

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE CHIRIQUÍ
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y EXACTAS
ESCUELA DE BIOLOGÍA

DIVERSIDAD DE MACROLÍQUENES CORTÍCOLAS EN TRES ZONAS DE
PASO ANCHO, PARQUE NACIONAL VOLCÁN BARÚ, CHIRIQUÍ, PANAMÁ

ANA GISELLE VISSUETTI ALMENGOR

ASESORA PRINCIPAL:

PhD TINA HOFMANN

COASESORES:

M. Sc. ROSA V. VILLARREAL

M. Sc. OSIRIS MURCIA

TRABAJO DE GRADUACIÓN PARA
OPTAR POR EL TÍTULO DE
LICENCIADA EN BIOLOGÍA.

DAVID, CHIRIQUÍ, REPÚBLICA DE PANAMÁ

2020

ÍNDICE GENERAL

DEDICATORIA.....	i
AGRADECIMIENTOS	ii
I. RESUMEN	iii
II. MARCO TEÓRICO.....	1
2.1 Definición y clasificación de líquenes.....	1
2.1.1 Componentes de la simbiosis	2
2.1.1.1 Micobionte.....	2
2.1.1.2 Fotobiontes	3
2.2 Historia de clasificación de los líquenes.....	4
2.3 Morfología de los líquenes.....	6
2.3.1 Biotipos del Talo.....	7
2.3.2 Estructuras especializadas	8
2.3.2.1 Órganos de fijación al sustrato.....	8
2.3.2.2 Estructuras de aireación	9
2.3.2.3 Estructuras de Fijación de Nitrógeno	9
2.3.2.4 Máculas.....	9
2.4 Reproducción.....	10
2.4.1 Reproducción vegetativa (asexual).....	10
2.4.2 Reproducción sexual.....	11
2.5 Factores ambientales que influyen en la colonización y establecimiento de las comunidades liquénicas.....	13
2.6 Aspectos químicos.....	15
2.6.1 Micro test químico	15
2.7 Importancia de los líquenes	17
2.7.1 Importancia ecológica	17
2.7.2 Importancia para el Hombre.....	18

RJTT 4003

2.8 Ecología de las comunidades de líquenes	18
2.8.1 Estudio ecológicos a nivel mundial	20
2.8.2 Estudios ecológicos a nivel Nacional	21
III. OBJETIVOS	23
3.1 Objetivo General:	23
3.2 Objetivos específicos:	23
IV. MATERIALES Y MÉTODOS	24
4.1 Área de Estudio.....	24
4.2 Selección de Forófitos.....	26
4.3 Diseño experimental	27
4.3.1 Documentación morfológica e identificación taxonómica.....	28
4.4 Análisis de los datos	29
V. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	30
5.1 Diversidad alfa	30
5.1.1 Diversidad de especies	30
5.1.2 Especies de macrolíquenes en <i>C. arbutoides</i> y <i>Quercus</i> spp.....	32
5.1.3 Macrolíquenes indicadores de continuidad ecológica	36
5.1.4 Distribución de los macrolíquenes cortícolas encontrados según zona. ...	37
5.1.5 Riqueza de especies de macrolíquenes cortícolas por familia.....	42
5.1.6 Cobertura líquénica en <i>Comarostaphylis arbutoides</i> y <i>Quercus</i> spp.....	43
5.1.7 Cobertura líquénica según hábito de crecimiento en <i>C. arbutoides</i> y <i>Quercus</i> spp.	44
5.1.8 Curvas de acumulación.....	46
5.1.9 Efecto de las variables sobre la riqueza de especies.....	49
5.2 Diversidad beta	50
5.2. 1 Composición de las comunidades de macrolíquenes cortícolas.	50

5.2.2 Efecto de las variables sobre composición de las comunidades.....	52
VI. CONCLUSIONES	54
VII. RECOMENDACIONES.....	56
VIII. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	57
IX ANEXOS.....	72
Anexo 1: Clave para géneros de macrolíquenes de Paso Ancho, Parque Nacional Volcán Barú, Chiriquí, Panamá.....	72
Anexo 2: Clave para especies de <i>Cladonia</i> (Cladoniaceae), Paso Ancho, Parque Nacional Volcán Barú, Chiriquí, Panamá.....	74
Anexo 3: Clave para especies de <i>Erioderma</i> (Pannariaceae), Paso Ancho, Parque Nacional Volcán Barú, Chiriquí, Panamá.....	75
Anexo 4: Clave para especies de <i>Coccocarpia</i> (Coccocarpiaceae), Paso Ancho, Parque Nacional Volcán Barú, Chiriquí, Panamá.....	76
Anexo 5: Clave para especies de <i>Lobaria</i> , <i>Lobariella</i> y <i>Sticta</i> (Lobariaceae), Paso Ancho, Parque Nacional Volcán Barú, Chiriquí, Panamá.....	77
Anexo 6: Clave para especies de <i>Leptogium</i> (Collemaaceae), Paso Ancho, Parque Nacional Volcán Barú, Chiriquí, Panamá.....	79
Anexo 7: Clave para especies de <i>Everniastrum</i> , <i>Hypotrachyna</i> , <i>Parmotrema</i> y <i>Usnea</i> (Parmeliaceae), Paso Ancho, Parque Nacional Volcán Barú, Chiriquí, Panamá.....	80
Anexo 8: Clave para especies de <i>Heterodermia</i> (Physciaceae), Paso Ancho, Parque Nacional Volcán Barú, Chiriquí, Panamá.....	83

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Diversidad de macrolíquenes cortícolas registrada para Paso Ancho, Parque Nacional Volcán Barú. Nombres científicos con asteriscos representan nuevos reportes para Panamá.	31
Cuadro 2. Diversidad de macrolíquenes cortícolas registrada para <i>Comarostaphylis arbutoides</i> y <i>Quercus spp.</i> en Paso Ancho, Parque Nacional Volcán Barú. La X representa la presencia en los forófitos.....	34
Cuadro 3. Diversidad de especies encontradas por zona, se presenta presencia (1) y ausencia (0) por zona (S=sabana, EB=entrada de bosque y B= Bosque).	40
Cuadro 4. Valores obtenidos mediante el modelo lineal generalizado (GLM) para evaluar el efecto de las variables sobre la riqueza de especies de macrolíquenes cortícolas en Paso Ancho, Parque Nacional Volcán Barú, Chiriquí.....	49
Cuadro 5. Valores obtenidos mediante el PERMANOVA para evaluar el efecto de las variables sobre composición de las comunidades de macrolíquenes cortícolas en Paso Ancho, Parque Nacional Volcán Barú, Chiriquí.....	53

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Área de estudio.....	25
Figura 2. Riqueza de especies por familia encontrados en Paso Ancho, Parque Nacional Volcán Barú.....	42
Figura 3. Cobertura líquenes cortícolas en las zonas estudiadas según el forófito.	43
Figura 4. Cobertura líquénica según hábito de crecimiento en las tres zonas por forófito, Paso Ancho Parque Nacional Volcán Barú, Chiriquí.....	45
Figura 5. Curva de acumulación de especies de macrolíquenes cortícolas medidos en 20 árboles por zona en Paso Ancho, Parque Nacional Volcán Barú, Chiriquí.	47
Figura 6. Curva de acumulación de especies de macrolíquenes cortícolas medidos en 30 árboles de <i>C. arbutoides</i> y <i>Quercus</i> spp. en Paso Ancho, Parque Nacional Volcán Barú, Chiriquí.	48
Figura 7. Análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) de la composición de las comunidades de macrolíquenes cortícolas según zona en Paso Ancho, Parque Nacional Volcán Barú, Chiriquí.....	50
Figura 8. Análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) de la composición de las comunidades de macrolíquenes cortícolas en <i>C. arbutoides</i> y <i>Quercus</i> spp. de Paso Ancho, Parque Nacional Volcán Barú, Chiriquí.....	51

DEDICATORIA

A mis padres Lewin Vissuetti y Ana Almengor por ser mis pilares, por sus sacrificios, consejos, dedicación y amor para mi superación personal y profesional.

A mis hermanos Lewin, Gregg y Avelina por ser mis compañeros de vida, amor y apoyo incondicional.

A mis tíos Rubén Jaramillo y Carolina Almengor por su apoyo y presencia en cada etapa de mi vida.

A mis padrinos Yori Vissuetti y Zyddi Vissuetti por su cariño y consejos para seguir adelante.

A mi familia Vissuetti Almengor por ser mi fuente de inspiración, por estar a mi lado en los momentos difíciles y de felicidad. Ustedes son mi vida. Los amo.

AGRADECIMIENTOS

A Dios por permitirme alcanzar mis metas.

A la PhD Tina Hofmann por su asesoría, guía, consejos y correcciones en el desarrollo de esta investigación.

A las profesoras M.Sc. Rosa Villarreal y M.Sc. Osiris Murcia por sus aportes y correcciones para este trabajo.

Agradezco especialmente al PhD Ángel Benítez por compartir sus conocimientos y su guía en las etapas de esta investigación.

Al Ministerio de Ambiente por otorgar los permisos de colecta.

Al Herbario de la Universidad Autónoma de Chiriquí por brindarme sus instalaciones, equipo y literatura.

A mi compañera y amiga Gabriela Castillo por su cariño y apoyo incondicional en los años de estudio y tesis.

A mis acompañantes de giras Kevin Camarena, Roderick Concepción, Manlio Cuevas, Katherine De Gracia, Edgar Meneses, Katusca Ríos, Calixto Rodríguez y mis primos Rubén Jaramillo y Gehisel Jaramillo.

Al personal del herbario y compañeros por hacer mis días más amenos durante esta etapa.

A la profesora Maritza Vega y mis profesores de licenciatura por todos sus conocimientos brindados en mi formación como profesional.

I. RESUMEN

Los líquenes cortícolas son una asociación simbiótica entre un hongo y organismos fotosintéticos (algas verdes y/o cianobacterias), estos se establecen sobre la corteza de los árboles y se están influenciados por factores ambientales y las características propias del forófito. Esta investigación buscaba conocer la diversidad de macrolíquenes de Paso Ancho y como la incidencia de luz influye sobre la riqueza y composición de las comunidades liquénicas.

El estudio se realizó en Paso Ancho, Parque Nacional Volcán Barú, se escogieron tres zonas con diferente vegetación y luminosidad, por cada zona se seleccionaron 10 árboles de *Comarostaphylis arbutoides* (Ericaceae) y 10 de *Quercus* spp. (Fagaceae), se tomaron datos de entrada de luz, cobertura según biotipo, y los macrolíquenes se identificaron con claves taxonómicas en el laboratorio del Herbario de la Universidad Autónoma de Chiriquí (UCH). Por último, se realizaron pruebas estadísticas para determinar la diversidad alfa y beta.

Se identificaron 47 especies de macrolíquenes cortícolas, pertenecientes a tres órdenes, siete familias y 12 géneros. Se registran nueve nuevos reportes para Panamá, siendo *Coccocarpia filiformis*, *C. microphyllum*, *Erioderma leylandii*, *Heterodermia microphylla*, *H. pseudospeciosa*, *Hypotrachyna reducens*, *Parmotrema austrosinensis*, *P. conformatum*, y *Sticta beauvoisii*. Se determinó que los factores altitud y forófito *Quercus* influyen en la riqueza de las especies, además existe diferencia significativa entre las comunidades de macrolíquenes para cada de las tres zonas y, por último, el forófito, zona y entrada de luz influyen en la composición de las comunidades de macrolíquenes.

II. MARCO TEÓRICO

2.1 Definición y clasificación de líquenes

Los líquenes pertenecen al Reino Fungi, son una asociación simbiótica entre un hongo de las divisiones Ascomycota y/o Basidiomycota y organismos fotosintéticos tales como un alga verde y/o una cianobacteria (Soto & Bolaños 2010). Esta asociación mutualista les permite a los líquenes colonizar distintos biotopos y sobrevivir en condiciones extremas de temperatura o aridez (Neuwirth *et al.* 2011).

La liquenización es una estrategia de vida exitosa, que data del Devónico hace 400 millones años, su diversidad actual son alrededor de 20 000 especies a nivel mundial y se estima que al estudiarse las regiones inexploradas sobre todo del Neotrópico esta cantidad aumente a 30 000 especies (Herrera-Campos *et al.* 2014).

Los líquenes no son un grupo monofilético, son polifiléticos, es decir que han surgido varias veces durante la evolución de los hongos y no tienen un ancestro común (Barreno & Pérez 2003, Piepenbring 2015). Se conoce que el 99 % de especies de líquenes son ascolíquenes, es decir pertenecen a la división de Ascomycota, mientras solo se conocen 60 especies de basidiolíquenes que tienen una especie de Basidiomycota como micobionte (Piepenbring 2015).

Dentro de los Ascomycota se reconocen 13 órdenes que contienen especies de ascolíquenes: Arthoniales, Baeomycetales, Candalariales, Lecanorales, Lichinales, Ostropales, Peltigerales, Pertusariales, Pyrenulales, Strigulales, Teloschistales, Trypetheliales y Verrucariales. Mientras que, para los Basidiomycota de acuerdo

con los últimos estudios moleculares, los micobiontes se ubican dentro de cuatro órdenes: Agaricales, Atheliales, Cantharellales y Corticiales (Piepenbring 2015).

El 85 % de los líquenes tienen como fotobionte algas verdes y el 10 % cianobacterias y un 3 % de las especies de líquenes forman la simbiosis con un alga verde y una cianobacteria a la vez (Piepenbring 2015). Las especies de cianobacterias más frecuentes pertenecen al género *Nostoc*, seguido por *Scytonema*, *Stigonema*, *Gloeocapsa*, *Rhizonema* y *Calothrix*. Las especies de algas verdes más comunes pertenecen al género *Trebouxia*, seguido por *Trentepohlia*, *Coccomyxa* y *Myrmecia*. Aproximadamente el 50 % de especies liquénicas forman asociación con *Trebouxia*, 31 % con *Trentepohlia*, y solo un 10 % con cianobacterias (Barreno & Pérez 2003).

2.1.1 Componentes de la simbiosis

2.1.1.1 Micobionte

El micobionte es el componente fúngico de un líquen. Los micobiontes son organismos heterótrofos, han desarrollado diversas estrategias nutricionales para adquirir carbono, una de ellas es la liquenización, donde se asocian a una población de algas verdes y/o cianobacterias para adquirir carbono y otros nutrientes (Honegger 2008). La función e importancia del micobionte es proteger al fotobionte de la desecación, los rayos UV y el calor. Además, proporciona al fotobionte gas carbónico de su respiración, retiene agua y minerales del sustrato, otorga la forma al líquen en la mayoría de los casos, a excepción de los líquenes filamentosos donde es el alga quien da la forma (Judkevich *et al.* 2014). La clasificación y denominación

de los líquenes se refiere siempre al micobionte, rigiéndose por las normas del Código Internacional de Nomenclatura Botánica (Barreno & Pérez 2003).

2.1.1.2 Fotobiontes

El fotobionte es el componente algal de un líquen. Los fotobiontes son organismos autótrofos y su función principal es la de realizar la fotosíntesis. La mayoría de los fotobiontes pertenecen a las algas verdes, son organismos eucariotas que comparten muchas características citológicas y la presencia de clorofilas a y b, con las plantas terrestres. Las cianobacterias son de naturaleza procariota y carecen de cloroplastos, mitocondrias y un núcleo (Friedl & Büdel 2008). La importancia de estos organismos fotosintéticos en la simbiosis depende del fotobionte involucrado para transferir metabolitos al micobionte. Las algas verdes aportan carbohidratos y suministran nitrógeno a partir de urea, nitratos y/o aminoácidos. Mientras que las cianobacterias aportan glucosa y fijan nitrógeno atmosférico, el nitrógeno atmosférico es reducido a amonio, que luego pasa al talo donde el micobionte lo utiliza en la producción de aminoácidos y proteínas (Friedl & Büdel 2008, Judkevich *et al.* 2014).

2.2 Historia de clasificación de los líquenes

La primera referencia sobre líquenes aparece en el siglo IV a.C. en los escritos del filósofo griego Teofrasto de Ereso donde utiliza por primera vez el termino λειχήν (*leichén*) que significa musgo de árbol para designar unos vegetales que crecían en las cortezas de los olivos (Carballal *et al.* 2006). Es en el siglo XVII cuando el botánico y explorador francés Joseph Pitton de Tournefort publica su obra magna, *Eléments de botanique, ou Méthode pour reconnaître les Plantes* (1694), donde describe a los líquenes como un tipo de planta cuyo carácter puede establecerse por la forma de su fruto y los separa de las algas y musgos. En su *Institutiones Re Herbariae* (1719) define el género *Lichen* y lo coloca dentro los musgos y hepáticas. Posteriormente en 1768 el botánico inglés Johan J. Dillenius en su libro *Historia Muscorum* ilustra a todas las especies conocidas hasta la época y categoriza a los musgos, líquenes, hepáticas y algas en un solo grupo denominado Musgos (Godínez & Ortega 1989). En el siglo XVIII el botánico Carlos Linneo, ubica a los líquenes y algas en un solo género *Lichen*. Es hasta el siglo XIX que el botánico y médico suizo Erick Acharius llamado el padre de la Liquenología, divide a las criptógamas en seis familias, ocupando los líquenes uno de estos grupos, en base a las características de los cuerpos fructíferos, los agrupa en cuatro clases y 40 géneros. En su obra *Synopsis Methodica Lichenum* (1824) Acharius establece las primeras terminologías, nombrando a las estructuras que componen el talo como, apotecios, soredios, isidios, peritecios, cifelas y cefalodios (Godínez & Ortega 1989, Myrdal 2005, Cabral 2009). El botánico y liquenólogo suizo Simon Schwendener observó a través de un microscopio óptico el crecimiento de hifas fúngicas alrededor

de algas y el 10 de septiembre de 1867 presenta la hipótesis dual de los líquenes como "una asociación entre una especie de alga y otra de hongo" (Honegger 2000). Schwendener en 1869 considera que los hongos formadores de líquenes eran un parásito de las algas fotosintéticas (Honegger 2000), pero no es hasta 1873 que el botánico francés Jean-Baptiste Édouard concluye que la relación entre hongo y alga era puramente simbiótica, que ambos organismos se complementaban mutuamente (Torrente 2013). En 1879 el micólogo Heinrich Anton de Bary publica su monografía "Die Erscheinung der Symbiose" donde describe los estadios de crecimiento y de reproducción de los líquenes; así como su adaptabilidad para sobrevivir durante el invierno y acuña el término simbiosis como una asociación viva de especies diferentes (Honegger 2000, Regalado 2016). Para el siglo XX el botánico suizo Eugen Thomas publicó la prueba experimental con *Cladonia pyxidata* donde identificó los componentes algal y fúngico, posteriormente los colocó en un medio de cultivo y el resultado fue que la estructura del líquen emergía (Regalado 2016). En el siglo XXI Spribille *et al.* (2016) descubren mediante métodos moleculares y técnicas de fluorescencia que esta asociación no solo está formada por un hongo y un alga fotosintética sino también por basidiomicetes levaduriformes. Hawksworth & Grube 2020 redefinen a los líquenes como "un ecosistema autosostenible formado por la interacción de un hongo y uno o más socios fotosintéticos y un número indeterminado de otros organismos microscópicos tales como bacterias, virus y levaduras". Muchos han sido los estudios realizados sobre líquenes a lo largo del tiempo por botánicos, biólogos, micólogos y liquenólogos, y todavía no se comprende en su totalidad la complejidad e importancia de esta asociación entre hongos y algas.

