



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Instituto de Biología

LÍQUENES COSTROSOS DE LA
ESTACIÓN DE BIOLOGÍA CHAMELA,
UN ANÁLISIS DE DIVERSIDAD Y
COMPOSICIÓN DE ESPECIES EN
DIFERENTES MICROHÁBITATS.

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)

P R E S E N T A

RICARDO MIRANDA GONZÁLEZ

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. MARÍA DE LOS ANGELES
HERRERA CAMPOS

COMITÉ TUTOR: DR. ROBERT LÜCKING
DR. MARK EARL OLSON ZUNICA

MÉXICO, D.F.

SEPTIEMBRE, 2012



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM

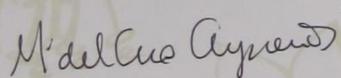
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 7 de mayo de 2012, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)** del alumno **MIRANDA GONZÁLEZ RICARDO** con número de cuenta **509014120** con la tesis titulada **"Liquenes Costrosos de la Estación de Biología Chamela, un análisis de diversidad y composición de especies en diferentes microhábitats"**, realizada bajo la dirección de la **DRA. MARÍA DE LOS ANGELES HERRERA CAMPOS**:

Presidente: DR. CLAUDIO DELGADILLO MOYA
Vocal: DR. ANGEL ZAMBRANO GARCÍA
Secretario: DR. EDUARDO MORALES GUILLAUMIN
Suplente: DR. ROBERTO GARIBAY ORIJEL
Suplente: DR. ROBERT LÜCKING

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 13 de agosto de 2012.



DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA

c.c.p. Expediente del (la) interesado (a).

Agradecimientos

Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM.

CONACYT Registro: 220304.

Apoyo a Proyectos de Investigación PAPIIT No.: 225808.

CONACYT No.: 124209.

NSF DEB: 0715660

Comité tutorial:

Dra. María de los Angeles Herrera Campos.

Dr. Robert Lücking.

Dr. Mark Earl Olson Zunica.

Agradecimientos

A la Dra. María de los Angeles Herrera Campos por su invaluable apoyo en estos poco más de cuatro años, por generar la idea de la que empezó este proyecto, por ser de las pocas personas que realmente se emociona al examinar un líquen, por todos los jalones de oreja bien merecidos, por el libre albedrío otorgado para desarrollar ideas en este proyecto, por estar siempre pendiente de sus alumnos y por su amistad.

Al Dr. Robert Lücking por darme el primer impulso para entender los líquenes cortícolas, por su gran entusiasmo al compartir sus ideas por el mundo, por la confianza que me depositó todo este tiempo.

A la ya mero Dra. Alejandrina Barcenás Peña por compartir esas largas sesiones en el campo y en el laboratorio. A todos en el laboratorio de líquenes por compartir una visión un tanto rara del mundo.

Al Dr. Frank Bungartz por su confianza y por invitarme a participar en nuevos proyectos.

A los miembros del jurado por sus valiosos comentarios. De ustedes aprendí más que en cualquier clase que haya tomado.

Al personal de la Estación de Biología de Chamela que sin ustedes esta tesis no sería posible. A los ejidatarios que nos dan chance de jugar a la ciencia en sus tierras. A Francisco Mora, Patricia Balvanera y Miguel Martínez Ramos por permitirnos incorporarnos al proyecto MABOTRO.

A Rocío por toda su paciencia desde la oficina de posgrado.

A mi familia por estar siempre presente, por su apoyo y cariño.

A mis amigos por hacer la vida aún más divertida.

Índice

Índice.....	iii
Lista de figuras	v
Lista de cuadros.....	vi
Abstract.....	viii
1. Introducción	1
2. Objetivos	4
2.1 Objetivo general.....	4
2.2 Objetivos particulares.....	4
3. Antecedentes	5
3.1 Generalidades del bosque tropical seco.....	5
3.2 Regeneración del bosque tropical seco.....	5
3.3 Generalidades de la ecología de líquenes	6
3.4 Estudios de líquenes en la regeneración de ecosistemas.....	8
3.5 Estudios de líquenes en el Estado de Jalisco	9
4. Hipótesis.....	10
4.1 Sobre el nivel de perturbación	10
4.2 Sobre la zona conservada	10
5. Área de Estudio	11
6. Métodos	12
6.1 Muestreo por transectos en la Estación de Biología Chamela (EBCh)	12
6.2 Muestreo por parcelas asociado al proyecto de Manejo de Bosques Tropicales (MABOTRO)	12
6.3 Análisis por forofito	13
6.4 Factores microambientales	14
6.5 Análisis estadísticos.....	14
6.6 Patrones ecológicos a analizar	15
6.6.1 Comparación de los valores de cobertura, riqueza y diversidad líquénica por forofito a lo largo del proceso de sucesión.....	16
6.6.2 Recuperación de la estructura de las comunidades líquénicas y del ensamblaje de especies en el proceso de sucesión.....	16
6.6.3 Grupos sucesionales y la relación entre caracteres líquénicos y el nivel de perturbación	16
6.6.4 Influencia de la ubicación de los sitios de muestreo en la estructura de la comunidad líquénica en zonas conservadas	17
6.6.5 Influencia de la distancia entre forofitos en la estructura de la comunidad líquénica en zonas conservadas.....	17
6.6.6 Influencia del diámetro a la altura del pecho (DAP) en la estructura de la comunidad líquénica en zonas conservadas	17
6.6.7 Especificidad por especies de forofitos en la estructura de las comunidades líquénicas en zonas conservadas.....	17
6.7 Taxonomía de líquenes.....	18
7. Resultados.....	19
7.1 Datos generales.....	19
7.2 Taxonomía de líquenes.....	19
7.2.1 Descripción de especies	22
7.3 Ecología.....	43

7.3.1 Nivel de perturbación	43
7.3.1.1 Comparación de los valores de cobertura, riqueza y diversidad líquénica por forofito a lo largo del proceso de sucesión.....	43
7.3.1.2 Recuperación de la estructura de las comunidades líquénicas y del ensamblaje de especies en el proceso de sucesión	44
7.3.1.3 Grupos sucesionales y la relación entre caracteres líquénicos y el nivel de perturbación.....	46
7.3.2 Zona conservada.....	49
7.3.2.1 Influencia de la ubicación de los sitios de muestreo en la estructura de la comunidad líquénica en zonas conservadas	49
7.3.2.2 Influencia de la distancia en la estructura de la comunidad líquénica	50
7.3.2.3 Influencia del diámetro a la altura del pecho (DAP) en la estructura de la comunidad líquénica.....	50
7.3.2.4 Especificidad por especies de forofitos en la estructura de las comunidades líquénicas	51
8. Discusión	54
8.1 Taxonomía y florística.....	54
8.2 Niveles de perturbación	55
8.3 Zona conservada	59
9. Conclusiones.....	64
Anexo 1.- Láminas a color	65
Anexo 2. Lista de Líquenes del Estado de Jalisco, México.....	78
10. Bibliografía	86

Lista de figuras

Fig. 1.- Ubicación del área de estudio en la costa de Jalisco	11
Fig. 2.- Ubicación de los transectos dentro de la Estación de Biología Chamela	13
Fig. 3.- Método para medir cobertura liquénica.	13
Fig. 4.- Comparación entre niveles de perturbación mediante un ANOVA anidado.....	43
Fig. 5.- Análisis de ordenación NMS basado en la cobertura de especies liquénicas	44
Fig. 6.- Diagrama de abundancia jerarquizado basado en valores de cobertura para cada nivel de perturbación.....	45
Fig. 7.- Patrones sucesionales de especies liquénicas	47
Fig. 8.- Análisis de ordenación NMS relacionando caracteres liquénicos con grupos sucesionales	48
Fig. 9.- Análisis de ordenación NMS basado en la cobertura de especies liquénicas por forofito	49
Fig. 10.- Regresión lineal entre DAP y cobertura liquénica.	51
Fig. 11.- Relación no significativa de la riqueza liquénica	51
Fig. 12.- Análisis de ordenación NMS basado en la cobertura de especies liquénicas para determinar especificidad de forofito	47

Lista de cuadros

Tabla 1.- Especies de forofitos estudiados	19
Tabla 2.- Líquenes identificados en el área de estudio	20
Tabla 3.- Ensamblaje de especies liquénicas e índices de diversidad por nivel de perturbación.	45
Tabla 4.- Distancia promedio de la estructura de lo comunidad liquénica entre árboles por sitio de muestreo, así como valores de riqueza total analizada	49
Tabla 5.- Resultados de la prueba de mantel entre distancia geográfica y disimilitud en la estructura de la comunidad liquénica	50
Tabla 6.- Árboles incluidos en el análisis de especificidad de forofitos	52
Tabla 7.- Resultados del análisis de MRPP por parejas de especies de forofitos	52
Tabla 8.- Especies liquénicas indicadoras de cada grupo de forofitos	53

Resumen

El constante cambio de uso de suelo que se requiere para satisfacer las necesidades humanas, ejerce una gran presión sobre el bosque tropical seco, al grado de ser considerado como uno de los ecosistemas más amenazados del mundo. Se estima que en el futuro cercano, dicho ecosistema será un mosaico que incluirá áreas de uso agropecuario, parches de bosque secundario en diferentes grados de sucesión y tal vez, algunos parches de bosque maduro. Para lograr una conservación efectiva de este ecosistema, se requiere entender su regeneración a partir del bosque secundario y los procesos funcionales propios del bosque primario. La intención de este trabajo fue analizar qué información aporta el estudio de los líquenes para mejorar el conocimiento de dichos procesos.

El área de estudio fue la Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala y sus zonas aledañas. La tesis se dividió en tres partes: la taxonomía de los líquenes encontrados, el proceso de sucesión liquénica en la regeneración de bosque secundario y los procesos que moldean las comunidades liquénicas en el bosque primario. Para analizar el proceso de sucesión se usaron nueve zonas de bosque secundario con edades de abandono de entre seis y 18 años después de uso agropecuario y se compararon con tres zonas de bosque primario. En cada zona se midió la cobertura liquénica por especie en 10 árboles. Para analizar cómo se moldea la estructura de las comunidades liquénicas en los bosques primarios se estudió un total de 114 árboles. Los datos se analizaron con pruebas multivariadas y de ordenación.

Se colectaron y analizaron 3776 líquenes, a la fecha se han identificado 1496 ejemplares en 49 géneros, 111 especies, 21 morfoespecies y cinco especies nuevas. Las familias de líquenes mejor representadas fueron Arthoniaceae, Graphidaceae, Pyrenulaceae y Roccellaceae. Se reportan por primera vez 63 especies para México, destacando un nuevo registro a nivel de orden para Norteamérica.

En lo referente al proceso de sucesión, los valores de cobertura y riqueza de especies liquénicas durante las primeras dos décadas después del abandono se recuperaron rápidamente y no fueron estadísticamente diferentes a los de las zonas conservadas. La heterogeneidad y equitatividad fue notablemente mayor en las zonas conservadas. Independientemente de la edad de abandono, las parcelas perturbadas tendieron a agruparse en la misma área del análisis de ordenación y se separaron claramente de las zonas conservadas. Se encontró que los valores de cobertura cercanos al 100% en los troncos de árboles en la zona perturbada imposibilitan un recambio de especies liquénicas, inhibiendo así el proceso de sucesión. El factor limitante en la colonización de las áreas abandonadas no fue la dispersión liquénica sino el establecimiento, lo que propició una dominancia marcada, a través de las diferentes edades de abandono, de especies liquénicas con esporas multiseptadas o muriformes y de gran tamaño, así como de metabolitos secundarios del grupo de las antraquinonas. Se encontraron especies con patrones sucesionales muy marcados a lo largo del gradiente de perturbación.

En las zonas conservadas se encontró una marcada especificidad de las comunidades liquénicas a las especies de forofitos, siendo, junto con el grosor de los árboles, los principales factores que explican los patrones encontrados. Se observó una rápida colonización de troncos delgados y una disminución en los valores de cobertura liquénica en troncos muy gruesos. La distancia entre árboles y la ubicación de los mismos tuvieron poco efecto sobre la comunidad liquénica.

Se discuten las implicaciones en la toma de decisiones para la conservación y la utilidad de los líquenes para separar zonas perturbadas cuyo componente vegetal es difícilmente distinguible del de los bosques primarios. Este estudio constituye el primer paso para ligar el conocimiento liquenológico con el ecosistémico, con lo que se abre la posibilidad de entender aspectos puntuales del funcionamiento del bosque tropical seco.

Abstract

The constant change in land use required to meet human needs exerts great pressure on tropical dry forests, to a degree in which this ecosystem is considered to be one of the most threatened ones in the world. It is estimated that in the near future, this ecosystem will be a mosaic of areas dedicated to agricultural use, secondary forest patches in different stages of succession and perhaps, very fragmented mature forests. In order to provide an effective conservation mechanism for the tropical dry forest, it is necessary to understand its regeneration from secondary forest and the functional processes typical of pristine areas. The objective of this study was to analyze how the information provided by the study of lichens can improve our understanding of these processes.

Our study area was the Biosphere Reserve Chamela-Cuixmala and its surrounding areas. This thesis is divided in three parts: lichen taxonomy, the process of succession in lichen secondary forest regeneration and the processes that shape the lichen communities in primary forests. To analyze the succession process we used nine areas of secondary forest with abandoned aged between six and 18 years after agricultural use, we then compared them with three areas of primary forest. In each area, lichen coverage was measured on 10 trees per species. In order to analyze the mechanisms that shape the lichen communities structure in primary forests, we studied a total of 114 trees. Data were analyzed with multivariate and ordination testing.

3776 lichens were collected and analyzed, up to this date, we have identified 1496 specimens in 49 genera, 111 species, 21 morphospecies and five new species. The best represented lichen families were Arthoniaceae, Graphidaceae, Pyrenulaceae and Roccellaceae. We reported for the first time to Mexico 63 species, highlighting a new record level of order for Northamerica.

Regarding the succession process, the coverage values and lichen species richness during the first two decades after abandonment recovered quickly and were not statistically different

from conservation areas. Heterogeneity and evenness was significantly higher in preserved zones. Regardless of the age of abandonment, disturbed plots tended to cluster in the same area of the ordination analysis and were clearly separated from primary forests. We found that values of nearly 100% coverage on the trunks of trees in the disturbed zone preclude lichen species turnover, thus inhibiting the process of succession. The limiting factor in the colonization of abandoned areas was not lichen dispersal, but its establishment, which led to a marked dominance, through the different ages of abandonment, of lichen species with multiseptate or muriformes and large spores, and also of secondary metabolites of the anthraquinones family. Strong successional patterns along the perturbation gradient were found for some lichen species.

In conservation areas, we found a strong specificity of lichen communities to phorophytes species, and along with the thickness of the trees, were the main factors that explain the patterns found. There was a rapid lichen colonization of slender trunks, and a decrease in coverage values in the thick ones. The distance between trees and their location had little effect on the shape of the lichen community.

We discuss the implications of our results in making decisions for conservation and the utility of lichens to separate disturbed areas which its vegetative structure is otherwise hardly distinguishable from the one in primary forests. This study is the first step to link the knowledge in lichenology with the ecosystemic point of view, which opens a possibility in understanding specific aspects of the functionality of tropical dry forest.

1. Introducción

El bosque tropical seco ocupa cerca del 42% de la superficie forestal tropical a nivel mundial (Quesada *et al.*, 2009) y en la actualidad es uno de los ecosistemas más amenazados (Janzen, 1988; Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa, 2010). Se estima que el 66% de la superficie neotropical original de este ecosistema ha desaparecido por cambios de uso de suelo. En México, sólo queda el 29% del área de distribución original, pero el problema es mucho mayor; nuestro país alberga el 38% del bosque tropical seco del Neotrópico y presenta una tasa de deforestación del 1.4 % anual (Trejo y Dirzo, 2000). Peor aún, México siendo el país con la mayor extensión de este ecosistema en el continente, únicamente incluye al 0.18% del mismo en áreas protegidas, equivalente a 336 km², sólo por arriba de países como Panamá o Haití que carecen de áreas protegidas con este ecosistema. Como comparación, Costa Rica alberga el 0.4% del bosque tropical seco y protege el 15.6% del mismo, equivalente a 279 km² (Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa, 2010).

Dentro de las zonas conservadas en México, la Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala (RBCC), nuestra zona de estudio, es la de mayor extensión de vegetación conservada de bosque tropical seco (Durán *et al.*, 2002). Es considerada como una de las reservas más importantes con este tipo de ecosistema en América (Sánchez-Azofeifa *et al.*, 2009). Como consecuencia, y por la gran cantidad de trabajos acumulados desde la creación de la Reserva, en esa región se concentra gran parte del conocimiento mundial referente al bosque tropical seco (Ceballos *et al.*, 1999).

La RBCC tiene un alto grado de conservación, tanto en su interior como en las zonas aledañas (Sánchez-Azofeifa *et al.*, 2009), pero en la actualidad se ejerce gran presión sobre su vegetación. Es probable que en el futuro cercano de este ecosistema sea un mosaico que incluya áreas de uso agropecuario, parches de bosque secundario (Quesada *et al.*, 2009). Esta situación ha despertado el interés por entender el proceso de regeneración del bosque tropical seco. Varios trabajos describen, por un lado, el funcionamiento y las características estructurales de los sitios conservados (Noguera *et al.*, 2002; Trejo y Dirzo, 2002; Balvanera *et al.*, 2002) y por otro, los procesos de sucesión del bosque secundario (Guariguata y Ostertag, 2001; Kennard *et al.*, 2002; Kalacska *et al.*, 2004; Quesada *et al.*, 2004; Quesada *et al.*, 2009).

Para lograr una conservación efectiva es fundamental entender el funcionamiento del ecosistema. Sin embargo, un proceso tan complejo como la regeneración del bosque requiere estudiar una extensa red de interacciones bióticas y abióticas, lo que muchas veces es impráctico. Una manera de resolver este problema es usando bioindicadores, los cuales son especies cuyas características o asociaciones dan información sobre otras especies o condiciones ambientales, que de otra manera resultan difíciles de estudiar o medir (Landres *et al.*, 1988). Para delimitar especies indicadoras adecuadas, se requiere conocer sus relaciones con los factores que se busque indicar y con el ecosistema.

De manera general, los indicadores se pueden basar en las características de las especies o de las comunidades. Para medir la perturbación o la continuidad ecológica, la elección de especies

resulta útil, pero si se requiere extrapolar la información a otras áreas, es posible que otros factores influyan en el desempeño de la especie usada o que aparezcan nuevas interacciones con otras especies. Por otra parte, se pueden propiciar las interacciones de los organismos seleccionados a expensas de otros (Kremen, 1992). Al tomar en cuenta características de las comunidades, como la estructura, se disminuye ese riesgo, ya que más que la identidad de las especies se usa su arreglo en la comunidad (Landres *et al.*, 1988).

En las últimas décadas, los líquenes han sido usados como indicadores de distintos factores ambientales y procesos ecosistémicos (Nash, 2008). Debido a su naturaleza poiquilohídrica y simbiótica son altamente susceptibles a cambios en el microhábitat. Las perturbaciones en sus ciclos de humedad/desecación y en su dinámica de la respiración y fijación de carbono, pueden resultar en el rompimiento de la asociación líquénica (Beckett *et al.*, 2008; Green *et al.*, 2008; Kiers *et al.*, 2010). En consecuencia, a nivel de tipos de vegetación, los líquenes presentan patrones de distribución y de sensibilidad ambiental propios, incluso diferentes a los de sus forofitos (Will-Wolf *et al.*, 2006b), es decir, a nivel de ecosistema los líquenes y las plantas pueden indicar diferentes estados de un mismo proceso. A su vez, la sensibilidad de la simbiosis líquénica permite detectar el inicio de perturbaciones en el ecosistema antes de que sean evidentes en otros organismos (McCune, 2000). A diferencia de mamíferos y aves, los líquenes permanecen en su sitio, por lo que pueden dar información de las condiciones pasadas del lugar en el que habitan.

En años recientes, diversos estudios mostraron dos aspectos importantes de la ecología de los líquenes: primero, se han identificado varios factores que los afectan negativamente, siendo los más importantes la contaminación ambiental, las perturbaciones en el hábitat y la discontinuidad ecológica de los ecosistemas. Segundo, las especies reaccionan a dichos factores de manera diferente. Por ello, es posible seleccionar especies indicadoras de calidad de aire, de diferentes tipos de perturbación y de la salud de los ecosistemas (Nash, 2008; McCune, 2000).

Además de la importancia como especies indicadoras, la asociación líquénica nos permite entender mejor la dinámica de los ecosistemas. Los líquenes tienen un papel importante en la reincorporación de los micronutrientes al sistema, contribuyen en los procesos de sucesión al ser colonizadores primarios, además de la interacción micobionte/fotobionte mantienen una extensa red de organismos bacterianos y fúngicos, son productores primarios y fuente de carbono y agua para muchos animales (Nash, 2008).

La mayor parte del conocimiento del papel ecológico de los líquenes proviene de ecosistemas templados y se basa en líquenes foliosos y fructicosos. Para aplicar esta información en la toma de decisiones para la conservación en las zonas aledañas a nuestra área de estudio, es necesario hacer trabajos previos que permitan entender la taxonomía de los grupos locales y sus interacciones en el ecosistema. Los líquenes presentes en dicha zona están representados en su mayoría por formas de crecimiento costroso (Miranda-González *et al.*, 2012), de familias raramente usadas en estudios ecológicos y cuya base taxonómica es poco conocida (Coppins y Wolseley, 2002; Lücking *et al.*, 2009).

Si bien la región de Chamela es de los bosques tropicales secos mejor estudiados del mundo, resulta intrigante que de los más de 600 artículos publicados y más de 350 tesis generadas por trabajos en la Reserva (Ayala, 2011), ninguno se refiera a sus líquenes. Cabe destacar que este problema no se limita a los líquenes, en el libro “Historia Natural de Chamela” (Noguera *et al.*, 2002), un importante compendio del conocimiento generado en la región, no hay un capítulo para hongos. Ocurre lo mismo con la reciente publicación del libro “Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México” (Ceballos *et al.*, 2010). Si bien falta mucha información sobre estos grupos, el potencial para mejorar el conocimiento de la dinámica de este ecosistema es muy prometedor.

2. Objetivos

2.1 Objetivo general

Describir la estructura de las comunidades de microlíquenes cortícolas y los procesos que la moldean como herramienta de entendimiento en la regeneración del bosque tropical seco.

2.2 Objetivos particulares

1. Describir la diversidad y composición taxonómica de los microlíquenes cortícolas presentes en la Estación de Biología Chamela y zonas aledañas.
2. Comparar el efecto del microhábitat (especie de árbol, tipo de corteza, intensidad de luz relativa) en la diversidad y composición de las comunidades de líquenes.
3. Establecer grupos ecológicos y asociaciones de especies y determinar su probable correlación con los factores ambientales.
4. Comparar el efecto de la sucesión y del grado de perturbación de la vegetación en la diversidad y composición de las comunidades de líquenes.
5. Preparar claves taxonómicas para los líquenes.
6. Enriquecer la colección de líquenes del Herbario Nacional MEXU con ejemplares del bosque tropical seco de la RBCC y zonas aledañas, un área poco representada en la colección.

3. Antecedentes

3.1 Generalidades del bosque tropical seco

El bosque tropical seco (Holdridge, 1967) se caracteriza porque al menos el 50% de los árboles pierden sus hojas en la temporada seca. Esta temporada puede durar entre 3 y 8 meses. La precipitación media anual varía entre (400-)700 y 2000 mm. La temperatura media anual es mayor a 25°C. Se desarrolla en altitudes desde el nivel del mar hasta los 2000 msnm. Su distribución neotropical original era un continuo desde el norte de México hasta el norte de Argentina (Trejo y Dirzo, 2000; Sánchez-Azofeifa *et al.*, 2005; Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa, 2010).

El bosque tropical seco es menos diverso que los bosques tropicales húmedos, pero presenta una mayor proporción de especies endémicas y niveles más altos de diversidad beta (Ceballos *et al.*, 1999; Sánchez-Azofeifa *et al.*, 2009). Otras características importantes de los bosques tropicales secos son que los lugares más alejados del ecuador tienen mayor biodiversidad y que las regiones más secas presentan una mayor riqueza de especies por área (Kalacska *et al.*, 2004). Por otra parte, la marcada estacionalidad provoca que, de manera general, el crecimiento y la reproducción de las plantas estén limitados a la corta temporada de lluvias (Quesada *et al.*, 2009).

3.2 Regeneración del bosque tropical seco

En el Neotrópico las presiones de cambio de uso de suelo más fuertes para este ecosistema son la industria maderable, extracción de madera para combustible y la conversión a pradera para la ganadería (Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa, 2010). En el caso de México las presiones más fuertes son por agricultura y ganadería (Sánchez-Azofeifa *et al.*, 2009). La práctica más común para convertir el terreno es mediante la roza, tumba y quema. Ésta consiste en cortar manualmente toda la vegetación a principios de la época de secas. El material vegetal se deja secar y se quema antes de que comiencen las lluvias. En algunos casos se siembra maíz, pero su productividad es tan baja que la práctica es rápidamente abandonada. La siembra de pasto para ganadería puede comenzar después de la roza, tumba y quema o después de la siembra del maíz. Debido a que la productividad del pasto decae rápidamente con los años, los ejidatarios requieren seguir talando más áreas de selva para mantener la misma cantidad de ganado (Maass *et al.*, 2002).

Si las parcelas son abandonadas comienza su conversión en bosques secundarios. Este proceso ocurre en un principio por rebrotes de las plantas presentes antes de la perturbación (Murphy y Lugo, 1986; Miller y Kauffman, 1998) y por germinación de semillas transportadas desde otras áreas por el viento (Janzen, 1988; Vieira y Scariot, 2006; Maza-Villalobos *et al.*, 2011b). Sin embargo, si el desmonte fue ocasionado con maquinaria pesada y/o el área fue sometida a fuegos constantes e intensos, el sistema radical de la selva previa muere. En estos casos, el bosque secundario se compone principalmente por especies cuyas semillas fueron introducidas por el ganado después del desmonte. De manera particular la leguminosa *Mimosa arenosa* se vuelve monodominante en las primeras etapas de la sucesión (Romero-Duque *et al.*, 2007).

Diversos trabajos han descrito partes del proceso de sucesión en bosques tropicales secos después de la roza, tumba y quema. Kennard (2002), usando periodos de abandono entre 1 y 50 años en Bolivia, encontró una recuperación rápida del bosque secundario. En comparación con el bosque maduro, en sólo 5 años el 75% del valor de riqueza vegetal se recuperó y para los 23 años el 75% de la cobertura basal y altura de las plantas. De manera general, para especies arbóreas se ha encontrado una tendencia progresiva en valores de riqueza, diversidad y estructura de la vegetación al comparar estadios sucesionales con el bosque maduro. Para el caso de lianas, arbustos y herbáceas se ha encontrado una tendencia contraria (Quesada *et al.*, 2009). Si bien esta recuperación es importante a nivel de ecosistema, se da principalmente a nivel de grupos funcionales, pero cuando se analiza la composición de especies el tiempo de recuperación es mucho mayor (Guariguata y Ostertag, 2001).

Aunque el bosque tropical seco presenta una estructura menos compleja que la de los bosques tropicales húmedos, algunas de sus características lo hacen más susceptible a la perturbación. Por ejemplo, debido a su marcada estacionalidad las plantas tienen tasas de crecimiento menor y episodios reproductivos y de germinación restringidos, además de una alta proporción de especies polinizadas por animales. Se piensa que este tipo de ecosistema requiere tiempos de regeneración mayores a los previamente pensados (Murphy y Lugo, 1986; Quesada *et al.*, 2009).

3.3 Generalidades de la ecología de líquenes

Debido a su naturaleza poiquilohídrica, los líquenes mantienen un equilibrio hídrico entre el talo y su ambiente y en consecuencia, están sujetos a periodos de hidratación y desecación a lo largo del día. Una implicación ecológica de dicha adaptación, es que los líquenes están metabólicamente activos únicamente cuando están hidratados. Por otra parte, al poder adquirir agua directamente del aire, del rocío o de la neblina, no dependen de la lluvia para sobrevivir (Palmqvist *et al.*, 2008). Los líquenes pueden estar fotosintéticamente activos con contenidos de agua tan bajos como del 20% del peso seco (Green *et al.*, 2008). Se pueden hidratar directamente de la humedad del aire y en donde la neblina o el rocío son importantes, el principal periodo de hidratación ocurre durante la noche. De esta manera, los líquenes están hidratados al amanecer y pueden efectuar la fotosíntesis al empezar el día. A lo largo de la mañana la humedad va disminuyendo y los procesos metabólicos cesan. Como ejemplo, en el desierto del Négev el líquen *Ramalina maciformis* estuvo activo 306 días del año dependiendo únicamente de agua de rocío y neblina (Kappen y Valladares, 1999).

Una de las limitantes de la simbiosis líquénica es que la cantidad de carbono fijada por la fotosíntesis debe ser superior a la consumida por la respiración del fotobionte y del hongo. Otro punto importante es que la reactivación metabólica mediante la hidratación consume una proporción importante de energía. En regiones tropicales los líquenes se hidratan durante la noche, por lo que están metabólicamente activos y consumen carbono mediante la respiración. Esto, sumado a las altas temperaturas nocturnas, la baja calidad de luz en el sotobosque y la suprasaturación hídrica por lluvia, pueden ocasionar un balance negativo en la fijación diaria de

carbono (Kappen y Valladares, 1999, Green *et al.*, 2008; Palmqvist *et al.*, 2008). En los bosques tropicales lluviosos, los líquenes del sotobosque tienen una forma de crecimiento principalmente costrosa y están adaptados para evitar una baja difusión de CO₂ a altos niveles de contenido de agua; su aparato fotosintético les permite funcionar con intensidades bajas de luz, intercaladas con periodos cortos de alta irradiación. Estas características les permiten tener un balance positivo en la fijación de carbono (Lakatos *et al.*, 2006).

Otra característica limitante de la simbiosis líquénica se presenta en la capacidad de dispersión. Los líquenes se pueden reproducir de tres maneras: sexualmente mediante esporas, asexualmente mediante conidios o vegetativamente mediante estructuras especializadas como soredios o fragmentos del talo. En los primeros dos casos se dispersa únicamente el micobionte, lo que implica que una vez que la hifa ha germinado necesita encontrar un fotobionte compatible para iniciar el proceso de liquenización. En el caso de la reproducción vegetativa ambos simbiotes están presentes por lo que el proceso de establecimiento es menos difícil (Bailey, 1976).

El transporte de los propágulos incluye una combinación de agua, viento y, por la adherencia al pelo o plumas, animales, así como a transporte activo mediante insectos (Seaward, 2008). Las esporas son liberadas por cambios en el balance hídrico del asca y expulsadas activamente hasta 45 mm del cuerpo fructífero (Bailey y Garrett, 1968). De igual manera, una gota de lluvia puede liberarlas y expulsarlas a una distancia corta o suspenderlas nuevamente en el aire (Carlile *et al.*, 2001). Para que el viento transporte esporas pequeñas se requiere una velocidad mayor a los 2 m s⁻¹ y para esporas muy grandes o propágulos vegetativos una velocidad mayor a los 5 m s⁻¹ (Bailey, 1976; Seaward, 2008). Si bien los propágulos pequeños son más fácilmente transportados a largas distancias, la capacidad de establecimiento se puede ver comprometida (Bailey, 1976; Hedenås *et al.*, 2003; Seaward, 2008). Tradicionalmente se considera que la dispersión por propágulos vegetativos provoca distribuciones muy limitadas, sin embargo, Werth y colaboradores (2006) encontraron que soredios del líquen *Lobaria pulmonaria* (indicador de bosques viejos por una putativa limitante en su dispersión) se encuentran ampliamente distribuidos y que el factor limitante radica principalmente en el establecimiento del líquen.

Una dispersión eficiente no garantiza el establecimiento y el desarrollo exitoso de los propágulos, ya que las características físicas y químicas del sustrato y el microambiente en donde son depositados pueden limitar o impedir su crecimiento. Al parecer la microtopografía, el pH, la capacidad de retención de agua, los micronutrientes presentes, la humedad, la irradiación, la temperatura y la competencia intra e interespecífica, son los factores más influyentes en el establecimiento y desarrollo de los líquenes (Cáceres *et al.*, 2007; Seaward, 2008).

