.
- Palmeirim, A.F., Farneda, F.Z., Vieira, M.V., Peres, C.A., 2021. Forest area predicts all dimensions of small mammal and lizard diversity in Amazonian insular forest fragments. *Landscape Ecology*, 36: 3401–3418.
- Palmqvist, K., Sundberg, B., 2000. Light use efficiency of dry matter gain in five macrolichens: relative impact of microclimate conditions and species-specific traits. *Plant, Cell and Environment*, 23: 1–14.
- Pardow, A., Gehrig-Downie, C., Gradstein, R., Lakatos, M., 2012. Functional diversity of epiphytes in two tropical lowland rainforests, French Guiana: Using bryophyte life-forms to detect areas of high biodiversity. *Biodiversity and Conservation*, 21: 3637–3655.
- Pavoine, S., Vela, E., Gachet, S., De Bélair, G., Bonsall, M.B., 2011. Linking patterns in phylogeny, traits, abiotic variables and space: a novel approach to linking environmental filtering and plant community assembly. *Journal of Ecology*, 99: 165–175.
- Pearson, R.G., Dawson, T.P., 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*, 12: 361–371.
- Petchey, O.L., Gaston, K.J., 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, 5: 402–411.
- Phinney, N.H., 2019. 3D modelling of thallus topography of *Lobaria pulmonaria* facilitates understanding of water storage pools. *The Lichenologist*, 51: 89–95.
- Phinney, N.H., Gauslaa, Y., Palmqvist, K., Esseen, P.A., 2021. Macroclimate drives growth of hair lichens in boreal forest canopies. *Journal of Ecology*, 109: 478–490.
- Phinney, N.H., Solhaug, K.A., Gauslaa, Y., 2018. Rapid resurrection of chlorolichens in humid air: specific thallus mass drives rehydration and reactivation kinetics. *Environmental and Experimental*

- Botany*, 148: 184–191.
- Pintado, A., Valladares, F., Sancho, L.G., 1997. Exploring phenotypic plasticity in the lichen *Ramalina capitata*: Morphology, water relations and chlorophyll content in North- and South-facing populations. *Annals of Botany*, 80: 345–353.
- Prieto, M., Martínez, I., Aragón, G., Verdú, M., 2017. Phylogenetic and functional structure of lichen communities under contrasting environmental conditions. *Journal of Vegetation Science*, 28: 871–881.
- Purschke, O., Schmid, B.C., Sykes, M.T., Poschold, P., Michalski, S.G., Durka, W., Kühn, I., Winter, M., Prentice, H.C., 2013. Contrasting changes in taxonomic, phylogenetic and functional diversity during a long-term succession: insights into assembly processes. *Journal of Ecology*, 101: 857–866.
- Rheault, H., Drapeau, P., Bergeron, Y., Esseen, P.A., 2003. Edge effects on epiphytic lichens in managed black spruce forests of eastern North America. *Canadian Journal of Forest Research*, 33: 23–32.
- Rose, F., 1976. Lichenological indicators of age and environmental continuity in woodlands. In: Brown, D.H., Hawksworth, D.L., Bailey, R.H. (Eds.), *Lichenology: Progress and Problems*. Academic Press, London and New York, pp. 279–307.
- Rubio-Salcedo, M., Merinero, S., Martínez, I., 2015. Tree species and microhabitat influence the population structure of the epiphytic lichen *Lobaria pulmonaria*. *Fungal Ecology*, 18: 1–9.
- Safi, K., Cianciaruso, M. V., Loyola, R.D., Brito, D., Armour-Marshall, K., Diniz-Filho, J.A.F., 2011. Understanding global patterns of mammalian functional and phylogenetic diversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366: 2536–2544.
- Saniewski, M., Wietrzyk-Pełka, P., Zalewska, T., Osyczka, P., Węgrzyn, M.H., 2020. Impact of distance from the glacier on the content of ^{137}Cs and ^{90}Sr in the lichen *Cetrariella delisei*. *Chemosphere*, 259: 127433.
- Saunders, D.A., Hobbs, R.J., Margules, C.R., 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology*, 5: 18–32.
- Scheidegger, C., Werth, S., 2009. Conservation strategies for lichens: insights from population biology. *Fungal Biology Reviews*, 23: 55–66.
- Si, X., Cadotte, M.W., Zeng, D., Baselga, A., Zhao, Y., Li, J., Wu, Y., Wang, S., Ding, P., 2017. Functional and phylogenetic structure of island bird communities. *Journal of Animal Ecology*, 86: 532–542.
- Sillett, S.C., McCune, B., Peck, J.E., Rambo, T.R., Ruchty, A., 2000. Dispersal limitations of epiphytic lichens result in species dependent on old-growth forests. *Ecological Applications*, 10: 789–799.
- Smith, A.C., Fahrig, L., Francis, C.M., 2011. Landscape size affects the relative importance of habitat amount, habitat fragmentation, and matrix quality on forest birds. *Ecography*, 34: 103–113.
- Snyder, D.K., Stringham, T.K., Snyder, K.A., 2022. Rainfall interception by mountain big sagebrush (*Artemisia tridentata* spp. *vaseyana*): Dryland shrub canopy cover affects net precipitation. *Hydrological Processes*, 36: e14441.
- Stofer, S., Bergamini, A., Aragón, G., Carvalho, P., Coppins, B.J., Davey, S., Dietrich, M., Farkas, E., Kärkkäinen, K., Keller, C., Lökös, L., Lommi, S., Máguas, C., Mitchell, R., Pinho, P., Rico, V.J., Truscott, A.M., Wolseley, P.A., Watt, A., Scheidegger, C., 2006. Species richness of lichen