2.3 Morfología de los líquenes

Las estructuras básicas de un líquen son el talo y los cuerpos fructíferos, ambas estructuras tienen formas, colores, composiciones celulares muy diversas y son distintivas para cada especie (Neuwirth *et al.* 2011, Piepenbring 2015). Al realizar un corte transversal de un talo se pueden observar dos tipos anatómicos que de acuerdo con su complejidad y estratificación se denominan de manera distintiva. Talos **homómeros** son talos donde el fotobionte está entremezclado con las hifas del hongo, esto es frecuente en los líquenes gelatinosos donde el fotobionte es una cianobacteria, este talo permite absorber gran cantidad de agua rápidamente, proporciona anoxia a las bacterias y favorece la fijación de nitrógeno. En los talos **heterómeros** existe una estratificación interna donde las capas están claramente ordenadas en córtex superior, capa algal, médula y córtex inferior. El **córtex superior** es una capa fúngica de espesor variable y puede acumular algunas sustancias que están relacionadas con proteger el aparato fotosintético del fotobionte, debajo del córtex se encuentra la **capa algal** donde ambos simbiosomas se contactan. La **médula** es la capa fúngica que ocupa el mayor volumen del talo y es el conjunto de hifas entremezcladas, de aspecto algodonoso y presenta espacios que permiten la aireación del talo. La médula es hidrófoba lo que permite que en la estación lluviosa el interior del talo permanezca seco, permitiendo la circulación de aire. El **córtex inferior** puede estar presente o no en algunas especies de líquenes, las hifas de esta capa pueden presentar paredes oscuras y probablemente participen en la retención de agua (Barreno & Pérez 2003, Cepero *et al.* 2012, Piepenbring 2015).

2.3.1 Biotipos del Talo

Los líquenes se pueden agrupar según su forma de crecimiento, el cual no es un carácter filogenético, pero si está relacionado con la fisiología, debido a la adaptabilidad que tienen al hábitat que ocupan (Barreno & Pérez 2003). Además, las estructuras de las hifas que rodean a las células del alga permiten que exista una variabilidad de biotipos (Piepenbring 2015).

Según los biotipos los líquenes también pueden clasificarse en dos grupos: **macrolíquenes** (foliosos, fruticulosos, dimórficos y escuamulosos) son fácilmente observables, sus estructuras vegetativas son complejas, su talo está estratificado internamente (Honneger 2008) y **los microlíquenes** (costrosos) son los líquenes cuyas características solo se observan mediante aumentos iguales a 10x o mayores y sin estratificación interna (Itati & Michling 2010, Honneger 2008).

Se reconocen 6 tipos de formas de crecimiento en líquenes:

- **Costrosos:** presentan talos aplanados sin córtex inferior, fuertemente adheridos al sustrato. Algunos talos costrosos pueden penetrar el sustrato, por ejemplo, rocas, corteza o los exoesqueletos de algunos animales.
- **Escuamulosos:** son una forma intermedia entre los biotipos costrosos y foliosos. Talos escuamulosos están formados por numerosas escamas, adnatos al sustrato, pero con los márgenes levantados.
- **Filamentosos:** son talos formados por filamentos muy finos, su morfología se debe a un alga filamentosa como *Trentepohlia* sp., que recubre las hifas del hongo.

- **Foliosos:** son semejantes a hojas, tienen un talo aplanado y están dividido en lóbulos. La corteza superior puede ser lisa, crestada o reticulada; generalmente presenta una corteza inferior que difiere en color, textura y componentes que separan al líquen del sustrato y pueden estar fijado al sustrato por rizinas.
- **Fruticulosos:** tienen forma arbustiva. Sus talos están compuestos por ramificaciones finas, radiadas o aplanadas. Pueden crecer erectos o barbados.
- **Mixtos o dimorfos:** presentan un talo primario escuamuloso o folioso y un talo secundario erguido de forma tubular llamada podocio, el cual sostiene los apotecios.

2.3.2 Estructuras especializadas

2.3.2.1 Órganos de fijación al sustrato

Los líquenes presentan estructuras especializadas para fijarse al sustrato, que son producidas por el micobionte, en ciertos grupos estas estructuras son adaptaciones ambientales (Umaña & Sipman 2002). Tales como las **rizinas** que son un conjunto de hifas compactas simples o ramificadas, el **tomento** es una capa de filamentos finos y densos compuesto de hifas individuales y los **cilios** son prolongaciones fúngicas de la cara superior o margen de los talos, son hifas empaquetadas y lisas. Los talos fruticulosos suelen unirse al sustrato por un **disco de fijación** son hifas medulares que penetran el sustrato.

2.3.2.2 Estructuras de aireación

En la corteza inferior y a veces en la corteza superior de ciertos líquenes se presentan aperturas o poros que permiten el intercambio gaseoso con el medio ambiente (Umaña & Sipman 2002). Las **cifelas** tienen forma de cráter presentan una pared externa que está cubierta por corteza continua y la pared lateral que carece de esta y se presentan en la cara inferior del talo. Mientras que las **pseudocifelas** son interrupciones del córtex por la proliferación de hifas medulares, se manifiestan como una pequeña mancha redonda o alargada de color blanco o amarillo y pueden aparecer en ambas cortezas del talo. Estas estructuras son de valor taxonómico para la identificación de algunos líquenes.

2.3.2.3 Estructuras de Fijación de Nitrógeno

Existen líquenes con talos formados por el hongo y dos organismos fotosintéticos un alga verde y una cianobacteria, esta última se aloja en una cavidad rodeada por hifas, esta estructura se le conoce como **cefalodio** y su función es fijar nitrógeno atmosférico, reduce el nitrógeno molecular en amoníaco, que nutre el talo (Bermúdez *et al.* 1900).

2.3.2.4 Máculas

Las **máculas** son manchas blancas de la cara superior del talo, se deben a una distribución irregular de los glomérulos de la capa algal y no corresponden a una rotura del córtex y tampoco a prolongaciones de paquetes de hifas (Barreno & Pérez 2003).

2.4 Reproducción

Los líquenes presentan procesos de reproducción sexual y asexual. Es el micobionte el que presenta un ciclo de vida de reproducción sexual y a veces asexual, mientras que el fotobionte se restringe casi siempre a la asexual (Barreno & Pérez 2003). En el proceso de liquenización el hongo tiene la necesidad de producir y liberar esporas para que se reúnan al organismo fotosintético adecuado para el restablecimiento de la simbiosis (Büdel & Scheidegger 2008).

2.4.1 Reproducción vegetativa (asexual)

El micobionte produce células sexuales (meiosporas) para su multiplicación y dispersión. Sin embargo, depende de la presencia del fotobionte, por este motivo han desarrollado diferentes estrategias de multiplicación y propagación asexual mediante unidades pequeñas de células del hongo junto con las células del alga (Piepenbring 2015). Estos propágulos son una ventaja para la colonización del medio, ya que aseguran la presencia de ambos simbiontes y el establecimiento del nuevo talo se da bajo condiciones ambientales favorables (Neuwirth *et al.* 2011, Barreno & Pérez 2003).

Los propágulos más comunes son:

- **Fragmentación:** cualquier trozo del talo se desprende y es capaz de regenerar un nuevo talo.
- **Soredios:** son formaciones que se desarrollan en la corteza superior del talo, las hifas rodean unas cuantas células del fotobionte formando glomérulos de forma esférica que dan un aspecto harinoso o pulverulento, de color

blanquecino-verdoso y se originan en áreas delimitadas llamadas **soralios**, que pueden ubicarse en los márgenes o en la lámina del talo.

- **Isidios:** Estas son proyecciones corticadas del talo y tienen diferentes formas: cilíndricos, aplanados, coraloides, globosos, simples o ramificados. La forma y la posición que ocupen en el talo son caracteres importantes para diferenciar especies en algunos géneros.
- **Fibrillas:** son apéndices a manera de ramas corto con un eje central y contiene fotobiontes, a menudo son confundidos con los isidios. Se encuentran en el género *Usnea*.

El micobionte en su fase de anamorfo puede formar estructuras llamados **picnidios**, estos son receptáculos de forma globosa o piriforme, donde se originan los conidios (mitosporas).

2.4.2 Reproducción sexual

En la mayoría de los ascolíquenes, el hongo produce estructuras reproductoras llamados cuerpos fructíferos (ascomas). Los ascomas presentan estructuras especiales denominados ascos donde se producen las ascosporas que son liberadas por el hongo y se dispersan en el ambiente, si esta se deposita en un medio con las condiciones ambientales favorables germinará y las hifas entraran en contacto con las células del fotobionte para dar origen a un nuevo talo (Judkevich *et al.* 2014).

Los cuerpos fructíferos tienen una anatomía y morfología variada, son perennes y tienen valor taxonómico. Los ascomas más frecuentes son: los apotecios, histerotecios y peritecios (Neuwirth *et al.* 2011).

- Los **apotecios**: tienen forma de copa o disco, están expuestos en la superficie del talo, son diversos en su forma y estructura. Un apotecio está formado por el **epitecio**, capa superior rica en pigmentos y cristales que recubre el himenio. El conjunto de paráfisis estériles (hamatecio) y los ascos configuran al **himenio** que se encuentra en la parte central del ascoma. El **excípulo** es el tejido que se forma alrededor del himenio, suele estar apical, lateral o completamente carbonizado. El **hipotecio** es una capa estéril que se desarrolla debajo del himenio (Neuwirth *et al.* 2011).

Los **ascos** presentan caracteres relevantes como su forma (desde claviformes a subglobosas o cilíndricas), sus paredes (unitunicadas o bitunicadas) y los mecanismos de apertura (aparato apical). Las **ascosporas** son muy variadas, desde la cantidad de células (simples a pluricelulares), la formas (fusiforme, elipsoidal, oblonga, globosas, entre otras), la coloración (hialinas a verdes o marrón), cantidad de septos (uniseptada a muriforme, Barreno & Pérez 2003).

Los ascos y ascosporas son caracteres de diagnóstico importantes en la identificación y determinación de los géneros y especies de líquenes.

- **Histerotecios**: usualmente llamados lirelas, son un tipo de apotecio de forma alargada, simple o ramificado, de distintos tamaños presentan una grieta longitudinal. Sus partes laterales se denominan labios, pueden ser cerradas (convergentes) o abiertas (divergentes), enteras o estriadas. Este ascoma es típico de la familia Graphidaceae (Neuwirth *et al.* 2011).

- **Peritecios:** tienen forma globosa o de botella. El himenio está inmerso en la cavidad, el excípulo puede estar carbonizado o no dependiendo de los géneros y las ascosporas son liberadas por el ostiolo que puede estar rodeado por un involúcrelo (Büdel & Scheidegger 2008).

Los basidiolíquenes no desarrollan un talo como los ascolíquenes, sino presentan un cuerpo fructífero llamado basidioma, tienen forma de corteza (resupinada, *Dictyonema*), cilíndrica (clavarioide, *Multiclavula*) o agaricoide (*Omphalina*, Büdel & Scheidegger 2008). En los basidiomas se encuentran unas estructuras en forma de saco conocidas como basidios donde se originan las basidiósporas (Barreno & Pérez 2003).

2.5 Factores ambientales que influyen en la colonización y establecimiento de las comunidades liquénicas

Los líquenes pueden colonizar una gran diversidad de ambientes y sustratos debido a sus capacidades de tolerar altas irradiaciones, sequía, temperaturas extremas, aridez y metales pesados (Cepero *et al.* 2012). Además, presentan una distribución cosmopolita y se encuentran en regiones polares, desérticas, bosques tropicales, zonas templadas e incluso en los cuerpos de algunos animales (Coutiño & Montañez 2000).

Durante el establecimiento y desarrollo de estos organismos influyen ciertos factores abióticos que determinan su distribución como son (Umaña & Sipman 2002):

- **Agua:** al carecer de órganos especiales para absorber agua del sustrato o para conservarla, dependen de la lluvia y el rocío para obtenerla.
- **Luz:** la mayoría de los líquenes prefieren hábitats con mucha luz para asegurar el crecimiento del talo. La intensidad, cantidad y calidad de luz que reciben, determinan diferentes ambientes fóticos para estos organismos.
- **Temperatura:** son resistentes a las sequías, donde se detiene sus procesos de crecimiento. Pueden sobrevivir a temperaturas muy altas 70 - 75 °C y temperaturas de 183 °C bajo cero. Su crecimiento óptimo es a 15 - 25 °C.
- **Sustrato:** los líquenes pueden vivir y crecer en una gran variedad de superficies o sustratos inertes u orgánicos. Puede influir por sus características físicas y químicas en el establecimiento de los talos liquénicos.

Algunos líquenes tienen especificidad por cierto sustrato como: la corteza de árboles y arbustos (cortícolas), superficies rocosas (saxícolas), dentro de las rocas (endolíticos), sobre el suelo donde su establecimiento depende del pH y la composición química (terrícolas), hojas (folícolas), sobre los talos de briofitos (muscícolas), y ciertos líquenes pueden crecer sobre otros líquenes (liquenícolas).

- **pH:** en función de la acidez o alcalinidad del sustrato, pueden influir sobre el talo liquénico.
- **Viento:** tiene efectos indirectos sobre la influencia del estado de hidratación de los talos.

2.6 Aspectos químicos

La interacción micobionte-fotobionte está constituida también por la presencia de metabolitos secundarios, conocidos como sustancias liquénicas y su composición química está determinada por la genética del micobionte (Vaillant 2014). Los líquenes son ricos en estos compuestos, esto se evidencia en la gama de colores que presentan desde verdes, amarillos, rojos, naranjas y marrones, así como tonos de blanco, gris y negro (Lepp 2012). Todos estos compuestos se acumulan en las paredes exteriores de las hifas y son estables en los líquenes, incluso las muestras de los herbarios pueden utilizarse para un análisis microquímico (Culberson & Elix 1989). Estos organismos pueden almacenar en el talo una alta concentración de metabolitos, que se conservan por períodos muy largos sin sufrir invasiones de bacterias y hongos, esto demuestra la actividad antimicrobiana de las sustancias liquénicas (Toledo *et al.* 2004).

2.6.1 Micro test químico

Nylander en 1866 descubre que los talos de líquenes producían un cambio en la coloración cuando se aplicaba hidróxido de potasio (KOH) e hipoclorito de sodio (NaClO). Estas reacciones permitían diferenciar especies entre sí. Ashina y Shibata (1954) publican la monografía "Chemistry of Lichen Substances" en la que dan a conocer técnicas rutinarias y fáciles de usar por otros investigadores. Además, introducen la solución acuosa de parafenilendiamina (PD) que es capaz de producir coloraciones con aquellas sustancias que poseen un grupo aldehído y agrupan a las sustancias liquénicas en alifáticas (ácidos grasos polioles y triterpenos) y aromáticas (derivados del ácido tetrónico, dépsidos, depsidonas, quinonas,

dibenzofuranos y derivados de la dicetopiperazina, Vaillant 2014). Muchas de estas sustancias liquénicas pueden ser detectadas macroscópicamente gracias a los colores que adquieren al ser puestas en contacto con diversos reactivos químicos, o la fluorescencia que producen bajo las radiaciones UV. Aunque estos caracteres de coloración no son suficientes para la separación de las especies, son de gran valor en la identificación de estas (Barreno & Pérez, 2003).

Los reactivos para utilizar son:

- **K** (solución 10% de hidróxido de potasio en agua). Produce reacciones desde amarillo hasta rojo.
- **C** (lejía comercial). Coloraciones rosas, rojas, naranjas o verdes.
- **KC**: es una mezcla de lejía con hidróxido de potasio. Se aplica primero un reactivo y luego el otro.
- **Pd**: (Cristales de parafenilendiamina disueltos en alcohol). Proporciona coloraciones desde amarillo a rojo.
- **I (Iugol)**: da coloraciones azuladas, verdosas o rojizas y es especialmente utilizada para la diferenciación de las estructuras del asco.

También existen otros métodos para la identificación de compuestos liquénicos como la cromatografía en capa fina (TLC), la cromatografía líquida de alta resolución (HPLC) que es efectiva para el análisis y separación de los compuestos liquénicos. La cromatografía en capa fina de alta resolución (HPTLC) permite cuantificar los compuestos liquénicos, la cromatografía gaseosa (GC) y cromatografía gaseosa de espectrometría de masa (GC-MS). Estas últimas permiten identificar ácidos grasos (Barbero 1998, Vaillant 2014).