Las condiciones microambientales indicadas en los párrafos precedentes, pueden influir en la especificidad de los líquenes por determinado forofito. Si la dispersión de los propágulos líquénicos es estocástica y las especies tienen un espectro amplio de tolerancia o adaptabilidad en las condiciones que requieren para su establecimiento, o hay condiciones de baja heterogeneidad en los árboles, entonces es de esperarse una baja especificidad a nivel de forofito (Cáceres *et al.*, 2007). En los ecosistemas templados las especies de líquenes tienen más

preferencias marcadas por el tipo de forofito; por ejemplo pino o encino. En cambio en los bosques tropicales húmedos las preferencias son muy sutiles; sin embargo, si se analiza la comunidad de líquenes en conjunto, la especificidad de forofitos es mayor (Schmitt y Slack, 1990; Cáceres *et al.*, 2007; Seaward, 2008).

3.4 Estudios de líquenes en la regeneración de ecosistemas

Los líquenes han sido ampliamente usados como indicadores ambientales. La mayoría de los estudios se han enfocado a la contaminación ambiental y a ecosistemas templados. Stofer *et al.* (2006) buscaron patrones en la riqueza de varios grupos funcionales de líquenes a través de un gradiente de tipos de uso de suelo para ocho países europeos. Encontraron que especies con esporas grandes y multiseptadas, mayor abundancia relativa de propágulos asexuales y fotobiontes del tipo *Trentepohlia*, son más comunes en el bosque conservado. En cambio, en los lugares más perturbados los grupos funcionales tendieron a invertirse, encontrándose esporas pequeñas con pocos septos, mayor abundancia relativa de propágulos sexuales y fotobiontes del tipo *Trebouxia s.l.* No obstante, las diferencias fueron evidentes únicamente al comparar los dos extremos del gradiente: bosque maduro y granjas. Al contrastar el bosque maduro con el bosque secundario, las diferencias no fueron significativas para ningún grupo funcional. Una posible explicación es que los valores que se tomaron, ya enmascarados al usar grupos funcionales, sólo incluyeron valores de riqueza y no indicadores de abundancia.

Dentro de los pocos trabajos enfocados a los líquenes en ecosistemas tropicales destaca el de Rivas Plata *et al.* (2007). Los autores determinaron que la familia Thelotremataceae presenta características adecuadas para usarla como indicador de continuidad ecológica en bosques tropicales lluviosos de Costa Rica. Las familias Lecanoraceae, Pertusariaceae, Physciaceae y Teloschistaceae se catalogaron como indicadoras de perturbación. Aunque incluyeron algunos lugares con bosque tropical seco, su estudio estuvo enfocado al bosque tropical lluvioso. Esto limita mucho su extrapolación a la región de Chamela, principalmente por la redundancia de algunos factores. Por ejemplo, el que la exposición a la luz de un bosque tropical seco maduro sea parecida a la de un bosque tropical lluvioso perturbado, ocasiona que el género *Leucodecton* sea un indicador de ambos casos y por ende, impráctico de usar en la región estudiada.

En otro trabajo Wolseley y Aguirre-Hudson (1997) compararon los bosques siempre verdes con los bosques deciduos de Tailandia. Encontraron que los líquenes presentan algunas adaptaciones que les permiten desarrollarse en los bosques deciduos: talos foliosos adpresos al sustrato que limitan la pérdida de agua a la superficie superior, corteza superior gruesa que limita la pérdida de agua, protección de esporas por una capa epitecinal gruesa o por pruina, esporas grandes y de pared gruesa, así como fotobiontes del tipo *Trebouxia s.l.* que resisten insolación intensa y perturbación por fuego. Sin embargo, los bosques deciduos de su área de estudio están fuertemente influenciados por fuegos naturales y en su comparación entre tipos de vegetación mezclaron los bosques deciduos con los bosques degradados. Un punto importante es que determinaron que los líquenes costrosos pueden persistir por muchos años una vez que se

establecen, por lo que su sucesión ocurre principalmente por la muerte o el daño de los individuos ya establecidos.

Aunque los líquenes son considerados buenos indicadores ambientales tienen algunas limitantes, la más importante es la comentada por Will-Wolf *et al.* (2006a) y consiste en que muchas especies pueden usarse como indicadores de determinadas condiciones ecológicas, pero únicamente dentro de un contexto ecológico y geográfico estrecho.

3.5 Estudios de líquenes en el Estado de Jalisco

En el estado de Jalisco hay un conocimiento intermedio sobre los líquenes en comparación con otros estados de la república. A la fecha se han registrado 119 especies liquénicas en 29 artículos taxonómicos (ver anexo 1). Sin embargo, para la Estación de Biología de Chamela hay un solo registro: *Cresponea lepriurii* (Egea y Torrente, 1993). No se cuenta con ningún estudio ecológico enfocado a los líquenes de la región.

4. Hipótesis

4.1 Sobre el nivel de perturbación

Los estadios sucesionales tempranos del bosque tropical seco, se componen de manera importante por semillas dispersadas por el viento. Al tener los líquenes una dispersión similar, es de esperarse que una vez que haya árboles en las parcelas, los líquenes se establezcan rápidamente. Por otra parte, debido a que este ecosistema presenta altos valores de humedad atmosférica a lo largo del año, los líquenes no limitaran su crecimiento a la temporada de lluvias. Como consecuencia, los valores de cobertura liquénica en los estadios sucesionales se recuperarán rápidamente y serán similares a aquellos de las zonas conservadas.

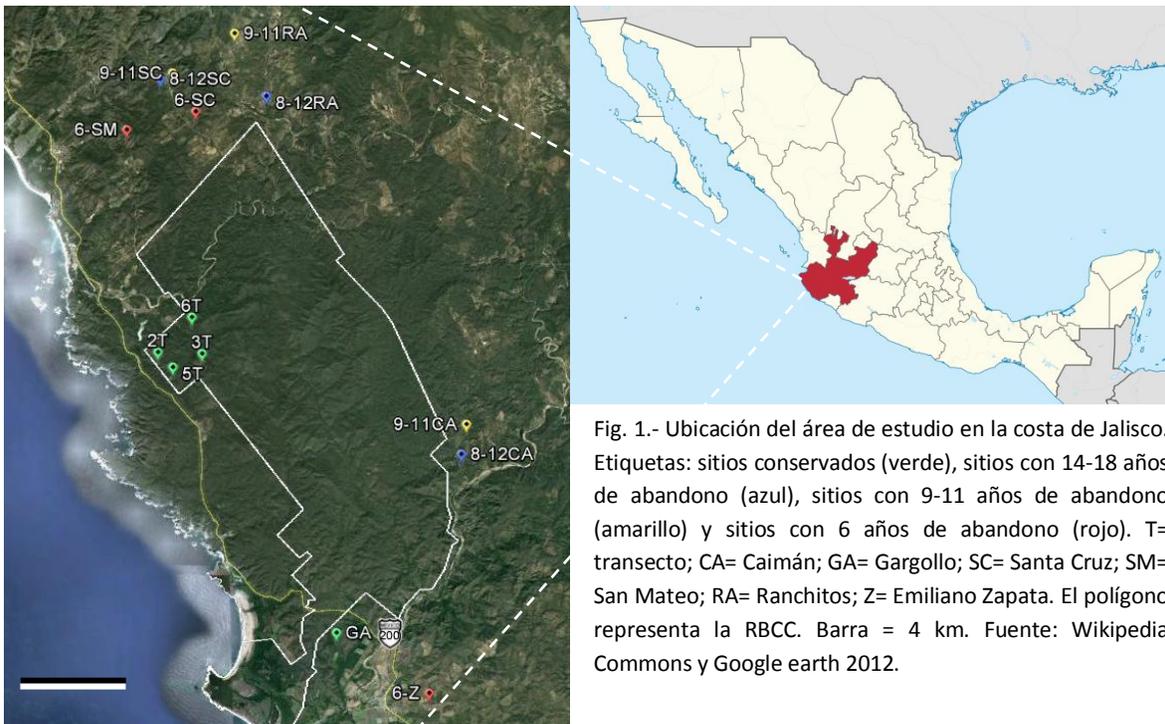
Los líquenes son susceptibles a cambios en el microambiente, por lo que es de esperarse que en el área de estudio puedan usarse para distinguir sitios conservados de perturbados. Al presentarse condiciones microambientales más desgastantes en los estadios sucesionales tempranos, la presencia de especies liquénicas estará limitada más por su capacidad de establecimiento que por su capacidad de dispersión. De ser así, la proporción de especies con esporas grandes y multiseptadas encontrada en las zonas perturbadas, será mayor a la presente en sitios conservados.

4.2 Sobre la zona conservada

Debido a las condiciones ambientales extremas entre la temporada de lluvias y la de secas, las características microambientales inherentes al forofito funcionarán como un amortiguador que permita el establecimiento preferencial de algunas especies de líquenes, detectándose así, una marcada especificidad de forofitos. A su vez, ocasionará que la distancia entre árboles no afecte de manera importante la composición de los líquenes presentes.

5. Área de Estudio

La estación de Biología Chamela (EBCh) consta de 3319 ha ubicadas dentro de la Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala (RBCC), en la provincia fisiográfica de la Sierra Madre del Sur. Sus coordenadas geográficas son: 19° 29', 19° 34' N y 104° 58', 105° 04' W (Cotler *et al.*, 2002). Presenta un clima cálido subhúmedo con lluvias en verano (Aw_{oi}), temperatura media anual de 24.6°C con una máxima promedio de 30.3°C, precipitación media anual de 731 mm, suelos arenosos y rocas de origen ígneo (Ayala, 2006). El tipo de vegetación dominante es el bosque tropical seco, siendo los géneros de plantas más abundantes: *Caesalpinia*, *Opuntia*, *Amphypterigium*, *Lonchocarpus*, *Croton* y *Jatropha*. Este tipo de vegetación es menos diverso que los bosques tropicales húmedos, pero la proporción de endemismos de su flora y fauna es mucho mayor (Ceballos *et al.*, 1999; Ayala, 2006). No obstante, la región de Chamela se considera baja en endemismos pero alta en riqueza de especies (Lott y Atkinson, 2002).



Las zonas con vegetación perturbada se ubicaron en parcelas a los alrededores de la RBCC, dentro del municipio de la Huerta (Fig. 1). Dichas parcelas tienen diferentes edades de abandono que al momento de tomar los datos (año 2010) fueron: 6, 9-11 y 14-18 años (Avila-Cabadilla *et al.*, 2009). Las zonas con vegetación conservada se ubicaron dentro de la EBCh y en una de las parcelas al sur de la RBCC.

6. Métodos

La recolecta de ejemplares y la toma de datos se basó en una adaptación de los métodos de Sipman (1996), Cáceres *et al.* (2007) y Cáceres *et al.* (2008a y 2008b). Se hicieron dos salidas de campo a la EBCh en mayo y noviembre de 2008, en las que se estandarizaron los métodos de muestreo y se recolectaron ejemplares liquénicos para usar como referencia en el trabajo ecológico. Si bien esas muestras no se incluyen en los análisis ecológicos, sí forman parte del estudio taxonómico.

Se hicieron tres salidas más a la EBCh y zonas aledañas en junio de 2009, abril-mayo de 2010 y septiembre-octubre de 2010. Durante esas salidas se midieron la cobertura liquénica y los respectivos datos microambientales en 204 forofitos: 114 de las zonas conservadas y 90 de las zonas perturbadas.

6.1 Muestreo por transectos en la Estación de Biología Chamela (EBCh)

El muestreo consistió en 4 transectos de 250 m de largo con puntos de muestreo cada 25 m. El largo de los transectos evitó mezclar los tipos de vegetación de la EBCh y la distancia entre puntos de muestreo, una posible similitud en la estructura de las comunidades liquénicas por la cercanía entre árboles. La ubicación de los transectos se eligió primero en un mapa y después se llegó al sitio usando un sistema de posicionamiento global (GPS). Únicamente se establecieron dos premisas para elegir la ubicación de los transectos: que estuviera dentro del bosque tropical seco y lejos de las veredas para evitar cualquier zona perturbada (Fig. 2). Por cada punto de muestreo se analizó un árbol, elegido al azar, para un total de 10 árboles por transecto. En los transectos 5 y 6 se analizaron 4 árboles por punto de muestreo para hacer comparaciones de similitud en la estructura de la comunidad liquénica a diferentes distancias.

6.2 Muestreo por parcelas asociado al proyecto de Manejo de Bosques Tropicales (MABOTRO)

Con el fin de establecer el tipo y el grado de perturbación en las zonas a estudiar, la parte referente al proceso de sucesión de nuestro estudio se unió a el proyecto MABOTRO (responsable Dr. Miguel Martínez Ramos del Centro de Investigaciones en Ecosistemas, UNAM). Dicho proyecto cuenta con 9 parcelas que originalmente tuvieron bosque tropical seco pero que fue removido mediante la roza, tumba y quema para ser usadas en agricultura y posteriormente en ganadería (Avila-Cabadilla *et al.*, 2009). El uso de las parcelas fue abandonado en diferentes momentos y comenzó la regeneración natural de las mismas. Al año 2010, fecha en la que se tomaron nuestros datos, las edades de abandono de las parcelas eran de 6, 9-11 y 14-18 años, con tres réplicas por edad. Cada parcela, de aprox. 1 ha, está cercada con alambre de púas para evitar la entrada de ganado; nuestro estudio incluyó únicamente dos tercios del área disponible para no interferir con otros experimentos.

En este estudio, las edades de abandono se consideraron como niveles de perturbación, siendo la zona conservada el cuarto nivel. Debido a la limitante en el tamaño de las parcelas no se trazaron transectos, sino un muestreo al azar de 10 árboles con una separación de 25 m en

cualquier dirección, para un total de 30 árboles por nivel de perturbación. En las parcelas con 6 años de abandono no hubo tanto espacio entre los árboles muestreados debido a la escasez de los mismos. Para descartar el efecto de las diferencias en el método de muestreo entre parcelas y transectos, así como la cercanía de las zonas conservadas muestreadas dentro de la EBCh, se incluyó en nuestro estudio la parcela Gargollo, catalogada como conservada y ubicada al sur de la Reserva (Fig. 1).

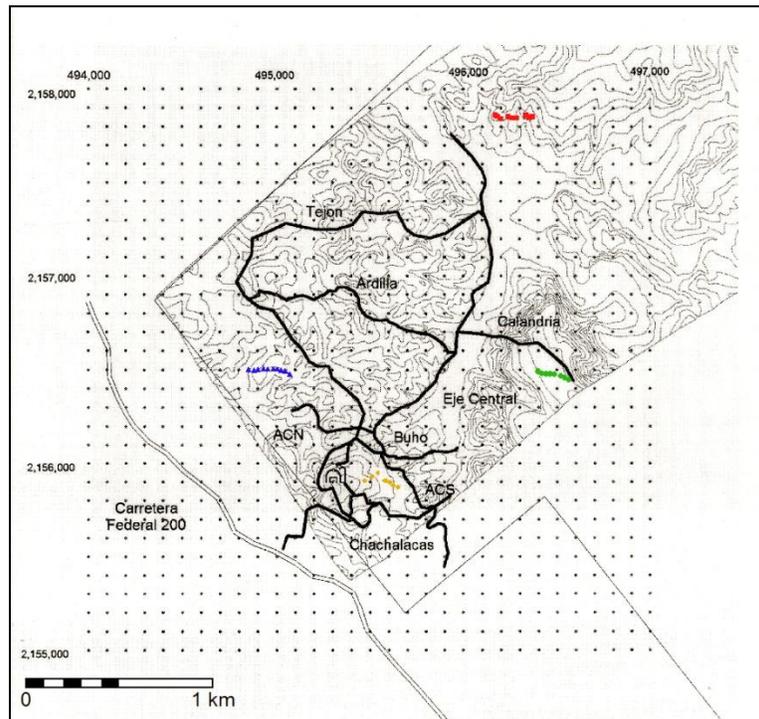


Fig. 2.- Ubicación de los transectos dentro de la Estación de Biología Chamela. En azul el transecto No. 2; En verde transecto No. 3; En dorado el transecto No. 5; En rojo transecto No. 6.

6.3 Análisis por forofito

En cada árbol muestreado se colocaron dos acetatos de 60 cm de largo centrados a la altura del pecho, uno orientado al norte y otro al sur. Cada acetato incluía una línea dibujada verticalmente en la que se delinearon todos los líquenes que tocaron la misma (Fig. 3). A cada especie de líquen se le dio un código y se colectó al menos un ejemplar de cada una por árbol. La longitud de la línea dibujada por individuo líquénico se usó como un indicador de cobertura. Se eligió usar una línea y no un rectángulo ya que los desiguales diámetros de los forofitos muestreados ocasionarían diferencias en la orientación de los líquenes muestreados. Para cada forofito se midieron los factores microambientales a estudiar (inciso 6.4) y se colectó una muestra del mismo para su identificación.



Fig. 3.- Método para medir cobertura líquénica.

6.4 Factores microambientales

- Intensidad de luz relativa: Se tomaron fotografías hemisféricas posicionando la cámara de manera perpendicular a cada línea de acetato medida en los forofitos (Cáceres *et al.*, 2007). Se usó una cámara Nikon modelo E4500 con un lente de ojo de pescado de 180° Nikon FC-E8. Cada fotografía se analizó con el programa Gap Light Analyzer (Frazer *et al.*, 2000) y se obtuvo la apertura del dosel como valor indirecto de la intensidad de luz relativa. Se tomaron fotografías en época de secas y de lluvias para la mayoría de los árboles en los transectos y únicamente en época de lluvias para todos los árboles de las parcelas.
- Fenología foliar: Las especies de forofitos analizados se clasificaron por su fenología foliar de acuerdo a Pérez Jiménez y Barajas Morales (2011), Hendricks y Collier (2003) y Chaves y Avalos (2006). Se incluyeron 3 grupos: 1) *Jacquinia nervosa* que desarrolla hojas nuevas al inicio de la temporada de secas y las pierde completamente al inicio de la temporada de lluvias, 2) *Forchhammeria pallida* que desarrolla hojas nuevas al inicio de la temporada de secas y las conserva durante la época de lluvias y 3) Todas las demás especies analizadas, que tienen hojas en la temporada de lluvias y las pierden completamente en la época de secas.
- Características de la corteza: Por cada árbol muestreado se recolectó un pedazo de corteza a la altura del pecho, de preferencia sin líquenes. Se estimó el grosor y la rugosidad de la corteza basándose en Pérez Jiménez y Barajas Morales (2011) y Cáceres *et al.* (2007). La muestra de corteza se conservó para el posterior análisis de pH y capacidad de retención de agua (no incluido en la tesis).
- Diámetro a la altura del pecho (DAP).
- Especie de forofito: Las plantas fueron identificadas con ayuda del M. en C. Francisco Mora, y los Dres. Mark Olson y Rodrigo Méndez Alonzo. Cada especie se corroboró con ejemplares del herbario de la EBCh, adscrito al Herbario Nacional de México (MEXU). Se conserva un ejemplar prensado de cada ejemplar recolectado.

6.5 Análisis estadísticos

- Escalamiento multidimensional no métrico (NMS): Es un análisis de ordenación para datos que no tienen una distribución normal o que son discontinuos. Comparado con otros métodos multivariados, tiene las ventajas de que no asume una relación lineal entre las variables y se puede usar con distintos tipos de medidas de distancia (McCune *et al.*, 2002). El algoritmo que usa se basa en Mather (1976) y Kruskal (1964). Los análisis se hicieron en el programa PC-ORD 5.32, con la opción de "Autopilot" y la distancia relativa de Sørensen. Para encontrar el mejor arreglo de ordenación se usó una configuración inicial azarosa, 250 corridas con datos reales y 250 corridas con datos arreglados de

manera azarosa. Se volvió a correr la mejor ordenación obtenida usando el número de dimensiones propuesto por el programa.

- Análisis de especies indicadoras: Este análisis se usa para describir el grado de asociación de cada especie estudiada a un determinado grupo, por ejemplo, líquenes asociados a una especie de forofito o a una zona conservada. Como resultado se obtiene un valor como indicador (IV) para cada especie, que se calcula a partir de valores de abundancia y de exclusividad a un determinado grupo. El rango de valores del IV es de cero (sin valor como indicador) a 100 (indicador perfecto). El valor del estadístico p se obtiene a partir de una prueba de Monte Carlo, que para este estudio consistió en 4999 permutaciones. El análisis se hizo en el programa PC-ORD 5.32 que se basa en el método propuesto por Dufrene y Legendre (1997).
- MRPP (Multi-response Permutation Procedures): Es un análisis multivariado no paramétrico que permite comparar dos o más grupos. Además del valor de la probabilidad (p), el análisis proporciona el promedio de distancias entre los miembros de cada grupo y un indicador del tamaño del efecto explicado por los grupos comparados. Este último se representa con la letra "A" y tiene valores de 1 a -1; un valor de 0 implica que la heterogeneidad dentro de cada grupo es igual a la esperada por azar, más de 0 implica que la homogeneidad dentro de cada grupo es mayor a la esperada por azar y viceversa en los valores menores a 0. En análisis de comunidades los valores de "A" suelen ser menores a 0.1 (McCune *et al.*, 2002). En esta tesis se usó el análisis de MRPP basado en la distancia relativa de Sørensen para probar la hipótesis de no diferencias en la estructura de la comunidad líquénica entre grupos, se hizo en el programa PC-ORD 5.32.
- Prueba de Mantel: Se utiliza para evaluar si hay una correlación lineal entre dos matrices de distancias basadas en las mismas unidades de muestreo. Tiene la ventaja de que cada matriz puede usar un tipo de distancia diferente. En esta tesis se usó para probar la correlación entre la estructura de la comunidad líquénica y alguna otra variable, por ejemplo distancia en metros entre forofitos. La aleatorización de las matrices se hizo usando la aproximación asintótica de Mantel, mediante el programa PC-ORD 5.32.
- Regresiones lineales y otras pruebas de estadística univariada se hicieron con el programa JMP 8 y Statistica 6.

6.6 Patrones ecológicos a analizar

Los siguientes análisis, salvo que se especifique lo contrario, incluyen únicamente a las especies líquénicas cuya totalidad de ejemplares se encuentra determinada a nivel de especie o morfoespecie, es decir, 1112 ejemplares en 58 especies y 10 morfoespecies (Tabla 2). Cabe destacar que la totalidad de ejemplares recolectados fue curada y revisada. La localidad perturbada de San Mateo se excluyó de los análisis ya que sólo se cuenta con 2 individuos identificados.

6.6.1 Comparación de los valores de cobertura, riqueza y diversidad liquénica por forofito a lo largo del proceso de sucesión

Se eligieron aleatoriamente tres de las cinco zonas conservadas (T5, T6 y Gargollo) y se compararon con las tres edades de abandono. Cada parcela o transecto se anidó a su respectivo nivel de perturbación. Se usó a cada forofito como unidad de muestreo y se analizó la cobertura liquénica (usando todos los ejemplares medidos), la riqueza de especies y el índice de Shannon-Wiener (los dos últimos usando únicamente a las especies identificadas). La distribución de dichas variables se analizó para saber si cumplían con los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza, de ser así, se buscaron diferencias con un ANOVA anidado y posteriormente con una prueba de Tukey-Kramer HSD (*honestly significant difference*).

6.6.2 Recuperación de la estructura de las comunidades liquénicas y del ensamblaje de especies en el proceso de sucesión

Se usaron los valores de cobertura total por especie liquénica de cada parcela o transecto (la sumatoria de los valores obtenidos de cada árbol por sitio) y se analizaron con un NMS. El acomodo espacial de los puntos se trasladó con los vectores creados a partir de las siguientes variables: riqueza de líquenes (únicamente las especies identificadas), cobertura liquénica total (de todas las especies presentes, identificadas o no), altitud, matriz de bosque y densidad arbórea. Las últimas dos variables fueron tomadas de Maza-Villalobos *et al.* (2011a). Se buscaron diferencias en la estructura de la comunidad liquénica de los grupos obtenidos mediante un MRPP.

Para comparar la dominancia y el ensamblaje de especies entre cada nivel de perturbación, se usó la sumatoria de los valores de cobertura por especie liquénica de los tres sitios conservados (T5, T6 y Gargollo) y todas las parcelas de las tres edades de abandono. Se calcularon los índices de equitatividad, Shannon-Wiener y Simpson usando el programa PC-ORD 5.32. Para visualizar la dominancia de especies en cada nivel de perturbación se hizo un diagrama de abundancia jerarquizado, usando como variable dependiente el logaritmo del valor de cobertura y como variable independiente las especies ordenadas de mayor a menor cobertura.

6.6.3 Grupos sucesionales y la relación entre caracteres liquénicos y el nivel de perturbación

Los grupos sucesionales se formaron tomando como base el patrón de los valores de cobertura a través de los cuatro niveles de perturbación. Para esto, se graficaron los datos usando la sumatoria de los valores de cobertura de cada especie liquénica por nivel de perturbación.

Para determinar en qué características difieren las especies según su preferencia a los distintos niveles de perturbación, se hizo un NMS con las especies pertenecientes a los grupos sucesionales encontrados. Para dicho análisis se eligió hacer la ordenación de las especies en el espacio creado por los forofitos, siendo cada uno de éstos la unidad de muestreo. Las variables analizadas fueron el tipo de esporas (tamaño, septación y color), la química secundaria, el color del talo, el tipo de ascocarpo y el tipo de fotobionte.

6.6.4 Influencia de la ubicación de los sitios de muestreo en la estructura de la comunidad líquénica en zonas conservadas

Para analizar si la estructura de la comunidad líquénica en los forofitos depende de la ubicación de los sitios de muestreo, se hizo un NMS basado en la cobertura de las especies líquénicas por árbol. Para el análisis se usaron los cuatro transectos de la EBCh y la parcela conservada de Gargollo. En los transectos T5 y T6 se eligió al azar un árbol por cada punto de muestreo. Los 5 sitios se compararon usando un MRPP.

6.6.5 Influencia de la distancia entre forofitos en la estructura de la comunidad líquénica en zonas conservadas

Para evitar una posible confusión de variables al interpretar los datos, se decidió basar los análisis en una sola especie de forofito (*Thouinia paucidentata*). El cual tiene la ventaja de ser un árbol abundante en el bosque tropical seco, y por ende, la cantidad de forofitos que se incluye en el muestreo es considerable ($n = 17$). *T. paucidentata* no estuvo presente en el transecto 3 (cerro de la Calandria), que se caracteriza por tener las condiciones microambientales más contrastantes. Esto nos permitió eliminar una parte importante de la variabilidad de dichas condiciones y centrar el análisis únicamente en la variable de distancia entre forofitos. El estudio se hizo a tres escalas: 1) dentro de cada transecto (distancias entre 1-196 m), 2) entre los árboles presentes en la Estación de Biología Chamela (distancias entre 1-2089 m) y 3) incluyendo los forofitos de la parcela conservada Gargollo (distancias entre 1-13444 m).

Los análisis se basaron en los valores de cobertura de la totalidad de los líquenes de *T. paucidentata*. Se usó una prueba de Mantel para cada una de las 3 escalas, previamente descritas, y de encontrar patrones significativos se complementó el análisis con una prueba de MRPP.

6.6.6 Influencia del diámetro a la altura del pecho (DAP) en la estructura de la comunidad líquénica en zonas conservadas

De manera similar al apartado anterior (6.7.5), los análisis se basaron en la totalidad de líquenes de los 17 individuos del forofito *T. paucidentata*. Se comparó la disimilitud en el conjunto de valores de cobertura por especie líquénica con las diferencias en los valores de DAP. Se agruparon los forofitos en tres grupos de acuerdo a su valor de DAP (3-4, 5-6 y 7-8 cm) y se analizaron con una prueba de MRPP.

Se hicieron regresiones lineales para comparar los valores de DAP con el total de cobertura y riqueza de especies líquénicas, así como la relación entre las dos últimas variables. Se incluyó una regresión lineal entre los valores de cobertura total de todos los forofitos presentes en el área conservada y sus valores de DAP.

6.6.7 Especificidad por especies de forofitos en la estructura de las comunidades líquénicas en zonas conservadas

Para determinar si la estructura de la comunidad líquénica está relacionada con la especie de forofito se hizo una prueba de MRPP, eligiendo las 7 especies de árboles más abundantes en el muestreo, todas con tres o más ejemplares. En el caso del forofito *T. paucidentata* se usaron 5 árboles con DAP menor a 7 cm para controlar la variable de grosor del tronco (ver sección de resultados 7.3.2.3). De igual manera se analizó el tipo y grosor de la corteza, su desprendimiento y la presencia de látex y de lenticelas.

Para obtener una representación visual de los datos se hizo un NMS y se eligieron grupos de especies de forofitos *a posteriori*. La estructura de las comunidades líquénicas de los grupos obtenidos se comparó con una prueba de MRPP. Así mismo, se hizo un análisis de especies indicadoras asociadas a cada grupo de árboles.

6.7 Taxonomía de líquenes

Para identificar los líquenes recolectados se usaron las técnicas convencionales en liquenología: cortes del ascocarpo, cromatografía de capa fina y tinción con diversos reactivos (Brodo, *et al.* 2001, Nash *et al.*, 2002). Para identificar a nivel de género se usaron claves generales como las de Cáceres (2007), Aptroot *et al.* (2008) y Sipman (2005). Para identificar a nivel de especie se usaron monografías o artículos especializados.

Se proporcionan diagnosis, fotografías y claves, basadas en los datos obtenidos de los ejemplares de cada especie usada en los análisis ecológicos así como del género *Arthonia*. Las fotografías se tomaron con una cámara Canon modelo PowerShot SX20 IS directamente del ocular de un microscopio Zeiss modelo Axiostar plus y un microscopio de disección Leica modelo wild M3Z. Para algunas fotografías se usó un microscopio de disección Leica modelo Z16 APO-A con una cámara integrada y el software Leica Application suite. Todas las fotografías fueron editadas con el programa Adobe Lightroom 3.

La mayoría de las especies identificadas fueron corroboradas por los Dres. Robert Lücking, Frank Bungartz y María de los Angeles Herrera Campos.

7. Resultados

7.1 Datos generales

Se identificaron 54 especies pertenecientes a 41 géneros de árboles (Tabla 1).

Tabla 1.- Especies de forofitos estudiados. 1 = zona conservada; 2 = zonas perturbadas.