- functional groups in relation to land use intensity. *The Lichenologist*, 38: 331–353.
- Swenson, N.G., Erickson, D.L., Mi, X., Bourg, N.A., Forero-Montaña, J., Ge, X., Howe, R., Lake, J.K., Liu, X., Ma, K., Pei, N., Thompson, J., Uriarte, M., Wolf, A., Wright, S.J., Ye, W., Zhang, J., Zimmerman, J.K., Kress, W.J., 2012. Phylogenetic and functional alpha and beta diversity in temperate and tropical tree communities. *Ecology*, 93: 112–125.
- Tripp, E.A., Lendemer, J.C., McCain, C.M., 2019. Habitat quality and disturbance drive lichen species richness in a temperate biodiversity hotspot. *Oecologia*, 190: 445–457.
- Upadhyay, S., Jugran, A.K., Joshi, Y., Suyal, R., Rawal, R.S., 2018. Ecological variables influencing the diversity and distribution of macrolichens colonizing *Quercus leucotrichophora* in Uttarakhand forest. *Journal of Mountain Science*, 15: 307–318.
- Van Haluwyn, C., Lerond, M., 1993. Guide des lichens. Lechevalier, Paris.
- Venail, P., Gross, K., Oakley, T.H., Narwani, A., Allan, E., Flombaum, P., Isbell, F., Joshi, J., Reich, P.B., Tilman, D., van Ruijven, J., Cardinale, B.J., 2015. Species richness, but not phylogenetic diversity, influences community biomass production and temporal stability in a re-examination of 16 grassland biodiversity studies. *Functional Ecology*, 29: 615–626.
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E., 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116: 882–892.
- Wan, S., Ellis, C.J., 2020. Are lichen growth form categories supported by continuous functional traits: water-holding capacity and specific thallus mass? *Edinburgh Journal of Botany*, 77: 65–76.
- Webb, C.O., Ackerly, D.D., McPeck, M.A., Donoghue, M.J., 2002. Phylogenies and Community Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33: 475–505.
- Wiens, J.J., Graham, C.H., 2005. Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 36: 519–539.
- Yang, J., Zhang, G., Ci, X., Swenson, N.G., Cao, M., Sha, L., Li, J., Baskin, C.C., Slik, J.W.F., Lin, L., 2014. Functional and phylogenetic assembly in a Chinese tropical tree community across size classes, spatial scales and habitats. *Functional Ecology*, 28: 520–529.
- Zedda, L., Gröngröft, A., Schultz, M., Petersen, A., Mills, A., Rambold, G., 2011. Distribution patterns of soil lichens across the principal biomes of southern Africa. *Journal of Arid Environments*, 75: 215–220.
- Zhao, Y., Dunn, R.R., Zhou, H., Si, X., Ding, P., 2020. Island area, not isolation, drives taxonomic, phylogenetic and functional diversity of ants on land-bridge islands. *Journal of Biogeography*, 47: 1627–1637.