2.7 Importancia de los líquenes

2.7.1 Importancia ecológica

Los líquenes son un componente importante en la biodiversidad biológica del trópico (Ramírez *et al.* 2016) y de gran valor para documentar la conservación de los remanentes de los bosques, gracias a su sensibilidad ante los cambios en la estructura y/o fragmentación de los mismos (Cáceres *et al.* 2007). Además, colonizan los ecosistemas rocosos, degradando la superficie de las rocas facilitando la formación del sustrato para el establecimiento de otros organismos como plantas vasculares y no vasculares (Sipman & Umaña 2002), en las zonas templadas y tropicales son productores primarios, descomponedores, regeneradores del suelo, participan en el ciclo del agua y fijación de nitrógeno atmosférico (Herrera-Campos *et al.* 2014). También sirven de alimento para pequeños invertebrados y vertebrados, algunas aves los utilizan para construir sus nidos y como camuflaje (Piepenbring 2015).

En algunos países los líquenes son utilizados como bioindicadores de la calidad del aire, como indicadores de continuidad ecológica o estado de conservación de bosques y para identificar sitios críticos de biodiversidad (Herrera-Campos *et al.* 2014), la presencia de estos en los bosques indica altos valores de conservación y su ausencia o escasez en una zona indican grados de contaminación. Algunas especies de líquenes adhieren en sus estructuras metales pesados y sirven como indicadores de bioacumulación (García 2004).

2.7.2 Importancia para el Hombre

Las sustancias líquénicas presentan propiedades antibacterianas, antifúngicas y antibióticas que son de gran interés en la industria farmacéutica y agroquímica (Vaillant 2014), también se extraen de ciertos líquenes colorantes que son utilizados en la industria textil (Cepero *et al.* 2012). En la industria cosmética son de gran valor algunos compuestos líquénicos ya que fijan por largo tiempo el perfume a la piel, otros sirven como adornos, o para transportar material frágil. En China y Japón las especies *Lobaria pulmonaria* y *Umbilicaria esculenta* son un platillo muy apreciado (Piepenbring 2015). Algunos líquenes son utilizados como medicina en los tratamientos de gripes, catarros, hemorragias y hematomas (Barreno & Pérez 2003).

2.8 Ecología de las comunidades de líquenes

Las comunidades de líquenes están relacionadas a una gran diversidad de hábitats, nichos y la presencia de determinadas plantas vasculares, por lo que constituyen el mejor elemento bioindicador de la complejidad, grado de madurez y salud de un ecosistema forestal (Hernández *et al.* 1998, Ceprian 2017).

Los estudios taxonómicos son importantes para conocer las especies de un determinado sitio, pero los estudios de diversidad permiten relacionar cambios en la composición de especies con variables ambientales y comprender la interrelación de los factores ambientales y la distribución de las especies (Sonco 2013). Además, se han desarrollado parámetros para medir la diversidad biológica como un indicador del estado de los sistemas ecológicos, con aplicabilidad práctica para fines de conservación y monitoreos ambientales (Spellerberg 1991, Moreno 2001).

Conocer la biodiversidad de las comunidades implica comprender la interacción de las especies y los cambios de la estructura del paisaje, así como la separación de los componentes alfa, beta y gamma (Moreno 2001).

La **diversidad alfa** es la riqueza de especies de una comunidad particular a la que se considera homogénea (Whittaker 1972), esta se calcula y estima basado en la cuantificación de número de especies (riqueza específica) y en métodos basados en la estructura de la comunidad (Moreno 2001). La **riqueza específica** es el número total de especies obtenido por un censo de la comunidad, se puede calcular a través de índices de diversidad, rarefacción, funciones de acumulación (ecuación de Clench y curvas de acumulación), se definen como el número de especies acumuladas a lo largo de una medida de esfuerzo de muestreo (Soberón & Llorente 1993) y los estimadores de riqueza no paramétricos (Chao2, Jackknife 1, Jackknife 2 y Bootstrap), están basados en datos de presencia y ausencia. (Moreno 2001).

La **diversidad beta** es el grado de cambio o reemplazo de especies entre diferentes comunidades en un paisaje (Whittaker 1972), se calcula a través de índices o coeficientes de similaridad, datos de abundancia y análisis multivariantes. Dichos cálculos son un conjunto de métodos estadísticos y matemáticos que analizan simultáneamente múltiples características en cada individuo, responden a variables de respuestas de presencia o abundancia y variables ambientales (Magurran 1988, Moreno 2001, Cuadras 2004). Los principales análisis multivariantes utilizados son: análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS), análisis de componentes principales (PCA), análisis discriminante, análisis clúster (técnica de agrupación), análisis de correspondencias, análisis de correspondencias canónico

(CCA), análisis de similaridad (ANOSIM), análisis de la varianza multivariado basado en permutaciones (PERMANOVA) y procedimientos de multirrespuesta por permutación (MRPP).

Diversidad gamma es la riqueza de especies del conjunto de comunidades que integran un paisaje, resultante tanto de las diversidades alfa como de las diversidades beta (Whittaker 1972).

2.8.1 Estudio ecológicos a nivel mundial

A nivel mundial se ha estudiado la diversidad y ecología de los líquenes epífitos, donde estos constituyen un eslabón importante en la sucesión vegetal. Se han realizado estudios para determinar qué factores influyen en la diversidad, crecimiento y distribución de los líquenes como la disponibilidad de luz, altura, humedad, temperatura, antigüedad del bosque, entre otros (Pérez & Watteijne 2009).

En países de América Latina como Colombia, Cuba, Guyana, México y Venezuela se ha estudiado la estratificación vertical de los líquenes cortícolas donde se ha demostrado que para el Neotrópico los líquenes no están distribuidos aleatoriamente sobre el árbol, sino que presentan una estratificación vertical donde cada zona puede estar influenciada por diversos factores ambientales (Cornelissen & Steege 1989, Komposch & Hafellner 2000, Rosabal *et al.* 2012, Herrera-Campos *et al.* 2014, Simijaca 2017).

En las Antillas, Argentina, Brasil, Chile, Costa Rica, Cuba, Ecuador, Guayanas, Paraguay, Trinidad y Venezuela se realizaron trabajos de diversidad de líquenes

foliícolas sobre la distribución y ecología, donde estos estudios señalan que los líquenes foliícolas tienen su mayor diversidad en los bosques lluviosos de bajura y que la distribución de las especies depende del microclima (Lücking 1997).

2.8.2 Estudios ecológicos a nivel Nacional

En Panamá hay escasos estudios de diversidad de líquenes realizados por investigadores nacionales y las especies conocidas hasta el momento han sido identificadas y reportadas mayormente por investigadores extranjeros. Las investigaciones realizadas tratan sobre grupos específicos de líquenes, por ejemplo, Cladoniaceae (Abbayes 1949), Graphidaceae (Van de Boom & Sipman 2013), Physciaceae (Van de Boom *et al.* 2013), Pyrenulaceae (Etayo 1999, Etayo & Aptroot 2003) y Thelotremataceae (Hale 1978). Otras investigaciones se han efectuado en áreas específicas, por ejemplo, líquenes epífilos y hongos liquenícolas de Coiba (Etayo 1997), macrolíquenes de bosques pluviales montanos en Panamá (Büdel *et al.* 2000), líquenes epífitos y hongos liquenícolas de Bahía Honda (Etayo & Aptroot 2005), líquenes de Panamá en general (Piepenbring 2006, Breuss 2008, van den Boom *et al.* 2017, Etayo & Aptroot 2017) y el crecimiento de *Rhizocarpon geographicum* en la región cumbre del Volcán Barú (Zotz 2017). También se cuenta con algunos estudios fisiológicos sobre ciertas especies de líquenes, por ejemplo, relaciones hídricas y el intercambio de CO₂ en *Dyctionema glabratum* (Lange *et al.* 1994), en tres especies de *Leptogium* (Lange *et al.* 2000), en *Parmotrema endosulphureum* (Zotz *et al.* 2003) y Lobariaceae (Lange *et al.* 2004).

Estas investigaciones se centran en la identificación y descripción de líquenes. Sin embargo, aún carecemos de información sobre la estructura de las comunidades de

líquenes, la influencia de los factores abióticos y bióticos sobre ellas y su composición en los diferentes ecosistemas en Panamá.

III. OBJETIVOS

3.1 Objetivo General:

- Determinar la diversidad de macrolíquenes cortícolas en *Comarostaphylis arbutoides* Lindl. y *Quercus* spp. en Paso Ancho, Parque Nacional Volcán Barú.

3.2 Objetivos específicos:

- Conocer la riqueza y composición de los macrolíquenes cortícolas en los forófitos *Comarostaphylis* y *Quercus*.
- Analizar el efecto de la luz sobre la riqueza y composición de líquenes cortícolas en las tres zonas de estudio.

IV. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1 Área de Estudio

El Parque Nacional Volcán Barú (PNVB, Figura 1. A-B) es una zona protegida, creada por el Decreto Ejecutivo 40 del 24 de junio de 1976, ubicado en la provincia de Chiriquí, sobre la vertiente sur de la Cordillera de Talamanca (ANAM 2004). Tiene una superficie aproximada de 14 322.45 ha, el rasgo geológico más importante es la presencia del Volcán Barú con una elevación de 3 475 m s.n.m., una precipitación anual entre los 2000 - 3000 mm y una temperatura promedio anual de 12.5 °C - 20 °C (ANAM 2004). También se originan cuatro cuencas hidrográficas: la del río Chiriquí Viejo, Escarrea, Chirigagua-río Chico y Caldera-David-Cochea, todas desembocan en el golfo de Chiriquí (Ministerio del Ambiente 2016). Según el sistema de clasificación de Holdrige en el parque se identifican seis zonas de vida: bosque pluvial premontano, bosque pluvial montano, bosque muy húmedo montano, bosque pluvial montano bajo, bosque húmedo montano bajo y bosque muy húmedo montano bajo (Ministerio del Ambiente 2016). Mientras que, la vegetación corresponde a los bosques perennifolios ombrófilo tropical latifoliado montano, bosques perennifolios ombrófilo tropical latifoliado altimontano, bosques perennifolios ombrófilo tropical nuboso, bosques enanos y páramos (ANAM 2004). El parque es de gran valor biológico y patrimonial, debido a la amplia biodiversidad de especies y a la vegetación nativa que presenta, según el plan de manejo del Parque Nacional Volcán Barú (ANAM 2004), se registran 704 especies de plantas entre las que se destacan epifitas y helechos, 107 anfibios, 129 reptiles, 202 aves y 139 mamíferos.

4.2 Selección de Forófitos

Comarostaphylis arbutoides Lindl. (Ericaceae) conocido como nariz de perro o arrayán es un arbusto o árbol de 1 a 20 m erecto, muy ramificado, perennifolio; corteza exfoliante en laminillas irregulares, o semipersistente, de color gris o café, hojas alternas, lanceoladas a elípticas, inflorescencias usualmente terminales, frutos drupáceos morados o azulados oscuros, globosos (González *et al.* 2015). Se distribuye en regiones templadas y frías desde el sur de California hasta el oeste de Panamá, en altitudes de 1 200 a 3 800 m s.n.m. (González *et al.* 2015).

Las especies de *Quercus* L. (Fagaceae) conocidas comúnmente como roble presentan un hábito de crecimiento arbóreo de 3 a 50 m, con tallos lenticelados, hojas alternas con lámina coriácea, estípulas conspicuas, flores reducidas, unisexuales, sin pétalos, el fruto es una nuez rodeada por una copa involucreal (Hammel *et al.* 2010). Su mayor diversidad es en los bosques templados; pero también se encuentran en los bosques tropicales, chaparrales y matorrales donde crecen en altitudes 650 a 3 000 m s.n.m. En América presentan una distribución desde Canadá hasta Colombia, donde se estima que existen alrededor de 220 especies (Nixon 2005). En Panamá se registran 10 especies de robles: *Quercus benthamii*, *Q. bumelioides* Liebm., *Q. copeyensis* C.H. Mull., *Q. cortesii* Liebm., *Q. costaricensis* Liebm., *Q. gulielmi-treleasei* C.H. Mull., *Q. humboldtii* Bonpl., *Q. insignis* M. Martens & Galeotti., *Q. lancifolia* Schltldl. & Cham. y *Q. salicifolia* (Correa *et al.* 2004).

En los bosques montanos de la Cordillera de Talamanca el arrayán crece junto a especies de robles y en conjunto estas plantas juegan un papel fundamental en los

Paso Ancho se ubica en la parte occidental del PNVB (Figura 1. C), es un camino de acceso a la cima del Volcán Barú, con las coordenadas N08°48'55.7" W082°34'41.8" y una altura de 1 980 – 2 110 m s.n.m. El sitio de estudio presenta dos zonas de vida el bosque muy húmedo montano bajo y bosque montano (Rios *et al.* 2016) y cuenta con dos tipos de vegetación: una vegetación abierta tipo sabana donde las especies de plantas dominantes pertenecen a las familias Agavaceae, Asteraceae, Ericaceae, Myrtaceae y Poaceae y una vegetación cerrada tipo bosque perennifolio ombrófilo tropical latifoliado montano (Correa *et al.* 2004), donde las especies de plantas dominantes son *Chusquea* sp. (Poaceae), *Quercus benthamii* A. DC. y *Q. salicifolia* Née (Fagaceae).

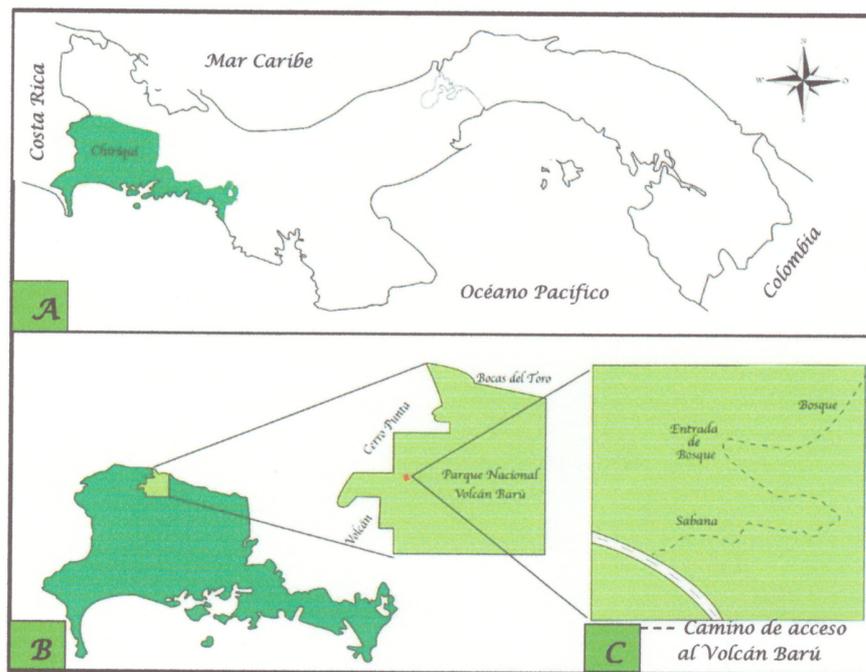


Figura 1. Área de estudio. **A.** Localización geográfica de la provincia de Chiriquí en la República de Panamá. **B.** Parque Nacional Volcán Barú, Chiriquí. **C.** Sitio de estudio (Fuente: Z. Serracín 2019).

4.2 Selección de Forófitos

Comarostaphylis arbutoides Lindl. (Ericaceae) conocido como nariz de perro o arrayán es un arbusto o árbol de 1 a 20 m erecto, muy ramificado, perennifolio; corteza exfoliante en laminillas irregulares, o semipersistente, de color gris o café, hojas alternas, lanceoladas a elípticas, inflorescencias usualmente terminales, frutos drupáceos morados o azulados oscuros, globosos (González *et al.* 2015). Se distribuye en regiones templadas y frías desde el sur de California hasta el oeste de Panamá, en altitudes de 1 200 a 3 800 m s.n.m. (González *et al.* 2015).

Las especies de *Quercus* L. (Fagaceae) conocidas comúnmente como roble presentan un hábito de crecimiento arbóreo de 3 a 50 m, con tallos lenticelados, hojas alternas con lámina coriácea, estípulas conspicuas, flores reducidas, unisexuales, sin pétalos, el fruto es una nuez rodeada por una copa involucral (Hammel *et al.* 2010). Su mayor diversidad es en los bosques templados; pero también se encuentran en los bosques tropicales, chaparrales y matorrales donde crecen en altitudes 650 a 3 000 m s.n.m. En América presentan una distribución desde Canadá hasta Colombia, donde se estima que existen alrededor de 220 especies (Nixon 2005). En Panamá se registran 10 especies de robles: *Quercus benthamii*, *Q. bumelioides* Liebm., *Q. copeyensis* C.H. Mull., *Q. cortesii* Liebm., *Q. costaricensis* Liebm., *Q. gulielmi-treleasei* C.H. Mull., *Q. humboldtii* Bonpl., *Q. insignis* M. Martens & Galeotti., *Q. lancifolia* Schltld. & Cham. y *Q. salicifolia* (Correa *et al.* 2004).

En los bosques montanos de la Cordillera de Talamanca el arrayán crece junto a especies de robles y en conjunto estas plantas juegan un papel fundamental en los

bosques de neblina, pluvial y paramos de altura ya que forman micorrizas arbutoides y ectomicorrizas. Para Panamá, especialmente la provincia de Chiriquí, ambos forófitos se distribuyen en altitudes de 1800 a 3000 m s.n.m. y forman parte de la vegetación típica del PNVB y del Parque Internacional La Amistad (PILA) (Hammel *et al.* 2010, Kuhdorf *et al.* 2014, González *et al.* 2015).

4.3 Diseño experimental

En Paso Ancho a lo largo del camino de acceso a la cima del volcán Barú se eligieron tres zonas con diferentes incidencias de luz: la zona abierta (sabana), la zona semi-abierta (entrada de bosque) y la zona cerrada (bosque). En cada zona se seleccionaron 20 árboles, 10 individuos de *Comarostaphylis arbutoides* y 10 individuos de *Quercus* spp., cuyos troncos tenían un diámetro a la altura de pecho mayor a 10 cm. Para cada árbol se anotaron las coordenadas geográficas con un GPS y se calculó la entrada de luz con un densiometro en dirección de los puntos cardinales (N, S, E y O) a un metro de distancia del tronco. También se colocaron cuatro cuadrantes de 20 x 30 cm, apoyados verticalmente al tronco, dos al norte y dos al sur, la cuadrícula inferior a 1.30 m y la cuadrícula superior a 1.60 m. En una tabla se registró la cobertura según hábito de crecimiento de los líquenes dentro de cada cuadrante.