Género	Especie	Género	Especie	Género	Especie
<i>Acacia</i>	<i>farnesiana</i> ²	<i>Gliricidia</i>	<i>sepium</i> ²	<i>Lonchocarpus</i>	sp. L ¹
<i>Acacia</i>	<i>macracantha</i> ²	<i>Guapira</i>	<i>macrocarpa</i> ¹	<i>Luehea</i>	<i>candida</i> ¹
<i>Achatocarpus</i>	<i>gracilis</i> ¹	<i>Guettarda</i>	<i>eliptica</i> ¹	<i>Lysiloma</i>	<i>microphyllum</i> ¹
<i>Amphipterygium</i>	<i>adstringens</i> ¹	<i>Heliocarpus</i>	<i>pallidus</i> ^{1,2}	<i>Mimosa</i>	<i>arenosa</i> ²
<i>Apoplanesia</i>	<i>paniculata</i> ^{1,2}	<i>Ipomea</i>	<i>wolcottiana</i> ¹	<i>Mimosa</i>	<i>tigra</i> ²
<i>Bursera</i>	<i>heteresthes</i> ¹	<i>Jacaratia</i>	<i>mexicana</i> ¹	<i>Myrospermum</i>	<i>frutescens</i> ²
<i>Caesalpinia</i>	<i>caladenia</i> ²	<i>Jacquinia</i>	<i>nervosa</i> ¹	<i>Piptadenia</i>	<i>constricta</i> ^{1,2}
<i>Caesalpinia</i>	<i>eristachys</i> ^{1,2}	<i>Jatropha</i>	<i>platyphylla</i> ²	<i>Platymiscium</i>	<i>lasiocarpum</i> ²
<i>Caesaria</i>	<i>corimbosa</i> ²	<i>Jatropha</i>	<i>malacophylla</i> ¹	<i>Plumeria</i>	<i>rubra</i> ¹
<i>Capparis</i>	<i>verrucosa</i> ¹	Leguminosa	sp. 9 ²	<i>Pterocarpus</i>	<i>orbiculatus</i> ²
<i>Cordia</i>	<i>alliodora</i> ^{1,2}	<i>Leucaena</i>	<i>lanceolata</i> ²	<i>Randia</i>	sp. ¹
<i>Cordia</i>	sp. 3 ²	<i>Lonchocarpus</i>	<i>eriocarinalis</i> ^{1,2}	<i>Recchia</i>	<i>mexicana</i> ¹
<i>Crataeva</i>	<i>tapia</i> ²	<i>Lonchocarpus</i>	<i>guatemalensis</i> ²	<i>Senna</i>	<i>mollissima</i> ²
<i>Croton</i>	<i>pseudoniveus</i> ¹	<i>Lonchocarpus</i>	<i>magallanesii</i> ²	<i>Spondias</i>	<i>purpurea</i> ²
<i>Dalbergia</i>	<i>congestiflora</i> ²	<i>Lonchocarpus</i>	sp. ²	<i>Tabebuia</i>	<i>impetiginosa</i> ^{1,2}
<i>Erythrina</i>	<i>lanata</i> ¹	<i>Lonchocarpus</i>	sp. A ^{1,2}	<i>Thouinia</i>	<i>paucidentata</i> ^{1,2}
<i>Erythroxylum</i>	<i>havanense</i> ¹	<i>Lonchocarpus</i>	sp. F ^{1,2}	<i>Thouinidium</i>	<i>decandrum</i> ²
<i>Forchhammeria</i>	<i>pallida</i> ¹	<i>Lonchocarpus</i>	sp. K ²	<i>Urera</i>	<i>caracasana</i> ¹

7.2 Taxonomía de líquenes

Se recolectaron 3776 ejemplares liquénicos que fueron curados e incorporados a la colección de líquenes del Herbario Nacional (MEXU) con ejemplares selectos para depositarse en la EBCh. A la fecha se han identificado 3061 ejemplares en 49 géneros y 1496 ejemplares en 111 especies, 21 morfoespecies y cinco especies nuevas (Tabla 2). Los cinco géneros más abundantes fueron: *Arthonia* con 936 ejemplares, *Pyrenula* con 412, *Opegrapha* con 319, *Graphis* con 264 y *Fissurina* con 121. Las dos especies más abundantes fueron: *A. cinnabarina* con 206 ejemplares y *P. ochraceoflava* con 124.

Tabla 2.- Líquenes identificados en el área de estudio. *= nuevos registros para México; ~ = especies usadas en el análisis ecológico.

Género	Especie	Género	Especie
<i>Acanthothecis</i>	<i>cf. aurantiaca</i> ~	<i>Chapsa</i>	<i>pulchra</i> *
<i>Acanthothecis</i>	<i>cf. kalbii</i> *	<i>Chrysothrix</i>	sp. 1
<i>Anisomeridium</i>	<i>subprostans</i>	<i>Coenogonium</i>	<i>nepalense</i> *~
<i>Anisomeridium</i>	<i>tamarindi</i> *	<i>Cresponea</i>	<i>proximata</i> *
<i>Anisomeridium</i>	<i>tuckeri</i> *	<i>Cryptothecia</i>	<i>effusa</i> *
<i>Arthonia</i>	<i>antillarum</i> *	<i>Cryptothecia</i>	<i>cf. subcandida</i> *
<i>Arthonia</i>	<i>astroidestera</i> *~	<i>Diorygma</i>	<i>monophorum</i> *~
<i>Arthonia</i>	<i>caribaea</i> *	<i>Diorygma</i>	<i>poitaei</i> ~
<i>Arthonia</i>	<i>cinnabarina</i> s.e.~	<i>Enterographa</i>	<i>anguinella</i> *
<i>Arthonia</i>	<i>cinnabarina</i> s.l. 1~	<i>Eremithallus</i>	sp. nov.*~
<i>Arthonia</i>	<i>cinnabarina</i> s.l. 2~	<i>Eremithallus</i>	<i>marusae</i> sp. nov.*~
<i>Arthonia</i>	<i>cinnabarina</i> s.l. 3~	<i>Fissurina</i>	<i>comparimuralis</i> *
<i>Arthonia</i>	<i>cf. diffusella</i> *	<i>Fissurina</i>	<i>cf. olivaceoalbida</i> *~
<i>Arthonia</i>	<i>cf. elegans</i> *	<i>Glyphis</i>	<i>cicatricosa</i> ~
<i>Arthonia</i>	<i>polymorpha</i> *	<i>Graphis</i>	<i>cassiella</i>
<i>Arthonia</i>	<i>pruinata</i> ~	<i>Graphis</i>	<i>cincta</i>
<i>Arthonia</i>	sp. 1	<i>Graphis</i>	<i>lineola</i>
<i>Arthonia</i>	<i>redingeri</i> ~	<i>Graphis</i>	<i>oxyclada</i>
<i>Arthonia</i>	<i>rubella</i>	<i>Graphis</i>	<i>submarginata</i>
<i>Arthonia</i>	aff. <i>subrubella</i> 1	<i>Graphis</i>	sp. nov.
<i>Arthonia</i>	aff. <i>subrubella</i> 2	<i>Helminthocarpon</i>	<i>leprevostii</i> ~
<i>Arthonia</i>	<i>zwackhii</i> *~	<i>Hemithecium</i>	<i>chlorocarpum</i> *
<i>Arthothelium</i>	<i>abnorme</i> *	*DIMIDIODIOPHORA	<i>loandensis</i> *
<i>Arthothelium</i>	<i>distentum</i> *	<i>Lecanora</i>	<i>egranulosa</i> *~
<i>Arthothelium</i>	aff. <i>ruanum</i>	<i>Lecanora</i>	<i>floridula</i> *~
<i>Bacidia</i>	aff. <i>heterochroa</i>	<i>Lecanora</i>	<i>helva</i> ~
<i>Bacidia</i>	<i>medialis</i> ~	<i>Lecanora</i>	aff. <i>helva</i> ~
<i>Bacidina</i>	<i>californica</i> ~	<i>Lecanora</i>	<i>horiza</i> ~
<i>Bactrospora</i>	<i>myriadea</i> *	<i>Lecanora</i>	<i>hybocarpa</i> *~
<i>Bathelium</i>	<i>degenerans</i> ~	<i>Lecanora</i>	<i>hypocrocina</i> ~
<i>Bathelium</i>	<i>feei</i> *~	<i>Lecanora</i>	aff. <i>hypocrocina</i> ~
<i>Calopadia</i>	<i>editae</i> *~	<i>Lecanora</i>	<i>leprosa</i> ~
<i>Caloplaca</i>	sp. 1	<i>Lecanora</i>	<i>subrugosa</i> ~
<i>Carbacanthographis</i>	sp. 1~	<i>Lecanora</i>	sp. 1~
<i>Carbacanthographis</i>	sp. 2~	<i>Leucodecton</i>	<i>occultum</i> ~
<i>Chapsa</i>	<i>platycarpa</i>	<i>Lithothelium</i>	<i>almbornii</i> *

Tabla 2 cont.- Líquenes identificados en el área de estudio. *= nuevos registros para México; ~ = especies usadas en el análisis ecológico.

Género	Especie	Género	Especie
<i>Lithothelium</i>	<i>illotum</i> *	<i>Pyrenula</i>	<i>bahiana</i> *~
<i>Malcolmiella</i>	<i>chondrina</i> *	<i>Pyrenula</i>	<i>breutelii</i> *~
<i>Malmidea</i>	<i>leptoloma</i> *~	<i>Pyrenula</i>	sp. nov. 1~
<i>Mazaediothecium</i>	<i>album</i> *	<i>Pyrenula</i>	<i>circumfiniens</i> *~
<i>Ochrolechia</i>	<i>africana</i>	<i>Pyrenula</i>	cf. <i>cocoes</i> *~
<i>Opegrapha</i>	<i>astraea</i> *	<i>Pyrenula</i>	<i>cubana</i> *~
<i>Opegrapha</i>	aff. <i>bisokeana</i>	<i>Pyrenula</i>	<i>dermatodes</i> *~
<i>Opegrapha</i>	<i>bonplandii</i> *	<i>Pyrenula</i>	sp. nov. 2*~
<i>Opegrapha</i>	<i>dekeselii</i> *	<i>Pyrenula</i>	<i>nitidula</i> *~
<i>Opegrapha</i>	<i>difficilior</i> *	<i>Pyrenula</i>	<i>ochraceoflava</i> ~
<i>Opegrapha</i>	<i>irosina</i> *	<i>Pyrenula</i>	<i>ochraceoflavens</i> *~
<i>Opegrapha</i>	<i>subdimidiata</i> *	<i>Pyrenula</i>	<i>parvinuclea</i> *~
<i>Opegrapha</i>	<i>subvulgata</i>	<i>Pyrenula</i>	<i>psoriformis</i> *~
<i>Opegrapha</i>	<i>varia</i> *	<i>Pyrenula</i>	aff. <i>septicollaris</i> ~
<i>Opegrapha</i>	<i>vulgata</i> s.l.	<i>Pyrenula</i>	<i>quassiaecola</i> *~
<i>Pertusaria</i>	<i>hymenea</i>	<i>Pyrenula</i>	aff. <i>subcongruens</i> ~
<i>Pertusaria</i>	aff. <i>hymenea</i>	<i>Pyrenula</i>	<i>subgregantula</i> *~
<i>Pertusaria</i>	<i>pustulata</i>	<i>Pyrenula</i>	<i>tenuisepta</i> *~
<i>Pertusaria</i>	<i>texana</i>	<i>Pyxine</i>	<i>coralligera</i> *
<i>Pertusaria</i>	<i>xanthodes</i>	<i>Ramonia</i>	<i>valenzueliana</i> *~
<i>Phaeographis</i>	aff. <i>multicolor</i> ~	<i>Reimnitzia</i>	<i>santensis</i> ~
<i>Phyllopsora</i>	sp. 1	<i>Sarcographa</i>	<i>medusilina</i> *~
<i>Physcia</i>	<i>aipolia</i>	<i>Strigula</i>	<i>phaea</i> *
<i>Physcia</i>	<i>krogiae</i> *	<i>Strigula</i>	<i>viridisea</i>
<i>Physcia</i>	<i>pseudospeciosa</i>	<i>Syncesia</i>	<i>intercedens</i>
<i>Physcia</i>	cf. <i>undulata</i>	<i>Tapellaria</i>	<i>malmei</i> *~
<i>Polymeridium</i>	<i>subcinereum</i>	<i>Thelotrema</i>	<i>pachysporum</i> ~
<i>Porina</i>	<i>aenea</i>	<i>Trinathotrema</i>	<i>stictideum</i> *~
<i>Porina</i>	<i>distans</i> ~	<i>Trypethelium</i>	<i>eluteriae</i> *~
<i>Porina</i>	cf. <i>subargillacea</i>	<i>Trypethelium</i>	<i>platyostomum</i> *~
<i>Porina</i>	<i>subinterstes</i>	<i>Trypethelium</i>	<i>tropicum</i> ~
<i>Pyrenula</i>	<i>adacta</i> *~	<i>Trypethelium</i>	<i>variolosum</i> ~
<i>Pyrenula</i>	<i>anomala</i> ~		

7.2.1 Descripción de especies

Arthonia

Arthonia antillarum (Fée) Nyl.

Talo endoperidérmico, blanco. **Fotobionte** *Trentepohlia*. **Apotecio** inmerso a ligeramente prominente, maculiforme, irregular a lineal, de 0.5-1 X 1.2-2 mm; disco plano, amarillo paja, sin pruina, UV+ amarillo anaranjado. **Excípulo** no carbonizado, café claro. **Epitecio** café dorado, hifas creciendo en todas direcciones, de apariencia granulosa, de 7-25 μm , K-. **Himenio** hialino, paráfisis poco diferenciadas, de 50-62.5 μm , I+ azul. **Hipotecio** de hialino a café claro, poco distinguible del himenio, de 15-25 μm . **Ascas** subglobosas a clavadas, tolus ensanchado y KI-, interior del asca dextrinoide, 8 esporas por asca, de 12.5 X 32.5 μm . **Ascosporas** hialinas, isoloculares, con 3 septos transversales, no constreñidas, de 15-17.5 X 4-5 μm .

Notas: *Arthonia antillarum* se diferencia de otras especies de apotecios claros por la combinación de esporas isoloculares pequeñas y la reacción UV+. *Arthonia* sp. 1 y *A. caribaea* son UV- y tienen esporas más grandes, *A. astroidestera* es UV+ pero tiene esporas macrocefálicas y apotecios lireliformes.

Distribución: Costa Rica, Ecuador, Países Bajos, Taiwán. Es nuevo registro para Norteamérica.

Especímenes estudiados: EBCh: *Miranda 680*; Gargollo: *Miranda 4291*.

Arthonia astroidestera Nyl.

Lámina:

Talo blanco, de apariencia lisa, UV+ amarillo anaranjado en parches. **Fotobionte** *Trentepohlia*. **Apotecio** de adnado a sésil, lireliforme, en ocasiones ramificado, con margen del mismo color que el talo, de 0.2-0.3 X 0.5-1.2 mm; disco plano, amarillo paja o cubierto de pruina blanca, UV+ amarillo anaranjado. **Excípulo** no carbonizado, de hialino a café oscuro. **Epitecio** hialino, hifas creciendo en todas direcciones, oscurecido por cristales provenientes de la pruina, de 10 a 20 μm , K-. **Himenio** hialino, paráfisis ramificadas, de 40 a 75 μm , I+ azul. **Hipotecio** hialino, poco distinguible del himenio, de 15 a 25 μm . **Ascas** subglobosas, tolus ensanchado y KI-, 8 esporas por asca, de 45-62.5 X 12.5-15 μm . **Ascosporas** hialinas, macrocefálicas, con 3 septos transversales, no constreñidas, de 15-20 X 5-5.5 μm .

Notas: Es la única especie en el área con apotecios lireliformes, UV+ amarillo anaranjado y esporas macrocefálicas. Se distingue de *A. antillarum* que presenta apotecios irregulares y esporas isoloculares.

Distribución: Inglaterra, Irlanda y Francia. Es nuevo registro para Norteamérica.

Especímenes selectos estudiados: EBCh: *Miranda* 928, 929, 933, 936, 1504, 1513, 1544, 1712, 1823, 1920, 1980, 2004 y 2185; Caimán: *Miranda* 3120, 3138; Ranchitos: *Miranda* 3519, 3602, 3692; Gargollo: 4223, 4267, 4274.

Arthonia caribaea (Ach.) Mass.

Talo endoperidérmico o ligeramente superficial, blanco grisáceo, liso. **Fotobionte** *Trentepohlia*. **Apotecio** de inmerso a erumpente, maculiforme, alargado o estelado, de 0.3-0.5 X 0.5-1 mm; disco plano, de café oscuro a claro, sin pruina pero en ocasiones con restos de la corteza del forofito. **Excípulo** no carbonizado, café amarillento. **Epitecio** de hialino a café amarillento, compuesto por hifas creciendo de manera horizontal, gelatinizadas, de 7.5 a 20 μm , K-. **Himenio** hialino a café anaranjado en la parte superior, paráfisis bien definidas y ramificadas, de 45-75 μm , I+ Azul. **Hipotecio** poco distinguible del himenio, de hasta 15 μm . **Ascas** subglobosas, tolus ensanchado y KI-, 8 esporas por asca, de 55-75 X 37.5-50 μm . **Ascosporas** de hialinas a cafés cuando viejas, con las dos células apicales ensanchadas (septación bidireccional), cuando maduras de forma no clavada o muy ligeramente, de 4-6 septos, no constreñidas, de 32-40 X 12.5-15 μm .

Notas: Se distingue de *A. rubella* porque ésta presenta apotecios fuertemente estelados y esporas claramente macrocefálicas, clavadas y ligeramente más pequeñas. A diferencia de *A. caribaea*, *A. antillarum* presenta esporas isoloculares y apotecios UV+, y *Arthonia* sp. 1 esporas ligeramente constreñidas y con las dos células centrales más grandes.

Distribución: EUA, Países Bajos, Australia. Es nuevo registro para México.

Especímenes estudiados: EBCh: *Miranda* 682, 685, 736; Gargollo: *Miranda* 4200, 4265, 4290, 4292, 4301.

Arthonia cinnabarina (DC.) Wallr.

Talo superficial, blanco, liso. **Fotobionte** *Trentepohlia*. **Apotecio** erumpente a sésil, redondo a raramente alargado, de 0.3 a 0.9 mm, margen generalmente cubierto de pruina roja K+ violeta pero en ocasiones escasa o ausente; disco plano, de café oscuro a amarillo paja, con abundante pruina blanca pero en ocasiones ausente o escasa. **Excípulo** no carbonizado, oscurecido por la pruina. **Epitecio** café claro a hialino, compuesto por hifas creciendo en todas direcciones, de apariencia granulosa, generalmente oscurecido por cristales provenientes de la pruina, de 10 a 25 μm . **Himenio** hialino a amarillo rojizo, paráfisis ramificadas, de 40 a 62.5 μm , I+ azul; subhimenio hialino a café claro, con hifas gelatinizadas. **Hipotecio** de hialino a café rojizo, de 22.5 a 32.5 μm . **Ascas** subglobosas, base ligeramente estipitada, tolus ensanchado y KI-, 8 esporas por asca, de 50-70 X 20-30 μm . **Ascosporas** hialinas a café claro cuando viejas, macrocefálicas, con 3-5 septos transversales, no constreñidas, de (18)20-25 X (5)7.5-10 μm .

Notas: *Arthonia cinnabarina* es extremadamente variable en su anatomía y morfología, se cree que dichas variaciones podrían representar linajes biológicos separados, sin embargo, a la fecha no se pueden distinguir de manera inequívoca (Grube, 2007). En los ejemplares examinados se encontraron cuatro morfotipos: 1) *A. cinnabarina* s.e. de apotecios redondos con pruina roja (K+ violeta) en el margen y pruina blanca en el disco. 2) *A. cinnabarina* s.l. 1 de apotecios alargados con pruina roja (K+ violeta) en el margen y pruina blanca en el disco. 3) *A. cinnabarina* s.l. 2 de apotecios redondos con pruina negra (K+ violeta) en el margen y pruina blanca en el disco. y 4) *A. cinnabarina* s.l. 3 de apotecios redondos con pruina blanca en el margen y el disco. En nuestra área de estudio se puede confundir con *A. redingeri* que se distingue por presentar apotecios lireliformes y esporas de menor tamaño. *A. cinnabarina* s.l. 3 es superficialmente similar a especies del género *Syncesia*, que se distinguen por tener ascas cilíndricas.

Distribución: Regiones tropicales y templadas del mundo. En México se conoce para Chiapas (Sipman y Wolf, 1998) y para los límites entre Puebla y Veracruz (Ryan *et al.*, 1996). Es nuevo registro para el estado de Jalisco.

Arthonia* cf. *diffusella Fink ex J. Hedrick.

Talo superficial, blanco, liso. **Fotobionte** *Trentepohlia*, esparcidas en el talo y en el himenio. **Apotecio** prominente, irregular, de redondo a alargado y ramificado, de 0.3-0.7 X 0.7-1.5 mm; disco plano, negro, en ocasiones ligeramente pruinoso. **Excípulo** no carbonizado, café oscuro. **Epitecio** de café dorado a oscuro, hifas creciendo en todas direcciones o ligeramente horizontales, de 10-30 μ m, K-. **Himenio** de hialino a café grisáceo, paráfisis poco diferenciadas, de 37.5-20 μ m, I+ azul, con algas esparcidas. **Hipotecio** de hialino a café grisáceo, de 15-50 μ m. **Ascas** subglobosas a clavadas, tolos ensanchado y Kl-, 8 esporas por asca, de 30-37.5 X 15-20 μ m. **Ascosporas** de hialinas a cafés cuando viejas, macrocefálicas, 3(4) septos transversales, constreñidas en el primer septo, de 12.5-15 X 5 μ m.

Notas: Estas características concuerdan con la descripción de Fink (1935); sin embargo, por la falta de descripciones modernas y fotografías para su comparación, se considera como un nombre tentativo. Se distingue de otras especies en el área con apotecios negros por presentar esporas constreñidas en el primer septo. *A. tetramera* también presenta constreñimiento en el primer septo; sin embargo, no es liquenizada, sus apotecios son lireliformes y de hasta 0.1 mm de ancho.

Distribución: Canada, EUA. No se tiene registro para México.

Especímenes selectos estudiados: EBCh: *Miranda* 632, 665, 942, 944.

Arthonia* cf. *elegans (Ach.) Almq.

Talo endoperidérmico, blanco, de apariencia lisa. **Fotobionte** *Trentepohlia*, capa algal bien definida por debajo de la cutícula del forofito. **Apotecio** adnado a erumpente, orbicular a linear ramificado y ligeramente estelado, irregular, de 0.2 a 0.9 mm de largo; disco plano a ligeramente cóncavo, de violeta oscuro a negro, sin pruina. **Excípulo** café rojizo, no carbonizado, K+ violeta. **Epitecio** de hialino a café rojizo, compuesto por hifas creciendo en todas direcciones, de apariencia granulosa, de 7.5 a 31 μm . **Himenio** hialino, paráfisis poco definidas pero ramificadas, de 37.5 a 42.5 μm , I+ azul. **Hipotecio** café rojizo, de 7.5 a 12.5 μm . **Ascas** subglobosas, tolus ensanchado y KI-, 8 esporas por asca, de 30-35 X 15-17.5 μm . **Ascosporas** hialinas, macrocefálicas, con 3 septos transversales, no constreñidas, de 15-16.5 X 5 μm .

Notas: Se distingue de otras especies con apotecios negros como *A. polymorpha* y *A. diffusella* por la reacción K+ violeta en el apotecio. *A. cinnabarina* presenta esporas más grandes y apotecios redondos. *A. redingeri* presenta esporas iguales a las de *A. elegans*, pero sus apotecios son lireliformes, menos ramificados y con abundante pruina roja en el contorno. Al parecer el grado de variación entre *A. elegans* y *A. redingeri* es el mismo que hay entre *A. cinnabarina* y *A. cinnabarina* "oscura". Por otra parte, Coppins y Aptroot (2011) mencionan que *A. elegans* puede o no tener pruina roja en el margen de los apotecios; con esto, la diferencia entre *A. redingeri* y *A. elegans* resulta poco clara. Se decidió dejar a los ejemplares de la zona de estudio como *A. cf. elegans*, por la posibilidad de que sea una variante sin pruina de *A. redingeri*.

Distribución: Europa templada, Taiwán. No se tiene registro para América.

Especímenes estudiados: EBCh: *Miranda 444*; Ranchitos: *Miranda 3284*.

***Arthonia polymorpha* Ach.**

Talo endoperidérmico, superficialmente gris blanquecino. **Fotobionte** *Trentepohlia*. **Apotecio** erumpente a sésil, irregular a estelado, de 0.5-1 mm de ancho y ramificaciones de 0.1 X 0.2 mm; disco plano, negro, sin pruina. **Excípulo** no carbonizado, café rojizo. **Epitecio** de hialino a café rojizo, hifas creciendo en todas direcciones, de 7.5 a 17.5 μm . **Himenio** café rojizo, paráfisis ramificadas pero poco definidas, 50 a 75 μm , K- pasando de café rojizo a gris sin formar cristales ni nube de decoloración, I+ azul. **Hipotecio** de café rojizo a hialino, de 7.5 a 12.5 μm . **Ascas** clavadas a subglobosas, tolus ensanchado y KI-, 8 esporas por asca, de 32.5-57.5 X 12.5-20 μm . **Ascosporas** hialinas, con (3)5 septos transversales, las dos lúminas centrales y las dos apicales son más grandes que las medias, no constreñidas, de 15-17.5 X 5 μm .

Notas: Se distingue de *A. sexlocularis*, que presenta esporas con el mismo arreglo de septos y de tamaño similar, por que dicha especie no es liquenizada y tiene himenio hialino. Un patrón de septación similar ocurre en *A. aff. subrubella* que se distingue por tener esporas mayores a 70 μm de largo. Otras especies con apotecio negro en el área de estudio, presentan esporas macrocefálicas o isoloculares.

Distribución: Norteamérica, Costa Rica, Europa y Taiwán. Es nuevo registro para México.

Especímenes selectos estudiados: EBCh: *Miranda* 675, 687, 827, 828, 943.

Arthonia pruinata (Pers.) Steud. Ex A. L. Sm.

Talo superficial, de verde a blanco, polvoriento, fisurado. **Fotobionte** *Trentepohlia*. **Apotecio** al mismo nivel que el talo, maculiforme, de redondo a ramificado o lineal, en ocasiones fusionados, de 0.5-1 X 1-1.5 mm; disco plano, café marrón, con pruina blanca. **Excípulo** no carbonizado, café claro. **Epitecio** de hialino a café oscuro, de apariencia granulosa, algunas paráfisis con ápice ensanchado, de 12.5 a 15 μm , K- o verdoso. **Himenio** hialino, paráfisis poco definidas pero ramificadas, de 45 a 50 μm , I+ azul. **Hipotecio** de hialino a ligeramente café, de 12.5 a 20 μm . **Ascas** subglobosas, tolus ensanchado y KI-, 8 esporas por asca, de 27.5-32.5 X 15-17.5 μm . **Ascosporas** hialinas, ligeramente macrocefálicas, con (1-)3 septos transversales, no constreñidas, de 12-15 X 4.5-5 μm .

Notas: Se distingue de *A. aff. zwackhii* que presenta esporas claramente macrocefálicas y mayores a 20 μm . Otras especies del género en el área de estudio no presentan una coloración café marrón en los apotecios.

Distribución: Norteamérica, Europa, África. En México se conoce de los estados de Baja California y Baja California Sur (Grube, 2007). Es nuevo registro para el estado de Jalisco

Especímenes selectos estudiados: EBCh: *Miranda* 824, 825, 917, 918, 925, 1996, 2143, 2170, 2182, 2199; Gargollo: *Miranda* 4133, 4256, 4270.

***Arthonia* sp. 1**

Talo endoperidérmico, blanco. **Fotobionte** *Trentepohlia*. **Apotecio** al mismo nivel que el talo, maculiforme, irregular, de hasta 3 mm; disco amarillo paja, con restos de la corteza del forofito que asemejan una capa delgada de pruina blanca. **Excípulo** no carbonizado, café oscuro a claro. **Epitecio** de café oscuro a negro verdoso, hifas creciendo en todas direcciones, de 12.5 a 25 μm . **Himenio** de hialino a café grisáceo, paráfisis poco diferenciadas, gelatinizadas, de 50 a 62.5 μm , I+ azul/morado. **Hipotecio** no distinguible del himenio, de 12.5 a 30 μm . **Ascas** subglobosas, tolus ensanchado y KI-, 8 esporas por asca, de 42.5-62.5 X 25-30 μm . **Ascosporas** hialinas, lúminas centrales más grandes, septación bidireccional, con 7 septos transversales, ligeramente constreñidas en el septo central, hialinas cuando viejas, de 25-30 X 7.5-10 μm .

Notas: Esta especie es superficialmente parecida a *A. caribaea* que se distingue por presentar esporas no constreñidas y con las células apicales más grandes. A su vez, se separa de *A.*

antillarum que reacciona UV+ en los apotecios y tiene esporas isoloculares. *Arthonia* sp. 1 no concuerda con ninguna especie de las claves disponibles.

Espécimen estudiado: EBCh: *Miranda 719*.

Arthonia redingeri Grube

Talo endoperidérmico, blanco, liso, en ocasiones con pruina roja K+ violeta. **Fotobionte** *Trentepohlia*. **Apotecio** sésil, inicialmente redondo y después claramente lireliforme, en ocasiones ramificado, margen con abundante pruina roja K+ violeta, de 0.2-0.3 X 0.3-1 mm; disco plano, negro grisáceo, sin pruina. **Excípulo** no carbonizado, oscurecido por la pruina. **Epitecio** compuesto por hifas creciendo en todas direcciones, de apariencia granulosa, de 5 a 15 µm, café oscuro. **Himenio** hialino, paráfisis ramificadas, de 45 a 62.5 µm, I+ azul. **Hipotecio** hialino, de 7.5 a 10 µm. **Ascas** clavadas, tolus ensanchado y KI-, 8 esporas por asca, de 30-37.5 X 17.5 µm. **Ascosporas** hialinas, macrocefálicas, con 3-4 septos transversales, no constreñidas, de 15-17.5 X 5-6.25 µm.

Notas: A diferencia de *A. cinnabarina*, esta especie presenta apotecios claramente lireliformes y esporas más pequeñas. Se distingue de *A. cf. elegans* que tiene apotecios ligeramente estelados y sin pruina.

Distribución: Sólo se conoce para Baja California Norte (Grube, 2007) y para Florida (Lücking *et al.*, 2011) este es su tercer reporte mundial, es nuevo registro para el estado de Jalisco.

Espécímenes estudiados: EBCh: *Miranda 319, 4370, 4371, 4372, 4373, 4374, 4375*.

Arthonia rubella (Fée.) Nyl.

Talo superficial, blanco, liso. **Fotobionte** *Trentepohlia*, en ocasiones rodeada de clústeres de cristales insolubles en K. **Apotecio** inmerso a erumpente, fuertemente estelado, de hasta 0.2 X 1.5 mm; disco plano, de negro a café ligeramente claro, sin pruina. **Excípulo** no carbonizado, de hialino a café claro, en ocasiones con abundantes cristales laterales. **Epitecio** de café rojizo a claro, hifas creciendo en todas direcciones, algunas ensanchadas, de 17.5-25 µm, K-. **Himenio** hialino o café claro desde el epitecio, paráfisis ramificadas, de 55-75 µm, I+ azul. **Hipotecio** hialino, de 25-62.5 µm. **Ascas** subglobosas a clavadas, tolus ensanchado y KI-, 8 esporas por asca, de 62.5 X 37.5 µm. **Ascosporas** hialinas, macrocefálicas, de forma clavada, con 4-5 septos transversales, no constreñidas, de 27.5-35 X 12.5 µm.

Notas: Se distingue de *A. aff. subrubella* porque ésta presenta esporas con las células centrales ensanchadas y apotecios ramificados a ligeramente estelados. Algunos ejemplares estelados de *A. caribaeae* son superficialmente parecidos a *A. rubella*, pero sus esporas presentan septación bidireccional y no son de forma clavada.

Distribución: Norteamérica y el Caribe. En México se conoce de los alrededores del Pico de Orizaba (Ryan *et al.*, 1996).

Especímenes selectos estudiados: EBCh: *Miranda 648, 830, 835, 937, 938, 939, 1804.*

***Arthonia aff. subrubella* Zahlbr. 1**

Talo superficial, gris blanquecino, con o sin hipotalo. **Fotobionte** *Trentepohlia*, rodeada de clústeres de cristales insolubles en K. **Apotecio** inmerso, lineal a estelado, de 0.1-0.2 X 1-2 mm; disco plano, de café oscuro a claro, sin pruina. **Excípulo** no carbonizado, de hialino a café claro, en ocasiones con abundantes cristales laterales. **Epitecio** café claro, de 25-27.5 µm y con una capa superior gelatinizada de 12.5-20 µm. **Himenio** de hialino a café claro, paráfisis ramificadas, 65-75 µm, I+ azul. **Hipotecio** café claro a hialino, de 27.5-50 µm. **Ascas** subglobosas, tolus ensanchado y KI-, 8 esporas por asca, de 75-87.5 X 55-75 µm. **Ascosporas** hialinas, las dos lúminas centrales y las dos apicales son más grandes que las intermedias, no constreñidas, con 5-6 septos transversales, de 45-55 X 12.5-17.5(20) µm.

Notas: En la descripción original de *A. subrubella* (Fink, 1935), no se proporciona suficiente información para saber si los ejemplares de Chamela son la misma especie. El patrón de septación en las esporas de esta especie es muy similar al de *A. polymorpha*, pero las esporas son mucho más grandes. Otras especies con apotecios estelados como *A. rubella* y *A. caribaea*, presentan esporas con patrón de septación diferente. Ver comentarios en *A. aff. subrubella 2*.