CONCLUSIONES



CONCLUSIONES

1. Los factores ambientales que determinan la diversidad taxonómica, funcional y filogenética de las comunidades de líquenes epífitos varían según la escala espacial. A nivel de parcela, la estructura del bosque y el clima fueron los factores más determinantes, en tanto que, a nivel de árbol, la calidad del hábitat emergió junto a los anteriores como una de las variables más relevantes.

2. La riqueza y abundancia de los rasgos funcionales *forma de crecimiento, tipo de fotobionte y estrategia reproductiva* también responden de diferente manera a los factores abióticos según la escala espacial considerada. A escala de fragmento, el nivel de fragmentación y el clima fueron las variables más explicativas, mientras que, a nivel de parcela, la calidad y estructura del hábitat resultaron ser los factores más significativos.

3. Las tres facetas de la diversidad difieren en su respuesta a las condiciones ambientales ya que cada una de ellas se ve determinada por predictores distintos. No obstante, y de manera general, un incremento del estrés ambiental y de la homogeneidad del hábitat repercute de manera negativa en todas las facetas. La estructura del hábitat emergió como el factor más importante condicionando de manera directa las dimensiones taxonómica y funcional e indirectamente, la filogenética. Por el contrario, el clima únicamente influyó sobre la faceta taxonómica, mientras que la calidad del hábitat tuvo un efecto directo y opuesto en signo sobre las dimensiones funcional y filogenética e indirecto sobre la taxonómica. Sin embargo, la fragmentación no resultó un factor relevante sobre los patrones de diversidad a las escalas consideradas.

4. La dimensión funcional emerge como el componente clave responsable de modular la respuesta de las otras dos facetas a los cambios ambientales. Existe una relación positiva y directa entre la dimensión funcional y la taxonómica y filogenética, pero también hay conexiones directas entre el ambiente y cada una de ellas, lo que refuerza la necesidad de considerar las tres dimensiones. Asimismo, la relación positiva entre la diversidad taxonómica y filogenética indica que las comunidades que presentan más linajes suelen estar compuestas de un mayor número de especies.

5. La abundancia de determinadas categorías de rasgos funcionales puede utilizarse como un indicador de la riqueza total de especies de la comunidad. Las comunidades abundantes en cianolíquenes, grandes foliáceos y fruticulosos cilíndricos,

todos ellos grupos de líquenes sensibles a la fragmentación y a las condiciones ambientales, corresponden a las comunidades taxonómicamente más diversas. Por el contrario, las comunidades más abundantes en líquenes con una estrategia reproductiva de tipo sexual, favorable en entornos más hostiles, coincidió con las menos diversas en número de especies.

6. Los rasgos funcionales suaves o cualitativos difieren en su respuesta a las condiciones ambientales. Los bosques menos fragmentados albergaron comunidades con mayor riqueza de los tres rasgos considerados, pero en especial de tipos de fotobionte y estrategias reproductivas, en tanto que la precipitación estival y las temperaturas mínimas del mes más frío influyeron de manera positiva sobre la riqueza y abundancia de los tres rasgos, respectivamente. Asimismo, la calidad del hábitat resultó un factor relevante que influyó sobre todo sobre la estrategia reproductiva, de manera positiva o negativa según el rasgo considerado. Por último, la heterogeneidad microclimática y la topografía del terreno influyeron de manera positiva sobre la riqueza y abundancia de las distintas formas de crecimiento.