Los líquenes presentes en cada cuadrante fueron recolectados con una cuchilla, estos fueron depositados en bolsas de papel para ser trasladados al laboratorio del Herbario (UCH). Los especímenes se secaron en un horno a una temperatura de 65° C por 48 a 72 horas y posteriormente se colocaron en el congelador a una temperatura de -10° C por 72 horas para desinfectarlos. Las muestras se

almacenaron en bolsas de cierre hermético con silica gel para reducir la humedad y se colocaron en una caja plástica.

4.3.1 Documentación morfológica e identificación taxonómica

Para la identificación de los líquenes se observaron y documentaron las estructuras macroscópicas y microscópicas. El análisis macroscópico incluyó la observación de estructuras vegetativas (tomento, maculas, cifelas, cilios y rizinas) con un estereoscopio Zeiss Stemi DV4 y se realizaron diferentes pruebas químicas utilizando los reactivos hidróxido de potasio (KOH), hipoclorito de sodio (Cl), la mezcla de hidróxido de potasio e hipoclorito de sodio (KC) y cristales de parafenilendiamina disueltos en alcohol (PD). Se realizaron cortes transversales del talo y de las estructuras reproductivas sexuales como apotecios y peritecio con ayuda de una navaja delgada. Los cortes se montaron en portaobjetos con una gota de agua y se cubrió con un cubreobjetos y se observaron en un microscopio Zeiss Primo Star.

La identificación morfológica se realizó utilizando las claves taxonómicas de Hale (1975), Sipman & Aguirre (1982), Galloway (1994), Ahti (2000), Vareschi (2001), Sipman (2005), Lücking *et al.* (2007), Yanez (2009) y Coca & Sanín (2010).

Se elaboraron claves taxonómicas para la identificación de las especies de Paso Ancho, Parque Nacional Volcán Barú.

Los especímenes fueron depositados en la colección del Herbario de la Universidad Autónoma de Chiriquí (UCH).

4.4 Análisis de los datos

Para determinar la diversidad alfa de macrolíquenes cortícolas se calculó la ecuación de Clench en los programas Statistica y StimateS, además se calcularon los estimadores de riqueza no paramétricos (Chao2, Jackknife 1, Jackknife 2 y Bootstrap) y se realizaron curvas de acumulación de especies (Jiménez-Valverde & Hortal 2003). Para analizar los efectos de las variables: zona, entrada de luz, altitud, DAP y forófito sobre la riqueza de especies se realizó el modelo lineal generalizado (GLM). Para conocer la diversidad beta se realizaron las siguientes pruebas: la composición de las comunidades se visualizó mediante un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) y la diferencia entre la composición de las comunidades de macrolíquenes cortícolas se determinó mediante un análisis de similitud (ANOSIM, Clarke 1993). Por último, se realizó el análisis de multivariantes PERMANOVA (Anderson 2001) para comparar el efecto de las variables sobre la composición de las comunidades liquénicas. Todas estas pruebas se ejecutaron con el programa estadístico R studio y los gráficos de cobertura se realizaron en el programa Microsoft Excel.

V. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

5.1 Diversidad alfa

5.1.1 Diversidad de especies

Se recolectaron un total de 246 especímenes de macrolíquenes cortícolas en los dos forófitos del presente estudio. Dichos especímenes representan un total de 47 especies de macrolíquenes cortícolas que pertenecen a 12 géneros, siete familias y tres órdenes (Cuadro 1). De las 47 especies encontradas, ocho especies no se lograron identificar a nivel de especie por su complejidad morfológica y química. La cantidad de especies encontradas en el presente estudio es mayor que la cantidad de especies reportada por Büdel *et al.* (2000) en un bosque montano lluvioso del Volcán Barú (2 200 – 3 100 m s.n.m.). Los autores reportaron 33 especies de macrolíquenes, de los cuales 24 crecen sobre la corteza de los árboles (Büdel *et al.* 2000). Los resultados del presente estudio indican que el bosque muy húmedo montano bajo (1 877 – 2 058 m s.n.m.) en el área de Paso Ancho cuenta con mayor diversidad de macrolíquenes cortícolas que el bosque montano lluvioso.

En el presente estudio se registraron nueve nuevos reportes de macrolíquenes para Panamá siendo *Coccocarpia filiformis*, *C. microphyllum*, *Erioderma leylandii*, *Heterodermia microphylla*, *H. pseudospeciosa*, *Hypotrachyna reducens*, *Parmotrema austrosinensis*, *P. conformatum*, y *Sticta beauvoisii* (Cuadro 1). De tal forma se registró un aumento de las especies de líquenes conocidas para Panamá de 739 especies (Etayo & Aptroot 2017) a un total de 748 especies. Esto indica que mediante la realización de inventarios sistemáticos en sitios estratégicos es aún posible adquirir nuevos conocimientos científicos sobre la flora líquénica del país.

Cuadro 1 Diversidad de macrolíquenes cortícolas registrada para Paso Ancho, Parque Nacional Volcán Barú. Nombres científicos con asteriscos representan nuevos reportes para Panamá.

Orden	Familia	Género	Especie	
Lecanorales	Cladoniaceae	<i>Cladonia</i>	<i>C. chlorophaea</i>	
			<i>C. squamosa</i>	
			<i>C. subradiata</i>	
			<i>C. subsquamosa</i>	
	Parmeliaceae	<i>Everniastrum</i>		<i>E. cirrhatum</i>
				<i>E. vexans</i>
		<i>Hypotrachyna</i>		<i>H. bogotensis</i>
				<i>H. costaricensis</i>
				<i>H. imbricatula</i>
				<i>H. laevigata</i>
				<i>H. microblasta</i>
				<i>H. reducens*</i>
		<i>Parmotrema</i>		<i>P. austrosinense*</i>
				<i>P. conformatum*</i>
	<i>P. dilatatum</i>			
	<i>P. praesorediosum</i>			
	<i>Usnea</i>		<i>Usnea</i> sp. 1	
			<i>Usnea</i> sp. 2	
			<i>Usnea</i> sp. 3	
			<i>Usnea</i> sp. 4	
<i>Usnea</i> sp. 5				
Peltigerales	Coccocarpiaceae	<i>Coccocarpia</i>	<i>C. erythroxyli</i>	
			<i>C. filiformis*</i>	
			<i>C. microphyllum*</i>	
	Collemataceae	<i>Leptogium</i>	<i>C. palmicola</i>	
			<i>L. azureum</i>	
			<i>L. burgessii</i>	
			<i>L. cyanescens</i>	

			<i>L. denticulatum</i>
			<i>L. isidiosellum</i>
			<i>L. lacerooides</i>
		<i>Lobaria</i>	<i>L. dissecta</i>
			<i>L. erosa</i>
		<i>Lobariella</i>	<i>L. crenulata</i>
			<i>L. subexornata</i>
	Lobariaceae		<i>S. beauvoisii*</i>
		<i>Sticta</i>	<i>S. cometia</i>
			<i>S. fuliginosa</i>
			<i>S. weigeli</i>
	Pannariaceae	<i>Erioderma</i>	<i>E. leylandii*</i>
			<i>Erioderma</i> sp. 1
			<i>H. japonica</i>
			<i>H. leucomelos</i>
			<i>H. microphylla*</i>
Telochistales	Physciaceae	<i>Heterodermia</i>	<i>H. pseudospeciosa*</i>
			<i>Heterodermia</i> sp. 1
			<i>Heterodermia</i> sp. 2

5.1.2 Especies de macrolíquenes en *C. arbutoides* y *Quercus* spp.

En el presente estudio se registraron 41 especies de macrolíquenes en el forófito *C. arbutoides* (arrayán) y 33 especies de macrolíquenes en el forófito *Quercus* spp. (roble, Cuadro 2). Los datos indican una mayor riqueza líquénica en *C. arbutoides* que en las especies de roble (Cuadro 2). Las especies *Cladonia chlorophaea*, *C. squamosa*, *C. subradiata*, *C. subsquamosa*, *Coccocarpia erythroxyli*, *C. filiformis*, *Erioderma leylandii*, *Erioderma* sp. 1, *Everniastrum vexans*, *Hypotrachyna imbricatula*, *Leptogium burgesii*, *Lobariella crenulata*, *Sticta cometia* y *Usnea* sp. 3 fueron únicamente encontradas en arrayán (Cuadro 2). En los robles se encontraron

únicamente las siguientes especies de macrolíquenes: *Heterodermia microphylla*, *H. pseudospeciosa*, *Heterodermia* sp. 2, *Leptogium azureum*, *L. denticulatum* y *Parmotrema conformatum*. Este fenómeno de preferencia de forófito observado en ciertas especies de líquenes se ha reportado también en otros trabajos científicos. En el estudio comparativo de la diversidad liquénica en *Quercus humboldtii* (roble) y *Pinus patula* (pino), Simijaca (2017) señala que los pinos presentan una mayor riqueza liquénica que la observada en los robles y que el cambio de las especies asociadas a cada forófito está relacionado con la variedad de microclimas que se presentan en cada árbol, además de las características propias del forófito como la rugosidad de la corteza, pH, la estructura del dosel y la incidencia lumínica. El arrayán presenta una corteza exfoliante, muchas ramificaciones y un dosel abierto que permite una mayor entrada de luz al tronco. Estos caracteres morfológicos probablemente juegan un rol importante para la colonización exitosa de macrolíquenes en este forófito y por este motivo se observa en el presente estudio una mayor riqueza de macrolíquenes en arrayán. En cambio, los robles presentan una corteza lenticelada, pocas ramificaciones y un dosel cerrado. Por lo tanto, la entrada de luz al tronco es menor, las especies de macrolíquenes se establecen en las ramas superiores y en el dosel donde la intensidad lumínica es mayor, mientras que en el tronco principal hay pocos macrolíquenes.

Cuadro 2. Diversidad de macrolíquenes cortícolas registrada para *Comarostaphylis arbutoides* y *Quercus* spp. en Paso Ancho, Parque Nacional Volcán Barú. La X representa la presencia en los forófitos.

Género	Especie	<i>Comarostaphylis arbutoides</i>	<i>Quercus</i> spp.
<i>Cladonia</i>	<i>C. chlorophaea</i>	X	
	<i>C. squamosa</i>	X	
	<i>C. subradiata</i>	X	
	<i>C. subsquamosa</i>	X	
<i>Everniastrum</i>	<i>E. cirrhatum</i>	X	X
	<i>E. vexans</i>	X	
<i>Hypotrachyna</i>	<i>H. bogotensis</i>	X	X
	<i>H. costaricensis</i>	X	X
	<i>H. imbricatula</i>	X	
	<i>H. laevigata</i>	X	X
	<i>H. microblasta</i>	X	X
	<i>H. reducens</i>	X	X
<i>Parmotrema</i>	<i>P. austrosinense</i>	X	X
	<i>P. conformatum</i>		X
	<i>P. dilatatum</i>	X	X
	<i>P. praesorediosum</i>	X	X
<i>Usnea</i>	<i>Usnea</i> sp. 1	X	X
	<i>Usnea</i> sp. 2	X	X
	<i>Usnea</i> sp. 3	X	

	<i>Usnea</i> sp. 4	X	X
	<i>Usnea</i> sp. 5	X	X
	<i>C. erythroxyli</i>	X	
	<i>C. filiformis</i>	X	
<i>Coccocarpia</i>	<i>C. microphyllum</i>	X	X
	<i>C. palmicola</i>	X	X
<i>Leptogium</i>	<i>L. azureum</i>		X
	<i>L. burgessii</i>	X	
	<i>L. cyanescens</i>	X	X
	<i>L. denticulatum</i>		X
	<i>L. isidiosellum</i>	X	X
	<i>L. laceroides</i>	X	X
<i>Lobaria</i>	<i>L. dissecta</i>	X	X
	<i>L. erosa</i>	X	X
<i>Lobariella</i>	<i>L. crenulata</i>	X	
	<i>L. subexornata</i>	X	X
	<i>S. beauvoisii</i>	X	X
<i>Sticta</i>	<i>S. cometia</i>	X	
	<i>S. fuliginosa</i>	X	X
	<i>S. weigellii</i>	X	X
<i>Erioderma</i>	<i>E. leylandii</i>	X	
	<i>Erioderma</i> sp. 1	X	
	<i>H. japonica</i>	X	X

	<i>H. leucomelos</i>	X	X
	<i>H. microphylla</i>		X
<i>Heterodermia</i>	<i>H. pseudospeciosa</i>		X
	<i>Heterodermia</i> sp. 1	X	X
	<i>Heterodermia</i> sp. 2		X

5.1.3 Macrolíquenes indicadores de continuidad ecológica

Los líquenes nos pueden indicar si un bosque esta conservado o perturbado, por lo que son utilizados como indicadores de continuidad ecológica (Rivas Plata *et al.* 2007). Ramírez- Morán *et al.* 2016 sugieren el uso de biotipos como indicadores de conservación o perturbación de los bosques y especies que pertenecen a los géneros *Cladonia*, *Everniastrum*, *Heterodermia*, *Hypotrachyna*, *Leptogium*, *Lobariella*, *Parmotrema*, *Sticta* y *Usnea* pueden ser utilizados como bioindicadores de un bosque conservado. Por otro lado, especies de *Leptogium* son considerados como indicadores de bosques intervenidos (Rivas Plata *et al.* 2007). Por tal razón ciertas especies de géneros de macrolíquenes del presente estudio pueden definirse como indicadores de continuidad ecológica, por ejemplo, especies de *Cladonia*, *Coccocarpia*, *Erioderma*, *Everniastrum*, *Heterodermia*, *Hypotrachyna*, *Leptogium*, *Lobaria*, *Lobariella*, *Parmotrema*, *Sticta* y *Usnea*. Los macrolíquenes encontrados en *C. arbutoides* y *Quercus* spp. en el presente estudio pueden ser interpretados principalmente como especies de bosques conservados (Ramírez- Morán *et al.* 2016). Por lo tanto, Paso Ancho puede ser considerado como sitio con un alto grado de conservación, posiblemente esto se debe a la poca intervención

antropogénica que presenta el sitio. Sin embargo, Ramírez- Morán *et al.* (2016) señalan que se requieren estudios más detallados sobre el tema de indicadores de continuidad ecológica en líquenes sobre todo a nivel de especies, ya que existen datos científicos contradictorios en los estudios. Por ejemplo, Simijaca *et al.* (2018) sugieren que especies de *Coccocarpia*, *Erioderma*, *Leptogium* y *Sticta* como habitantes de bosques conservados y especies de *Cladonia*, *Hypotrachyna* y *Parmotrema* habitan bosques intervenidos.

5.1.4 Distribución de los macrolíquenes cortícolas encontrados según zona.

Algunas especies de macrolíquenes cortícolas encontradas en Paso Ancho presentaron preferencia por una zona, como *Coccocarpia erythroxyli*, *Erioderma leylandii*, *Everniastrum vexans*, *Heterodermia microphylla*, *H. pseudospeciosa*, *Heterodermia* sp. 1, *Lobariella crenulata*, *Sticta cometia* y *S. fuliginosa* se encontraron en la zona de sabana (iluminada), mientras que, en la entrada de bosque (medianamente iluminada) *Cladonia chlorophaea*, *C. squamosa*, *C. subsquamosa*, *Coccocarpia filiformis*, *Heterodermia* sp. 2 y *Parmotrema austrosinense*, y en la zona del bosque (sombreada) *Leptogium burgessii* y *L. denticulatum* (Cuadro 3). Otras especies se encontraron en dos de las zonas estudiadas tal es el caso de *Coccocarpia microphyllum*, *C. palmicola*, *Erioderma* sp. 1, *Hypotrachyna laevigata*, *H. reducens*, *Lobariella subexornata*, *Parmotrema conformatum*, *P. dilatatum*, *P. praesorediosum*, *Usnea* sp. 2, *Usnea* sp. 4 y *Usnea* sp. 5 encontradas en las zonas de sabana - entrada de bosque, para las zonas entrada de bosque - bosque se hallaron las especies *Leptogium laceroides* y *Lobaria erosa*, y en la zona de sabana - bosque *Cladonia subradiata*, *Hypotrachyna microblasta*, *Leptogium azureum*, *L. cyanescens*, *L.*

isidiosellum, *Lobaria dissecta* y *Sticta beauvoisii* (Cuadro 3). Preferencia para las tres zonas (sabana, entrada de bosque y bosque) presentaron *Everniastrum cirrhatum*, *Heterodermia japonica*, *H. leucomelos*, *Hypotrachyna bogotensis*, *H. costaricensis*, *H. imbricatula*, *Sticta weigeli*, *Usnea* sp. 1 y *Usnea* sp. 3 (Cuadro 3).

Patrones de distribución han sido observados también por Sipman (1984) que menciona que los líquenes presentan una distribución altitudinal que está influenciada por los factores climáticos. Además, los líquenes cortícolas son particularmente sensibles a los cambios climáticos, que afectan su distribución, riqueza y abundancia (McCune et al. 1997), la mayoría de las especies liquénicas tiene afinidad con el sustrato y aún sobre el sustrato de preferencia son muy específicos en su microhábitat, porque la estructura del bosque afecta la distribución de los líquenes regulado por el régimen de luz y humedad (Will-Wolf et al. 2002). Especies como *Cladonia chlorophaea*, *C. squamosa*, *C. subradiata*, *C. subsquamosa*, *Coccocarpia erythroxyli*, *C. filiformis*, *C. microphyllum*, *Erioderma leylandii*, *Everniastrum cirrhatum*, *Heterodermia leucomelos*, *H. microphylla*, *H. pseudospeciosa*, *Hypotrachyna microblasta*, *H. reducens*, *Parmotrema austrosinense*, *P. conformatum*, *P. dilatatum* y *P. praesorediosum*, se establecen principalmente en sitios iluminados (Osyczka 2006, Bomuwela et al. 2008, Cocca & Sanín 2010, Fraga et al. 2017, Ramírez 2018). *Hypotrachyna bogotensis*, *Sticta beauvoisii*, *S. cometia* y *S. fuliginosa* se encuentran más en zonas iluminadas a medianamente iluminadas (Rincón 2011, Moncada 2012). Otras especies como *Leptogium azureum*, *L. burgessii*, *L. cyanescens*, *L. isidiosellum* y *L. laceroides* se desarrollan en sitios medianamente iluminados a sombreados (Cunha 2007, Rincón 2011) y *Coccocarpia palmicola*, *Everniastrum vexans*,

Hypotrachyna costaricensis, *H. imbricatula*, *H. laevigata*, *Lobaria dissecta*, *L. erosa*, *Lobariella crenulata*, *L. subexornata*, *Sticta weigellii* y *Heterodermia japonica* se encuentran desde sitios iluminados a sombreados (Bomбуwela *et al.* 2008, Coca & Sanín 2010, Rincón 2011, Moncada 2012).