Especímenes estudiados: EBCh: *Miranda 941, 945, 946, 947.*

***Arthonia aff. subrubella* Zahlbr. 2**

Talo superficial, gris blanquecino, con hipotalo. **Fotobionte** *Trentepohlia*, rodeada de clústeres de cristales insolubles en K. **Apotecio** inmerso, lineal a estelado, de 0.1-0.2 X 1-2 mm; disco plano, café claro, sin pruina. **Excípulo** no carbonizado, hialino, con abundantes cristales laterales. **Epitecio** hialino, hifas creciendo en todas direcciones, de 20-22.5 µm. **Himenio** de hialino a café claro, paráfisis ramificadas, 125-150 µm, I+ azul. **Hipotecio** de café claro a hialino, de 225-275 µm. **Ascas** subglobosas, tolus ensanchado y KI-, sólo se observaron ascas inmaduras. **Ascosporas** hialinas, las dos lúminas centrales y las dos apicales son más grandes que las intermedias, no constreñidas, con 6 septos transversales, de 52.5-60 X 17.5-20 µm.

Notas: El único ejemplar analizado se diferencia de *A. aff. subrubella 1* por presentar apotecios con disco de color más claro y cuyo hipotecio alcanza una profundidad mayor a los 200 µm.

Especímen estudiado: EBCh: *Miranda 940.*

Arthonia aff. zwackhii Sandst.

Talo superficial, blanco, polvoriento, margen efuso, sin hipotalo. **Fotobionte** *Trentepohlia*. **Apotecio** al mismo nivel que el talo, maculiforme, de redondo a ligeramente ramificado o lineal, de 0.3-0.6 X 0.6-1 mm; disco plano, café marrón, con pruina blanca. **Excípulo** no carbonizado, café claro. **Epitecio** café claro, poco desarrollado, oscurecido por cristales provenientes de la pruina, de 7.5-12.5 μm , K- o verdoso. **Himenio** hialino a café muy claro, paráfisis ramificadas, de 55 a 62.5 μm , I+ azul. **Hipotecio** del mismo color que el himenio, de 20 a 27.5 μm . **Ascas** subglobosas, tolos ensanchado y KI-, 8 esporas por asca, de 50-55 X 27.5-32.5 μm . **Ascosporas** hialinas, macrocefálicas, con 4-5 septos transversales, no constreñidas, de viejas son hialinas y lisas, de 22-27.5 X 7.5-10 μm .

Notas: Se distingue de *A. zwackhii* que tiene esporas de 16-22(24) X 5-7 μm ., 3-4 septos transversales y cafés granulosas cuando viejas. *A. aff. zwackhii* es superficialmente muy parecida a *A. pruinata* que se distingue por tener esporas de la mitad de tamaño y con tres septos.

Especímenes estudiados: EBCh: *Miranda 630*; Ranchitos: *Miranda 3762*.

Bathelium

Bathelium degenerans (Vain.) R. C. Harris

Talo corticado, amarillo verdoso claro, liso, sin pseudocifelas. **Peritecios** inmersos y agrupados en un pseudoestroma, ostiolos apicales y no fusionados. **Pseudoestroma** superficial, adnado, más amarillo que el talo, de forma irregular, interior con pigmento amarillo K+ rojo purpura **Hamatecio** no insperso, paráfisis fuertemente anastomosadas, I-. **Ascosporas** 8 por asca, biseriadas, hialinas, con 3 septos transversales, ápice redondo a ligeramente agudo, lúmina en forma de diamante, lúmina terminal alargada y tocando la exospora, de 20-22 X 6-8 μm .

Notas: Esta especie es muy similar a *B. feei*, que se distingue por que el pigmento interior de su pseudoestroma reacciona K+ amarillo. *Trypethelium eluteriae* y *T. platystomum* también presentan dicha pigmentación, sin embargo, su pseudoestroma es sésil y sus esporas presentan más de 10 septos. *B. degenerans* es superficialmente similar a *T. variolosum* que difiere por presentar un talo verde grisáceo y por carecer de pigmentación dentro del pseudoestroma.

Distribución: Neotropical. Harris (1995) lo reporta para México pero no especifica de qué parte del país. Es nuevo registro para el estado de Jalisco.

Especímenes estudiados EBCh: *Lücking 25300*, *Miranda 797*; Zapata: *Miranda 4054*.

Lithothelium Müll. Arg.

Lithothelium albornii R. C. Harris & Aptroot

Talo corticado, epiperidémico, blanco verdoso, sin pseudocifelas. **Peritecio** semiinmerso a emergente, con o sin cubierta lateral talina en la base, sin cristales, solitario, ostiolo lateral, de hasta 0.5 mm. **Hamatecio** gelatinizado, no insperso, paráfisis no ramificadas, I+ azul. **Ascosporas** 8 por asca, uniseriadas, hialinas, con 3 septos transversales, ápice redondo a ligeramente agudo, lúmina ovalada a rectangular, lúmina terminal ligeramente alargada y separada de la exospora, endosporo presente, de 15-19 X 6-7(8) μm .

Notas: Las esporas son ligeramente más anchas que la descripción en Aptroot (1991) pero coinciden con la colección de Republica Dominicana descrita por Harris (1995). Se distingue de *L. illotum* que presenta un talo endoperidémico y esporas más grandes.

Distribución: Republica Dominicana, África. Es nuevo registro para México.

Especímen estudiado: EBCh: *Miranda 1006, 1597*.

Lithothelium illotum (Nyl.) Aptroot

Talo ecorticado, endoperidémico, café verdoso pero depende del color de la corteza del forofito, sin pseudocifelas. **Peritecio** superficial, sin cubierta lateral talina, sin cristales, solitario o con paredes fusionadas, ostiolo lateral no fusionado, de hasta 1 mm. **Hamatecio** ligeramente gelatinizado, no insperso, paráfisis no ramificadas, I+ azul. **Ascosporas** 8 por asca, uniseriadas, hialinas, con 3 septos transversales, ápice redondo a ligeramente agudo, lúmina ovalada a rectangular, lúmina terminal de tamaño similar a las centrales y separada de la exospora, endosporo presente, de 10-25 X 7.5-8.75 μm .

Notas: Esta especie también puede tener peritecios con ostiolos fusionados. Se distingue de *L. albornii* que presenta un talo epiperidémico y esporas de menor tamaño.

Distribución: Pantropical. Es nuevo registro para México.

Especímenes estudiados: EBCh: *Miranda 781, 798, 807, 808, 810, 1007*.

Pyrenula

Pyrenula adacta Fée

Sinónimo: *Pyrenula marginatula* Müll. Arg.

Talo corticado, café olivo, con pseudocifelas. **Peritecio** semiinmerso a emergente, sin cubierta lateral talina, sin cristales, solitario o raramente fusionado por azar, ostiolo lateral, de hasta 1 mm. **Hamatecio** no insperso, I+ rosado. **Ascosporas** irregularmente biseriadas, café grisáceas, con 3

septos transversales, ápice redondo, lúmina en forma de diamante, lúmina terminal separada de la exospora, de 35-45 X 12-17 μm .

Notas: Otras especies del género, en nuestra área de estudio, con ostiolo lateral presentan esporas menores a 30 μm de largo.

Distribución: Neotropical. Es nuevo registro para México.

Ejemplares examinados: EBCh: *Miranda 1956, 2056*; Caimán: *Miranda 2487, 2492, 2507*.

Pyrenula anomala (Ach.) Vain.

Talo corticado, café olivo, sin pseudocifelas, UV-. **Peritecios** fusionados lateralmente y formando un pseudoestroma irregular, negros, ostiolos apicales y no fusionados, sin cubierta lateral talina, sin cristales, 0.3-0.5 mm por peritecio. **Hamatecio** no insperso, I-; **Ascosporas** de irregularmente biseriadas a uniseriadas, finalmente café grisáceas pero comúnmente se encuentran hialinas, con 3 septos transversales, ápice redondo, lúmina en forma de diamante más notable en las centrales, lúmina terminal separada de la exospora, de 15-22 X 7-9 μm .

Notas: Debido a la fusión lateral de los peritecios y a que tiende a presentar esporas hialinas, se puede confundir con especies de *Trypethelium*, a diferencia de *Pyrenula*, el hamatecio de ese género es anastomosado. *T. tropicum* es superficialmente muy similar, pero presenta peritecios más grandes y menos fusionados, además de un hamatecio insperso.

Distribución: Pantropical, en México se conoce del estado de Chiapas (Sipman y Wolf, 1998), es nuevo registro para el estado de Jalisco.

Especímenes estudiados: EBCh: *Miranda 804, 805, 996, 1032, 1033, 1449, 2165, 2227*; Caimán: *Miranda 2514*; Ranchitos: *Miranda 3499, 3609*; San Mateo: *Miranda 3803*; Santa Cruz: *Miranda 2601, 2637*.

Pyrenula bahiana Malme

Sinónimo: *Pyrenula concatervans* (Nyl.) R. C. Harris

Talo corticado, de olivo a café, con pseudocifelas y papilas. **Peritecio** de semiinmerso a emergente, con o sin cubierta lateral talina hasta la mitad, con cristales, solitario, ostiolo apical, de hasta 0.8 mm. **Hamatecio** no insperso, I+ anaranjado rosado. **Ascosporas** biseriadas, café grisáceas, con 3 septos, ápice redondeado, lúmina en forma de diamante, lúmina terminal separada de la exospora, de viejas con aceite rojo, de 25-35 X 12-15 μm .

Notas: *Pyrenula sexlocularis* es muy parecida pero presenta 5 septos. Otras especies en nuestra área de estudio son superficialmente similares: *P. breutelii* también tiene aceite rojo en las esporas viejas pero éstas son muriformes, *Pyrenula quassiaecola* y *P. dermatodes* no presentan aceite rojo en las esporas viejas y la última reacciona frecuentemente UV+ amarillo y no tiene pseudocifelas.

Distribución: Pantropical. Es nuevo registro para México.

Especímenes estudiados: EBCh: *Miranda* 317, 318, 631, 724, 1458, 1694; Santa Cruz: *Miranda* 3148, 3149, 3152, 3153, 3161.

Pyrenula breutelii (Müll. Arg.) Aptroot

Sinónimo: *Pyrenula macularis* (Zahlbr.) R. C. Harris

Talo corticado, olivo, con pseudocifelas. **Peritecio** semiinmerso a emergente, con o sin cubierta lateral talina, con cristales, solitario, ostiolo apical, de hasta 0.6 mm. **Hamatecio** no insperso, I+ anaranjado. **Ascosporas** irregularmente biseriadas, cafés, muriformes, con 8 filas de lúminas, ápice redondo, lúmina redonda, lúmina terminal separada de la exospora, de viejas con aceite rojo, de 35-40 X 12-20 μm .

Notas: El tamaño de las esporas está en el límite inferior descrito por Harris, (1989). Esta especie se distingue de *P. thelomorpha* por la presencia de aceite rojo en las esporas viejas y de *P. oleosa* que presenta aceite hialino en las esporas viejas e himenio I-. Algunas especies del género son superficialmente similares en nuestra área de estudio, pero todas tienen esporas con 3 septos tranversales.

Distribución: Pantropical. Es nuevo registro para México.

Especímenes estudiados: EBCh: *Lücking* 25062, *Miranda* 799, 1369, 1988.

Pyrenula sp. nov. 1 ined.

Similar a P. cerina pero con peritecios de hasta 0.6 mm, reacción I- en himenio y esporas maduras con 5-7 transversales o raramente submuriformes, de 32.5-49 X 11-14(16) μm .

Tipo: MÉXICO. Jalisco: Estación de Biología Chamela, bosque tropical seco, sobre corteza de *Lysiloma microphylum*, 102 msnm, 19°29'N y 105°02'W, noviembre de 2008, *Miranda* 721 (holotipo MEXU).

Talo corticado, anaranjado amarillento, con pseudocifelas ligeramente más claras que el talo, K+ púrpura, UV+ rojo. **Peritecio** inmerso o raramente dañado y descubierto, sin cristales, solitario, ostiolo apical, de hasta 0.6 mm. **Hamatecio** no insperso, I-. **Ascosporas** biseriadas, café grisáceas,

5-7 septos transversales al madurar, raramente submuriformes, ápice redondo y en ocasiones constreñido, lúmina en forma de diamante o rectangular, lúmina terminal separada de la exospora, de 32.5-49 X 11-14(16) μm .

Notas: Esta especie es muy similar a *P. cerina*, que presenta esporas ligeramente más pequeñas (26-42 X 12-15 μm .) con 3 septos transversales, peritecios de hasta 0.3 mm y hamatecio I+ anaranjado (Harris, 1989). Sin bien *P. cerina* ha sido reportada previamente como una especie con número de septos variable (Tucker y Harris, 1980), nosotros coincidimos con Lücking y colaboradores (2011) en que especies de *Pyrenula* con mas de 3 septos son extremadamente raras y que ese carácter es importante para delimitar especies en el género. Al igual que lo que ocurre en el complejo de especies *P. sexocularis* (5 septos) y *P. bahiana* (3 septos), los ejemplares estudiados de *P. cerina* y *Pyrenula* sp. nov. 1 siempre presentan esporas maduras de 3 septos o de 5-7 septos respectivamente, nunca una combinación de ambos tipos de esporas en un mismo ejemplar. A diferencia del complejo de especies antes mencionado, *Pyrenula* sp. nov. 1 se distingue no sólo por el número de septos, sino por la reacción I- en el himenio y por el tamaño de sus peritecios.

Distribución: Esta especie fue reportada bajo el nombre de *P. cerina* en el estado de Jalisco (Dávalos de Guzmán *et al.*, 1972), a la fecha no se conoce de otros sitios.

Especímenes selectos estudiados (paratipos): EBCh: *Lücking 25025, Miranda 439, 440, 457, 721, 741, 780, 1320, 1867, 1954, 2025, 2084*; Ranchitos: *Miranda 3289, 3410*; Santa Cruz: *Miranda 2233, 3907*; Zapata: *Miranda 3995*.

Pyrenula circumfiniens Vain.

Sinónimo: *Pyrenula subferruginea* (Malme) R. C. Harris

Talo corticado, café olivo, con o sin pseudocifelas. **Peritecio** semiinmerso a emergente, con o sin cubierta lateral talina hasta la mitad, sin cristales, solitario o fusionados por azar, ostiolo lateral, de hasta 0.8 mm. **Hamatecio** no insperso, I+ azul. **Ascosporas** irregularmente uniseriadas, café rojizas, con 3 septos transversales, ápice redondo a ligeramente agudo, lúmina en forma de diamante y redondeada cuando vieja, lúmina terminal pegada a la exospora, de 17-22 X 6-8 μm .

Notas: Aptroot (2008) menciona que las esporas son de color café grisáceo, sin embargo, el material estudiado tiene esporas color café rojizas. Dicha característica podría mostrar afinidad con el género *Lithothelium* y que comparte con el material estudiado de *P. subgregantula*. Estas dos especies se separan porque *P. subgregantula* presenta peritecios fusionados por el ostiolo en grupos de 2-4 o muy raramente solitarios.

Distribución: Neotropical. Es nuevo registro para México.

Especímenes estudiados: EBCh: *Miranda* 518, 1084, 1085, 1086, 1501, 1502, 1821, 2031; Gargollo: *Miranda* 4126, 4222; Ranchitos: *Miranda* 3583.

Pyrenula cf. cocoes Müll. Arg.

Talo ecorticado, blanquecino, sin pseudocifelas, UV+ amarillo. **Peritecio** emergente, sin o con cubierta lateral talina hasta la mitad, sin cristales, solitario, ostiolo apical, de hasta 0.5 mm. **Hamatecio** no insperso, I- a ligeramente anaranjado en las orillas. **Ascosporas** biseriadas, grises, con 3 septos transversales, ápice redondo a agudo en esporas jóvenes, lúmina en forma de diamante, lúmina terminal pegada a la exospora, de 16-21 X 6-10 μm .

Notas: Los ejemplares estudiados difieren de *P. cocoes* en que las esporas de ésta son ligeramente más anchas: de 18-21 X 10-13 μm (Harris, 1995). Otras especies como *P. dermatodes* y *P. microcarpa* tienen la lúmina terminal separada de la exospora, *P. nitidula* difiere por ser corticada y reaccionar UV-.

Distribución: Pantropical. No se tiene registro para México.

Especímenes estudiados: EBCh: *Miranda* 784, 789, 869, 1053; Gargollo: *Miranda* 4189; Santa Cruz: *Miranda* 2738.

Pyrenula cubana (Müll. Arg.) R. C. Harris

Talo corticado, olivo claro, con pseudocifelas en ocasiones poco visibles. **Peritecios** semiinmersos a superficiales, con cubierta lateral talina hasta la mitad, con o sin cristales, fusionados únicamente por el ostiolo en grupos de 2-6, ostiolo lateral amarillo y en ocasiones abultado, de hasta 0.8 mm por peritecio. **Hamatecio** no insperso, I+ anaranjado. **Ascosporas** uniseriadas, café grisáceas, con 3 septos transversales, ápice redondo a ligeramente constreñido, lúmina en forma de diamante, lúmina terminal separada de la exospora, de 23-27 X 9-11 μm .

Notas: Se distingue de *P. aff. septicollaris* que presenta peritecios fusionados desde la pared y no únicamente por el ostiolo, además de esporas más pequeñas. A diferencia de *P. subgregantula*, la lúmina terminal en las esporas de *P. cubana* está separada de la exospora. Otras especies con ostiolo lateral presentan peritecios solitarios.

Distribución: Neotropical. Es nuevo registro para México.

Especímenes estudiados: Gargollo: *Miranda* 4220, 4230, 4235, 4237, 4251, 4262.

Pyrenula dermatodes (Borrer) Schaer.

Talo corticado, olivo, sin pseudocifelas, UV+ amarillo pálido o raramente UV-. **Peritecio** inmerso, únicamente sobresale la punta del peritecio, raramente erumpente, sin cristales, solitario, ostiolo apical, de hasta 0.6 mm. **Hamatecio** no insperso, I-. **Ascosporas** uniseriadas, con 3 septos transversales, ápice redondo a agudo, lúmina en forma de diamante, lúmina terminal ligeramente separada de la exospora, de 14-18 X 5-6 μm .

Notas: En la descripción de Aptroot (2008) se menciona que las esporas son irregularmente biseriadas, pero en los ejemplares examinados son claramente uniseriadas. En el área de estudio hay sólo otras dos especies del género con reacción UV+ amarilla: *P. cocoes* y *Pyrenula* sp. nov. 2, la primera tiene un talo ecorticado y la lúmina terminal de sus esporas está pegada a la exospora; la segunda presenta peritecios más grandes y esporas muriformes. Superficialmente se distingue de otras especies parecidas por la ausencia de pseudocifelas y los peritecios semiinmersos.

Distribución: casi cosmopolita, se distribuye principalmente en climas templados. Es nuevo registro para México.

Especímenes examinados: EBCh: *Miranda* 2228; Gargollo: *Miranda* 4317.

***Pyrenula* sp. nov. 2 ined.**

Similar a P. globifera, con liquenxantona en cubierta lateral talina, peritecios de hasta 1.3 mm de ancho, ascosporas (1-)2 por asca, de 97-160 X 25-42.5 μm .

Tipo: MÉXICO. Jalisco: Estación de Biología Chamela, bosque tropical seco, sobre corteza de *Thouinia paucidentata*, 54 msnm, 19°30'N y 105°02'W, Junio de 2009, *Miranda* 813 (holotipo MEXU).

Talo corticado, de olivo claro a blanco amarillento, con pseudocifelas y papilas. **Peritecio** superficial, generalmente con cubierta lateral talina que deja expuesto únicamente al ostiolo, con cristales, solitario, ostiolo apical, de 0.6 a 1.3 mm de ancho y 1 mm de alto, UV+ amarillo en la cubierta lateral talina, en ocasiones la reacción se extiende al talo que rodea el peritecio. **Hamatecio** fuertemente insperso, I+ anaranjado en parches. **Ascosporas** (1-)2 por asca, café oscuras cuando maduras, densamente muriformes, ápice irregular, contorno sinuoso aparentando un tubérculo, lúmina en forma de gotas de aceite, de 97-160 X 25-42.5 μm .

Notas: Por el himenio insperso, esporas muriformes y peritecios grandes, esta especie se parece a *P. globifera*; sin embargo, se distingue por tener esporas de menor tamaño, peritecios de casi el doble de ancho y por presentar liquenxantona en la cubierta talina del peritecio.

Distribución: A la fecha se conoce únicamente en el área de estudio. Si bien está presente en zonas conservadas, es mucho más común en zonas perturbadas.

Especímenes selectos estudiados (paratipos): EBCh: *Miranda* 1034, 1035, 2027; Caimán: *Miranda* 2275, 2365, 2541, 3145; Ranchitos: *Miranda* 3458; Santa Cruz: *Miranda* 2575, 2588, 2644, 3163, 3218.

Pyrenula cf. nitidula (Bres.) R. C. Harris

Talo corticado, olivo claro con parches blanco amarillentos, con pseudocifelas, UV-. **Peritecio** erumpente, con cubierta lateral talina en la base, con cristales, solitario, ostiolo apical, de 0.3 a 0.6 mm. **Hamatecio** no insperso, I+ azul. **Ascosporas** uniseriadas, cafés a ligeramente rojizas de viejas, con 3 septos, ápice redondo, lúminas centrales en forma de diamante o redondeadas de viejas, lúmina terminal alargada y pegada a la exospora, de 17-22(24) X 7-9 μm .

Notas: El ejemplar examinado difiere de *P. nitidula* en el ancho de las esporas; sin embargo que son de 9-12 μm en *P. nitidula* (Aptroot, 2008). porque Las esporas son menos anchas que la descripción de Harris (1995) y Aptroot (2008) pero están dentro del rango propuesto por McCarthy (2000).

Distribución: Pantropical. Es nuevo registro para México.

Espécimen estudiado: Caimán: *Miranda* 3125.

Pyrenula ochraceoflava (Nyl.) R. C. Harris

Talo corticado, blanco con zonas amarillas a rojas al menos alrededor de los peritecios, sin pseudocifelas, la zona pigmentada es K+ púrpura y UV+ rojo, la reacción de UV sólo se aprecia en los ejemplares más coloridos. **Peritecio** semiinmerso a emergente, frecuentemente poco carbonizado en la base, con cubierta lateral talina completa o hasta la mitad, sin cristales, solitario, ostiolo apical, de hasta 0.6 mm. **Hamatecio** no insperso, I+ anaranjado. **Ascosporas** irregularmente biseriadas, gris claro, muriformes con 4(5) filas de 1-4 lúminas, ápice redondo, lúmina redonda, de 13-25 X 9-12.5 μm .

Notas: Esta especie se diferencia de *P. ochraceoflavens* únicamente en el tamaño de las esporas que son más grandes y con más filas de lúminas, aunque en el material estudiado hay un traslape en las medidas. Una fuente importante de error es que las esporas inmaduras de *P. ochraceoflavens* son muy similares a las maduras de *P. ochraceoflava*, esto puede ocasionar una identificación errónea de los ejemplares. La característica que probó ser más efectiva para separar estas especies fue el número de lúminas por fila, siendo de cinco o más para *P. ochraceoflavens* y de 1-4 para *P. ochraceoflava*. Cabe destacar que ecológicamente se comportan de manera diferente.

Distribución: Pantropical. En México se conoce del estado de Sinaloa (Aptroot, 2001).

Especímenes selectos estudiados: EBCh: *Miranda* 1009, 1014, 1024, 1027, 1629, 1785, 1814; Caimán: *Miranda* 2483, 2921, 2950, 2982; Santa Cruz: *Miranda* 2458, 3166.

Pyrenula ochraceoflavens (Nyl.) R. C. Harris

Talo corticado, blanco con zonas amarillas a rojas al menos alrededor de los peritecios, sin pseudocifelas, la zona pigmentada K+ púrpura y UV+, la reacción de UV sólo se aprecia en los ejemplares más coloridos. **Peritecio** semiinmerso a emergente, frecuentemente poco carbonizado en la base, con cubierta lateral talina completa o hasta la mitad, sin cristales, solitario, ostiolo apical, de hasta 0.6mm. **Hamatecio** no insperso, I+ anaranjado. **Ascosporas** irregularmente biseriadas a uniseriadas, gris claro, muriformes con 4-6 filas de 1-6 lúminas, ápice redondo, lúmina redonda, de 23-29 X 10-13.75 µm.

Notas: Anatómicamente se distingue de *P. ochraceoflava* únicamente por el tamaño de las esporas.

Distribución: USA, Caribe, Ecuador y la India. Es nuevo registro para México.

Especímenes selectos estudiados: Caimán: *Miranda* 2354, 2945; Ranchitos: *Miranda* 3521, 3639, 3674, 3724; Santa Cruz: *Miranda* 2574, 2808, 2846, 3213, 3436.

Pyrenula parvinuclea (Meyen & Flot.) Aptroot.

Talo corticado, blanco verdoso, sin pseudocifelas. **Peritecio** semiinmerso a superficial, con cubierta lateral talina, sin cristales, solitario, ostiolo apical, de hasta 0.4 mm. **Hamatecio** no insperso, I+ parches anaranjados y azules. **Ascosporas** biseriadas, grises, muriformes con 4-6 filas de 1-4 lúminas, ápice redondeado, lúmina redonda, lúmina terminal separada de la exospora de 18-25(29) X 9-14 µm.

Notas: Se diferencia de *P. ochraceoflava* únicamente por la ausencia de antraquinonas. En dicha especie la pigmentación puede presentarse en todo el talo o sólo alrededor de los peritecios, por lo que no se descarta la posibilidad de que *P. parvinuclea* sea una variante sin pigmento de *P. ochraceoflava*. En los ejemplares de la zona de estudio se encontraron algunas esporas cuyo tamaño se asemeja mas a *P. ochraceoflavens*, que a su vez apoya la hipótesis de que *P. parvinuclea* podría no ser una especie valida.

Distribución: Pantropical. Es nuevo registro para México.

Especímenes estudiados: EBCh: *Miranda* 800, 1500; Caimán: *Miranda* 3038; Santa Cruz: *Miranda* 2585, 2751.

Pyrenula psoriformis Zahlbr.

Talo corticado, grueso, café verdoso, sin pseudocifelas. **Peritecio** emergente, cónico, sin o con cubierta lateral talina gruesa en tres cuartas partes del peritecio, sin cristales, solitario, ostiolo apical, de hasta 1 mm. **Hamatecio** no insperso, I-. **Ascosporas** 8 por asca, irregularmente uniseriadas, café grisáceas, con 3 septos transversales, ápice redondo, lúmina en forma de diamante, lúmina terminal ligeramente separada de la exospora, de 12-17 X 5-6 μm .

Notas: Anatómicamente es muy similar a *P. balia* que difiere por tener un talo muy delgado.

Distribución: Se conoce únicamente para Puerto Rico (Aptroot, 2012). Es nuevo registro para Norteamérica.

Especímenes estudiados: EBCh: *Miranda* 607, 868, 1036, 1037, 1038, 1039; Gargollo: *Miranda* 4169.

Pyrenula quassiaecola (Fée) Fée

Talo corticado, olivo claro, con pseudocifelas, UV-. **Peritecio** semiinmerso a erumpente, en ocasiones la carbonización se extiende lateralmente, sin cubierta lateral talina o hasta la mitad cuando semiinmerso, con cristales, solitario, ostiolo apical, de 0.4 a 0.9 mm. **Hamatecio** no insperso, I+ anaranjado. **Ascosporas** biseriadas, cafés, con 3 septos, ápice redondo, lúminas centrales alargadas y de rectangular a redondeadas, lúmina terminal redonda y separada de la exospora, de 30-40 X 12.5-17 μm .

Notas: Harris (1989) menciona que esta especie presenta aceite incoloro en las esporas viejas, por otro lado, Aptroot *et al.* (2008) y Aptroot (2012) ya no hacen mención a ese carácter. Los ejemplares del área de estudio presentan muy rara vez aceite incoloro y son muy similares a *P. pinguis* Fée que fue sinonimizada por Aptroot (2012). *P. macrocarpa* y *P. punctella* no presentan pseudocifelas. *P. macrospora* es muy similar pero tiene esporas de menor tamaño y una distribución en climas templados. Ver comentarios en *P. bahiana*.

Distribución: Pantropical. Es nuevo registro para México.

Especímenes estudiados: Ranchitos: *Miranda* 3475, 3597, 3690; Santa Cruz: *Miranda* 2606, 2652, 3201, 3893, 3902.

Pyrenula aff. septicollaris (Eschw.) R. C. Harris

Talo corticado, olivo o blanquecino, sin o raramente con pseudocifelas. **Peritecio** semiinmerso a superficial, con o sin cubierta lateral talina, con cristales en el ostiolo, 2-6 fusionados desde la pared del peritecio hasta el ostiolo y dando la apariencia de ser uno solo, u ocasionalmente

distinguibles pero fuertemente fusionados, ostiolo lateral pero de apariencia apical, pseudoestroma de hasta 2 mm. **Hamatecio** no insperso, I-. **Ascosporas** 8 por asca, irregularmente uniseriadas, café grisáceas, con 3 septos transversales, ápice redondo, lúmina en forma de diamante, lúmina terminal separada de la exospora, 14-20(23) X 6-8 μm .

Notas: Harris (1989) menciona que en *P. septicollaris* los peritecios se unen mediante el ostiolo lateral en grupos de 2 a 6 y no presentan cristales. Los ejemplares examinados presentan ostiolos fusionados pero la agregación comienza desde la pared de los peritecios, dando en la mayoría de las veces la apariencia de ser un solo peritecio con ostiolo apical. Las papilas son muy abundantes en algunos ejemplares y en otros escasas o ausentes. *P. aff. septicollaris* es probablemente una especie nueva, pero es necesario analizar el grado de variabilidad en *P. septicollaris* para fundamentar esta hipótesis.

Especímenes estudiados: EBCh: *Miranda* 387, 818, 872, 997, 998, 1001, 1418, 1480, 1505, 1519, 1573, 1604, 1676, 2005, 2049, 2105, 2149, 2179, 2203; Gargollo: *Miranda* 4125, 4216, 4236, 4247, 4249, 4263.

Pyrenula subgregantula Müll. Arg.

Talo corticado, verde claro con manchones blancos o café olivo, con o sin pseudocifelas. **Peritecio** semiinmerso a emergente, con o sin cubierta lateral talina hasta la mitad, sin cristales, fusionados únicamente por el ostiolo en grupos de 2-4 o raramente solitarios, ostiolo lateral, de hasta 0.6 mm. **Hamatecio** no insperso, I+ azul. **Ascosporas** uniseriadas, café rojizas, con 3 septos transversales, ápice redondo a ligeramente agudo, lúmina, redonda o en forma de diamante, lúmina terminal pegada a la exospora, de 15-20 X 6-7 μm .

Notas: Es muy similar a *P. circumfiniens* que se distingue por presentar peritecios solitarios.

Distribución: Neotropical. Es nuevo registro para México.

Especímenes estudiados: EBCh: *Miranda* 529, 769, 865, 1005, 1528, 1822, 2015; Caimán: *Miranda* 3132.

Pyrenula tenuisepta R. C. Harris

Talo corticado, café verdoso, sin pseudocifelas. **Peritecio** erumpente, con o sin cubierta lateral talina, sin cristales, solitario, ostiolo apical, de hasta 0.5 mm. **Hamatecio** no insperso, I- a ligeramente anaranjado o con manchones pequeños azul verdosos. **Ascosporas** uniseriadas, café grisáceas, con 3 septos transversales, ápice redondo a ligeramente agudo, lúmina rectangular y cubriendo la mayor parte del endosporo, lúmina terminal pegada a la exospora, de 14-15 x 5-6 μm .

Notas: Esta es la única especie de *Pyrenula* con endosporo poco desarrollado, se separa del género *Eopyrenula* por la carbonización del peritecio (Harris, 1989); sin embargo, su separación del género *Lithothelium* parece ser más ambigua. En el caso particular de nuestra zona de estudio, se distingue de las especies de *Lithothelium* y de *Anisomeridium* porque presentan esporas hialinas, además *Anisomeridium* tiene hamatecio anastomosado.