7. Las especies de macrolíquenes más representativas del área de estudio muestran diferencias interespecíficas para los rasgos duros o cuantitativos *capacidad de retención de agua y masa específica del talo*. Las variaciones en ambos rasgos se explican en base al tipo de fotobionte, así como a otras particularidades de las especies, mientras que la forma de crecimiento tuvo una importancia menor. La relación entre ambos rasgos está condicionada por el tipo de fotobionte, de modo que los cianolíquenes acumulan más agua por unidad de biomasa, seguidos de cefalolíquenes y clorolíquenes. Por último, la masa específica del talo influyó de manera positiva sobre la capacidad de retención hídrica, aunque también existen aumentos en la misma no mediados por la masa del talo.

8. La capacidad de retención de agua y la masa específica del talo de los macrolíquenes epífitos varían a nivel intraespecífico en función de las condiciones ambientales. Las fluctuaciones de temperatura a lo largo del año influyeron de manera positiva en la retención hídrica de las especies más generalistas, pero no en sus masas específicas, mientras que la calidad del hábitat y la estructura del bosque asociadas a variaciones microclimáticas afectaron a ambos rasgos. Sin embargo, en las especies y grupos más sensibles a la desecación, una disminución del aporte de humedad no siempre fue acompañado de adaptaciones que conlleven el aumento de la retención hídrica y masa específica de los talos.

9. Dado que los motores del cambio global pueden afectar de diferente manera a las tres facetas de la diversidad a distintas escalas espaciales, resulta necesario establecer estrategias de conservación basadas en el estudio de la respuesta de las comunidades de líquenes epífitos a las variaciones de su entorno desde una perspectiva multiescala y plural que integre las dimensiones taxonómica, funcional y filogenética, especialmente en el área de transición climática templada-mediterránea, donde los efectos del calentamiento global podrían ser más pronunciados.

RECONOCIMIENTOS Y AGRADECIMIENTOS



RECONOCIMIENTOS

La realización de esta Tesis Doctoral ha sido posible gracias a la concesión de una ayuda para contratos predoctorales por parte de la Consejería de Educación de la Junta de Castilla y León y del Fondo Social Europeo (Orden EDU/529/2017). Asimismo, los primeros seis meses de investigación fueron posibles gracias al programa de ayudas para la realización de estudios de doctorado del programa propio de investigación de la Universidad de León.

Los trabajos de investigación fueron financiados por los proyectos del grupo de investigación consolidado de la Universidad de León Tacobi (Taxonomía y Conservación de la Biodiversidad). Además, la parte de estudios filogenéticos desarrollada en la Universidad Rey Juan Carlos de Móstoles (Madrid) fue financiada por los proyectos EPIDIVERSITY CGL2013-47010-P y NOTHODIVERSITY CGL2016-80562-P concedidos por el Ministerio de Economía y Competitividad al equipo de investigación liderado por Isabel Martínez.

Por último, las asistencias a congresos y reuniones científicas fueron parcialmente financiadas por las ayudas de la Universidad de León.

AGRADECIMIENTOS

A lo largo de todos estos años, he visualizado en más de una ocasión que llegaba el momento de escribir los agradecimientos de mi tesis, momento en que podría dejar (¡por fin!) de lado la escritura totalmente racional que requiere la investigación científica, para dar paso a los recuerdos y emociones. Son muchas las personas que me vienen a la cabeza en este momento, personas con las que he compartido grandes momentos y otros quizá no tan buenos, pero en las que siempre he encontrado el apoyo y comprensión necesario para continuar en esta tarea que, desde luego, no ha sido nada fácil.