Según la literatura, los macrolíquenes *Cladonia subradiata*, *Everniastrum cirrhatum* *Heterodermia leucomelos*, *Hypotrachyna bogotensis*, *H. microblasta* y *Sticta beauvoisii* se establecen en sitios iluminados a medianamente iluminados, pero en el presente estudio estas especies se presentaron en las tres zonas. Esto se debe probablemente a las características del forófito *C. arbutoides* que por la estructura de su dosel y follaje poco denso permite una entrada de luz directa al tronco permitiendo el establecimiento de estas especies aún en una zona cerrada. Soto *et al.* (2011) señalan que a nivel local las variables micro ambientales están relacionadas con la estructura del bosque como la edad y el tipo de árbol o la cobertura del dosel, las que van a condicionar las comunidades y su distribución.

Cuadro 3. Diversidad de especies encontradas por zona, se presenta presencia (1) y ausencia (0) por zona (S=sabana, EB=entrada de bosque y B= Bosque).

Género	Especie	Zona		
		S (iluminada)	EB (medianamente iluminada)	B (sombreada)
Cladonia	<i>C. chlorophaea</i>	0	1	0
	<i>C. squamosa</i>	0	1	0
	<i>C. subradiata</i>	1	0	1
	<i>C. subsquamosa</i>	0	1	0
Everniastrum	<i>E. cirrhatum</i>	1	1	1
	<i>E. vexans</i>	1	0	0
Hypotrachyna	<i>H. bogotensis</i>	1	1	1
	<i>H. costaricensis</i>	1	1	1
	<i>H. imbricatula</i>	1	1	1
	<i>H. laevigata</i>	1	1	0
	<i>H. microblasta</i>	1	0	1
	<i>H. reducens</i>	1	1	0
Parmotrema	<i>P. austrosinense</i>	0	1	0
	<i>P. conformatum</i>	1	1	0
	<i>P. dilatatum</i>	1	1	0
	<i>P. praesorediosum</i>	1	1	0
Usnea	<i>Usnea</i> sp. 1	1	1	1
	<i>Usnea</i> sp. 2	1	1	0
	<i>Usnea</i> sp. 3	1	1	1
	<i>Usnea</i> sp. 4	1	1	0
	<i>Usnea</i> sp. 5	1	1	0
Coccocarpia	<i>C. erythroxyli</i>	1	0	0
	<i>C. filiformis</i>	0	1	0
	<i>C. microphyllum</i>	1	1	0
	<i>C. palmicola</i>	1	1	0

Leptogium	<i>L. azureum</i>	1	0	1
	<i>L. burgessii</i>	0	0	1
	<i>L. cyanescens</i>	1	0	1
	<i>L. denticulatum</i>	0	0	1
	<i>L. isidiosellum</i>	1	0	1
	<i>L. laceroides</i>	0	1	1
Lobaria	<i>L. dissecta</i>	1	0	1
	<i>L. erosa</i>	0	1	1
Lobariella	<i>L. crenulata</i>	1	0	0
	<i>L. subexornata</i>	1	1	0
Sticta	<i>S. beauvoisii</i>	1	0	1
	<i>S. cometia</i>	1	0	0
	<i>S. fuliginosa</i>	1	0	0
	<i>S. weigelia</i>	1	1	1
Erioderma	<i>E. leylandii</i>	1	0	0
	<i>Erioderma</i> sp. 1	1	1	0
Heterodermia	<i>H. japonica</i>	1	1	1
	<i>H. leucomelos</i>	1	1	1
	<i>H. microphylla</i>	1	0	0
	<i>H. pseudospeciosa</i>	1	0	0
	<i>Heterodermia</i> sp. 1	1	0	0
	<i>Heterodermia</i> sp. 2	0	1	0

5.1.5 Riqueza de especies de macrolíquenes cortícolas por familia.

Las familias con mayor riqueza fueron: Parmeliaceae con 36.17 % de las especies encontradas, seguido de Lobariaceae con 17.02 %, Physciaceae con 12.77 %, Collemataceae con 12.77 %, Cladoniaceae con 8.51 %, Coccocarpiaceae con 8.51 % y Pannariaceae con 4.25 % (Figura 2.).

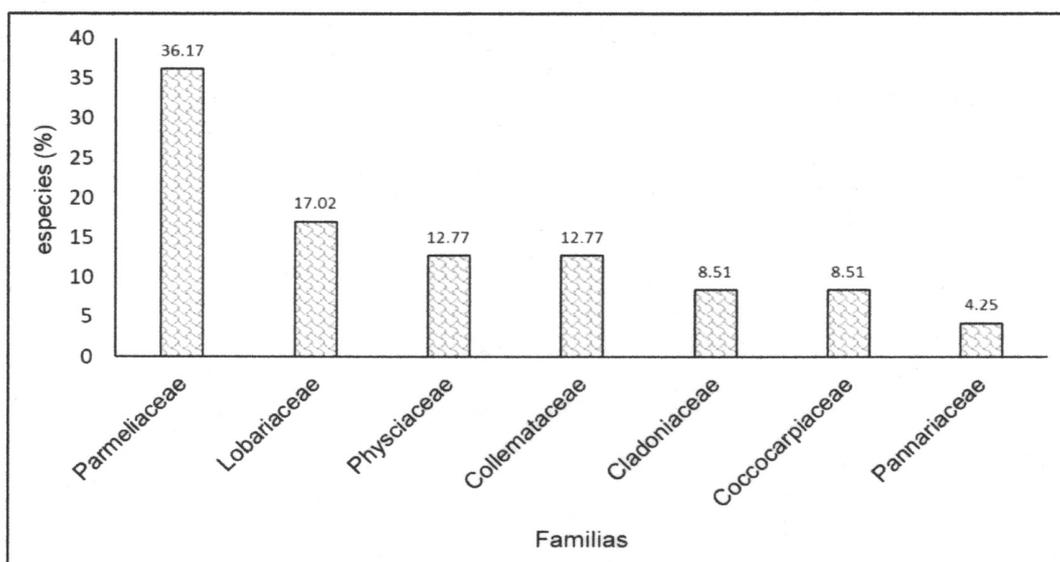


Figura 2. Riqueza de especies por familia encontrados en Paso Ancho, Parque Nacional Volcán Barú.

Estos resultados concuerdan con los estudios realizados en los bosques del Chaco Argentino donde la familia Parmeliaceae fue dominante sobre varios forófitos (Estrabou 2007). Al igual que en los bosques altoandinos colombianos donde se registraron Parmeliaceae, Lobariaceae y Physciaceae como las familias de mayor riqueza (Aguirre 2008, Díaz 2012, Ramírez *et al.* 2016, Simijaca 2017). En el estudio realizado por Sipman & Aptroot (2007) en Nueva Guinea señalan que las familias

Parmeliaceae, Lobariaceae, Collemataceae y Physciaceae son dominantes en elevaciones desde los 1 500 m s.n.m en adelante.

5.1.6 Cobertura líquénica en *Comarostaphylis arbutoides* y *Quercus* spp.

La cobertura de líquenes cortícolas en los forófitos *C. arbutoides* y *Quercus* spp. en la zona sabana fue mayor (46.03/44.06), seguido por la zona de entrada de bosque (42.35/35.95), mientras tiende a disminuir hacia la zona del bosque (29.63/16.88) (Figura 3). En ambos forófitos ocurre un comportamiento similar, esto se debe a que las comunidades de líquenes cortícolas guardan una estrecha relación con las condiciones climáticas, el microhábitat en el tronco, al sitio y finalmente el tipo de forófito (Estrabou & García1995).

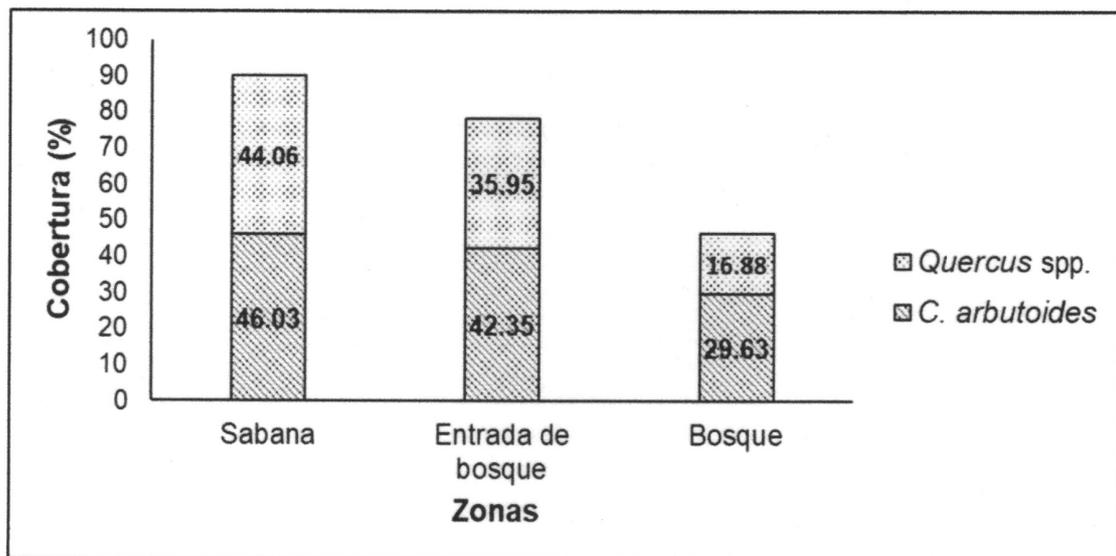


Figura 3. Cobertura de líquenes cortícolas en las zonas estudiadas según el forófito.

Tomando en cuenta las zonas estudiadas la sabana es una zona abierta, cuya vegetación predominante son herbáceas y escasos árboles (Guerra 2018), permite un mejor establecimiento de las comunidades líquénicas heliófilas. La entrada de

bosque es un punto de transición, la vegetación es equilibrada entre herbáceas y árboles, la cobertura de líquenes cortícolas comienza a disminuir debido a que las especies heliófilas comienzan a migrar hacia el dosel. Por último, el bosque presenta un dosel cerrado y vegetación densa y alta (Rodríguez 2018), las comunidades de macrolíquenes cortícolas especialmente las especies heliófilas se encuentran hacia las ramas superiores del forófito en búsqueda de una mayor radiación solar para llevar a cabo su desarrollo y procesos metabólicos, quedando en el tronco especies de sombra y las comunidades de briofitos.

5.1.7 Cobertura líquénica según hábito de crecimiento en *C. arbutoides* y *Quercus* spp.

Según el hábito de crecimiento de los macrolíquenes (folioso/fruticuloso/dimórfico) y microlíquenes (costrosos) el porcentaje de cobertura varía según el forófito (Figura 4). Para el forófito *C. arbutoides* en la zona de la sabana los macrolíquenes mostraban el 42.55 % de cobertura (35.17/7.07/0.25), mientras que los microlíquenes mostraban el 3.5 % de cobertura (Figura 4). En la zona de entrada de bosque los macrolíquenes mostraban el 32.8 % de cobertura (24.9/3.65/4.32), y los microlíquenes el 9.5 % (Figura 4). En la zona del bosque los macrolíquenes mostraban el 23.1 % de cobertura (21.9/0.63/0.63), y los microlíquenes el 6.5 % (Figura 4).

Para los forófitos de *Quercus* spp. las macrolíquenes mostraban en la zona de la sabana una cobertura de 24 % (19.35/4.75/0), mientras los microlíquenes mostraban una cobertura de 24.8 % (Figura 4). En la zona de la entrada de bosque los macrolíquenes mostraron una cobertura de 6.8 % (6.42/0.25/0), y los

microlíquenes de 29.3 % (Figura 4). En la zona del bosque los macrolíquenes tenían una cobertura de 2.13 % (2.13/0/0) y los microlíquenes una cobertura de 14.8 % (Figura 4).

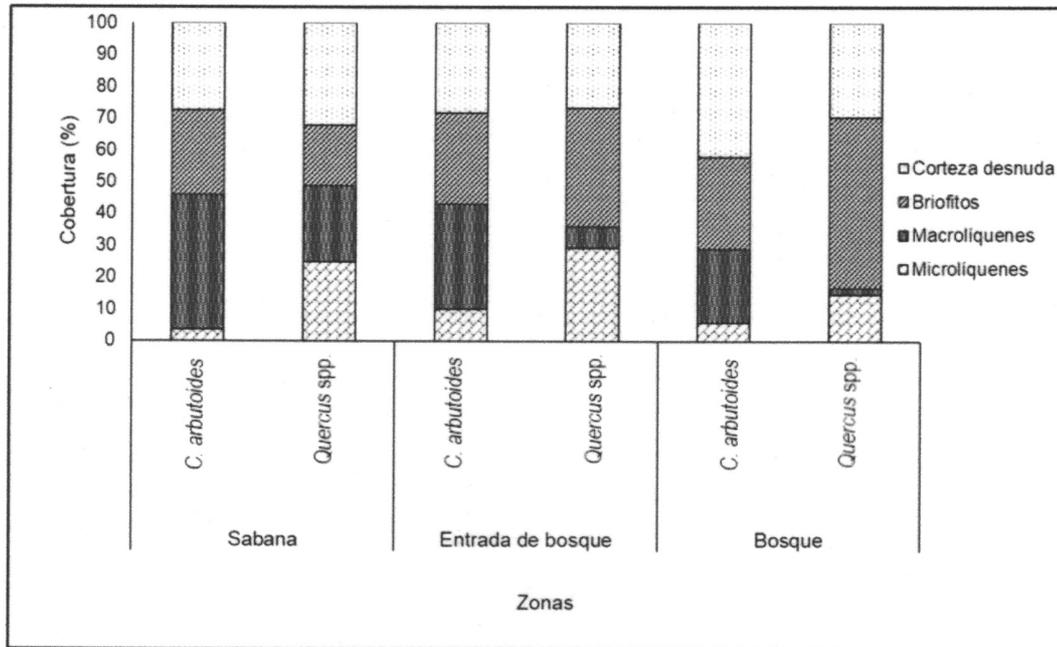


Figura 4. Cobertura líquénica según hábito de crecimiento en las tres zonas por forófito, Paso Ancho Parque Nacional Volcán Barú, Chiriquí.

En el forófito *C. arbutoides* el hábito dominante son los líquenes foliosos en las tres zonas, esto se debe a que los macrolíquenes (foliosos y fruticulosos) en su mayoría son organismos fotófilos que se ubican preferiblemente en hábitats bien iluminados. Este requisito explica su mejor desarrollo en forófitos que presentan un follaje menos denso (Estrabou & García 1995) como es el caso del arrayán donde el tronco recibe más luz.

En *Quercus* el hábito dominante de los líquenes presentes es el costroso (microlíquenes). Estos microlíquenes presentan adaptaciones fisiológicas para soportar altas concentraciones de humedad, sombra y baja intensidad lumínica (Soto y Bolaños 2010, Rincón *et al.* 2011). Los robles son árboles de gran tamaño y de dosel denso lo que impide una penetración de luz directa al tronco, proporcionando un microhábitat sombrío y húmedo para el establecimiento de microlíquenes, especies foliosas umbrófilas y las comunidades de briófitos epífitos

5.1.8 Curvas de acumulación

Las curvas de acumulación de especies por zona (sabana, entrada de bosque y bosque) muestra que el número de especies aumenta a medida que aumenta el número de árboles muestreados (Figura 5). La ecuación de Clench señala que la sabana presenta una asíntota de 53, la pendiente de la curva de 0.53 y la proporción de especies observadas es del 70 %, la entrada de bosque presenta una asíntota de 45, una pendiente de 0.52 y la proporción de especies observadas de 65 % y el bosque obtuvo una asíntota de 29, la pendiente de la curva de 0.30 y la proporción de especies observadas es del 68 % (Figura 5). Los estimadores no paramétricos (Chao2, Jack1, Jack2 y Bootstrap) indican que el número de especies que se pueden encontrar por cada zona son: 37 especies en la sabana (Chao2= 57, Jack1= 49, Jack2= 57 y Bootstrap= 43), 29 especies en la entrada de bosque (Chao2= 37, Jack1= 39, Jack2= 43 y Bootstrap= 49) y 20 especies en el bosque (Chao2= 25, Jack1= 27, Jack2= 30 y Bootstrap= 23, Figura 5). En general para las tres zonas las curvas de acumulación no se estabilizan a los 20 árboles muestreados y se requiere

para sabana de 156 árboles, entrada de bosque 210 y bosque 169 árboles por muestrear para conocer el 95% de las especies por zona.