Distribución: Neotropical. Es nuevo registro para México.

Especímenes estudiados: EBCh: *Miranda* 801, 802, 803, 1042, 1599; Gargollo: *Miranda* 4208, 4243; Ranchitos: *Miranda* 3558, 3577.

Trypethelium

Trypethelium eluteriae Spreng.

Talo corticado, blanco amarillento, liso, sin pseudocifelas. **Peritecios** inmersos y agrupados en un pseudoestroma, ostiolos apicales y no fusionados. Pseudoestroma sécil, amarillo, de forma irregular, K+ violeta, UV+ rojo. **Hamatecio** no insperso, paráfisis fuertemente anastomosadas, l-. **Ascosporas** 8 por asca, biseriadas, hialinas, con 10-13 septos transversales, ápice redondo, lúmina rectangular, lúmina terminal pegada a la exospora, endosporo poco desarrollado pero visible, 37.5-52.5 X 7.5-12 µm.

Notas: Superficialmente es muy similar a *T. platystomum* que se distingue por presentar esporas más grandes y con mayor número de septos. Algunas especies de *Bathelium* tienen pigmentación en el pseudoestroma, pero sus esporas son de menor tamaño y con sólo 3 septos.

Distribución: Pantropical. Es nuevo registro para México.

Especímenes estudiados: EBCh: *Lücking* 25014, 25189, *Miranda* 1080, 1081, 1405, 1842, 1930; Ranchitos: *Miranda* 3525; Santa Cruz: *Miranda* 2575, 2642, 2656, 2816.

Trypethelium platystomum Mont.

Talo corticado, blanco amarillento, liso, sin pseudocifelas. **Peritecios** inmersos y agrupados en un pseudoestroma, ostiolos apicales y no fusionados. Pseudoestroma sécil, amarillo, de forma irregular, K+ violeta, UV+ rojo. **Hamatecio** no insperso, paráfisis fuertemente anastomosadas, l-. **Ascosporas** 8 por asca, biseriadas, hialinas, con 13-17 septos transversales, ápice redondo, lúmina rectangular, lúmina terminal pegada a la exospora, endosporo poco desarrollado pero visible, 42-65 X 10 µm.

Notas: En las descripciones de Harris (1995) y Aptroot (2008), *T. platystomum* tiene de 12-15 y de 12-14 septos respectivamente, nuestros ejemplares tienen de 13-17 septos, por lo que es el primer reporte de esta especie con dicho número de septos. Ver comentarios en *T. eluteriae*.

Distribución: Pantropical. Es nuevo registro para México.

Especímenes estudiados EBCh: *Miranda 309*; Caimán: *Miranda 2267, 2774, 2364*; Santa Cruz: *Miranda 2600, 3262*.

Trypethelium tropicum (Ach.) Müll. Arg.

Talo corticado, olivo, liso, sin pseudocifelas. **Peritecios** superficiales, agrupados lateralmente sin formar un pseudoestroma, ostiolos apicales y no fusionados, de hasta 0.7 mm de ancho y 1 mm de alto. **Hamatecio** insperso, paráfisis fuertemente anastomosadas, l-. **Ascosporas** 8 por asca, biseriadas, hialinas, con 3 septos transversales, ápice redondo, lúmina ovalada a rectangular, lúmina terminal alargada y tocando la exospora, endosporo visible únicamente en los septos, de 18-25 X 6-7 μm .

Notas: En el área de estudio se puede confundir con *P. anomala*, que presenta peritecios fusionados lateralmente y ostiolo apical, pero se distingue por tener hamatecio no insperso y paráfisis no ramificadas.

Distribución: Pantropical. En México se conoce del estado de Chiapas (Sipman y Wolf, 1998). Es nuevo registro para el estado de Jalisco.

Especímenes estudiados: EBCh: *Lücking 25190, Miranda 358, 1082, 2178*.

Trypethelium variolosum Ach.

Talo corticado, gris verdoso claro, liso, sin pseudocifelas, UV+ amarillo o UV-. **Peritecios** inmersos y agrupados en un pseudoestroma, ostiolos apicales y no fusionados. **Pseudoestroma** superficial pero no sésil, blanco, de forma irregular. **Hamatecio** no insperso, paráfisis fuertemente anastomosadas, l-. **Ascosporas** 8 por asca, biseriadas, hialinas, con 3 septos transversales, ápice redondo, lúmina en forma de diamante, lúmina terminal alargada y pegada a la exospora, endosporo bien desarrollado, de 18-22.5 X 6-7.5 μm .

Notas: En este trabajo se considera que, para esta especie en particular, la reacción del talo UV+ o UV-, está condicionada por la cantidad de luz recibida y por ende, no es un carácter válido para separar especies. Siguiendo lo propuesto por Harris (1995), se prefirió usar el nombre de *T. variolosum* que engloba a ejemplares con reacción UV+ (sinónimo: *T. ochroleucum*) y UV- (sinónimo: *T. nitidiusculum*). Se distingue de especies del género *Bathelium* por que estas presentan pigmentación amarillenta K+ dentro del pseudoestroma.

Distribución: Pantropical. En México se conoce del estado de Chiapas bajo el nombre de *T. nitidiusculum* (Sipman y Wolf, 1998). Es nuevo registro para el estado de Jalisco

Especímenes estudiados Con reacción UV-: EBCh: *Lücking 25334*; Con reacción UV+: EBCh: *Miranda 437, 751, 752, 753, 754, 755, 1083, 1329, 1361, 1571, 1613, 4323*; Caimán: *Miranda 2493*; Gargollo: *Miranda 4233*; Santa Cruz: *Miranda 3258*.

7.3 Ecología

7.3.1 Nivel de perturbación

7.3.1.1 Comparación de los valores de cobertura, riqueza y diversidad líquénica por forofito a lo largo del proceso de sucesión

Usando las parcelas perturbadas y tres de las cinco zonas conservadas (T5, T6 y Gargollo; Figs. 1 y 2), se encontró que conforme aumenta la edad de abandono, hay una recuperación rápida y gradual en los valores de cobertura líquénica total (Fig. 4A), del índice de diversidad de Shannon (Fig. 4B) y de riqueza de especies (Fig. 4C). Cada variable presentó diferencias significativas al comparar los niveles de perturbación $F_{3, 98} = 19.07, p < 0.0001$; $F_{3, 98} = 12.27, p < 0.0001$ y; $F_{3, 98} = 7.10, p < 0.0001$ respectivamente. Mediante una prueba de Tuckey-Kramer HSD se buscaron diferencias entre cada uno de los niveles de perturbación para las tres variables (Fig. 4).

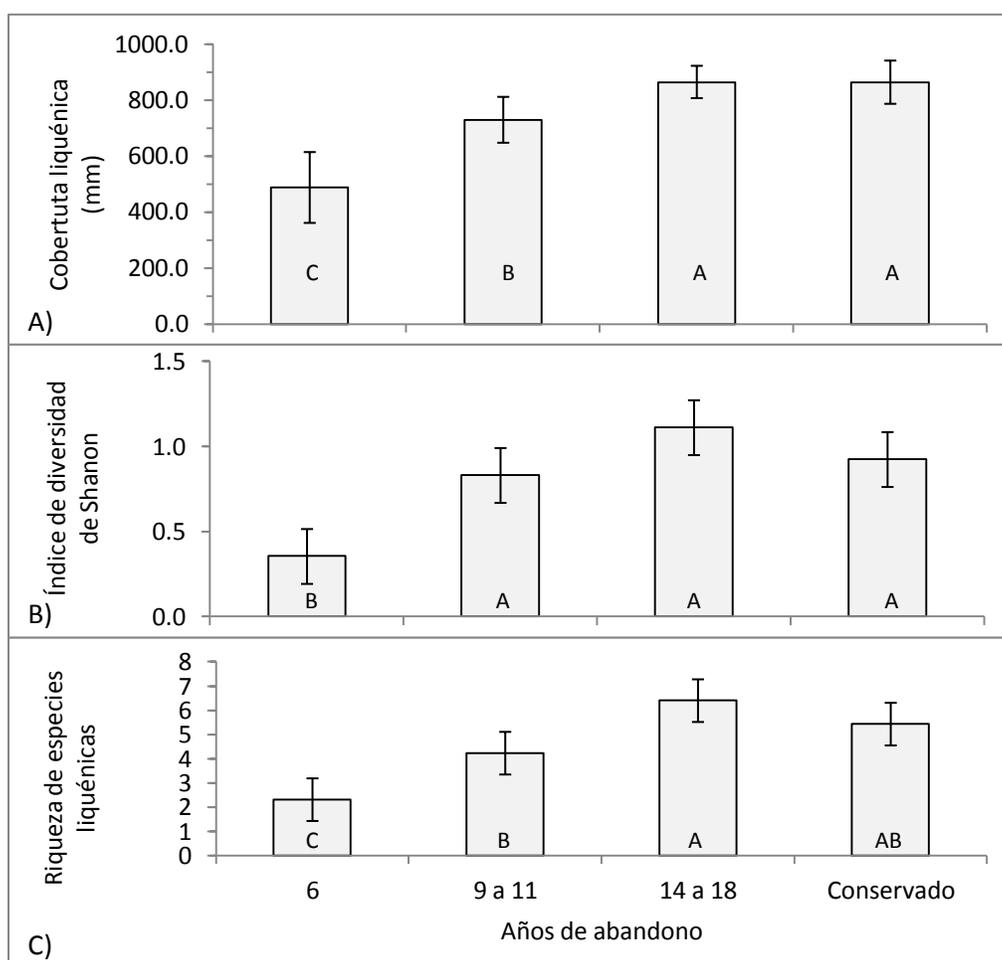


Fig. 4.- Comparación entre niveles de perturbación mediante un ANOVA anidado (todos los valores de $p < 0.0001$) para: A) Cobertura líquénica. B) Índice de diversidad de Shannon. C) Riqueza de especies líquénicas. Letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0.05$) mediante pruebas de Tukey-Kramer HSD. Las barras de error representan el error estándar.

7.3.1.2 Recuperación de la estructura de las comunidades liquénicas y del ensamblaje de especies en el proceso de sucesión

Para determinar si la estructura de la comunidad liquénica es diferente entre los distintos niveles de perturbación, se hizo un análisis NMS basado en los valores de cobertura total por especie liquénica de cada parcela o transecto (Fig. 5). En la última corrida el análisis usó 62 iteraciones, tuvo un estrés de 6.32 y una inestabilidad de cero para una solución de dos dimensiones.

En el análisis se distingue una clara separación entre las zonas conservadas y las perturbadas. Salvo por las parcelas 6Z y 9-11RA, que tienen valores inusualmente bajos de riqueza de especies liquénicas, las zonas perturbadas no presentaron una clara distinción entre sí. Se formaron dos grupos *a posteriori* (ver elipses en Fig. 5), que representan, por un lado, a las zonas conservadas, y por otro, a las parcelas perturbadas excluyendo a 6Z y 9-11RA. Usando un análisis de MRPP se compararon los dos grupos y se encontró que son estadísticamente diferentes, $p = 0.00079$ y $A = 0.2028$.

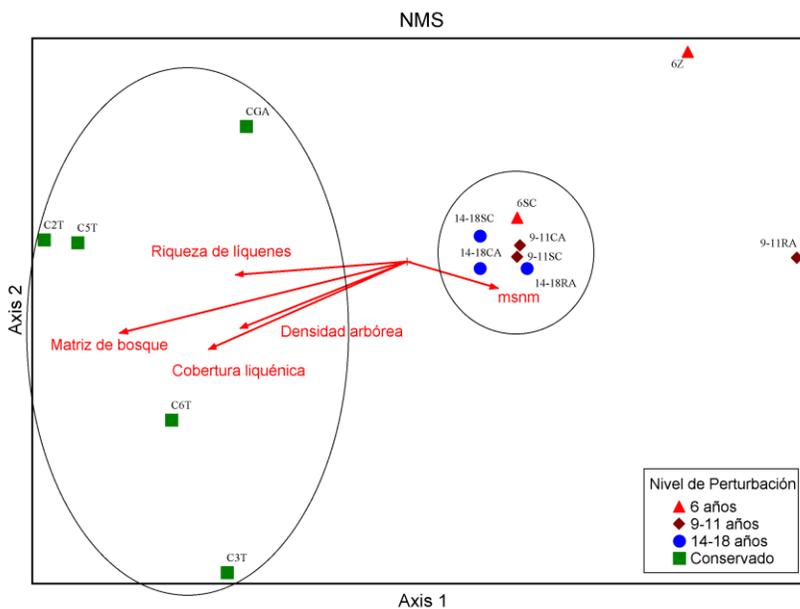


Fig. 5.- Análisis de ordenación NMS basado en la cobertura de especies liquénicas.

Para determinar la proporción de las especies dominantes en cada nivel de perturbación, se hizo un diagrama de abundancia jerarquizado basado en valores de cobertura para cada nivel de perturbación (Fig. 6). En la tabla 3 se muestran los valores totales de riqueza por nivel de perturbación, así como las cinco especies dominantes y los índices de equitatividad de especies (*evenness*), Shanon-Wiener y Simpson.

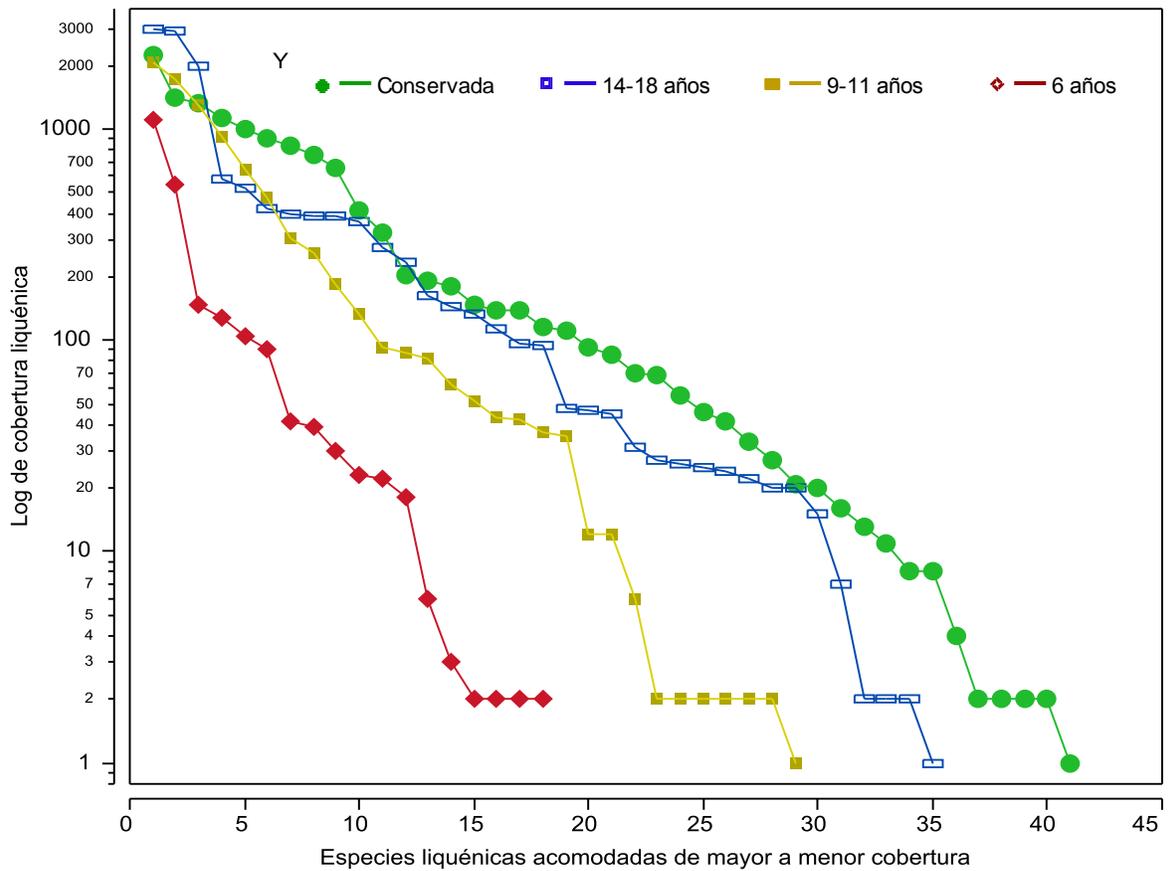


Fig. 6.- Diagrama de abundancia jerarquizado basado en valores de cobertura para cada nivel de perturbación.

Tabla 3.-Ensamblaje de especies líquénicas e índices de diversidad por nivel de perturbación.

	6 años	9-11 años	14-18 años	Conservada
Riqueza	18	29	35	41
Equitatividad	0.582	0.671	0.674	0.748
Shanon-Wiener	1.65	2.258	2.395	2.77
Simpson	0.7007	0.8556	0.8548	0.915
Dominante 1	<i>Pyrenula</i> sp. nov. 2	<i>Pyrenula</i> sp. nov. 2	<i>A. cinnabarina</i> s.e.	<i>A. cinnabarina</i> s.e.
Dominante 2	<i>A. cinnabarina</i> s.e.	<i>A. cinnabarina</i> s.e.	<i>Pyrenula</i> sp. nov. 2	<i>A. pruinata</i>
Dominante 3	<i>A. cinnabarina</i> s.l. 3	<i>A. cinnabarina</i> s.l. 3	<i>A. cinnabarina</i> s.l. 2	<i>P. aff. septicollaris</i>
Dominante 4	<i>Pyrenula</i> sp. nov. 1	<i>P. ochraceoflava</i>	<i>P. ochraceoflava</i>	<i>Carbacanthographis</i> sp. 1
Dominante 5	<i>B. medialis</i>	<i>A. cinnabarina</i> s.l. 1	<i>A. cinnabarina</i> s.l. 3	<i>L. occultum</i>

7.3.1.3 Grupos sucesionales y la relación entre caracteres liquénicos y el nivel de perturbación

Al analizar los valores de cobertura de cada especie liquénica a través de los cuatro niveles de perturbación, se formaron seis grupos de especies con distintos patrones sucesionales (Fig. 7):

1. Generalistas: incluye especies que están presentes independientemente del nivel de perturbación. Salvo por las parcelas más jóvenes, no presentan un patrón gradual en sus valores de cobertura. El grupo se compone por: *A. cinnabarina s.e.*, *P. ochraceoflava* y *Pyrenula* sp. nov. 1 (Fig. 7A).
2. Colonizadores graduales: son especies presentes desde las parcelas más jóvenes, presentan valores muy bajos en un inicio y a diferencia del grupo anterior, un incremento constante en su valor de cobertura conforme madura el bosque. El grupo se compone por: *A. astroidestera*, *E. marusae* y *Eremithallus* sp. nov. (Fig. 7B).
3. Colonizadores con descenso temprano: son especies cuyo máximo valor de cobertura se encuentra en las parcelas con 9-11 años de abandono. Presentan una reducción abrupta en su cobertura en las parcelas de 14-18 años, en la mayoría de los casos, desapareciendo completamente en las zonas conservadas. El grupo se compone por: *A. cinnabarina s.l. 1*, *A. cinnabarina s.l. 3*, *C. editae*, *G. cicatricosa*, *Phaeographis* sp. 1, *P. bahiana*, *T. malmei* y *T. platyostomum* (Fig. 7C).
4. Colonizadores con descenso tardío: muy parecido al grupo anterior, sin embargo, su valor de cobertura máximo está en las parcelas con 14-18 años de abandono. Si bien la mayoría de las especies de este grupo están presentes en las zonas conservadas, tienen valores de cobertura muy bajos. El grupo se compone por: *A. cinnabarina s.l. 2*, *B. medialis*, *B. californica*, *C. nepalense*, *H. leprevostii*, *Lecanora* sp. 1, *P. anomala*, *P. ochraceoflavens* y *Pyrenula* sp. nov. 2 (Fig. 7D).
5. Colonizadores tardíos: son especies que aparecen por primera vez en las parcelas con 14-18 años de abandono y aumentan su cobertura en las zonas conservadas. El grupo se compone por: *L. occultum*, *P. cf. cocoes*, *P. circumfiniens* y *P. tenuisepta* (Fig. 7E).
6. Indicadores de zonas conservadas: son especies presentes únicamente en las zonas conservadas. El grupo se compone por: *A. pruinata*, *P. distans*, *P. cubana*, *P. psoriformis*, *P. aff. septicollaris*, *S. medusulina* y *T. stictideum* (Fig. 7F).

A partir de los grupos sucesionales descritos anteriormente, se hizo un NMS para analizar en qué características difieren las especies que pueden colonizar zonas perturbadas de las que prefieren bosques conservados. En la última corrida, el análisis usó 500 iteraciones, tuvo un estrés de 14.80 y una inestabilidad de 0.0034 para una solución de 3 dimensiones.

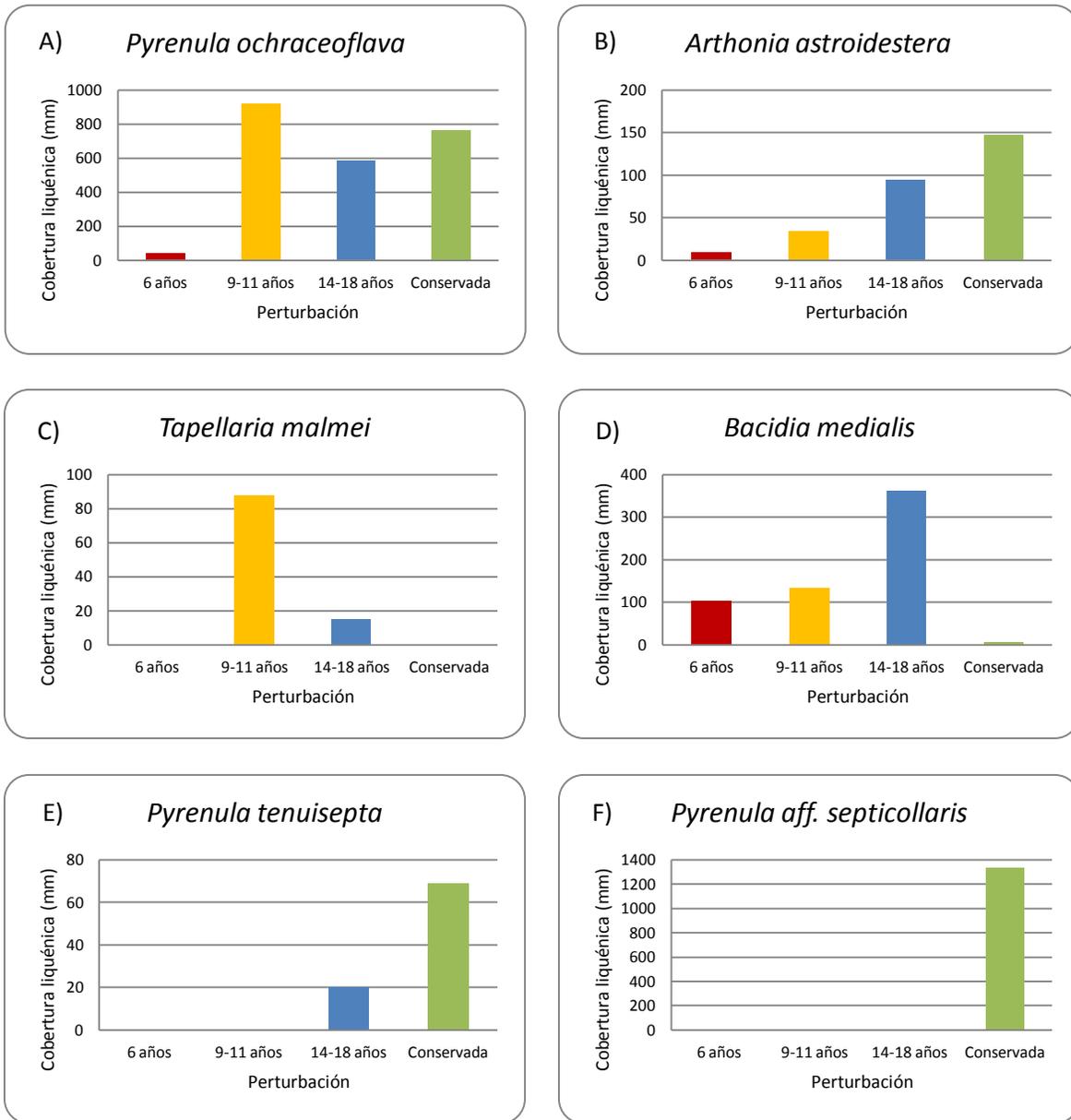


Fig. 7.- Patrones sucesionales de especies líquénicas. A) Generalistas; B) Colonizadores graduales; C) Colonizadores con descenso temprano; D) Colonizadores con descenso tardío; E) Colonizadores tardíos; F) Indicadores de zonas conservadas.

Como era de esperarse, el análisis separó a las especies de manera congruente con los grupos sucesionales (Fig. 8). Para hacer más fácil la comparación, las especies se dividieron en dos tipos de comportamiento: El primero (desde el extremo superior izquierdo) incluye a los colonizadores con descenso temprano, los colonizadores con descenso tardío y a las especies generalistas, es decir, aquellos líquenes con una relación positiva o inexistente a la perturbación. El segundo tipo (desde el extremo inferior derecho) incluye a los colonizadores tardíos, los colonizadores graduales y a las especies indicadoras de zonas conservadas, es decir, especies favorecidas por lugares conservados o poco perturbados.

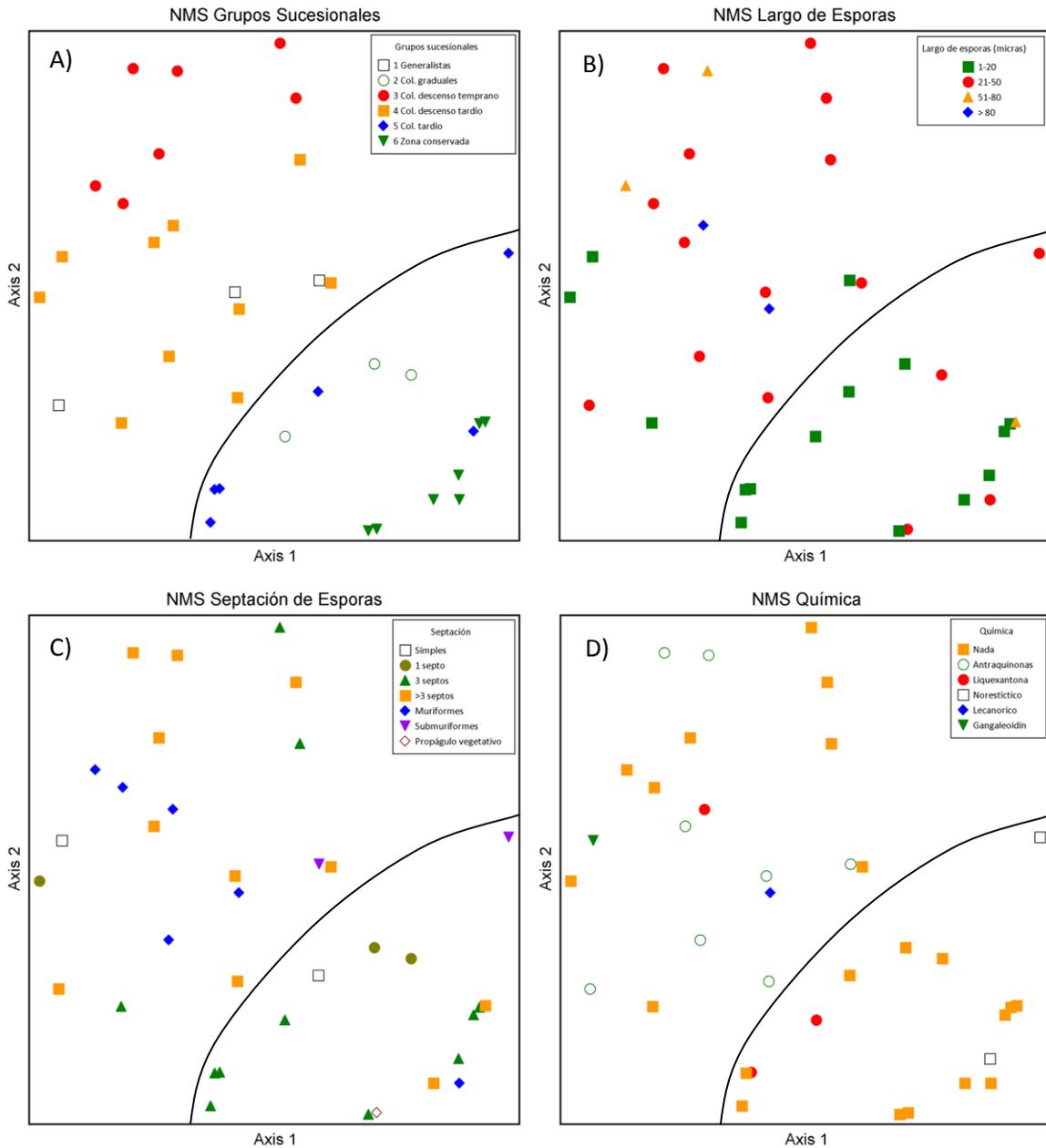


Fig. 8.- Análisis de ordenación NMS relacionando caracteres liquénicos con grupos sucesionales.

Se encontró que las especies con esporas menores a 20 μm de largo tienden a preferir las zonas conservadas, mientras que especies con esporas mayores prefieren las zonas perturbadas (Fig. 8B). De igual manera y probablemente correlacionado con el tamaño de las esporas, las zonas conservadas tienen mayor proporción de especies con tres o menos septos, mientras que las zonas perturbadas con más de tres septos o muriformes (Fig. 8C). Otro factor que presentó diferencias fue la química secundaria de las especies, estando las antraquinonas presentes en las zonas perturbadas y el ácido norestictico en las conservadas (Fig. 8D). La mayoría de las especies en la zona de estudio estuvieron asociadas con fotobiontes del género *Trentepohlia*; sin embargo,

cinco de las seis especies asociadas a *Trebouxia s. l.* prefieren zonas perturbadas. Otros caracteres como color del talo, tipo de ascocarpo y color de las esporas no mostraron una relación con los grupos formados.

7.3.2 Zona conservada

7.3.2.1 Influencia de la ubicación de los sitios de muestreo en la estructura de la comunidad líquénica en zonas conservadas

Para analizar el efecto de la ubicación de los sitios de muestreo se hizo un NMS de las cinco zonas conservadas. En la última corrida el análisis usó 500 iteraciones, tuvo un estrés de 17.29 y una inestabilidad de 0.00009 para una solución de 3 dimensiones. Se encontró que el transecto 3 (ubicado en el cerro Calandria, ver Fig. 2) tiende a separarse de los demás (Fig. 9). Presenta altos valores de cobertura para *L. occultum* y bajos para especies características de la zona como *A. cinnabarina s.e.* y *P. aff. septicollaris*. Por otra parte, los forofitos pertenecientes a los otros transectos formaron un grupo entremezclado.

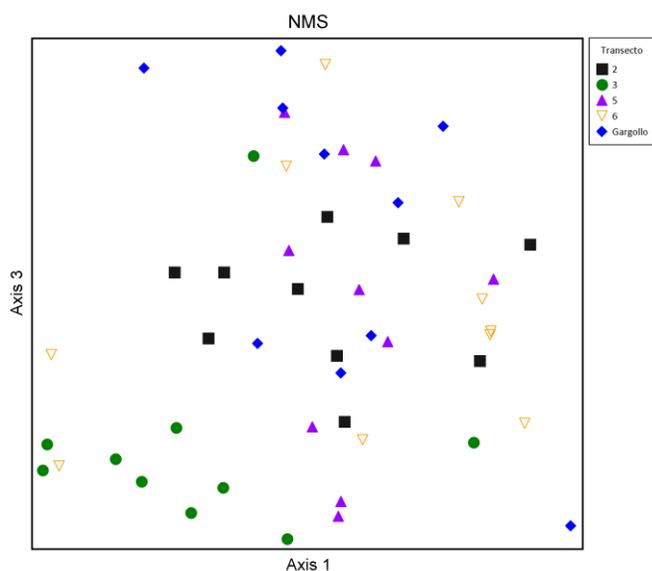


Fig. 9.- Análisis de ordenación NMS basado en la cobertura de especies líquénicas por forofito

Mediante un MRPP se obtuvo el promedio de distancias entre los árboles de cada sitio, encontrándose mayor homogeneidad en el transecto 3 (Tabla 7.3.2.1a), el cual, fue diferente significativamente de los transectos 2 ($A = 0.057$, $p = 0.006$), 5 ($A = 0.059$, $p = 0.006$) y de la parcela Gargollo ($A = 0.07$, $p = 0.001$). La diferencia entre sitios no fue relevante ($A = 0.044$, $p = 0.0012$).