Quiero comenzar agradeciendo a mis directores Isabel, Ana y Arsenio por su ayuda y dedicación todos estos años. Gracias Arsenio por proponerme hacer la tesis sobre este tema tan apasionante, completamente desconocido para mí cuando empecé y con el que tanto he aprendido. Escucharte hablar sobre líquenes y hongos siempre me ha resultado hipnótico, ojalá se me haya pegado algo de tu capacidad de comunicación. Isabel, gracias por aceptar sin dudar dirigirme la tesis cuando te lo propusimos. Por tus correcciones y sugerencias, por poner a mi disposición tu infinito conocimiento sobre

estos organismos y por siempre saber cuál era el siguiente paso a dar cuando me encontraba perdida. Y Ana, ¿qué decirte a tí? Contigo descubrí todo lo que significa la palabra liquen y probablemente seas la gran “culpable” de que me metiera en esta aventura. Gracias por no soltarme de la mano, por sacar tiempo para mí hasta de debajo de las piedras, por soportar mis días malos y por esta relación tan especial que hemos creado entre las dos.

Gracias a todos los miembros de Tacobi y ACBoSCo, los grupos de investigación e innovación docente a los que he tenido la suerte de pertenecer. En especial, gracias a Carmen por ser la capitana de ambos barcos y por siempre estar dispuesta a ayudarme o a ponerme las pilas. A Estrella por su “a-pollo” y por siempre tener abiertas las puertas de su casa para hacer ecoprint, teñir o hacer helados de frutos del bosque. No conozco a nadie que muestre tanta pasión por la botánica. Tampoco conozco a nadie que cuente chistes peores, pero tu sentido del humor siempre me hace reír a carcajadas. Gracias también a Vicky por esos días rompiéndonos la cabeza con los GLMM y, en general, a todos los integrantes del área de Botánica con los que compartí horas y horas. Creo que no miento si digo que he aprendido algo de todos y cada uno de vosotros. También, gracias a todo el personal de la Facultad de CC Biológicas y Ambientales, en especial a aquellos cuyo trabajo a veces queda en un segundo plano, pero resulta fundamental para el buen funcionamiento del centro: personal de limpieza (especialmente a Ana, gracias), conserjería, PAS, etc.

Todos estos años habrían sido mucho más duros sin la compañía de mis compis de tesis y mis compis de despacho. Gracias Raúl por entretenerme con nuestras “peleas” y vaciles de hermanos, aunque siempre terminarás metiéndote con mi tamaño porque muy original no eres ;). A Darío porque nunca tuve las espaldas mejor cubiertas que cuando te sentabas detrás de mí en el despacho. Aún recuerdo el día que viniste con esa cartulina fucsia chillón para que no me dejara los ojos delimitando líquenes en Photoshop, nuestros “hablar por hablar, divagar por divagar” o el día que hicimos creer a Sara que nos había tocado la lotería. A Alberto porque eres el alma de Botánica y contigo las risas siempre están aseguradas. Siempre nos quedarán nuestros “prostatatime” de las 12 pm. Contigo Sergio no he coincidido tanto, pero siento que puedo hablar contigo de cualquier cosa. Sabes escuchar y ponerte en el lugar del otro, algo no tan común en estos días. Gracias también a Mónica porque, aunque nunca compartimos espacio físico, nuestros audios (o más bien podcasts kilométricos) siempre han sido un oasis para el desahogo, y nuestros

memes sobre la tesis, la mejor forma de reírnos hasta de nosotras mismas. Y como no, mi Sara, mi gran “compitrueno” todos estos años. Qué afortunada me siento de haber vivido esta aventura contigo porque me llevo a una gran amiga. Gracias por ayudarme con los mapas de la tesis, pero sobre todo gracias por todos los momentos que me has dado. Nuestros ratos de procrastinación buscando hepáticas mientras hacíamos “la paloma”, tus intentos frustrados de enseñarme gallego, nuestras confesiones y todas las cosas que no puedo poner aquí, pero que tú y yo sabemos.