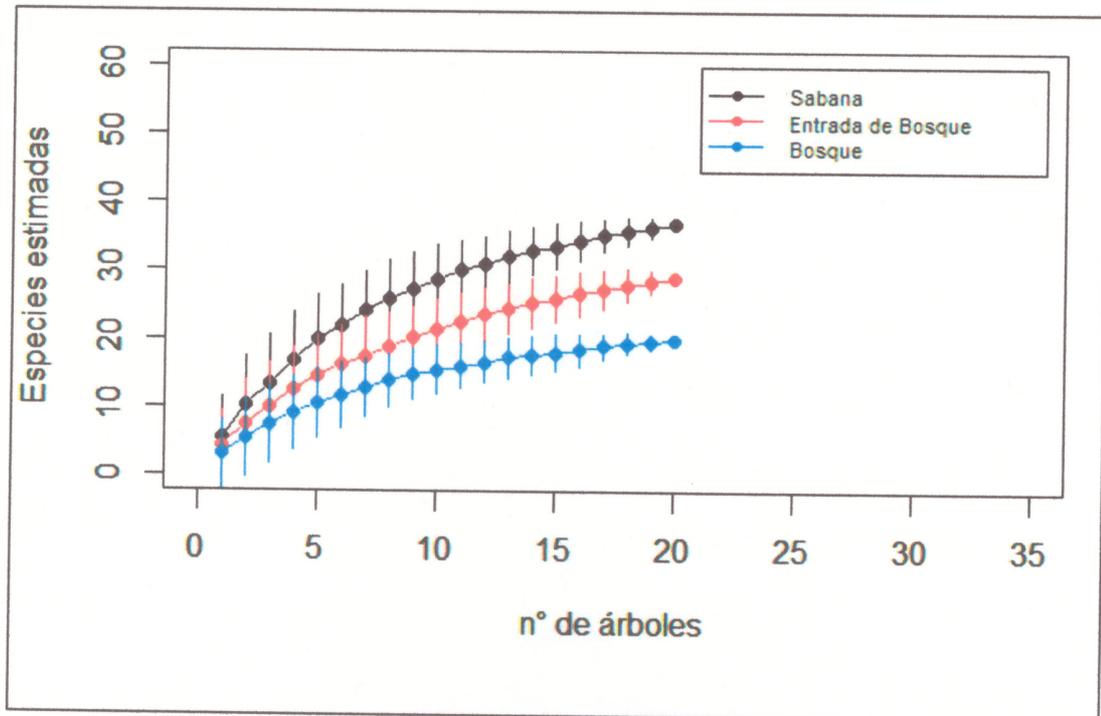


Figura 5. Curva de acumulación de especies de macrolíquenes cortícolas medidos en 20 árboles por zona en Paso Ancho, Parque Nacional Volcán Barú, Chiriquí.

Las curvas de acumulación de especies para *C. arbutoides* y *Quercus* spp. señalan que las especies de líquenes encontradas por cada forófito aumentan con el número de árboles hospederos muestreados (Figura 6). En *C. arbutoides* se encontraron 41 especies, los resultados arrojados por la ecuación de Clench señalan que la asíntota es 55, la pendiente de la curva de 0.35 y la proporción de especies observadas es del 75 % (Figura 6). La curva comienza a estabilizarse a los 30 árboles. Los estimadores no paramétricos (Chao2= 46, Jack1= 51, Jack2= 52 y Bootstrap= 56)

muestran que las especies encontradas para el arrayán se acerca a la cantidad de especies estimadas y el inventario para dicho forófito es bastante completo, pero para conocer el 95 % de las especies se requiere muestrear 173 árboles. Mientras que para *Quercus* spp. se encontraron 33 especies, la asíntota es de 67, pendiente de la curva de 0.56 y la proporción de especies del 49 % (Figura 6). Los estimadores no paramétricos (Chao2= 48, Jack1= 48, Jack2= 55 y Bootstrap= 40) indican que las especies estimadas para los robles están por encima de las especies encontradas y se requiere un esfuerzo de muestreo de 576 árboles para conocer el 95 % de las especies.

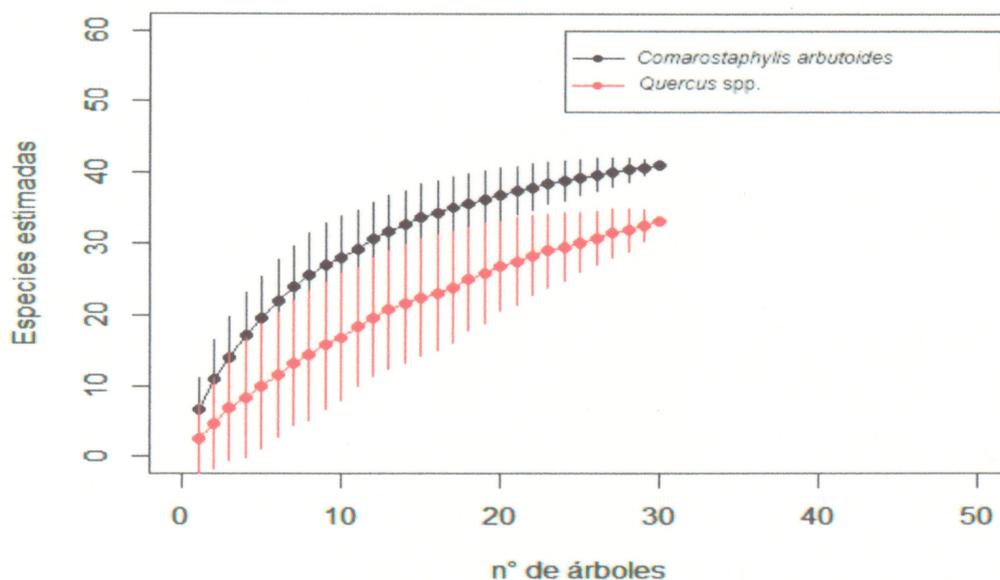


Figura 6. Curva de acumulación de especies de macrolíquenes cortícolas medidos en 30 árboles de *C. arbutoides* y *Quercus* spp. en Paso Ancho, Parque Nacional Volcán Barú, Chiriquí.

5.1.9 Efecto de las variables sobre la riqueza de especies.

El modelo lineal generalizado nos muestra que la altitud y el forófito *Quercus* spp. influyen sobre la riqueza total de las especies de macrolíquenes encontrados en las zonas estudiadas (Cuadro 4). La riqueza de especies encontradas en *Quercus* spp. es menor comparada con *C. arbutoides*, a medida que aumenta la altitud y la vegetación arbórea se cierra, la diversidad de especies de líquenes en el tronco disminuye (Cuadro 2). Esto puede explicarse con los estudios de estratificación vertical realizados en robles, donde señalan que la riqueza de líquenes aumenta hacia el dosel y las especies heliófilas dominan los estratos superiores (Simijaca 2017), mientras que en la base y tronco del forófito es dominado por especies de sombra y las comunidades de briofitos (Gil & Morales 2014, Holz *et al.* 2002).

Cuadro 4. Valores obtenidos mediante el modelo lineal generalizado (GLM) para evaluar el efecto de las variables sobre la riqueza de especies de macrolíquenes cortícolas en Paso Ancho, Parque Nacional Volcán Barú, Chiriquí.

	Estimador	Error	Z-valor	P. valor
Sabana	-0.009968	0.310651	-0.032	0.974401
Entrada de Bosque	-0.037707	0.212319	-0.178	0.859040
Altitud	-0.006062	0.002111	-2.872	0.004082
DAP	-0.002168	0.001904	-1.138	0.254940
<i>Quercus</i> sp.	-1.021376	0.183206	-5.575	2.48e-08
Luz	-0.007914	0.009350	-0.846	0.397328

5.2 Diversidad beta

5.2.1 Composición de las comunidades de macrolíquenes cortícolas.

El análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) muestra el agrupamiento de las comunidades según la zona en el sitio de estudio, se observa como las comunidades se aproximan o se alejan entre sí (Figura 7). El análisis de similitud (ANOSIM) señaló que hay diferencias significativas en la composición de las comunidades líquénicas de las zonas de sabana, entrada de bosque y bosque ($R=0.06$, p valor=0.001, Figura 7).

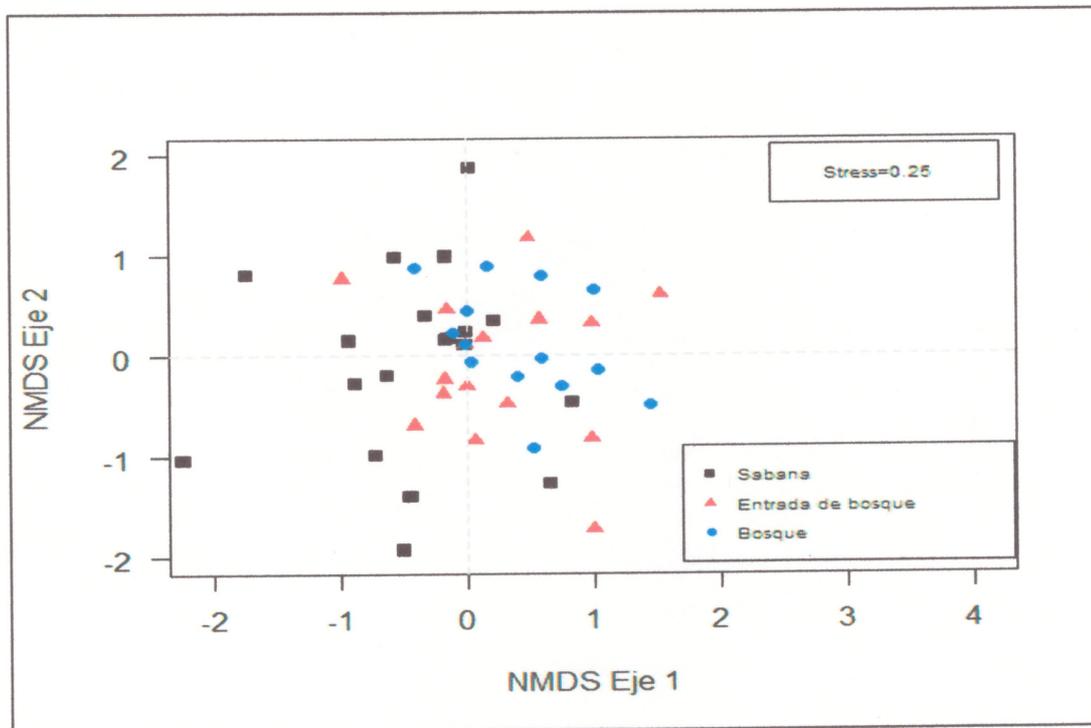


Figura 7. Análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) de la composición de las comunidades de macrolíquenes cortícolas según zona en Paso Ancho, Parque Nacional Volcán Barú, Chiriquí.

El NMDS para *C. arbutoides* y *Quercus* spp. indica una separación entre las comunidades (Figura 8), con el análisis de similaridad se corrobora que existen diferencias significativas en la composición de las comunidades de macrolíquenes cortícolas entre los forófitos ($R=0.15$, p valor=0.001).

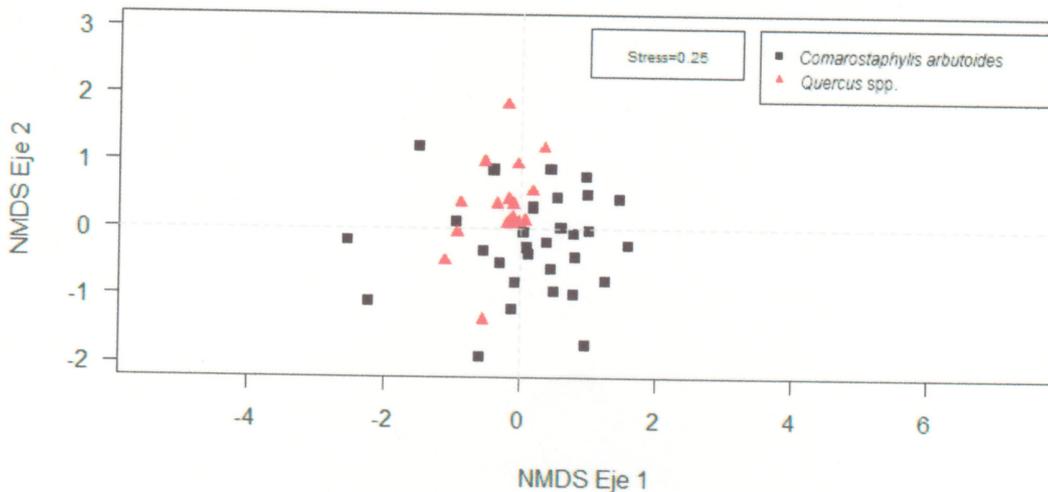


Figura 8. Análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) de la composición de las comunidades de macrolíquenes cortícolas en *C. arbutoides* y *Quercus* spp. de Paso Ancho, Parque Nacional Volcán Barú, Chiriquí.

Tanto para el tipo de bosque y el tipo de forófito el NMDS y ANOSIM muestran que existe un cambio en la composición de las comunidades de macrolíquenes cortícolas (Figura 7 & Figura 8). Estudios sugieren que la diferencia de la diversidad de las comunidades puede estar condicionada por factores como el forófito, antigüedad del bosque, disponibilidad de luz, humedad y altitud (Hernández *et al.* 1998, Boonpragob & Polyman 2007, Perez & Watteijne 2009).

5.2.2 Efecto de las variables sobre composición de las comunidades.

El resultado obtenido por el análisis de multivariantes PERMANOVA indica que el forófito es la variable con mayor influencia sobre la composición de las comunidades de macrolíquenes, seguido por zona y entrada de luz, mientras que las variables altitud y diámetro del árbol (DAP) no tienen influencia sobre las comunidades (Cuadro 5). Boonpragob & Polyman (2007) señalan que las comunidades de líquenes no solamente difieren entre las diferentes especies de árboles, sino que también proporcionan la riqueza de los taxones y la colonización. De las 47 especies de macrolíquenes identificadas entre los forófitos, 14 se registraron solo en *C. arbutoides* y 6 en *Quercus* spp., compartiendo entre ambos hospederos 27 especies. Esto indica que ciertas especies tienen preferencia por un forófito, ya sea por las características propias del forófito como: la arquitectura del dosel, estructuras de la corteza, su rugosidad, presencia de ornamentos, las lenticelas, el grado de desprendimiento de la corteza y en particular el pH (Cáceres *et al.* 2007). Además, la estructura y continuidad del bosque influyen en el desarrollo de una determinada comunidad de líquenes. La conservación de los bosques influye en el mantenimiento de las comunidades de líquenes epífitos, los cuales dependen de la disponibilidad de sustratos arbóreos (Estrabou *et al.* 2005, Rodríguez *et al.* 2009).

Cuadro 5. Valores obtenidos mediante el PERMANOVA para evaluar el efecto de las variables sobre composición de las comunidades de macrolíquenes cortícolas en Paso Ancho, Parque Nacional Volcán Barú, Chiriquí.

	Df	SS	Ms	F-modelo	R2	P-valor
Forófito	1	18.783	18.7833	6.1888	0.09134	0.001
Zona	2	13.600	6.8000	2.2405	0.06613	0.001
Altitud	1	4.497	4.4965	1.4815	0.02186	0.128
DAP	1	2.511	2.5106	0.8272	0.01221	0.675
Luz	1	5.402	5.4016	1.7797	0.02627	0.021

El aumento en la riqueza de especies está relacionado con la presencia de factores ambientales, en especial la luz (Marcelli 1992, Martins 2006). En el estudio realizado por Hernández *et al.* (1998) sobre la distribución de los macrolíquenes cortícolas y su relación con la vegetación se observó que *Quercus canariensis* y *Quercus suber* presentaban una mayor cobertura arbórea, y forman bosques más cerrados, donde los líquenes a 1.60 m están menos expuestos a la penetración de luz que en *Olea europea* que es un forófito más abierto. Los autores del estudio concluyen que la distribución de las comunidades líquénicas corresponde a la iluminación (Hernández *et al.* 1998). Por lo tanto, la diferencia de las comunidades de macrolíquenes cortícolas depende de los sitios, los forófitos y de la penetración de la luz en ellos. A medida que una zona tenga mayor luminosidad, la mayor riqueza de macrolíquenes comienza a aparecer en alturas más bajas del forófito, como es el caso del arrayán en Paso Ancho. Mientras que, en las zonas cerradas, por ejemplo, de árboles de roble, la disponibilidad de luz es menor, la sombra y humedad aumentan en el tronco y las especies de macrolíquenes heliófilos se ubican en el dosel.

VI. CONCLUSIONES

- La riqueza de macrolíquenes cortícolas para el sitio estudiado es de 47 especies pertenecientes a tres órdenes, siete familias y 12 géneros, siendo la familia Parmeliaceae la más diversa con 17 especies.
- Se registran nueve nuevos reportes de macrolíquenes para Panamá: *Coccocarpia filiformis*, *C. microphyllum*, *Erioderma leylandii*, *Heterodermia microphylla*, *H. pseudospeciosa*, *Hypotrachyna reducens*, *Parmotrema austrosinensis*, *P. conformatum*, y *Sticta beauvoisii*.
- El forófito *C. arbutoides* presentó una mayor riqueza con 41 especies y *Quercus* spp. con 33 especies, de las cuales 14 fueron exclusivas para el arrayán, seis para el roble, mientras que ambos forófitos comparten un total de 27 especies.
- Las especies de macrolíquenes encontradas en el estudio son indicadores de que Paso Ancho es un sitio conservado.
- El hábito de crecimiento con mayor porcentaje de cobertura es el hábito folioso en *C. arbutoides*, mientras que en *Quercus* spp. es el hábito costroso y esto se debe a la estructura del sitio y a la disponibilidad de la luz.
- La cobertura de líquenes cortícolas en los forófitos *C. arbutoides* y *Quercus* spp. es similar con mayor porcentaje de cobertura en sabana y disminuyendo hacia el bosque.
- Se requiere un mayor esfuerzo de muestreo para conocer el 95% de las especies estimadas para cada zona.
- La proporción de especies observadas en *C. arbutoides* es del 75 % lo que indica que es un inventario bastante completo, mientras en *Quercus* spp. es del 49 % y

se requiere un mayor esfuerzo de muestreo para conocer el 95 % de las especies de este forófito.