Tabla 4.- Distancia promedio de la estructura de lo comunidad líquénica entre árboles por sitio de muestreo, así como valores de riqueza total analizada.

Sitio de muestreo	2T	3T	5T	6T	Gargollo
Distancia promedio	0.816	0.787	0.863	0.865	0.874
Riqueza líquénica	18	18	25	21	22

7.3.2.2 Influencia de la distancia en la estructura de la comunidad liquénica

Usando la prueba de Mantel no se encontró relación entre la disimilitud en las comunidades liquénicas y la distancia entre forofitos dentro de cada transecto (escala 1, de 1-196 m). Sin embargo, al incluir los tres transectos de la EBCh se encontró una relación ligera y significativa (escala 2, de 1-2089 m). Al incrementar la distancia analizada en varios km, la relación no fue significativa (escala 3, 1-13444 m). En la tabla 5 se resumen los resultados de la prueba de Mantel para las tres escalas.

Tabla 5.- Resultados de la prueba de mantel entre distancia geográfica y disimilitud en la estructura de la comunidad liquénica. n = número de árboles muestreados; r = estadístico estandarizado de Mantel; p = valor estadístico de p; * = valor estadísticamente significativo.

Escala	n	r	p
Transecto 2 (1)	4	-0.019	0.964
Transecto 5 (1)	5	0.527	0.058
Transecto 6 (1)	6	-0.051	0.818
Estación (2)	15	0.186	0.034*
Todos (3)	17	-0.136	0.308

Para analizar más a fondo los resultados de la segunda escala, se hizo una prueba de MRPP agrupando los forofitos por transecto. Al igual que en la prueba de Mantel, se encontraron diferencias significativas que explican una proporción pequeña de los datos ($A = 0.058$, $p = 0.012$). Al hacer el análisis por parejas, se encontraron diferencias significativas únicamente al comparar el transecto 2 contra el 5 ($A = 0.06$, $p = 0.023$) ó el 6 ($A = 0.071$, $p = 0.01$) resultados que no coinciden con la distancia entre transectos (Fig. 2).

7.3.2.3 Influencia del diámetro a la altura del pecho (DAP) en la estructura de la comunidad liquénica

Al analizar todos los ejemplares del forofito *T. paucidentata*, mediante una prueba de Mantel, se encontró que entre más difieren los valores de DAP, la disimilitud en la estructura de las comunidades liquénicas tiende a aumentar ($r = 0.348$, $p = 0.003$).

Para entender dónde se encuentra dicha variación se separaron los forofitos en tres grupos de acuerdo a su DAP: 3-4, 5-6 y 7-8 cm. Mediante un MRPP se encontraron pequeñas diferencias entre los dos últimos grupos ($A = 0.06$, $p = 0.025$). Por otro lado, el análisis mostró datos relevantes acerca de la disimilitud entre árboles dentro de cada grupo, siendo estos de 0.90, 0.71 y 0.77 respectivamente; como comparación la disimilitud entre todos los ejemplares analizados de *T. paucidentata* fue de 0.82.

Al comparar los valores de DAP con la cobertura líquénica, se encontró una relación positiva y estadísticamente significativa en los árboles de *T. paucidentata* con DAP menor a 7 cm. Por otra parte, los forofitos más gruesos presentaron una disminución importante en sus valores de cobertura (Fig. 10A). Al comparar todos los árboles de la zona conservada se encontraron patrones similares (Fig. 10B).

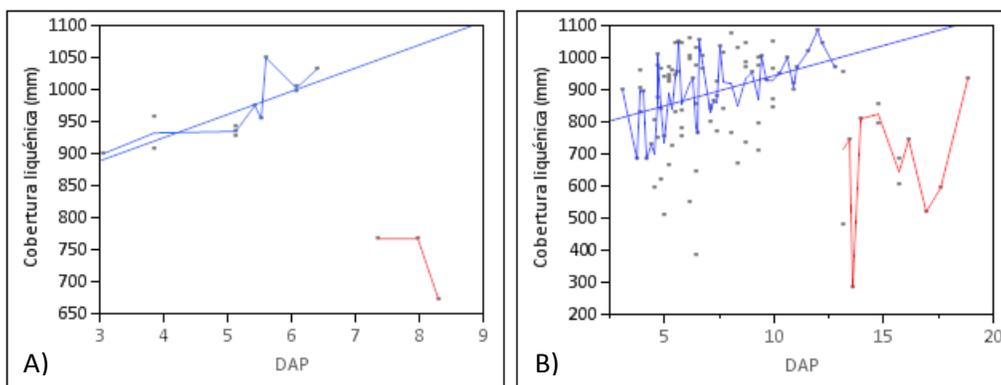


Fig. 10.- Regresión lineal entre DAP y cobertura líquénica. En cada gráfica se analizaron de manera independiente dos grupos separados por su valor de DAP, siendo estadísticamente significativas las regresiones del extremo superior izquierdo en ambas gráficas. Se aplicó en cada grupo un ajuste valor por valor (*fit each value*) para ver la tendencia de los datos. A) a partir de los forofitos de la especie *T. paucidentata* $p=0.035$. B) a partir de todos los forofitos de la zona conservada $p = 0.039$.

El DAP no influyó en los valores de riqueza líquénica de los árboles de *T. paucidentata* y tampoco se presentó una relación entre los valores de cobertura y de riqueza (Fig. 11).

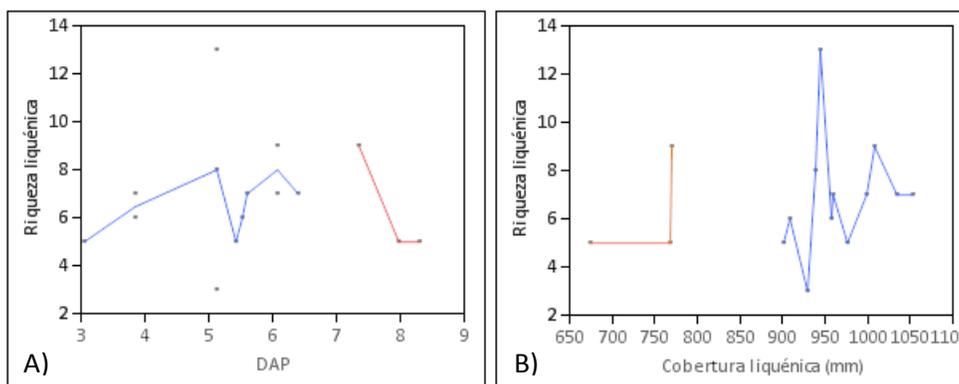


Fig. 11.- Relación no significativa de la riqueza líquénica con: A) DAP de *T. paucidentata*. y B) cobertura líquénica. En cada gráfica se analizaron de manera independiente dos grupos separados por su valor de DAP. Se aplicó en cada grupo un ajuste valor por valor (*fit each value*) para ver la tendencia de los datos.

7.3.2.4 Especificidad por especies de forofitos en la estructura de las comunidades líquénicas

Usando un análisis de MRPP se encontró que los grupos formados por las distintas especies de forofitos (Tabla 6), explican una proporción importante de la variabilidad en la estructura de la

comunidad liquénica ($A = 0.18$; $p = 0.00000002$). Al hacer la comparación por parejas (Tabla 7) se encontraron diferencias significativas en la mayoría de las combinaciones posibles.

Tabla 6.- Árboles incluidos en el análisis de especificidad de forofitos. n = número de ejemplares estudiados. La distancia promedio se calculó mediante un MRPP basado en las diferencias en la estructura de la comunidad liquénica por especie de forofito.

Especie de árbol	n	Distancia promedio
<i>Apoplanesia paniculata</i>	5	0.614
<i>Cordia alliodora</i>	7	0.771
<i>Forchhammeria pallida</i>	5	0.695
<i>Heliocarpus pallidus</i>	6	0.711
<i>Lonchocarpus sp. A</i>	6	0.716
<i>Plumeria rubra</i>	3	0.806
<i>Thouinia paucidentata</i>	5	0.601

Tabla 7.- Resultados del análisis de MRPP por parejas de especies de forofitos. A = Estadístico A; p = valor de p; * = valor estadísticamente significativo.

Forofito 1 vs	Forofito 2	A	p	Forofito 1 vs	Forofito 2	A	p
<i>A. paniculata</i>	<i>C. alliodora</i>	0.0300	0.154	<i>F. pallida</i>	<i>H. pallidus</i>	0.1605	0.0014*
<i>A. paniculata</i>	<i>F. pallida</i>	0.2109	0.0020*	<i>F. pallida</i>	<i>Lonchocarpus sp. A</i>	0.1240	0.007*
<i>A. paniculata</i>	<i>H. pallidus</i>	-0.0341	0.8575	<i>F. pallida</i>	<i>P. rubra</i>	-0.0293	0.5149
<i>A. paniculata</i>	<i>Lonchocarpus sp. A</i>	0.2122	0.0015*	<i>F. pallida</i>	<i>T. paucidentata</i>	0.1475	0.0084*
<i>A. paniculata</i>	<i>P. rubra</i>	0.1123	0.0511	<i>H. pallidus</i>	<i>Lonchocarpus sp. A</i>	0.1707	0.001*
<i>A. paniculata</i>	<i>T. paucidentata</i>	0.2350	0.0021*	<i>H. pallidus</i>	<i>P. rubra</i>	0.0750	0.0669
<i>C. alliodora</i>	<i>F. pallida</i>	0.1338	0.0012*	<i>H. pallidus</i>	<i>T. paucidentata</i>	0.2017	0.0010*
<i>C. alliodora</i>	<i>H. pallidus</i>	0.0353	0.1016	<i>Lonchocarpus sp. A</i>	<i>P. rubra</i>	0.1334	0.0136*
<i>C. alliodora</i>	<i>Lonchocarpus sp. A</i>	0.1457	0.0008*	<i>Lonchocarpus sp. A</i>	<i>T. paucidentata</i>	0.0584	0.0329*
<i>C. alliodora</i>	<i>P. rubra</i>	0.0799	0.0377*	<i>P. rubra</i>	<i>T. paucidentata</i>	0.1594	0.01010*
<i>C. alliodora</i>	<i>T. paucidentata</i>	0.1499	0.0011*				

Mediante un análisis NMS se encontró que las especies de forofitos se separan en dos grupos (Fig. 12). El primero, dentro de la elipse, se compone por los ejemplares de *A. paniculata*, *C. alliodora* y *H. pallidus* mientras que el segundo, por fuera de la elipse, por los de *F. pallida*, *Lonchocarpus sp. A* y *T. paucidentata*. Por otra parte, los tres árboles de *P. rubra*, encontrada únicamente en el cerro la Calandria, se distribuyeron en ambos grupos. En la última corrida el análisis usó 500 iteraciones, tuvo un estrés de 22.99 y una inestabilidad de 0.00184 para una solución de 2 dimensiones. Al comparar los dos grupos formados mediante un MRPP se encontró que son estadísticamente diferentes ($A = 0.124$, $p = 0.00000000$) y que el primero presenta una distancia promedio menor entre sus elementos, 0.72 en comparación con 0.79 del segundo grupo.

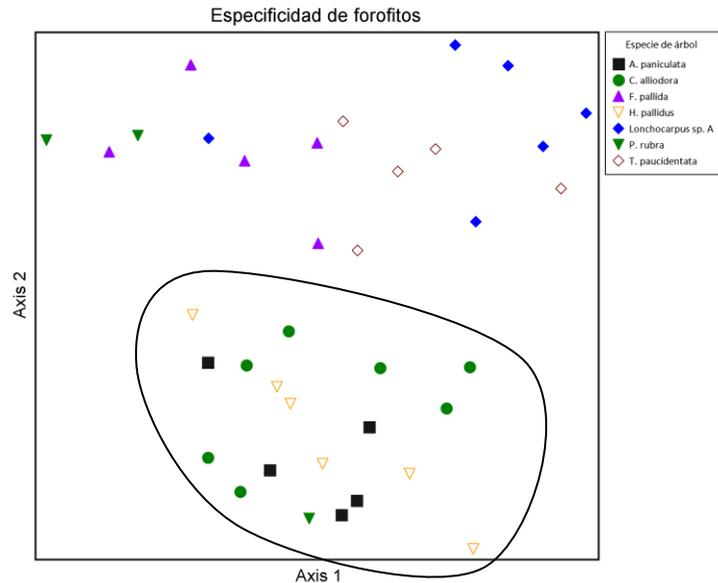


Fig. 12.- Análisis de ordenación NMS basado en la cobertura de especies líquénicas para determinar especificidad de forofito. El grupo 1 se encuentra dentro de la elipse y el grupo 2 por fuera de la misma.

Usando las características de las cortezas a estudiar, se formaron grupos *a posteriori* y mediante un MRPP se analizó la relación entre los grupos formados y la estructura en la comunidad líquénica. Factores como presencia de látex, abundancia de lenticelas y tipo de corteza, presentaron valores que, aunque estadísticamente significativos, explicaron una proporción muy pequeña de los datos (valores de $A < 0.04$). Otros factores como la ubicación de los forofitos, el grosor de la corteza y el tipo de desprendimiento de la misma, tampoco fueron relevantes (valores de $A < 0.05$).

Con un análisis de especies indicadoras se encontraron 6 especies líquénicas asociadas a los grupos de forofitos obtenidos (Tabla 8). Si bien *P. ochraceoflava* y *P. aff. septicollaris* son buenos indicadores para el grupo 2, raramente se encuentran en un mismo árbol de manera simultánea. Se encontró mayor asociación de *P. ochraceoflava* con el forofito *F. pallida* y de *P. aff. septicollaris* con los forofitos *Lonchocarpus sp. A* y *T. paucidentata*.

Tabla 8.- Especies líquénicas indicadoras de cada grupo de forofitos. Ver ambos grupos en figura 12. VI observado = Valor como indicador; p = valor estadístico de p , todos estadísticamente significativos.

Especie líquénica	Grupo	VI observado	p
<i>A. cinnabarina</i>	1	93.2	0.0002
<i>Eremithallus sp. nov.</i>	1	68.4	0.0002
<i>B. californica</i>	1	31.6	0.018
<i>E. marusae</i>	1	26.3	0.0432
<i>P. ochraceoflava</i>	2	64.7	0.0026
<i>A. pruinata</i>	2	55.6	0.0002
<i>P. aff. septicollaris</i>	2	55.6	0.0004
<i>P. distans</i>	2	38.7	0.0174

8. Discusión

8.1 Taxonomía y florística

En este trabajo se identificaron 116 especies liquénicas y 21 morfoespecies; sin embargo, varios puntos sugieren que la riqueza de especies en el área estudiada es mucho mayor. Aunque se identificó la totalidad de las muestras de géneros representativos como *Pyrenula* y *Lecanora*, a la fecha falta identificar a nivel de especie poco más de la mitad de los 3776 ejemplares colectados, principalmente en los géneros *Arthonia*, *Graphis* y *Opegrapha*. Por otro lado, nuestro estudio se basó en los líquenes del tronco de los forofitos, otros sustratos como dosel, rocas y hojas no fueron considerados. Tampoco se han analizado los líquenes presentes en la selva mediana subperennifolia o en la vegetación riparia. Observaciones personales sugieren que a nivel de paisaje, la riqueza de especies en la EBCh y zonas aledañas supera las 200 especies.

La falta de estudios similares en otras regiones con bosque tropical seco hace que la comparación de los valores de riqueza aquí presentados sea muy limitada. El único trabajo encontrado sobre líquenes de dicho ecosistema reportó 91 especies liquénicas a través de un muestreo sistemático de 20 árboles en Colombia (Rincón Espitia, 2011). Por su parte, Cáceres y colaboradores (2008b) reportaron 84 especies de líquenes al recolectar de manera oportunista en cinco sitios (cada uno con entre 50 y 100 árboles muestreados) de caatinga en Brasil; un tipo de vegetación con características similares al bosque tropical seco (Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa, 2010). Al parecer, nuestra área de estudio tiene altos valores de riqueza de especies para el tipo de ecosistema que presenta.

De las 116 especies aquí reportadas, cinco son especies nuevas y 63 son nuevos registros para México. De éstas destacan los nuevos registros para el país a nivel de género de *Bactrospora*, *Mazaediothecium*, *Ramonia* y *Trinathotrema*. El género *Eremithallus* representa, además de dos especies nuevas, un nuevo registro a nivel de orden (Eremithallales) para Norteamérica. Cabe destacar que el único miembro previamente conocido de dicho orden se encuentra en un relicto de bosque tropical en Costa Rica (Lücking *et al.*, 2008), por lo que la conservación de la Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala (RBCC) sería de vital importancia en el mantenimiento de la línea evolutiva de todo un linaje fúngico.

Una alta proporción de los taxa en los géneros *Arthonia*, *Carbacanthographis* y *Opegrapha* no se han podido identificar a nivel de especie con las claves existentes, estos casos pueden contener una alta proporción de especies nuevas que serán trabajadas en estudios posteriores. Cabe destacar que el género *Graphis* se incluyó en los análisis ecológicos pero su tratamiento taxonómico está siendo llevado a cabo en un proyecto paralelo a este por Barcenás-Peña (en preparación).

Si bien se tienen reportadas 119 especies liquénicas en 29 artículos para el estado de Jalisco (Anexo 1), todas las especies trabajadas en esta tesis son nuevos registros para la RBCC y exceptuando una, para Jalisco, por lo que se duplica el número de líquenes conocido para el

estado. La gran cantidad de registros nuevos se debe a que los trabajos anteriores para el estado, han incluido únicamente zonas con bosque templado.

Como resultado del estudio taxonómico en esta tesis, a la fecha se ha colaborado en dos publicaciones: La descripción de *Eremithallus marusae* en Lumbsch *et al.* (2011) y una nueva combinación y registro para México de *Trinathotrema stictideum* en Lücking *et al.* (2011).

8.2 Niveles de perturbación

El bosque tropical seco se caracteriza, entre otras cosas, por una marcada época de secas en la que la mayoría de los árboles pierden sus hojas, pero al contrario de lo que ocurre con el agua en estado líquido, la humedad atmosférica puede presentar valores altos a lo largo de todo el año. Estudios anteriores en nuestra zona de estudio reportaron valores diurnos de humedad relativa promedio de 68% para el mes más seco y de 90% para el mes más húmedo del año, con valores nocturnos mayores al 90% en todos los meses del año (Camou, 2001; García-Oliva *et al.*, 2002). Dichas condiciones microambientales son muy favorables para el crecimiento liquénico (Lakatos, 2011) y pueden propiciar que una vez que los líquenes se establezcan su crecimiento sea rápido. Dentro de las primeras dos décadas de abandono, las parcelas que estudiamos parecían haber recuperado sus comunidades liquénicas. Los árboles de las parcelas con 14-18 años de abandono no presentaron diferencias estadísticas en sus valores de riqueza de especies, cobertura liquénica y diversidad (estimada con el índice de Shanon-Wiener) al compararlos con los de árboles de las zonas conservadas.

Sin embargo, al analizar la heterogeneidad entre los sitios estudiados se evidenció una clara separación entre las zonas conservadas y las perturbadas, teniendo las primeras notablemente más heterogeneidad (Fig. 5), que a su vez, implica mayor resiliencia en el ecosistema. Algunos componentes estructurales de la comunidad, como la riqueza de especies y el índice de Shanon-Wiener, tuvieron una recuperación constante en el gradiente creado por los cuatro niveles de perturbación, Por otra parte, los valores de equitatividad y del índice de Simpson presentaron una asíntota en las dos últimas edades de abandono, lo que implica un sesgo en el proceso de recuperación y, a diferencia de lo que ocurre en las zonas conservadas, evidenció una marcada dominancia de unas pocas especies.

Al analizar las cinco especies dominantes en cada nivel de perturbación, se puede entender por qué las parcelas perturbadas son homogéneas. Tres especies: *Pyrenula* sp. nov. 2, *A. cinnabarina* s.e. y *A. cinnabarina* s.l. 1, colonizaron las parcelas más jóvenes y su dominancia se mantuvo en todas las edades de abandono. Las parcelas de 9-11 y 14-18 años compartieron 4 de las 5 especies con mayor dominancia, y de éstas, sólo una (*A. cinnabarina* s.e.) con las zonas conservadas.

El hecho de que las parcelas con 14-18 años de abandono presenten altos valores de cobertura, puede implicar que el componente liquénico de los ciclos de micronutrientes y agua en el ecosistema se está recuperando. Sin embargo, debido a la baja heterogeneidad y equitatividad

de las comunidades liquénicas en dichas parcelas, algunas interacciones con otros organismos, por ejemplo hervivoría y creación de nichos, podrían sesgarse fuertemente a los pocos líquenes dominantes. Si esto ocurre, las interacciones de unas pocas especies liquénicas estarían siendo favorecidas a expensas de otras (Kremen, 1992).

Otro efecto importante de los altos valores de cobertura liquénica en los árboles de las parcelas abandonadas, es que no hay espacios disponibles para que nuevas especies colonicen. De manera general, en la sucesión liquénica las especies pioneras son costrosas, conforme la comunidad liquénica (y el sustrato en el caso de los líquenes cortícolas) va madurando, las condiciones microambientales tienden a favorecer un recambio de especies hacia líquenes de crecimiento folioso y fruticoso (Hilmo, 1994). Los líquenes foliosos son competidores más agresivos (Ferry y Lodge, 1996) y al no estar tan estrechamente adheridos al sustrato, son capaces de crecer sobre especies costrosas y desplazarlas. Sin embargo, en los bosques tropicales, las condiciones microambientales del sotobosque ocasionarían un balance negativo en la dinámica del carbono de los macrolíquenes, lo que los hace virtualmente ausentes (Lakatos, 2006). Como consecuencia, los microlíquenes establecidos en un ecosistema como el de nuestro estudio, serían reemplazados únicamente por otros microlíquenes. Nuestras observaciones coinciden con las de Wolseley y Aguirre-Hudson (1997), en que una vez que un micro líquen se establece, la probabilidad de que sea desplazado por otro microlíquen es baja, pudiendo así permanecer muchos años en el tronco del forofito.

Para que ocurra un recambio de especies y continúe el proceso de sucesión, se requiere que algunos líquenes ya establecidos mueran o que se generen nuevos espacios en las cortezas. Dichos espacios se crean cuando nuevos árboles se desarrollan o en menor medida en forofitos con corteza escamosa; si bien hay una formación continua de áreas vacías en el dosel de los árboles jóvenes, es de esperarse que las comunidades liquénicas ahí presentes sean diferentes (Hilmo, 1994; Komposch y Hafellner, 2003). Como consecuencia de la falta de espacios y del improbable desplazamiento de especies entre microlíquenes, el proceso de sucesión de las especies liquénicas en las parcelas de 14-18 años parece estar en una fase de inhibición. Considerando que las especies previamente establecidas y/o dominantes liberarán mayor cantidad de esporas en el ambiente, es probable que colonicen una gran proporción del área nueva disponible en las cortezas. De ser así, para que la estructura de la comunidad liquénica se asemeje a la de las zonas conservadas se podrían requerir varias generaciones de árboles.

Nuestra hipótesis de una fase de inhibición coincide con los resultados descritos en párrafos anteriores al comparar las últimas dos edades de abandono: si bien los datos de cobertura y riqueza de especies liquénicas aumentaron, los referentes a la marcada dominancia de algunas especies, como el índice de Simpson y la equitatividad, permanecieron constantes; lo que contradice lo esperado en el proceso de sucesión (McGill *et al.*, 2007).

Armesto y Contreras (1981) llegaron a conclusiones similares al estudiar líquenes saxícolas. En su trabajo probaron las predicciones de la teoría de biogeografía de islas considerando a rocas aisladas como islas. Encontraron tasas de recambio de especies prácticamente imperceptibles y

sugirieron que una vez que un líquen se establece, su extinción será improbable en ausencia de perturbaciones externas. Como consecuencia, las especies se acumularán en el tiempo ecológico hasta llegar a un límite inherente a las condiciones del sustrato, creando así, un estado de no equilibrio. A diferencia de lo que ocurre en las rocas, los árboles tienen la ventaja de ser reemplazados por otros de manera mucho menos lenta, por lo que el proceso de sucesión eventualmente se reactivará.

Aunque las especies dominantes ocasionan que las edades de abandono no sean distinguibles entre sí, algunos líquenes presentaron patrones particulares que se pueden asociar con el grado de perturbación. Dichos patrones sucesionales (Fig. 7) parecen tener poca relación con las especies de forofitos presentes en cada edad de abandono, ya que ninguno de los líquenes con tendencia marcada hacia las zonas perturbadas presentó especificidad hacia árboles ausentes en las zonas conservadas. Es importante aclarar que los grupos están formados por tendencias en los valores de cobertura de las especies líquénicas, es decir, especies catalogadas como colonizadoras con descenso temprano (grupo 3) son muy abundantes en las parcelas de 9-11 años, sin embargo, algunas están presentes en las zonas conservadas aunque con valores muy bajos.

Al comparar las características de las especies que prefieren zonas conservadas o perturbadas (Fig. 8), se encontró que las esporas grandes ($>20 \mu\text{m}$) y multiseptadas o muriformes tienen facilidad para colonizar las parcelas perturbadas. Aunque la capacidad de dispersión de las esporas de mayor tamaño es menor con respecto a la de las chicas (Hedenås *et al.*, 2003; Carlile *et al.*, 2004), al parecer, fue suficiente para el relativamente bajo grado de fragmentación de nuestra zona de estudio (Sánchez-Azofeifa *et al.*, 2009). Por otra parte, las esporas grandes cuentan con mayor cantidad de recursos alimenticios para sustentar a la hifa recién germinada (Sanders y Lücking, 2002), lo que incrementa las posibilidades de encontrar un fotobionte compatible e iniciar la liquenización. A su vez, es probable que una spora grande permanezca viable por más tiempo bajo condiciones ambientales adversas.

Las esporas multiseptadas también pueden presentar ventajas en las zonas perturbadas. Cada una de las células formada por los septos tiene la capacidad de desarrollar hifas germinativas, por lo que varias hifas pueden crecer en diferentes direcciones y cubrir un área mayor en busca de fotobiontes compatibles (Sanders y Lücking, 2002). De igual manera, cada una de las células podría germinar de manera asincrónica y así incrementar las posibilidades de una liquenización exitosa en un microambiente cambiante o en el que el fotobionte no esté presente siempre. Otras ventajas, descritas por Sweetwood *et al.* (2012), son que esporas con muchos septos pueden fragmentarse sin perder su viabilidad y que esporas grandes y muriformes podrían presentar hifas germinativas a modo de gancho que les ayudarían a ser dispersadas activamente por insectos.

Otra característica de los líquenes que se logran establecer en las zonas perturbadas es una mayor proporción de especies con metabolitos secundarios del grupo de las antraquinonas. Dichas sustancias generalmente están en la corteza líquénica y pueden proteger de la radiación solar excesiva al aparato fotosintético del fotobionte, así como de la radiación ultravioleta al talo

liquénico en su conjunto (Elix y Stocker-Wörgötter, 2008; Beckett *et al.*, 2008). Por otra parte, los líquenes que prefieren zonas conservadas tienen mayor proporción de especies con ácido norestíctico. Armaleo *et al.* (2008) sugieren que bajo condiciones de humedad, dicho ácido puede contribuir a una difusión eficaz del CO₂ en el interior del líquen y que su síntesis está relacionada de manera negativa con la cantidad de luz recibida. De esta manera, las condiciones iniciales de alta insolación en las parcelas perturbadas, podrían favorecer líquenes con antraquinonas, mientras que las condiciones de alta humedad en la época de lluvias de las zonas conservadas, podrían favorecer líquenes con ácido norestíctico. Así mismo, las pocas especies asociadas con fotobiontes del grupo *Trebouxia s.l.* tienen preferencia a establecerse en zonas perturbadas, lo cual concuerda con su mayor capacidad para soportar insolación directa.

La pregunta es, ¿qué tan diferentes son las parcelas perturbadas de las conservadas? Al parecer, las condiciones microambientales de las parcelas de 14-18 años no varían fuertemente con respecto a las zonas conservadas. Estudios anteriores en las mismas parcelas mencionan que cuando éstas tenían entre 8-12 años de abandono, la densidad de plantas leñosas no era estadísticamente diferente a la de las zonas conservadas y que compartían entre sí poco más del 50% de las especies arbóreas; es decir, dichas parcelas tenían más similitud con las zonas conservadas que con las de edad de abandono inmediata anterior de 3-5 años (Chazdón *et al.*, 2011). Por su parte, Ramos-López (2009) mencionó que los atributos estructurales y de composición vegetal eran muy similares entre las parcelas de 8-12 años y las zonas conservadas. De igual manera, la apertura del dosel no era diferente entre las parcelas más viejas y las zonas conservadas, pero sí con respecto a las otras dos edades de abandono (Maza-Villalobos *et al.*, 2011a, b). Si bien los datos de apertura del dosel en este trabajo no son comparables, 6 años después de lo medido por Maza-Villalobos, no se encontró diferencia entre las edades de abandono y las zonas conservadas.

Si las condiciones microambientales son similares entre las zonas conservadas y las parcelas de 14-18 años, es probable que en las condiciones observadas de dichas parcelas, las especies liquénicas consideradas como indicadoras de zonas conservadas no tengan una limitante ecofisiológica para su establecimiento. Sillett *et al.* (2000) concluyeron que el líquen indicador de bosques viejos *Lobaria oregana*, es capaz de crecer y establecerse en bosques jóvenes, pero una limitante en su dispersión se lo impide. En nuestro estudio, las especies que indican zonas conservadas tendrían limitaciones para establecerse en parcelas jóvenes, mientras que en parcelas con más edad de abandono, la limitante sería la competencia con otras especies y la falta de espacios disponibles.

Si bien algunas especies pueden permanecer a lo largo del gradiente de perturbación y sus respectivos cambios microambientales, las especies que forman el grupo de colonizadores con descenso temprano (Fig. 7c) parecen seguir un patrón diferente. Este grupo parece estar adaptado a condiciones de insolación directa y podría no sobrevivir en un bosque con un dosel menos abierto. Aunque no se encontraron diferencias en la apertura del dosel entre las parcelas de 9-11 años y las zonas conservadas, éstas sí existían de manera notable en mediciones anteriores

tomadas por Maza-Villalobos *et al.* (2011a). Aunque las especies del grupo de colonizadores con descenso temprano tienen su pico de abundancia en las parcelas de 9-11 años, sus valores de cobertura son relativamente bajos. Por otra parte, los forofitos en los que fueron encontrados presentan una apertura del dosel mayor al promedio de la encontrada en dicha edad de abandono (Miranda-González *et al.*, datos no publicados). Estos últimos dos puntos podrían sugerir que el declive de estas especies ya inició. Un dato a analizar posteriormente es que en este grupo se encuentran las únicas dos especies del área de estudio con campilidios, una estructura de reproducción asexual normalmente asociada con líquenes foliícolas.