Quiero dar las gracias también a todas las personas que en alguna ocasión (o en muchas) me echasteis una mano con la tesis y/o me acompañasteis al campo, desde alumnos a amigos o familiares. En especial, gracias Isa por venirte conmigo tantos días sin rechistar a pesar de volver con decenas de picaduras o tener que escapar de carneros descarriados. A Violeta, por mojarse hasta las rodillas por mí (literalmente), por quitarme tanto trabajo en las salidas de campo y por salvarme la vida con la estadística. Si sé utilizar R es gracias a ti. ¡Viva México! Y, sobre todo, gracias a ti mamá por tu amor incondicional y por no dejar que fuera al campo sola nunca. La mitad de esta tesis te la debo a ti. Gracias por todo el esfuerzo físico que hiciste metiéndote entre matorrales de los que no podíamos salir, pendientes que desafiaban a la gravedad y huyendo de rebaños de vacas que nos miraban desafiantes. Qué orgullosa me sentí al ver el entusiasmo y la sorpresa con la que descubrías ese mundo pequeño y desconocido para ti. Incluso aun recuerdas los nombres de las *Lobaria* o las *Cladonia* que tanto te llamaban la atención. Y puestos a agradecer, gracias a mi Corsina verde (porque es verde, Ana) que nos llevó y nos trajo por esas carreteras que le exigían casi más de lo que podía dar. Pero nunca me dejó tirada.



Muchas gracias también al equipo líquen de la URJC con quienes tuve la suerte de trabajar durante las pequeñas estancias que hice allí. A Manu, Lourdes, Clara, Juanlu y especialmente a María y Pilar. María, gracias por tus consejos y por liderar toda la parte de diversidad filogenética de esta tesis. Lo poco que sé de este tema tan valioso como complejo es gracias a ti. Y a ti Pilar, gracias por prácticamente ser la cuarta directora de esta tesis, por tus inmensas aportaciones, correcciones y sugerencias, por tu generosidad compartiéndome todo cuanto facilitara mi trabajo y por ser un ejemplo de investigadora a seguir.

También quiero agradecer a todos los líquenólogos y líquenólogas que de manera desinteresada me brindaron su ayuda con la identificación de las muestras que me parecían imposibles. Gracias Elena por sacar tiempo para identificar tantas *Usnea*; a Ana Rosa porque no deja de sorprenderme tu conocimiento sobre las *Cladonia*, gracias por no dudar en ayudarme con ellas; y a Etayo porque me sacaste las castañas del fuego con algunos de los líquenes crustáceos que me tenían totalmente perdida. Gracias a todos los miembros de la SEL con los que he compartido congresos y jornadas de campo. Ha sido un privilegio poder aprender de todo lo que sabéis de líquenes. Alicia, gracias por ese viaje a Ronda que nos unió y por estar siempre pendiente de cómo iba avanzando con la tesis. También, gracias a Nacho del servicio de Medio Ambiente de la Junta de CyL por toda la información que me proporcionaste sobre los bosques de la zona que tanto me ayudó en la toma de decisiones de la tesis. Y a los revisores de los artículos publicados cuyas aportaciones fueron fundamentales para mejorar la calidad de los manuscritos.

Gracias también a mis profesores del colegio y de la carrera que despertaron mi curiosidad y mi amor por la ciencia y la naturaleza. Ojalá sea capaz de transmitir con la misma pasión que vosotros lo que sé a mis alumnos y alumnas. A mis compañeras de profesión estos últimos años en Educación Secundaria, gracias por vuestra generosidad y todo lo que me habéis ayudado. Ser nueva en esta profesión y compatibilizarlo con una tesis ha sido todo un reto para mí que en más de una ocasión me ha dejado sin energías. Gracias por facilitarme tanto la tarea, por no dudar en compartir recursos y materiales y por darme tan buenos ratos. Raquel, Cristina, Mari Luz, Laura, Bea, Alicia, Nuria, Mónica, Noemi, Natalia, Paula, Noelia...sois maravillosas.