- El modelo lineal generalizado mostró que las variables altitud y forófito *Quercus* spp. influyen sobre la riqueza total de especies en Paso Ancho, Parque Nacional Volcán Barú.
- Los estadísticos NMDS y ANOSIM nos señalan que hay diferencias significativas de las comunidades según la zona y que existe un cambio entre comunidades presentes en sabana, entrada de bosque, bosque y también entre los forófitos arrayán y roble.
- El análisis de multivariantes indicó que las variables con mayor influencia sobre la composición de las comunidades de macrofitas es el forófito, zona y la entrada de luz.

VII. RECOMENDACIONES

- Se recomienda realizar estudios taxonómicos y ecológicos de los microlíquenes cortícolas en *Comarostaphylis arbutoides* y *Quercus* spp., y en conjunto con este estudio ampliar el conocimiento de la diversidad de especies de líquenes en estos forófitos.
- Se sugiere tomar datos de medidas de pH de la corteza, debido a que este es un factor importante en el establecimiento de las comunidades de líquenes, al igual que el factor abiótico humedad, ya que está directamente asociado al factor luminosidad.
- Para futuras investigaciones se deben realizar estudios de estratificación vertical de los forófitos para conocer las comunidades liquénicas presentes en cada estrato vertical y ampliar el estudio a otros sustratos presentes en el área de estudio, como rocas, suelo, hojas y otros árboles hospederos para conocer más acerca de la diversidad existente de líquenes en Paso Ancho, Parque Nacional Volcán Barú.
- Se recomienda incorporar los líquenes como bioindicadores de continuidad ecológica e indicadores de la calidad del aire en aquellos estudios que buscan identificar el estado de conservación de diferentes áreas protegidas y no protegidas en Panamá.

VIII. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abbayes, H. (1949). Some new Cladoniae (lichens) from Panama. *Bryologist* 52 (2), págs. 92-96.
- Aguirre, J. (2008). Diversidad y riqueza de los líquenes en la región Natural Andina o Sistema Cordillerano. Colombia. *Diversidad Biótica VI*, págs. 337-382.
- Ahti, T. (2000). Cladoniaceae. *Flora Neotropica Monograph* 78, págs. 33-22.
- Anderson, M. (2001). A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26 (1), págs. 32-46.
- Araujo, E. (2015). Sistemática integrada del género *Usnea* Dill. Ex Adans. (Parmeliaceae) en la Península Ibérica. Madrid. España. Tesis doctoral. Universidad Complutense de Madrid, España, págs. 15-34.
- Autoridad Nacional del Medio Ambiente (2004). Plan de Manejo del Parque Nacional Volcán Barú. Panamá, págs. 1-2.
- Barbero, M. (1998). Estudio florístico y químico taxonómico de los líquenes silícícolas del Meresme. Tesis doctoral. Universidad de Barcelona, España, págs. 55-56.
- Barreno, E. & Pérez - Ortega, S. (2003). *Biología de los Líquenes*. Consejería del Medio Ambiente, Ordenación del territorio e infraestructura del Principado de Asturias, págs. 66-82.
- Bermudez, F., Muller, A. & Schmitz, M. (1900). Líquenes fijadores de nitrógeno atmosférico. *Ecología* 4, págs. 131-141.

- Boonpragob, K. & Polyam, W. (2007). Ecological groups of lichens along environmental gradients on two different host tree species in the tropical rain forest at Khao Yai National Park, Thailand. *Bibliotheca Lichenologica* 96, págs. 25-48.
- Bombuwela, K., Kathirgamanathar, S., Thadhani, V., Jayalal, R., Adikaram, N., Wijesundara, D., Andersen, R., Wolseley, P. & Karunaratne, V. (2008). Chemistry of *Heterodermia microphylla*, a lichen new to Sri Lanka. *The Journal of National Science Foundation of Sri Lanka*. Volumen 36 (3), págs. 251-252.
- Breuss, O. (2008). Flechten aus Panama. *Linzer Biologische Beiträge Austria*, págs. 321-327.
- Brodo, I., Sharnoff S.D. & Sharnoff, S. (2001). *Lichens of North America*. Yale University Press, págs 795.
- Budel B., Meyer, A., Salazars N., Zellner H., Zotz G. & Lange O. (2000). Macrolichens of montane rain forests in Panama, Province Chiriquí. *The Lichenologist* 32 (6), págs. 540-551.
- Budel, B. & Scheidegger, C. (2008). *Thallus morphology and anatomy: lichen biology*. Cambridge University Press. 2^{da} edition, págs. 40-68.
- Cabral, J. (2009). *Gonçalo Sampaio: Professor e Botânico Notável*. Universidade do Porto. Portugal. 1^a Edición, págs. 287.
- Cáceres, M., Lücking, R. & Gerhard, R. (2007). Phorophyte specificity and environmental parameters versus stochasticity as determinants for species

- composition of corticolous crustose lichen communities in the Atlantic rain forest of northeastern Brazil. *Mycological Progress* Volumen 6, págs. 1-22.
- Carballal, R., Casares, M., Gutiérrez, L. & García, R. (2006). Introducción a los líquenes. Proyecto Andalucía Enciclopedia de la Naturaleza, España. Tomo XXI, págs. 158-188.
- Cepero, M., Restrepo, S., Franco, A., Cárdenas, M. & Vargas, N. (2012). Hongos liquenizados. *Biología de los líquenes*. Universidad de los Andes, Bogotá. 1ª edición, págs. 230-239.
- Ceprián, C. (2017). Estudio ecológico del efecto de los factores ambientales sobre la abundancia de líquenes corticícolas en la localidad de Orient (Mallorca). Tesis de Licenciatura. Universitat de les Illes Balears, España, págs. 2-23.
- Clarke, K. R. (1993). Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Austral Ecology*. 18 (1), págs. 117–143.
- Coca, F. & Sanín, D. (2010). *Coccocarpia* Pers. (Peltigerales – ascomicetes liquenizados) en Colombia. *Tropical Bryology* 32, págs. 19-38.
- Cornelissen, J. & Ter Steege, H. (1989). Distribution and ecology of epiphytic bryophytes and lichens in dry evergreen forest of Guayana. *Journal of Tropical Ecology* 5, págs. 131-150.
- Correa, M., Goldames, C. & de Stapf, M. (2004). Mapa de vegetación de Panamá. *Plantas vasculares de Panamá*. Panamá, Editorial Novo Art, págs. 577.

- Coutiño, B. & Montañez, A. (2000). Los líquenes. Universidad Autónoma de México. Ciencias 59, págs. 64-65.
- Culberson, C. & Elix, J. (1989). Lichen substances. Methods in Plant Biochemistry 1, págs. 509.
- Cunha, I. (2007). Fungos liquenizados do gênero *Leptogium* (Ascomycetes) no litoral sul do Estado de São Paulo. Brazil, págs. 20-82.
- Díaz, D. (2012). Líquenes cortícolas como indicadores ambientales en los alrededores de la mina de azufre el vinagre (Cauca). Universidad del Valle, Santiago de Cali. Colombia, págs. 31-84.
- Estrabou, C. (2007). Preferencia de forófito por los líquenes en el bosque chaqueño oriental. Argentina. Bosque 28 (1), págs. 46-29.
- Estrabou, C. & García, L. (1995). Comunidades liquénicas cortícolas sobre *Lithraea ternifolia* en las Sierra Chicas de la provincia de Córdoba, Argentina. Botánica Complutensis 20, págs. 35-43.
- Estrabou, C., Stiefkens, L., Hadid, M., Rodríguez, J. & Pérez, A. (2005). Estudio comparativo de la comunidad liquénica en cuatro ecosistemas de la provincia de Córdoba. Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica 40 (1-2), págs. 1-10.
- Etayo, J. (1997): Aportación al catálogo de líquenes epífilos y hongos liquenícolas de Coiba (Panamá) [Preliminary report on the foliicolous lichens of Coiba]. In: Castroviejo, S/Velayos, M (eds.): Flora y Fauna del Parque Nacional de Coiba (Panamá): Inventario Preliminar. Agencia Española de Cooperación Internacional, Madrid, págs. 205-220.

- Etayo, J. (1999). *Pyrenula hirsuta*, a new lichen species from Panama. *Nova Hedwigia* 68 (3-4), págs. 405-407.
- Etayo, J. & A. Aptroot. (2003). *Pyrenula luteopruinosa* sp. nov. from Panama and notes on other members of the genus. *Lichenologist* 35 (3), págs. 233-236.
- Etayo, J. & Aptroot, A. (2005). Líquenes epífitos y hongos liquenícolas de Bahía Honda (Veraguas, Panamá). Biblioteca de Ciencias. Madrid, España, págs. 63-94.
- Etayo, J. & Aptroot, A. (2017). New and interesting lichens from Panama. *The Bryologist* 120 (4), págs. 503-510.
- Fraga, C., Gumboski, E. & Eliasaro, S. (2017). The genus *Cladonia* (Lichenized ascomycota) from Restinga vegetation of Espírito Santo state, Brazil: Supergroups *Cladonia* and *Cocciferae*. *Rodriguésia*. Volumen 68(5), págs. 1951-1962.
- Friedl, T. & Budel, B. (2008). *Photobionts: lichen biology*. Cambridge University Press. 2^{da} edición, págs 9-27.
- García, J. (2004). Mapa de estrés atmosférico de cedritos (Bogotá) a partir de diversidad liquénica. Tesis de Ingeniería. Universidad El Bosque. Bogotá, Colombia, págs. 34.
- Gil, J. & Morales, M. (2014). Estratificación vertical de briófitos epífitos encontrados en *Quercus humboldtii* (Fagaceae) de Boyacá, Colombia. *Revista Biología Tropical* 62 (2), págs. 719-727.

- Godínez, L. & Ortega, M. (1989). Liquenología de México: historia y bibliografía. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, págs. 11-12.
- González, M., González, M.S. & Zamudio, S. (2015). *Comarostaphylis arbutoides* (Ericaceae) en el centro y occidente de México. *Acta Botánica Mexicana* 111, págs. 47-59.
- Guerra, G. (2018). Efecto de un gradiente de intervención sobre comunidades de hepáticas (Marchantiophyta) epífitas en el Parque Nacional Volcán Barú, Chiriquí, Panamá. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Chiriquí, Panamá, págs. 1-64.
- Hammel, B., Grayum, M., Herrera, C. & Zamora, N. (2010). Manual de plantas de Costa Rica. Instituto Nacional de biodiversidad. Volumen 5, págs. 970.
- Hawksworth, D. & Grube, M. (2020). Lichens redefined as complex ecosystems. *New Phytologist* 227, págs. 1281–1283
- Hale, M. (1978). A Revision of the Lichen family Thelotremaaceae in Panama. *Smithsonian Contributions to Botany*. Number 38, págs. 1-64.
- Hernández, Y., Díaz, A. & Rowe, J. (1998). Distribución de los macrolíquenes corticícolas y su relación con la vegetación en el Parque Natural de los Alcornocales (Cádiz, S de España). *Acta Botánica Malacitana* 23, págs. 43-50.
- Herrera, Ma., Lücking, R., Pérez, R., Miranda, R., Sánchez, N., Barcenas, A., Carrizosa, A., Zambrano, A., Bruce, R. & Nash, T. (2014). Biodiversidad de líquenes en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. Suplemento 85, págs. 82- 99.

- Holz, I., Gradstein, R. & Heinrichs, J. (2002). Bryophyte diversity, microhabitat differentiation, and distribution of life forms in Costa Rican upper montane *Quercus* forest. *The Bryologist* 105 (3), págs. 334-348.
- Honegger, R. (2000). Great discoveries in bryology and lichenology. Simon Schwendener (1829–1919) and the dual hypothesis of lichens. Institute of Plant Biology, University of Zurich. *The Bryologist* 103 (2), págs. 307-313.
- Honegger, R. (2008). *Mycobionts: lichen biology*. Cambridge University Press. 2da edición, págs. 27-39.
- Jiménez-Valderde, A. & Hortal, J. (2003). Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Ibérica de Aracnología*. Volumen 8, págs. 151-161.
- Judkevich, M., Medina, W. & Salas, R. (2014). Hongos liquenizados. Guía de consultas diversidad vegetal. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura. Universidad Nacional del Nordeste. Argentina, págs. 3-19.
- Komposch, H. & Hafellner, J. (2000). Diversity and vertical distribution of lichens in a Venezuelan tropical lowland rain forest. *Selbyana* 21 (1-2), págs. 11-14.
- Kühndorf, K., Münzenberger, B., Begerow, D., Karasch-Wittmann C., Gómez-Laurito J. & Hüttl R. (2014). *Sebacina* sp. socio micorrízico de *Comarostaphylis arbutoides* (Ericaceae). *Mycological Progress* 13 (3), págs. 733.
- Lange, O., Büdel, B., Zellner, H., Zotz, G. & Meyer, A. (1994). Field measurements of water relations and CO₂ exchange of the tropical, cyanobacterial

- basidiolichen *Dictyonema glabratum* in a Panamanian rainforest. *Botanica Acta* 107, págs. 279-290.
- Lange O., Budel, B., Meyer, A., Salazar, N., Zellner, H. & Zotz, G. (2000). Lichen carbon gain under tropical conditions: water relations and CO₂ exchange of three *Leptogium* species of a lower montane rainforest in Panama. *Flora* 196, págs. 172-190.
- Lange O., Budel B., Meyer, A., Salazar, N., Zellner H. & Zotz, G. (2004). Lichen carbon gain under tropical conditions: water relations and CO₂ exchange of Lobariaceae species of a lower montane rainforest in Panama. *The Lichenologist* 36, págs. 1-14.
- Lücking, R. (1997). Estado actual de las investigaciones sobre líquenes folícolas en la región Neotropical, con un análisis biogeográfico preliminar. *Tropical Bryology* 13, págs. 87-114.
- Lücking, R., Aptroot, A., Chaves, J., Sipman, H. & Umaña, L. (2007). A first assessment of the TICOLICHEN biodiversity inventory in Costa Rica: the genus *Coccocarpia* (Peltigerales: Coccocarpiaceae). *Bibliotheca Lichenologica*. Volumen 25 (2), págs. 429.
- Magurran, A. E. (1988). *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, New Jersey, págs. 179.
- Marcelli, M. (1992). *Ecologia Liquênica nos Manguezais do Sul-Sudeste Brasileiro*. *Bibliotheca Lichenologica* 47, págs. 1-310.

- Martins, S. (2006). Estudo da comunidade liquenizada epífita em *Dodonaea viscosa* L. na restinga do Parque Estadual de Itapuã, Viamão, RS. Brazil. Tesis doctoral, págs. 21-68.
- McCune, B., Dey, J., Peck J., Cassell, D., Heiman, K., Will-Wolf, S. & Neitlich, P. (1997). Repeatability of community data: species richness versus gradient scores in large-scale lichen studies. *Bryologist* 100, págs. 40-46.
- Ministerio del Ambiente. (2016). Plan de uso público, Parque Nacional Volcán Barú. No. 28075-A, Panamá, págs. 5-18.
- Moncada, B. & Forero, E. (2006). El género *Pseudocyphellaria* Vain. (Lobariaceae - ascomycetes liquenizados) en Colombia. *Caldasia* 28 (2), págs. 197-215.
- Moreno, C. (2001). Métodos para medir la biodiversidad. M&T- Manuales y Tesis SEA. Volumen 1, págs. 84.
- Myrdal, M. (2005). Erik Acharius, the father of lichenology. Department of Cryptogamic Botany Swedish Museum of Natural History. Consultado el 18 de septiembre de 2018. Disponible en: <https://web.archive.org/web/20050309093826/http://linnaeus.nrm.se/botany/kbo/ach/acharius.html.en>
- Neuwirth, G., Breuss, O., Huber, W., Albert, R. & Weissenhofer, A. (2011). Lichens of the Golfo Dulce Region, Costa Rica – Corvado National Park, Piedras Blancas National Park, Regenwald der Oesterreicher, Verein zur Forderung der Tropenstation La Gamba, Vienna, Austria, págs. 13-18.

- Nixon, K.C. (2005). Global and neotropical distribution and diversity of oak (genus *Quercus*) and oak forests. *Ecological Studies* 185, págs. 3-12.
- Osyczka, P. (2006). The lichen genus *Cladonia* (Cladoniaceae, lichenized ascomycota) from Spitsbergen. *Polish Polar Research. Volumen 27 (3)*, págs. 207–242.
- Pérez, A. & Watteijne, B. (2009). Estructura de una comunidad de líquenes y morfología del género *Sticta* (Stictaceae) en un gradiente altitudinal. *Acta Biológica Colombiana* 14 (3), págs. 157-170.
- Piepenbring, M. (2006). Inventoring the fungi of Panama. *Biodiversity and Conservation* 16, págs. 73-84.
- Piepenbring, M. (2015). Los líquenes hongos que viven con fotobiontes. En: Piepenbring M. (2015) *Introducción a la micología en los trópicos*. The American Phytopathological Society, St. Paul, Minnesota, EE.UU., págs. 259-275.
- Ramírez, N., León, M. & Lücking, R. (2016). Uso de biotipos de líquenes como bioindicadores de perturbación en fragmentos de bosque altoandino (Reserva Biológica "Encenillo", Colombia). *Universidad Javeriana, Bogotá, Colombia. Caldasia* 38 (1), págs. 31-52.
- Ramírez, A. (2018). Taxonomía, ecología y liquenogeografía del líquen *Heterodermia leucomela* (L.) Poelt, 1965. *The Biologist (Lima)*. Volumen 16 (1), págs. 97-103.