Kantvilas y Jarman (2006) estudiaron la regeneración de líquenes en bosques húmedos de Tasmania y encontraron que ningún líquen sobrevivió después de la tala de árboles y la quema del bosque para propiciar la germinación de semillas. Por otra parte, Carlile *et al.* (2004) mencionan que las esporas que caen sobre el suelo, a diferencia de las que caen sobre plantas, rara vez son levantadas por el viento y tienden a morir. Esto nos hace pensar que la gran mayoría de los líquenes y propágulos no sobrevivieron a la roza tumba y quema, sino que fueron dispersados desde lugares aledaños. Al parecer, el tipo de perturbación ocasionado (roza, tumba y quema), provocó una abundancia desproporcionada de unas cuantas especies que ocuparon la mayoría de los nichos disponibles. El que todas las parcelas perturbadas tiendan a agruparse en la misma región del análisis de ordenación, conforme aumenta su edad de abandono (Fig. 5), sugiere un mismo proceso. Es decir, el mismo grupo de especies líquénicas es favorecido, independientemente de la ubicación espacial de las parcelas. Es de esperarse que el eventual cambio en la estructura de esas comunidades ocurra lentamente y de manera estocástica; a su vez, esto podría originar parte de la heterogeneidad encontrada en las zonas conservadas.

8.3 Zona conservada

Contrario a la alta heterogeneidad encontrada al analizar los transectos como unidades de muestreo (por ejemplo, ver figura 5), cuando el análisis se enfoca en los distintos forofitos, su ubicación no resulta tan relevante. Los resultados mostrados en la figura 9 presentan un alto traslape entre los árboles de distintos transectos. Al analizar si la estructura de la comunidad líquénica está relacionada con la ubicación de los forofitos los resultados fueron significativos, pero explicaron una proporción muy pequeña de la variabilidad de los datos.

El transecto 3 (Calandria) fue el único que se separó claramente de los demás, se caracteriza por presentar mayor altitud y por estar orientado hacia el suroeste, como consecuencia, presenta menor capacidad de retención de agua en el suelo, mayores valores de insolación y una mayor intensidad del viento (Balvanera, 1999; Durán *et al.*, 2002). No queda claro si las diferencias en la comunidad líquénica se deben a factores microclimáticos o a que las especies de forofitos del sitio difieren con respecto de los otros transectos. Si bien se puede pensar que las zonas conservadas menos húmedas tenderían a ser similares a las zonas perturbadas, se encontraron diferencias importantes. En el transecto 3, *A. cinnabarina* s.e. y

Pyrenula sp. nov. 2, las dos especies líquénicas dominantes en las regiones perturbadas, presentan valores de cobertura muy bajos para el primer caso y nulos para el segundo, por otra parte, dos especies indicadoras de lugares conservados, *A. pruinata* y *P. aff. septicollaris*, si bien no son dominantes, están presentes en dicho transecto.

Al igual que la ubicación espacial de los forofitos, la distancia entre árboles explica una proporción muy baja de las diferencias en la estructura de las comunidades líquénicas. Al parecer, a distancias cortas (1-196 m) los líquenes de la zona de estudio, de manera general, no se distribuyen en parches, es decir, en este rango árboles más cercanos entre sí no tendrán mayor similitud en sus líquenes presentes. Sin embargo, al aumentar el rango de distancias (1-2089 m), la disimilitud entre comunidades líquénicas tiende a incrementarse ligeramente y de manera lineal a la separación entre árboles. El que esta variable explique una proporción pequeña de los datos, puede ser consecuencia del efecto de especies líquénicas raras y con una distribución reducida. Debido a que la prueba de Mantel usada busca una relación lineal entre variables, al incrementar la distancia aún más (1-13444 m) la concordancia entre disimilitud y distancia se vuelve no significativa.

Armesto y Contreras (1981) no encontraron relación entre la distancia entre rocas y los valores de riqueza de líquenes saxícolas. En su trabajo concluyeron dos posibilidades, por un lado, que la inmigración entre rocas cercanas no se ve afectada por la distancia entre éstas, y por otro, que la fuente principal de propágulos que se depositan en las rocas es externa al sistema que estudiaron. Por su parte, Carlile *et al.* (2004) mencionan que la mayoría de las esporas liberadas son depositadas en un radio de 100 m a partir de la fuente. Dichos estudios coinciden con nuestros resultados, por un lado, a distancias cortas (1-196 m) la dispersión de las esporas haría irrelevante la distancia entre árboles. Por ejemplo, los líquenes en la mitad de un transecto podrían dispersarse de manera efectiva a los árboles de cada extremo del transecto, provocando una relativa homogeneización en las especies líquénicas raras. En el caso de distancias intermedias (1-2089 m), los árboles de un mismo transecto tenderían a parecerse entre sí y diferir con respecto a los de otros transectos, pero al ser parte de un continuo de árboles dentro de la Reserva, la incorporación de propágulos provenientes desde fuera de cada transecto podría ocasionar que nuestros datos expliquen una proporción pequeña del patrón encontrado.

El líquen *Ramonia valenzueliana* es un ejemplo de distribución en parche. De los más de 3700 ejemplares estudiados, únicamente dos pertenecen a esta especie y fueron encontrados en árboles de diferente especie pero separados entre sí por menos de 2 m. Si bien es el ejemplo más extremo en el área de estudio, algunas especies líquénicas poco frecuentes como *A. redingeri*, podrían explicar los patrones encontrados en distancias cortas.

De manera similar a lo visto en las parcelas perturbadas, la capacidad de dispersión de la mayoría de las especies líquénicas del área de estudio, no parece ser un factor limitante en el ensamblaje de la comunidad líquénica. El caso más notable es el del líquen *P. psoriformis*, una especie poco frecuente que en el área de estudio se encuentra únicamente en árboles de *Jacquinia nervosa*. Lo peculiar de este líquen es que está presente, de manera dominante, en todos los

individuos adultos de esa especie de forofito; independientemente de la ubicación geográfica y de la distancia entre árboles. El que este líquen no use otras especies de forofitos como puente entre dos árboles de *J. nervosa*, lejanos entre sí, implica una capacidad de dispersión muy efectiva que le permite acceder a la totalidad de los árboles compatibles. Sería interesante estudiar si la dispersión de este líquen es pasiva o si está asociada a un vector.

Si la capacidad de dispersión no es el factor limitante que moldea la estructura de la comunidad líquénica, ¿qué factores podrían ser los responsables? Para el caso particular de *J. nervosa* y *P. psoriformis*, la fenología foliar invertida del forofito podría ser la respuesta. Este árbol se caracteriza por presentar hojas únicamente en la temporada de secas, repercutiendo de manera directa en los líquenes presentes en su tronco. Por un lado, generaría un microambiente menos estresante en la temporada de secas, lo que en consecuencia podría extender el periodo en el que los líquenes permanecen fotosintéticamente activos. Por otra parte, en la temporada de lluvias el dosel del forofito no limitaría la luz que reciben los líquenes.

Resulta extraño que en condiciones tan aparentemente favorables, el ensamblaje de especies sea notablemente similar en todos los individuos de *J. nervosa*. ¿Qué factores ocasionan que sólo unas pocas especies líquénicas se establezcan en este forofito? Una opción es, que al no haber hojas en la temporada de lluvias, los nutrimentos arrastrados de las mismas, por efecto del agua, no estarían llegando a los líquenes de esta especie de árbol. Por otro lado, la corteza de *J. nervosa* tiene una dureza notablemente superior con respecto a los otros forofitos analizados, lo que podría limitar la penetración de las hifas, y por ende, el establecimiento líquénico. Al parecer, pocas especies lograron adaptarse a este árbol y hacer uso de las condiciones favorables que proporciona. La marcada asociación entre *J. nervosa* y su ensamblaje de especies líquénicas, no parece ser la consecuencia de condiciones producida en el tiempo ecológico, sino producto de una adaptación en una escala temporal mucho mayor.

Por su parte, la estructura de las comunidades líquénicas en la gran mayoría de las especies de forofitos, estaría moldeada por factores diferentes a los descritos para *J. nervosa*. Al analizar el efecto del DAP de los forofitos de la especie *T. paucidentata*, se encontró que dicha variable puede explicar casi el doble de lo descrito por la distancia entre árboles. Al dividir los individuos de *T. paucidentata* de acuerdo a su valor de DAP, se encontró una gran disimilitud entre troncos delgados que sugiere una colonización inicial azarosa. Conforme el tronco se engrosa, la disimilitud se hace notablemente menor, probablemente por la competencia entre especies líquénicas y las diferentes tasas de crecimiento de las mismas. Sin embargo, en los troncos más gruesos la disimilitud vuelve a aumentar. *T. paucidentata* se caracteriza por presentar una corteza escamosa que tiende a desprenderse en pedazos a medida que el tronco se engrosa. En los troncos más gruesos es común encontrar parches sin líquenes, producto de dicho desprendimiento. Una manera de explicar el aumento en la disimilitud de los troncos más gruesos, es que las escamas serían expulsadas del árbol de manera independiente a los líquenes que contengan. Como consecuencia, el impacto en la estructura de la comunidad líquénica tendrá un fuerte grado de azar.

De manera congruente con la explicación anterior y con lo expuesto por Ferry y Lodge (1996), se observó que el valor de cobertura liquénica aumenta conforme el tronco engrosa, pero al llegar a árboles muy robustos disminuye de manera abrupta. Sin embargo, este fenómeno también ocurre al analizar árboles cuyas cortezas no se desprenden. Ejemplos muy evidentes son los forofitos *Jacaratia mexicana* y *Amphipterygium adstringens*, que cuando delgados pueden tener valores cercanos al 100% de cobertura liquénica y cuando muy gruesos, presentar unos cuantos manchones. La explicación más plausible sería que conforme el árbol envejece, algunas propiedades físico-químicas de la corteza se modifican y eso repercutiría de manera directa en los líquenes. Ambas especies de árboles presentan una química compleja (Bullock, 2002; Oviedo-Chávez *et al.*, 2003), por lo que la acumulación de sustancias en la corteza conforme el árbol crece, podría inhibir la presencia de líquenes.

Resulta interesante que los valores de riqueza de especies liquénicas no presentaron relación con los de cobertura o con el DAP del forofito. Si bien los árboles analizados más delgados tenían 3 cm de diámetro, ya presentaban valores de cobertura cercanos al 90%. Ambos puntos sugieren que las especies liquénicas colonizan rápidamente los troncos. Tomando como referencia el patrón de cobertura encontrada, se distinguieron dos probables tipos de colonización y crecimiento liquénico. En el primero, se observa gran cantidad de talos delimitados entre sí por hipotalos. Al parecer, el tronco es colonizado por varios propágulos de manera relativamente simultánea, obteniéndose valores altos de riqueza en troncos jóvenes. Cada liquen continúa creciendo hasta entrar en contacto con otro, y a partir de ahí, su expansión se limita al espacio creado por el engrosamiento del tronco; un patrón similar fue descrito por Wolseley y Hudson (1997), en el que árboles con 1 cm de DAP presentaban altos valores de cobertura y en los que los líquenes crecían al mismo ritmo que el forofito. En el segundo caso se observa un proceso similar, pero compuesto por pocos talos liquénicos con valores muy altos de cobertura. Se podría suponer que la estructura de la comunidad liquénica estará influenciada, entre otros, por 3 factores: la cantidad y diversidad de propágulos iniciales, la ubicación en la que caen dichos propágulos y las tasas de crecimiento propias de cada especie.

Para explicar más a fondo este proceso y basándonos en los resultados descritos en párrafos anteriores, se propone la siguiente idea. La corteza de árboles o ramas jóvenes podría presentar características favorables para el establecimiento liquénico, mismas que irían disminuyendo conforme el árbol madura. En árboles de grosor intermedio, la tasa de colonización sería mucho menor, de manera independiente de los espacios disponibles. Sin embargo, la cobertura de los líquenes ya establecidos continuaría incrementándose. La corteza de forofitos con muchos años consistiría en sustratos cada vez menos adecuados para la sobrevivencia liquénica, ocasionando un decremento en los valores de cobertura. De esta manera, cuando unos pocos ejemplares liquénicos son fuertemente dominantes puede ser resultado de una baja colonización inicial y no necesariamente de una fuerte competencia entre especies de líquenes. Las ideas expuestas concuerdan con algunas observaciones. Por ejemplo, en ramas gruesas del forofito *T. paucidentata* se encontró que los espacios vacíos generados por el desprendimiento de escamas, rara vez recuperan la cobertura liquénica. De manera similar, las zonas de corteza

regenerada después de la recolecta de ejemplares, no presentaron crecimiento liquénico en los 2.5 años subsecuentes que duró el trabajo de campo.

Suponiendo que las características de las cortezas tienen un papel tan importante en el establecimiento y sobrevivencia liquénica, es de esperarse que se presenten diferencias en las distintas especies de forofitos, y por ende, repercutan en la estructura de la comunidad liquénica. Contrario a lo esperado, ninguna de las características estudiadas de la corteza explicó una proporción relevante de los patrones encontrados. Por otro lado, al considerar la especie de forofito como el factor a analizar, se encontró que la estructura de la comunidad liquénica es diferente entre especies de árboles y que esa variable explica una proporción importante de la variabilidad de los datos. La aparente incongruencia entre los resultados obtenidos al analizar, por un lado, a la especie de árbol y por otro, a las cortezas, se puede explicar asumiendo que los factores estudiados de las mismas no fueron los adecuados. Cabe destacar que dos variables muy importantes, el pH y la capacidad de retención de agua, serán considerados en estudios posteriores.

De las especies de forofitos analizadas, se encontró que el primer grupo (ver Fig. 12) no presenta diferencias en la estructura de su comunidad liquénica. Se caracteriza por altos valores de cobertura de *A. cinnabarina* s.e., uno de los líquenes más comunes en la región pero virtualmente ausente en los forofitos del grupo 2. También se encontraron asociadas al grupo 1 de forofitos las dos especies nuevas del género *Eremithallus* descritas en esta tesis. Este último punto es importante porque dicho género se diferencia de los demás líquenes conocidos por tener una forma de liquenización única descrita recientemente (Lücking *et al.*, 2008); consiste en la ausencia total de estructuras talinas (corteza, capa algal o medula), que son sustituidas por grupos compactos de algas dentro de células del peridermis del forofito y conectadas mediante hifas provenientes de los apotecios erumpentes. A la fecha se desconoce la manera en la que las algas penetran a las células de la peridermis o si lo hacen antes o después de la liquenización. La alta especificidad de forofitos en las dos especies nuevas de *Eremithallus* encontradas en la zona de estudio, representa una oportunidad invaluable para estudiar los mecanismos detrás de esta peculiar forma de liquenización.

El segundo grupo de forofitos incluye 3 especies de árboles que difieren en su comunidad liquénica. *Lonchocarpus* sp. A y *T. paucidentata* comparten una gran abundancia del líquen *P.* aff. *septicollaris*, pero difieren en las especies liquénicas accesorias, por ejemplo: *F.* cf. *olivaceoalbida* y *P. distans* respectivamente. Por otra parte, el forofito *F. pallida* presenta gran abundancia de *P. ochraceoflava* y *P. distans*. Si bien se encontró que la especie de árbol es una variable más importante que la ubicación o la distancia entre los forofitos, no se han identificado los factores que ocasionan las diferencias observadas. No obstante, las asociaciones de especies descritas en esta tesis serán de gran ayuda en la planeación de proyectos dirigidos a resolver dichas interrogantes. Es importante destacar que en los análisis de especificidad de forofitos se tomaron en cuenta únicamente a 71 especies liquénicas; en un artículo en preparación se usará la totalidad

de las especies. Es de esperarse que las tendencias encontradas no cambien y se obtengan resultados con mayor nivel de detalle.

9. Conclusiones

La estructura en la comunidad de líquenes pudo usarse para distinguir claramente las zonas conservadas de las perturbadas. Se encontró que una vez abandonada un área sujeta a la roza, tumba y quema, los líquenes se establecen rápidamente alcanzando valores de cobertura y riqueza similares a los de áreas conservadas. Sin embargo, el proceso de sucesión converge en una comunidad dominada por pocas especies y con muy baja heterogeneidad ente sitios. Por la falta de espacios libres en las cortezas, la comunidad establecida parece estar en una etapa de inhibición que podría durar el equivalente a varias generaciones de árboles.

Al parecer, la recuperación en las comunidades de líquenes requerirá mucho más tiempo que el esperado para otros grupos como plantas y vertebrados. Como consecuencia, los procesos ecosistémicos y las interacciones con otros organismos que dependen de los líquenes, estarán sesgadas hacia unas pocas especies dominantes. Esta información tiene aplicaciones puntuales para la conservación. Por un lado, el estudio de los líquenes en la zona de estudio puede proveer, de manera rápida, información sobre la historia reciente de algún sitio en particular. Incluso cuando la estructura vegetal sea similar, los líquenes pueden usarse para distinguir bosques maduros de bosques secundarios compuestos por varias generaciones de árboles. A su vez, este conocimiento puede ayudar para elegir una mezcla de sitios prioritarios de conservación.

Los líquenes pueden ser la puerta de entrada para entender aspectos puntuales del funcionamiento del ecosistema, sobre todo en lo referente a las comunidades de artrópodos y el reciclaje de micronutrientes. La información contenida en esta tesis, tanto de su parte taxonómica como ecológica, será la base que permita diseñar dichos estudios, y por ende, ligar el conocimiento liquenológico con el ecosistémico.

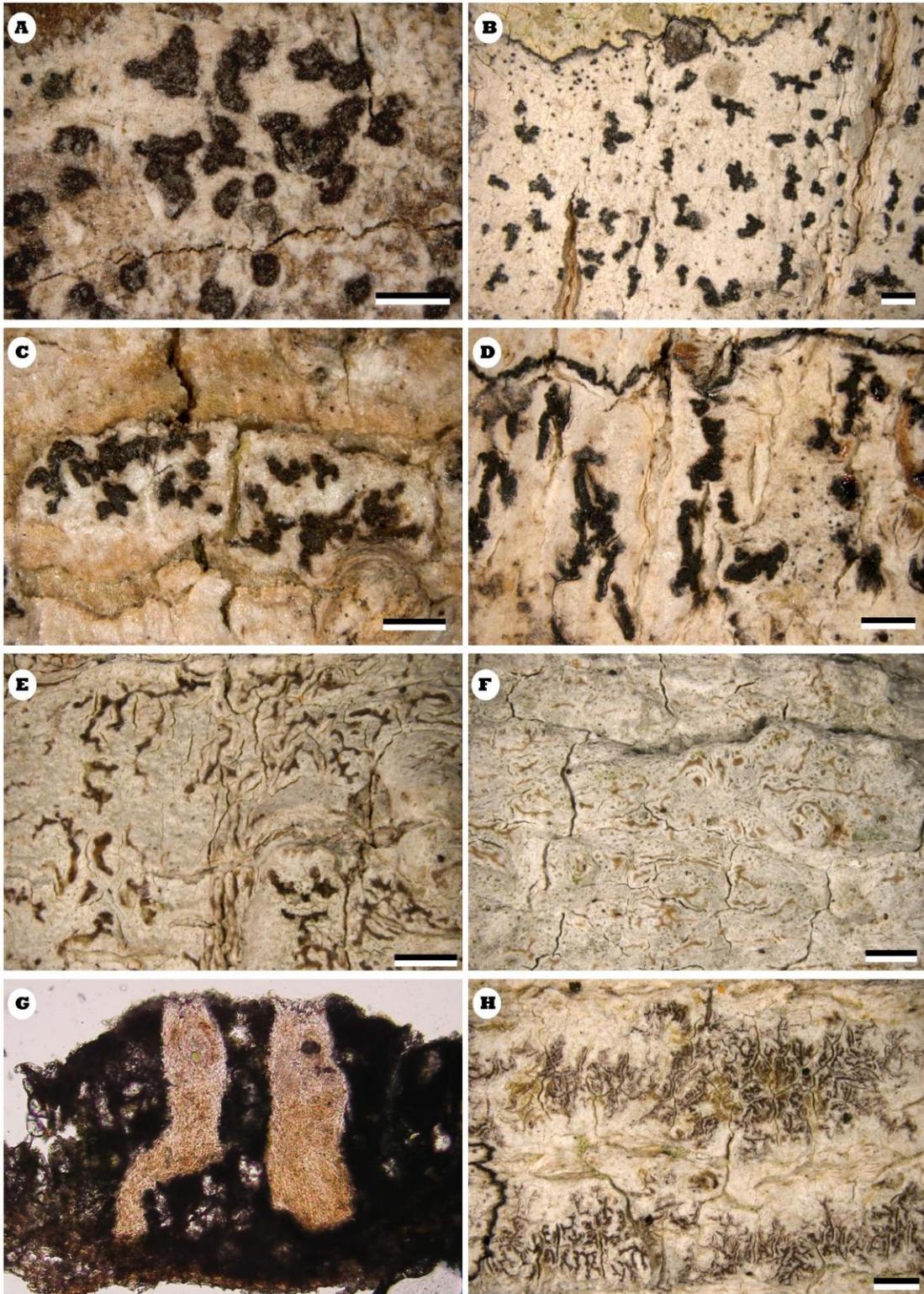


Lámina 1. A) *Arthonia elegans*; B) *A. aff. ilicinella*; C) *A. polymorpha*; D) *A. leucopellaea*; E) *A. aff. sexlocularis* 1; F) *A. aff. sexlocularis* 2; G) Sección del apotecio de *A. aff. sexlocularis* 2; H) *A. aff. ilicina* "estelada"; Escalas: A = 0.5 mm; B-F, H = 1 mm.

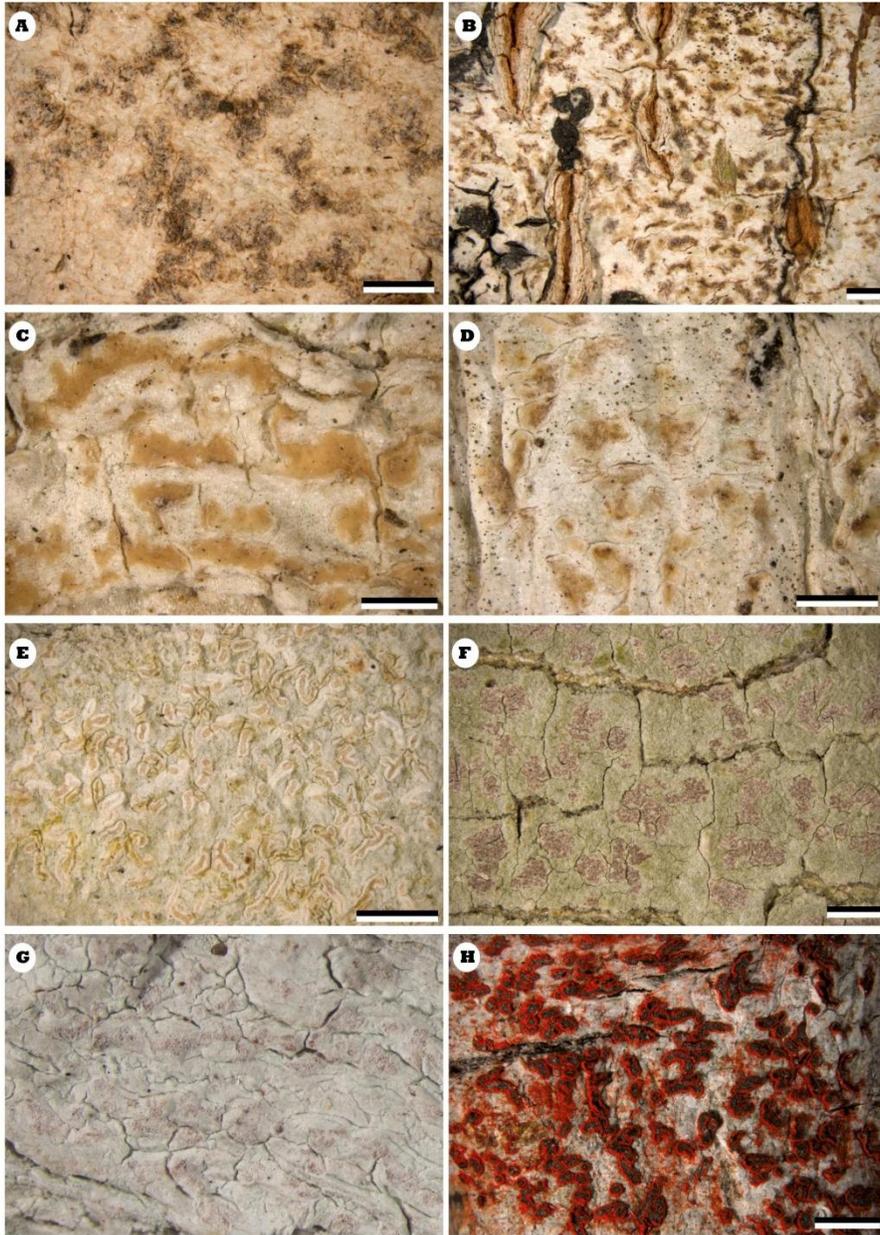


Lámina 2. A) *Arthonia* aff. *ilicina* "pruinosa"; B) *A. caribaea*; C) *A. antillarum*; D) *A. aff. pruinata*; E) *A. astroidesteria*; F) *A. anombrophila*; G) *A. zwackhii*; H) *A. redingeri*; Escala: A-H = 1 mm.

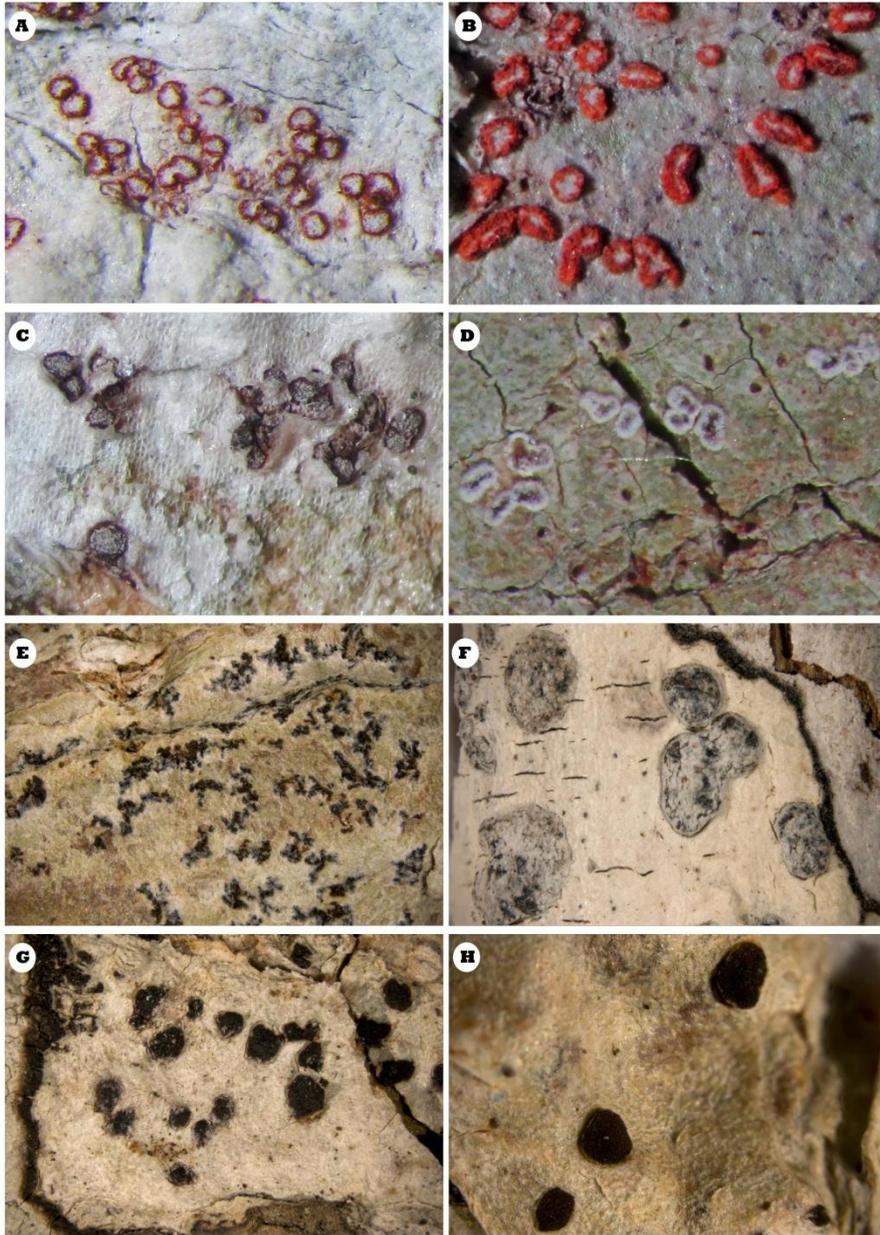


Lámina 3.- A) *Arthonia cinnabarina*; B) *A. cinnabarina* "alargada"; C) *A. cinnabarina* "oscura"; D) *A. cinnabarina* "blanca"; E) *Arthothelium abnorme*; F) *Ar. distentum*; G) *Ar. aff. ruanum*; H) *Eremithallus marusae*.

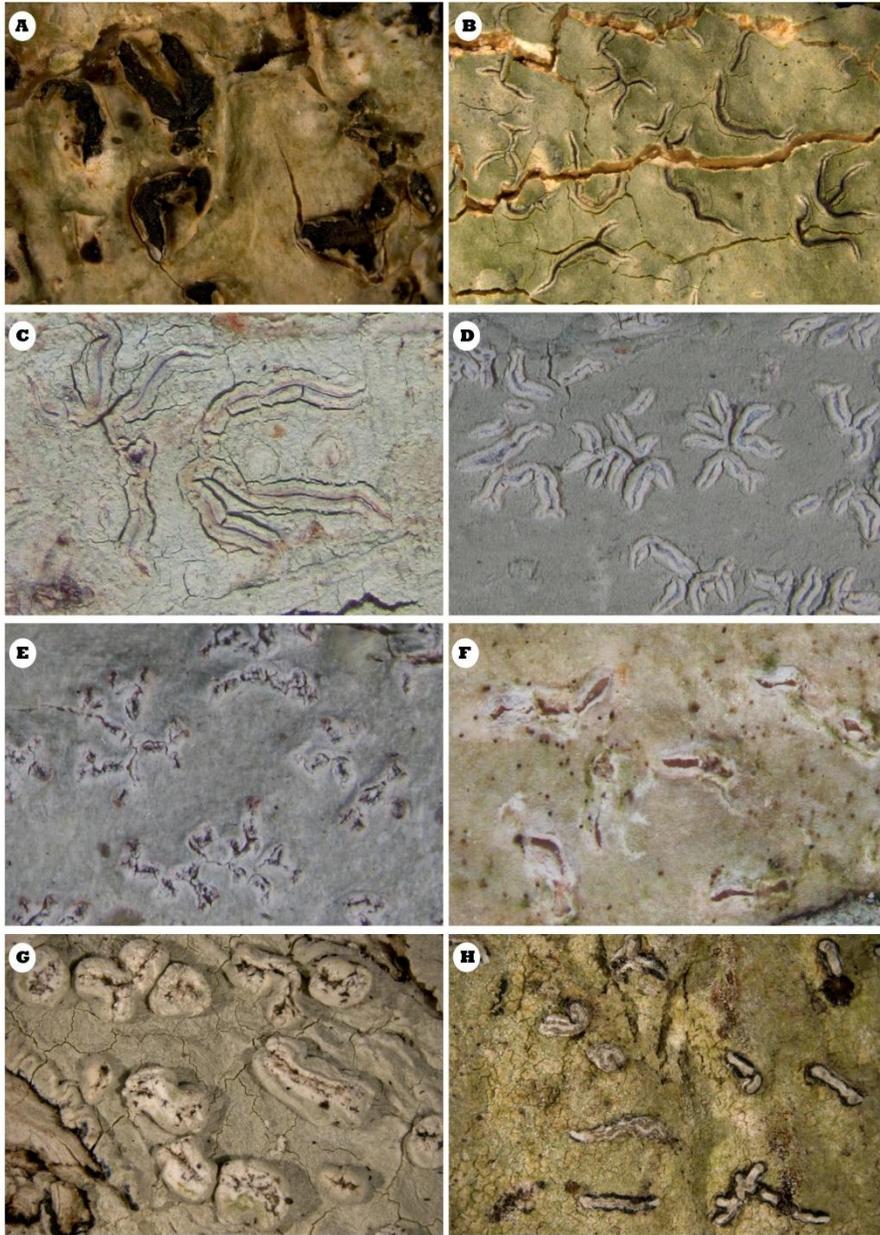


Lámina 4. - A) *Eremithallus sp. novo*; B) *Graphis sp novo 1*; C) *Acanthothecis cf. aurantiaca*; D) *Diorygma poi-taei*; E) *D. monophorum*; F) *Fissurina cf. olivaceoalbida*; G) *Helminthocarpon leprevostii*; H) *Opegrapha astroidea*.