Dicen que los amigos son la familia que se elige. Y yo tuve mucha suerte en esa elección. Gracias a mis amigos de toda la vida por ser casa, por ser partícipes y cómplices en todo este camino y por interesaros por lo que hacía, aunque fuera difícil de explicar y

comprender. Gracias porque estuvisteis, estáis y sé que estaréis. Eva, Vero, Eva, Astrid, Óscar, Álex y compañía..., os quiero más que a un “singstar” en una casa rural. Permitidme que agradezca especialmente a Eva, mi diseñadora de confianza, todo lo que me ha ayudado descifrando Photoshop y con el diseño de la portada. Eres como una hermana para mí, ese lazo rojo que nos une desde los tres años es irrompible. Gracias también a mis Alubiolas, el grupo de amigas vitamina que encontré en la universidad y que tanto bien me hace. Cada una con nuestro nicho particular, hemos formado un ecosistema precioso. Nuestras agendas de ministras hacen que no nos veamos tanto como quisiéramos, pero sé que, si alguna vez suelto las amarras, siempre estaréis ahí para llevarme de vuelta a puerto. Y con eso me basta. Preparaos, que Sanabria nos espera. Quiero dar las gracias también a mis compis de conciertos porque las giras de Vanesa han sido mi gran vía de escape durante estos años. Con vosotras siempre respiro libertad. Ya sabéis, la música salva y tiene licencia. Ojalá que aún nos esperen cientos de locuras y aventuras. A Tanino por estar siempre pendiente de mis avances y a María Jesús y familia por acogerme en el poblado como a una más hace ya muchos años. Perdonadme si me dejo a alguien...

Y, por último, gracias a mi familia, las personas más importantes de mi vida. A mis padres, por apoyarme en todo lo que hago y por educarme en estos valores. A mi hermano Rober, porque a pesar de ser un pesado, no lo cambio por nada del mundo. A mi cuñada Alicia porque junto a mi hermano me disteis el tesoro más preciado que tengo: mis sobrinos. Elsa e Izan, los niños de mis ojos, sois el cable que me conecta a tierra. Cuando tengo un mal día, me doy cuenta de que nada es tan grave o importante si podemos seguir jugando juntos. Nunca imaginé querer tanto a unas personitas tan pequeñas, sois el motor de esta familia. Gracias abuela por ser la mujer única y maravillosa que eres, por cuidarme desde bien pequeña y por tus continuas provisiones de jamón que me dan la energía para continuar adelante. Y a mis abuelos, sé que allá donde estéis, seguís velando por mí. Sois eternos. A mi tía Elena por siempre preocuparte de tu sobrina favorita, por tu vitalidad y sentido del humor. A mis primos David y Ali con los que tantas horas de juego compartí. A Ramón, Queti y demás familia, gracias por estar ahí.