- Regalado, O. (2016). Líquenes: reescribiendo los libros de biología. Mito: Revista Cultural, nº.36. Consultado el 18 de septiembre de 2018. Disponible en: <http://revistamito.com/liquenes-reescribiendo-los-libros-biologia/>
- Rincón, A. (2011). Composición de la flora de líquenes corticícolas en el Caribe colombiano. Universidad Nacional de Colombia, págs. 1-168.
- Rincón, A., Aguirre, J. & Lücking, R. (2011). Líquenes corticícolas en el Caribe Colombiano. *Caldasia* 33 (2), págs. 331-347.
- Rivas Plata, E., Lücking, R., & Lumbsch, H. T. (2007). When family matters: an analysis of Thelotremaaceae (Lichenized Ascomycota: Ostropales) as bioindicators of ecological continuity in tropical forests. *Biodiversity and Conservation*, 17(6), págs. 1319–1351.
- Rodríguez, G. (2018). Cambios en la diversidad de musgos epífitos en un gradiente de intervención en el Parque Nacional Volcán Barú, Chiriquí, Panamá. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Chiriquí, Panamá, págs. 1-34
- Rodríguez, J., Estrabou, C., Fenoglio, R., Robbiati, F., Salas, M. & Quiroga, G. (2009) Recuperación post-fuego de la comunidad de líquenes epífitos en la provincia de Córdoba, Argentina. *Acta botánica brasileña* 23 (3), págs. 854-859.
- Rosabal, D., Burgaz, A., & Reyes, O. (2012). Diversidad y distribución vertical de líquenes corticícolas en la pluvisilva montana de la Gran Piedra, Cuba. *Botanica Complutensis* 36, págs. 19-30.

- Simijaca, D. (2017). Estudio comparativo de la diversidad liquénica y su distribución vertical en *Quercus humboldtii* Bonpl. y *Pinus patula* Schltdl. & Cham. Universidad Distrital Francisco José de Caldas, Colombia, págs. 1-55.
- Simijaca, D. (2017). Estudio comparativo de la diversidad liquénica y su distribución vertical en *Quercus humboldtii* Bonpl. y *Pinus patula* Schltdl. & Cham. Tesis de Maestría. Universidad distrital Francisco José de Caldas, Colombia, págs. 7-36.
- Simijaca, D., Moncada, B. & Lücking R. (2018). Bosque de roble o plantación de coníferas, ¿qué prefieren los líquenes epífitos?, Colombia Forestal 21(2), págs. 123-141
- Sipman, H., & Aguirre C. (1982). Contribución al conocimiento de los líquenes de Colombia - I. Clave genérica para los líquenes foliosos y fruticosos de los páramos colombianos. Caldasia 13 (64), págs. 603-634.
- Sipman, H. (1984). Líquenes del transecto Buritaca-La cumbre. La Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. En: T. Van der Hammen & P. Ruiz (eds). Studies on tropical Andean ecosystems. Volumen 2, págs. 185-188.
- Sipman, H. (2005). Lichen determination keys -Neotropical genera. Botanic Garden & Botanical Museum Berlin-Dahlem.
- Sipman, H. & Aptroot, A. (2006). Lichen biodiversity in New Guinea. Ecology of Indonesian Volumen VI, págs. 303-319.
- Soto, E. & Bolaños, A. (2010). Diversidad de líquenes cortícolas en el bosque subandino de la finca zíngara (Cali, valle del cauca). Facultad de Ciencias

- Naturales y Exactas Universidad del Valle. Revista de Ciencias 14, págs. 35-44.
- Soto, E., Lücking, R. & Bolaños, A. (2011). Especificidad de forófito y preferencias microambientales de los líquenes cortícolas en cinco forófitos del bosque premontano de finca Zíngara, Cali, Colombia. *Biología Tropical* 60 (2), págs. 843-856.
- Sonco, R. (2013). Estudio de la diversidad alfa y beta en tres localidades de un bosque montano en la región de Madidi, La Paz-Bolivia. Universidad Mayor San Andrés. Tesis de Licenciatura. Universidad Mayor San Andrés, Bolivia, págs. 46-112.
- Spribile, T., Touvinen, V., Resl, P., Vanderpool, D., Wolinski, H., Aime, C., Schneider, K., Stabentheiner, E., Toome, M., Thor, G., Mayrhofer, H., Johannesson, H. & McCutcheon, J. (2016). Basidiomycete yeasts in the cortex of ascomycete macrolichens. *Science* 353 (6298), págs. 488-492.
- Spellerberg, I. F. (1991). *Monitoring ecological change*. Cambridge University Press, UK, 2^{da} edition, págs. 334.
- Toledo, F., García, A., León, F. & Bermejo, J. (2004). Ecología química en hongos y líquenes. *Revista Académica colombiana. Ciencias* 28 (109), págs. 509-528.
- Torrente, C. (2013). Los líquenes, testigos naturales. Blog Los porqués de la naturaleza. Consultado el 18 de septiembre de 2018. Disponible en: <http://losporquesdelanaturaleza.com/los-liquenes-testigos-naturales/>

- Umaña, L. & Sipman, H. (2002). Líquenes de Costa Rica. Instituto Nacional de Biodiversidad. 1ª edición, págs. 9-23.
- Vaillant, D. (2014). Los líquenes, una alternativa para el control de fitopatógenos. *Fitosanidad* 18 (1), págs. 51- 57.
- Van den Boom, P., Giralt, M., Fankhauser, J. & Moberg, R. (2013). Lichens of Panama: Biodiversity in Physciaceae (Ascomycota: Calicales). *Glalia* 5 (1), págs. 1-15.
- Van den Boom, P. & Sipman, H. (2013). Sixty-two species of lirelliform Graphidaceae (Ascomycota) New to Panama, Including four species new to science. *Herzogia* 26 (1), págs. 9-20.
- Van den Boom, P. Sipman, H., Divakar, P. & Ertz D. (2017). New or interesting records of lichens and lichenicolous fungi from Panama, with descriptions of ten new species. *Sydowia* 69, págs. 47-72.
- Vareschi, V. (2001) El género *Usnea* en Venezuela. *Boletín de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales* 61(4), págs. 9- 63.
- Whittaker, R.H. (1972). Evolution and Measurement of species diversity. *Taxon* 21 (2/3), págs. 213-251.
- Will-Wolf, S., Esseen, P. & Neitlich, P. (2002). Monitoring biodiversity and ecosystem function: forests. En Nimis PL, C Scheidegger, PA Wolseley (2002). *Monitoring with lichens*. Kluger Academic Publishers, págs. 203-204.

- Yánez, A. (2009). Os gêneros *Hypotrachyna* e *Everniastrum* (Parmeliaceae, Ascomycota liquenizados) nas províncias de Carchi e Imbabura na região andina do Equador. Tesis de Maestría. Universidade Federal do Paraná, Brasil, págs. 2-103.
- Zotz, G., Schleicher, T. & Rottenberger, S. (2003). Are tropical lowlands a marginal habitat for macrolichens? Evidence from a field study with *Parmotrema endosulphureum* in Panama. *Flora* 198, págs. 71-77.
- Zotz, G. (2017). The growth of *Rhizocarpon geographicum* in the summit region of the Barú Volcano. *The Lichenologist* 49 (5), págs. 535-538.

IX ANEXOS

Anexo 1: Clave para géneros de macrolíquenes de Paso Ancho, Parque Nacional Volcán Barú, Chiriquí, Panamá

- 1a. Fotobionte cianobacteria, homómero o heterómero.....2
- 1b. Fotobionte algas verdes, heterómero.....3
- 2a. Talo homómero, folioso gelatinoso, cianobacteria (*Nostoc*).....*Leptogium*
- 2b. Talo heterómero, folioso no gelatinoso, cianobacteria.....11
- 3a. Talo primario escuamuloso con podecio.....*Cladonia*
- 3b. Talo no escuamuloso sin podecio.....4
- 4a. Talo con disco de fijación y fibrillas.....*Usnea*
- 4b. Talo sin disco de fijación y fibrillas.....5
- 5a. Rizinas presentes.....6
- 5b. Rizinas ausentes.....7
- 6a. Rizinas negras bifurcadas cubren cara ventral.....*Hypotrachyna*
- 6b. Rizinas blancas-negras simples o bifurcadas, cara ventral blanca.....*Heterodermia*
- 7a. Cilios presentes.....8
- 7b. Cilios ausentes.....9
- 8a. Cilios simples, lóbulos anchos.....*Parmotrema*

- 8b. Cilios simples a ramificados, lóbulos alargados y dicotómicamente ramificados.....*Everniastrum*
- 9a. Tomento en la cara dorsal.....*Erioderma*
- 9b. Tomento en la cara ventral.....10
- 10a. Máculas presentes en cara dorsal, tomento continuo.....*Lobariella*
- 10b. Máculas ausentes, tomento irregular.....*Lobaria*
- 11a. Cifelas presentes en cara ventral.....*Sticta*
- 11b. Cifelas ausentes.....*Coccocarpia*

Anexo 2: Clave para especies de *Cladonia* (Cladoniaceae), Paso Ancho, Parque Nacional Volcán Barú, Chiriquí, Panamá.

Los líquenes dimórficos están representados por la familia Cladoniaceae crecen sobre rocas, troncos en descomposición, suelo, humus y árboles, en sitios con alta exposición lumínica, el género *Cladonia* se encuentra en bosques húmedos, en sitios sombreados a iluminados (Ahti 2000, Rincón 2011).

- 1a. Talo primario escuamuloso con podecio y sin escifo.....2
- 1b. Talo primario escuamuloso con podecio y escifo.....3
- 2a. Podecio simple cubierto de soledios.....*C. subradiata*
- 2b. Podecio cubierto de escuamas y ramificado.....*C. squamosa*
- 3a. Escuamas verde - marrones, podecio y escifo con soledios farinosos
.....*C. chlorophaea*
- 3b. Escuamas verde-gris, podecio y escifo soledios granuloso.....*C. subsquamosa*

Anexo 3: Clave para especies de *Erioderma* (Pannariaceae), Paso Ancho, Parque Nacional Volcán Barú, Chiriquí, Panamá.

El género *Erioderma* pertenece a la familia Pannariaceae, la mayoría de sus especies se encuentran en los bosques tropicales de América central y América del sur, generalmente crecen en cortezas cubiertas de musgos en sitios húmedos (Brodo *et al.* 2001).

- 1a. Talo verde oliváceo, cara dorsal tomentosa, apotecios anaranjado - marrón marginales.....*E. leylandii*
- 1b. Talo verde oscuro, cara dorsal tomentosa, apotecios marrón oscuro rodeado de pelos.....*Erioderma* sp.

Anexo 4: Clave para especies de *Coccocarpia* (Coccocarpiaceae), Paso Ancho, Parque Nacional Volcán Barú, Chiriquí, Panamá.

Coccocarpiaceae se encuentran en lugares de alta precipitación, *Coccocarpia* es cosmopolita se ubica en vegetaciones muy húmedas en micrositios abiertos a semiabiertos (Coca & Sanín 2010, Rincón 2011).

- 1a. Talo con lóbulos delgados hacia la base de 0.03 – 0.08 mm de ancho.....*C. filiformis*
- 1b. Talo con lóbulos anchos hacia la base de 0.5 a 10 mm de ancho2
- 2a. Talo con isidios o filidios3
- 2b. Talo sin isidios o filidios*C. erythroxyli*
- 3a. Isidios cilíndricos laminares.....*C. palmicola*
- 3b. Filidios ramificados marginales.....*C. microphyllum*

Anexo 5: Clave para especies de *Lobaria*, *Lobariella* y *Sticta* (Lobariaceae), Paso Ancho, Parque Nacional Volcán Barú, Chiriquí, Panamá.

Lobariaceae incluye macrolíquenes foliosos de los géneros *Lobaria*, *Lobariella* y *Sticta* representantes de las regiones tropicales, se encuentra en bosques húmedos de elevaciones medianas a altas en sitios sombreados a abiertos (Moncada & Forero 2006, Rincón 2011).

- 1a. Máculas presentes en la cara dorsal del talo, cífelas ausentes en la cara ventral.....2
- 1b. Máculas ausentes en la cara dorsal del talo, cífelas ausentes en la cara ventral3
- 1c. Máculas ausentes en la cara dorsal del talo, cífelas presentes en la cara ventral.....4
- 2a. Apotecios presentes, isidios ausentes.....*L. crenulata*
- 2b. Apotecios ausentes, isidios presentes.....*L. subexornata*
- 3a. Isidios coralooides marginales, apotecios rodeado de isidios.....*L. dissecta*
- 3b. Isidios ausentes, apotecios no rodeados de isidios.....*L. erosa*
- 4a. K-.....5
- 4b. K+.....6
- 5a. Isidios laminares, tomento crema.....*S. fuliginosa*

- 5b. Isidios marginales, tomento marrón..... *S. beauvoisii*
- 6a. Isidios ausentes, tomento grisáceo-marrón hacia el centro..... *S. cometia*
- 6b. Isidios presentes marginales, Tomento marrón oscuro..... *S. weigeli*

Anexo 6: Clave para especies de *Leptogium* (Collemataceae), Paso Ancho, Parque Nacional Volcán Barú, Chiriquí, Panamá.

La familia Collemataceae suele encontrarse en zonas con alta humedad y una baja intensidad lumínica (Sipman & Aptroot 2007), las especies de *Leptogium* presentan un talo folioso gelatinoso y crecen en bosques húmedos a muy húmedos, en micrositios sombreados a semiabierto (Cunha 2007, Rincón 2011).

- 1a. Talo con tomento en la superficie inferior con tomento.....2
- 1b. Talo glabro en ambas superficies.....3
- 2a. Isidios cilíndricos marginales a laminales, simples a poco ramificados.....*L. laceroides*
- 2b. Isidios ausentes, apotecios con márgenes talinos del color del talo, ascosporas muriformes (40-50µm x 14-22 µm).....*L. burgesii*
- 3a. Lobos lisos a rugosos.....4
- 3b. Lobos arrugados a flaveolados.....5
- 4a. Lóbulos sub-circulares presentes en las láminas.....*L. denticulatum*
- 4b. Lóbulos ausentes, isidios cilíndricos muy ramificados.....*L. cyanescens*
- 5a. Talo plegado, isidios cilíndricos muy ramificados, creciendo sobre las crestas de los pliegos.....*L. isidiosellum*
- 5b. Talo foveolado, isidios ausentes.....*L. foveolatum*

Anexo 7: Clave para especies de *Everniastrum*, *Hypotrachyna*, *Parmotrema* y *Usnea* (Parmeliaceae), Paso Ancho, Parque Nacional Volcán Barú, Chiriquí, Panamá.

Parmeliaceae es la familia con mayor número de géneros y especies, tiene una amplia distribución geográfica, las especies de *Everniastrum*, *Hypotrachyna*, *Parmotrema* son foliosas, se encuentran en sitios de media a alta intensidad lumínica (Umaña & Sipman 2002, Yáñez 2009), mientras que *Usnea* presenta un biotipo fruticuloso, son aerohigrófilas y fotófilas, crecen en lugares húmedos y relativamente expuestos (Araujo 2015).

- 1a. Talo folioso, lobos delgados y alargados dicotómicamente ramificados.....2
- 1b. Talo folioso, lobos anchos.....3
- 1c. Talo fruticuloso.....11
- 2a. Isidios y soledios ausentes.....*E. cirrhatum*
- 2b. Isidios cilíndricos laminares.....*E. vexans*
- 3a. Superficie inferior con rizinas y lobos sin cilios.....4
- 3b. Superficie inferior con rizinas y lobos con cilios.....8
- 4a. Talo sin isidios y soledios.....*H. reducens*
- 4b. Talo con isidios o soledios.....5
- 5a. Talo con isidios, soledios ausentes.....6
- 5b. Talo con soledios, isidios ausentes.....*H. laevigata*

6a. Médula K-, isidios cilíndricos laminares.....	<i>H. imbricatula</i>
6b. Médula K+.....	6(d)
6c. C-.....	7
6d. C+.....	<i>H. bogotensis</i>
7a. Isidios cilíndricos a coraloides laminares, lobos de 1-4 mm de largo.....	<i>H. microblasta</i>
7b. Isidios cilíndricos laminares, lobos de 2 – 6 mm de largo.....	<i>H. costaricensis</i>
8a. Talo con isidios laminares, K+ (amarillo pálido), C-.....	<i>P. conformatum</i>
8b. Talo con o sin soledios.....	9
9a. Cilios ausentes en los lobos.....	10
9b. Cilios presentes en los lobos, soledios marginales.....	<i>P. dilatatum</i>
10a. Soledios ausentes, C+.....	<i>P. austrosinense</i>
10b. Soledios en los lóbulos plegados, C-.....	<i>P. praesolediosum</i>
11a. Apotecios radiados.....	<i>Usnea</i> sp. 4
11b. Apotecios ausentes.....	12
12a. Isidios y soledios presentes.....	13
12b. Isidios y soledios ausentes, talo segmentado, k+ amarillo, C+ amarillo, P+ anaranjado.....	<i>Usnea</i> sp. 5
13a. Isidios abundantes presentes, K+ amarillo, C-, P+ amarillo.....	<i>Usnea</i> sp. 1

13b. Isidios escasos, papilas presentes, K+ anaranjado-rojo, C-, KC+ anaranjado-rojo.....*Usnea* sp. 2

13c. Isidios, soledios y papilas presentes en el talo, K+ rojo, C-, KC+ anaranjado-rojo, P+ anaranjado.....*Usnea* sp. 3

Anexo 8: Clave para especies de *Heterodermia* (Physciaceae), Paso Ancho, Parque Nacional Volcán Barú, Chiriquí, Panamá.

La familia Physciaceae tienen su punto óptimo en los bosques de elevaciones medianas a los 2 000 m s.n.m., *Heterodermia* es un género diverso y abundante en el neotrópico, se encuentran en bosques húmedos, en sitios abiertos a semiabiertos (Rincón 2011, Aguirre 2008).

- 1a. Lacinias lineares ascendentes.....2
- 1b. Lacinias adnatas al sustrato.....3
- 2a. Apotecios crenulados con disco lila-gris, soledios o isidios ausentes.....*Heterodermia* sp. 2
- 2b. Apotecios ausentes, soledios apicales en la cara inferior de las lacinias.....*H. leucomelos*
- 3a. Rizinas negras, soledios presentes, apotecios ausentes.....4
- 3b. Rizinas blancas con ápices oscuros, soledios ausentes y apotecios crenulados.....*Heterodermia* sp. 1
- 4a. Lacinias con ápices levemente ascendentes (K+ amarillo /P+ amarillo)*H. microphylla*
- 4b. Lacinias sin ápices ascendentes.....5
- 5a. K+ anaranjado, P+ amarillo.....*H. pseudospeciosa*
- 5b. K+ amarillo, P+ amarillo.....*H. japonica*