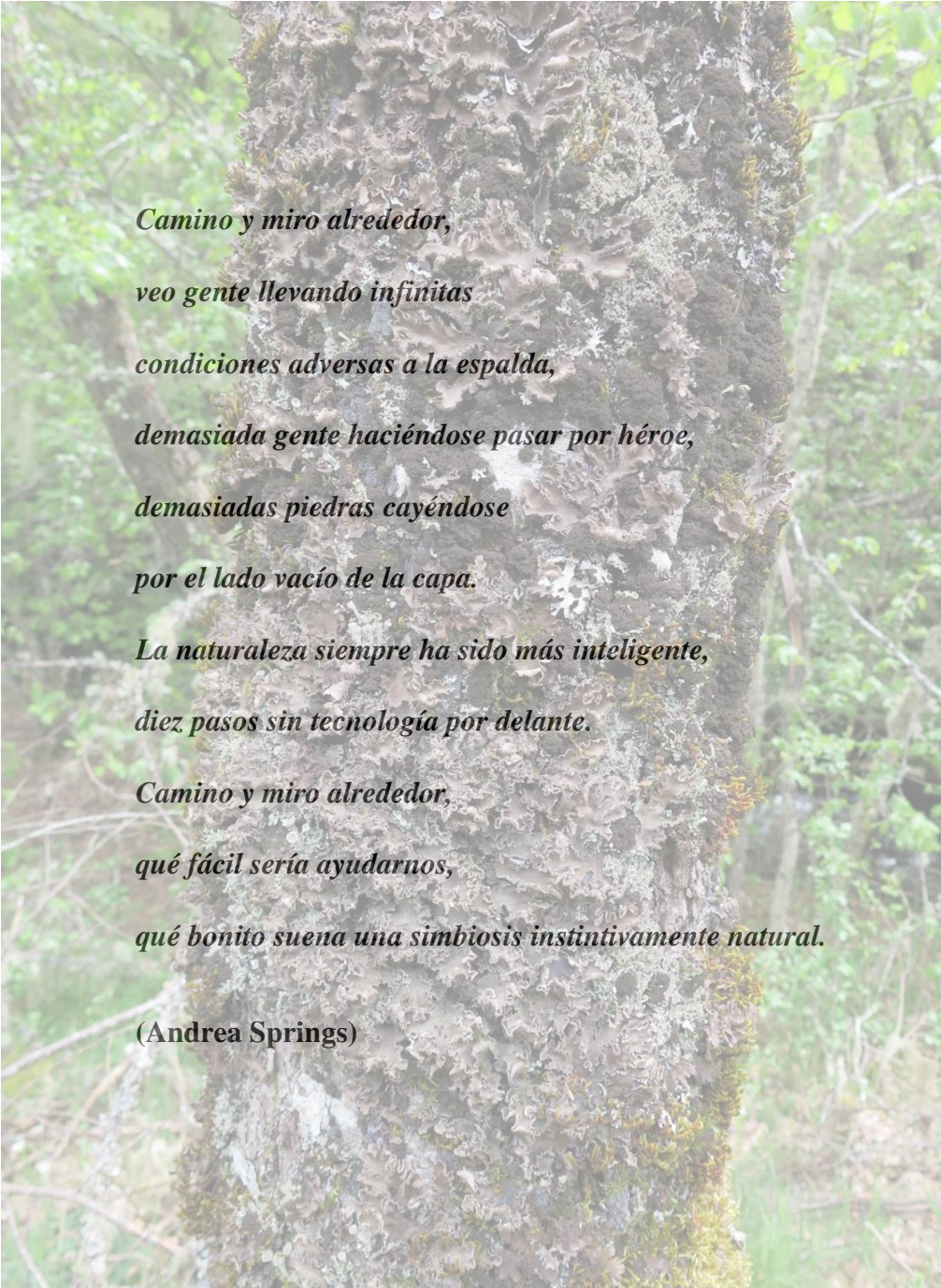
Durante estos años tuve muchos momentos de soledad ya fuera escribiendo, buscando información o limpiando muestras. Pero, cuando miraba debajo de la mesa, junto a mis pies, siempre me encontraba a Toby, mi amor incondicional de cuatro patas.

Gracias por hacer que no me sintiera sola, no te imaginas lo importante que has sido para mí ni lo que te echo de menos ahora que no estás, ratón.

Y, para terminar, quiero dar las gracias a los líquenes. Sin vosotros, todo esto no habría sido posible. Es fascinante que, a través de estos organismos, podamos conocer tanto del medio natural que nos rodea. Unos seres pequeños, que pasan desapercibidos pero que están ahí para maravillarnos al que decide mirar el bosque con ojos de líquen. Unos seres que nos enseñan que la unión hace la fuerza. Después de todos estos años soy una persona diferente, la huella que habéis dejado en mí es perenne, como vosotros.

¡Gracias a todos!





*Camino y miro alrededor,
veo gente llevando infinitas
condiciones adversas a la espalda,
demasiada gente haciéndose pasar por héroe,
demasiadas piedras cayéndose
por el lado vacío de la capa.*

*La naturaleza siempre ha sido más inteligente,
diez pasos sin tecnología por delante.*

*Camino y miro alrededor,
qué fácil sería ayudarnos,
qué bonito suena una simbiosis instintivamente natural.*

(Andrea Springs)