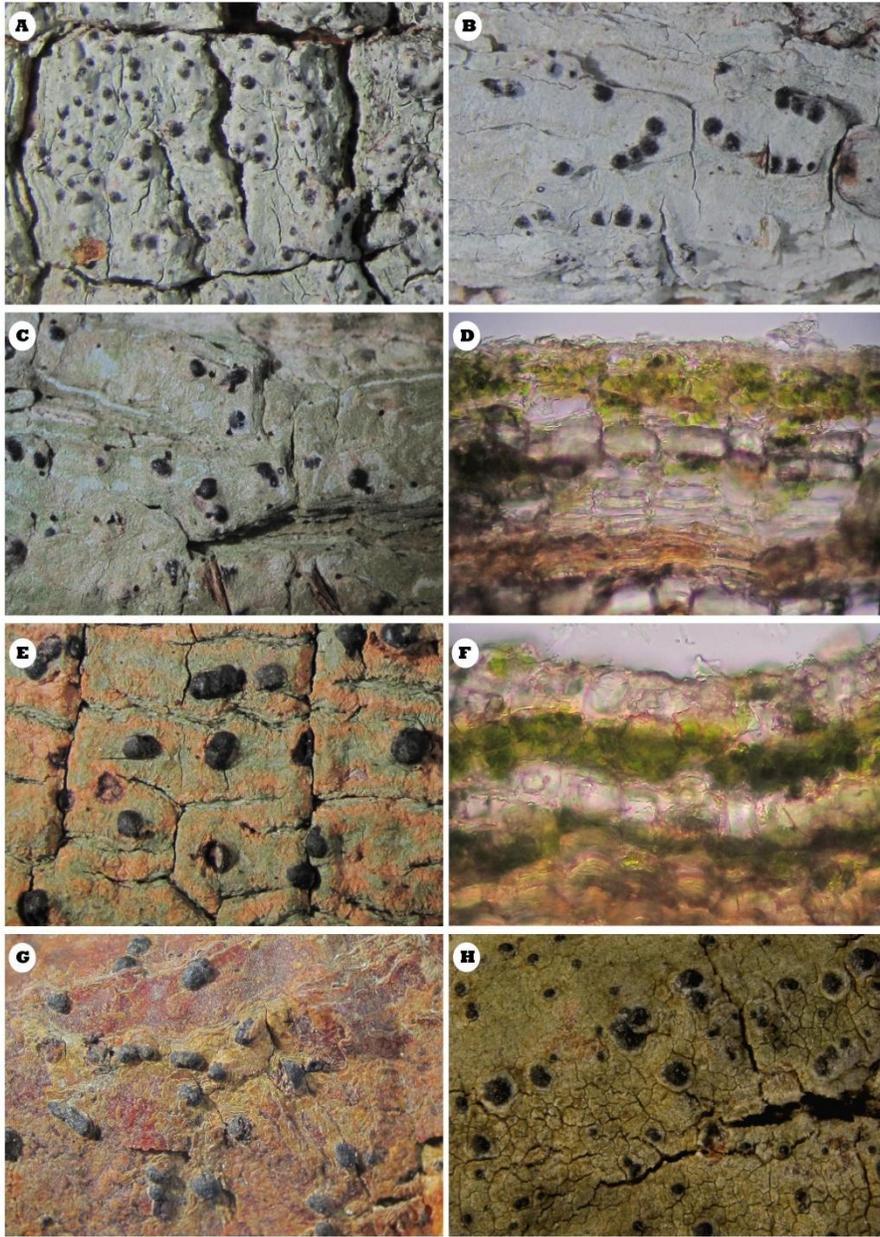


Lámina 5.- A) *Anisomeridium subprostans*; B) *A. tuckeri*; C) *Lithothelium albornii*; D) *L. albornii* corte transversal del talo epiperidémico; E) *L. illotum*; F) *L. illotum* corte transversal del talo endoperidémico; G) *Polymenidium subcinereum*; H) *Strigula viridesa*.

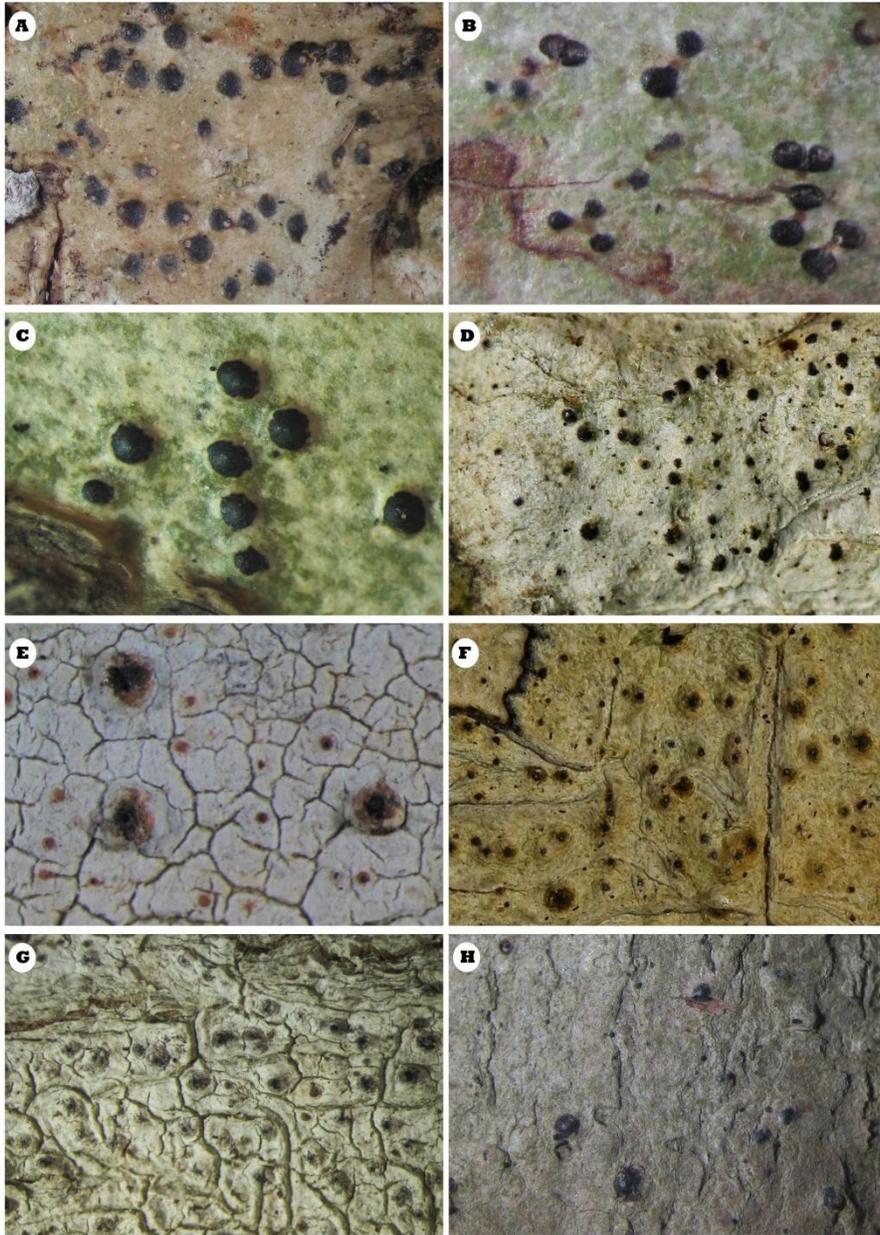


Lámina 6. A) *Pyrenula subferruginea*; B) *P. subgregantula*; C) *P. nitidula*; D) *P. cf. cocoes*; E) *P. ochraceoflava*; F) *P. ochraceoflavens*; G) *P. parvinuclea*; H) *P. tenuisepta*.

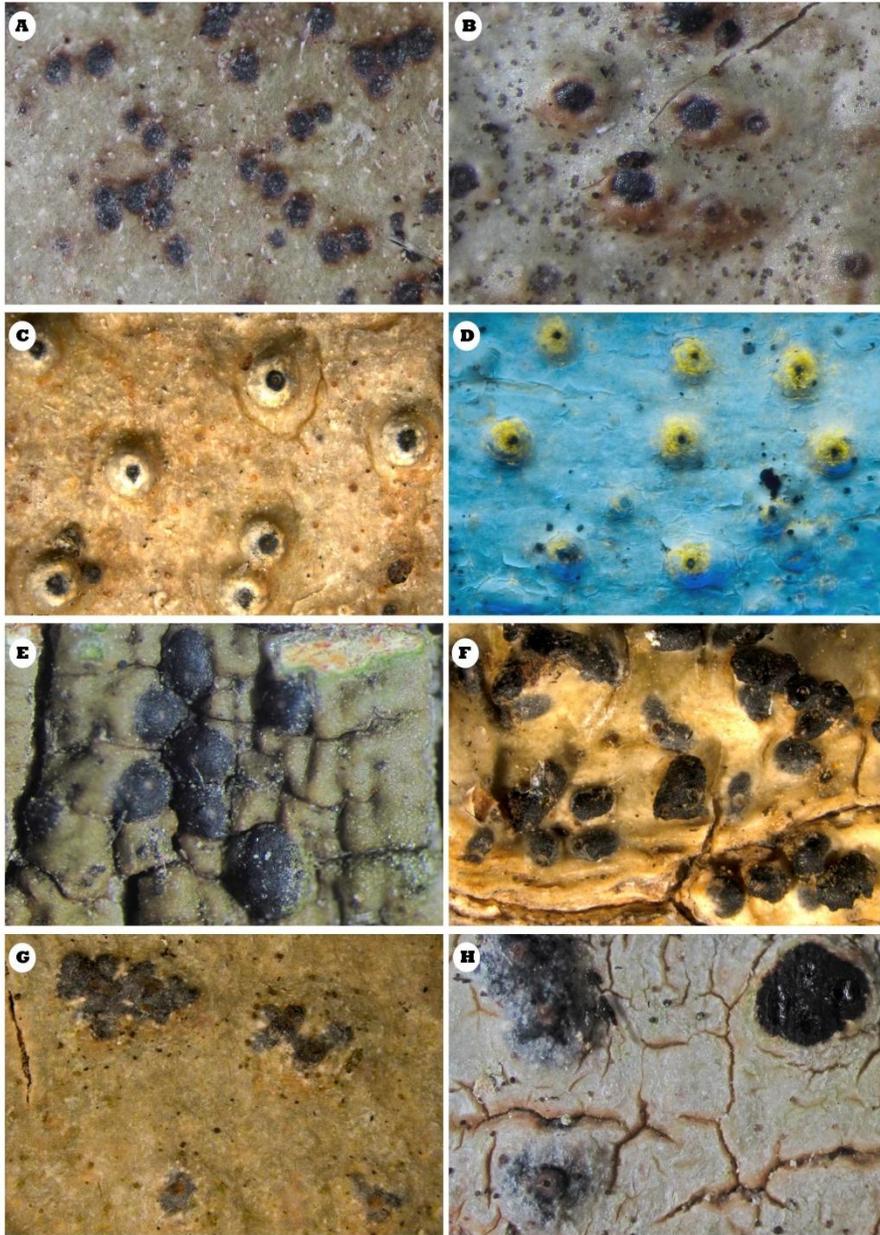


Lámina 7. A) *Pyrenula concatervans*; B) *P. macularis* C) *P. aff. globifera*; D) *P. aff. globifera* en UV; E) *P. aff. santensis*; F) *P. marginatula*; G-H) *P. aff. septicollaris*.

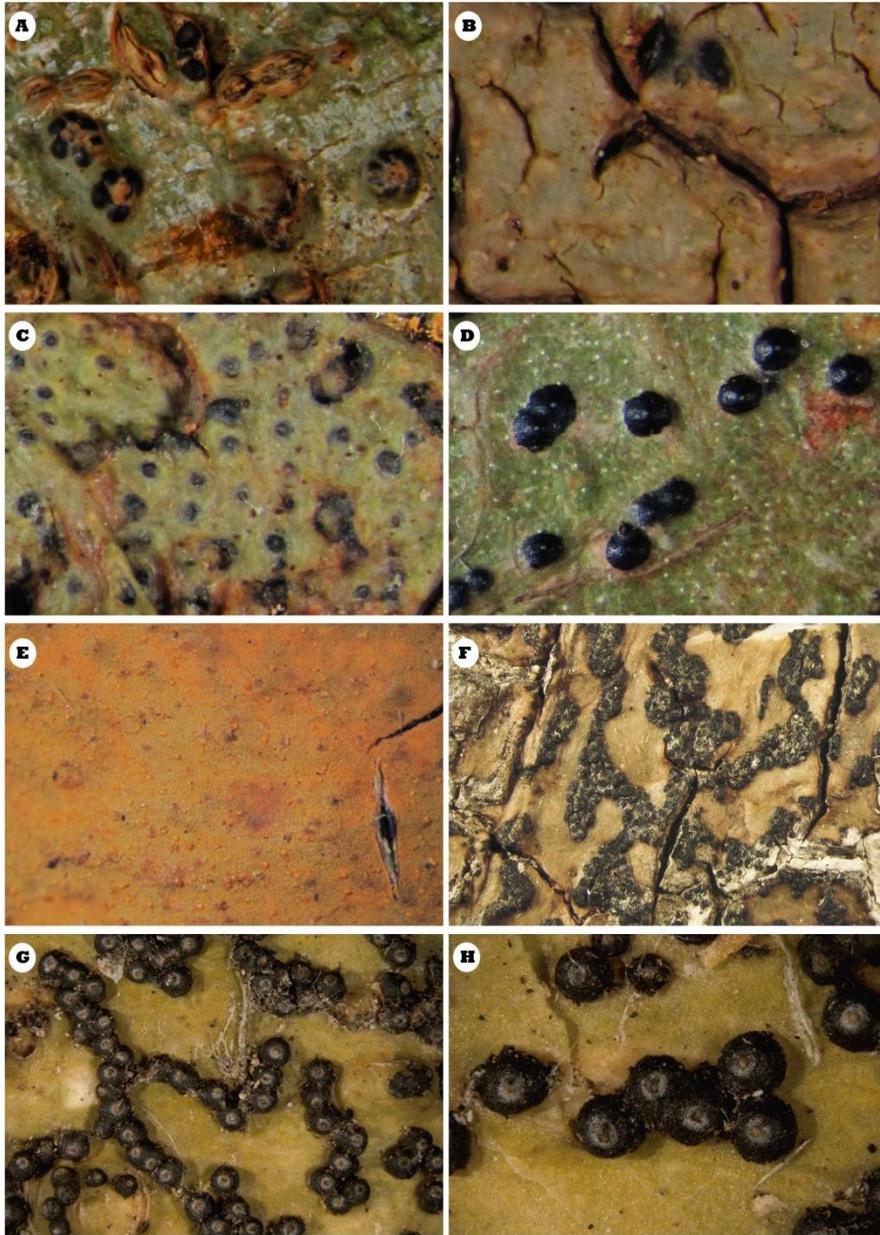


Lámina 8. A) *Pyrenula cubana*; B) *P. aff. subcongruens*; C) *P. dermatodes*; D) *P. sp. 1*; E) *P. cerina*; F) *P. anomala*; G-H) *Trypethelium tropicum*.

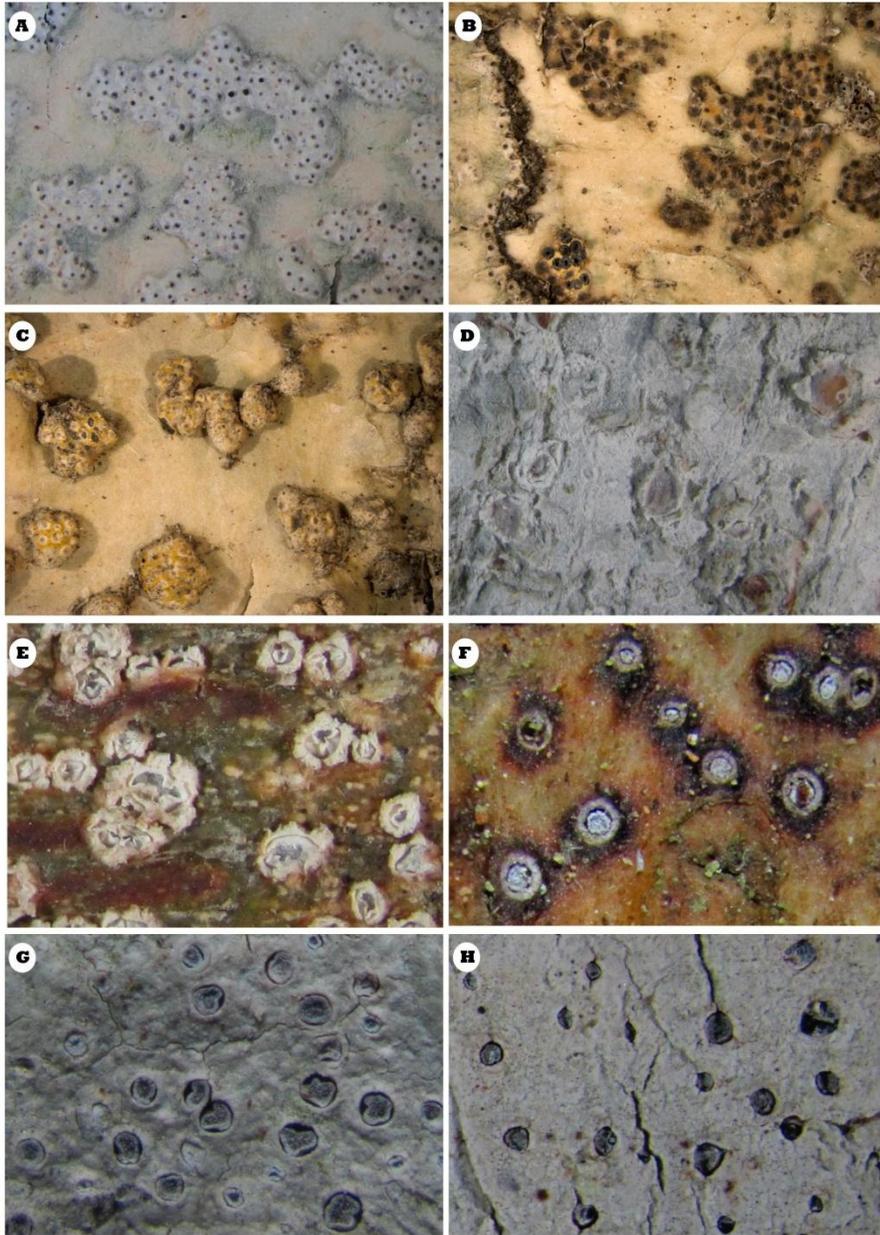


Lámina 9. A) *Trypethelium variolosum*; B) *Bathelium degenerans*; C) *Trypethelium eluteriae*; D) *Chapsa pulchra*; E) *C. platycarpa*; F) *Trinathotrema stictideum*; G) *Leucodecton occultum*; H) *Thelotrema pachysporum*.

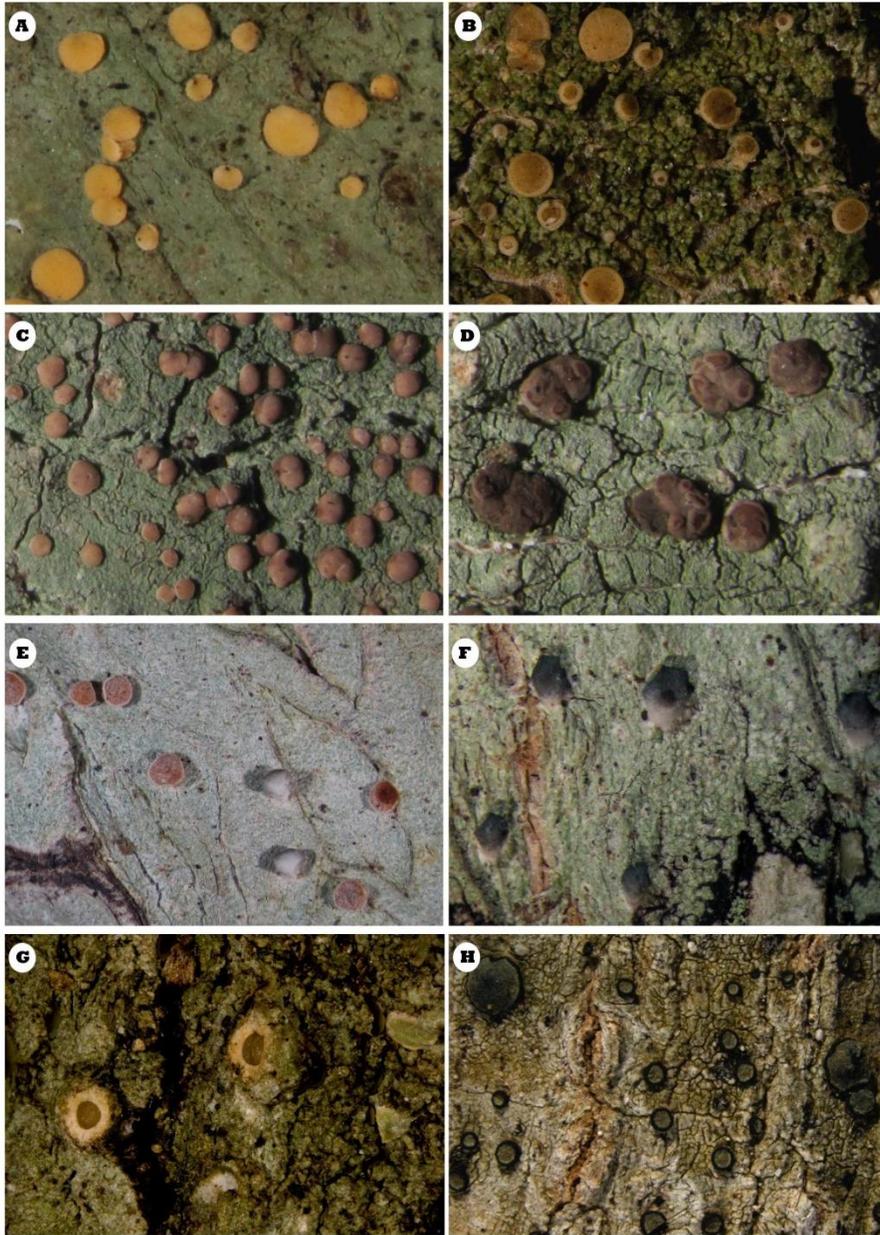


Lámina 10. A) *Coenogonium nepalense*; B) *Bacidia medialis*; C) *Malmidea leptoloma*; D) *Malcolmiella chondrina*; E) *Calopadta editae*; F) *Tapellaria malmei*; G) *Ramonia valenzueliana*; H) *Cresponea proximata*.

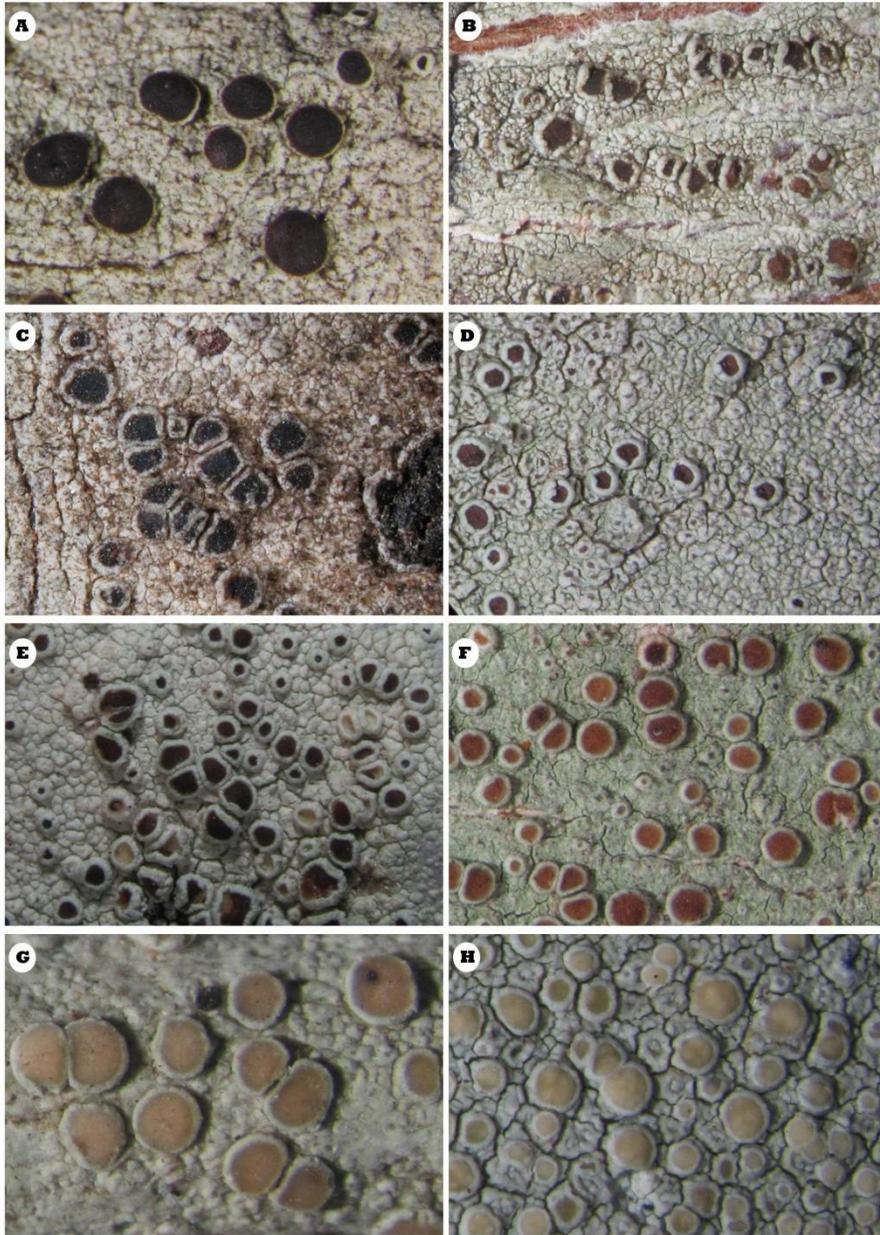


Lámina 11. A) *Lecanora* aff. *hypocrocina*; B) *L. hypocrocina*; C) *L. egranulosa*; D) *L. horiza*; E) *L. subrugosa* ; F) *L. sp 1*; G) *L. leprosa*; H) *L. helva*.

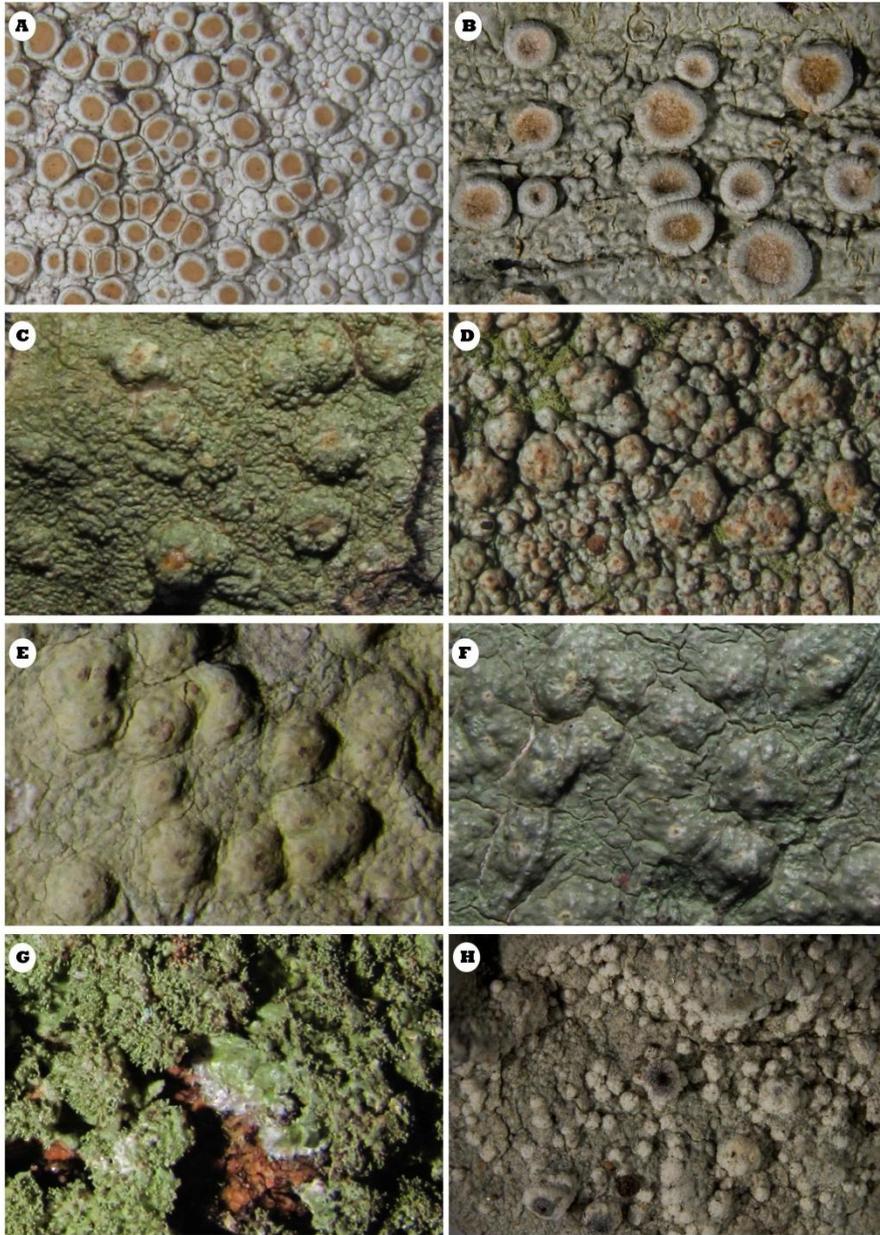


Lámina 12. A) *Lecanora hybocarpa*; B) *Ochrolechia africana*; C) *Pertusaria hymenea*; D) *P. pustulata*; E) *P. xanthodes*; F) *P. texana*; G) *Porina distans*; H) *Mazaediothecium album*.

Anexo 2. Lista de Líquenes del Estado de Jalisco, México

El presente listado es únicamente una revisión bibliográfica, no se ha revisado la correcta identificación de los ejemplares. Se tomó como base el catálogo para líquenes de México de Ryan *et al.* (1996) y se complementó con diversos artículos. A menos que se indique lo contrario, los artículos fueron revisados personalmente. Para definir los nombres científicos actuales se usó el Index Fungorum y a Esslinger (2009). En total se encontraron registros para 112 especies y 52 géneros en 27 artículos.

- ALECTORIA OCHROLEUCA* (Hoffm.) Massal.
(Guzmán-Dávalos y Álvarez, 1987).
- BUELLIA PROSPERSA* (Nyl.) Riddle
(Bungartz *et al.*, 2004).
- CALOPLACA APHANOTRIPTA* (Nyl.) Zahlbr.
(Wetmore, 2004).
- CALOPLACA PARVILOBA* Wetmore
(Wetmore, 2003).
- CALOPLACA SUBSOLUTA* (Nyl.) Zahlbr.
(Wetmore, 2003).
- CANDELARIA CONCOLOR* (Dickson) B. Stein
(Dávalos de Guzmán *et al.*, 1972) y (Guzmán-Dávalos y Álvarez, 1987).
- CANDELARIA FIBROSA* (Fr.) Müll. Arg.
(Guzmán-Dávalos y Álvarez, 1987).
- CANDELINA SUBMEXICANA* (B. de Lesd.) Poelt
(Guzmán-Dávalos y Álvarez, 1987).
- CANOPARMELIA CARNEOPRUINATA* (Zahlbr.) Elix & Hale
Como *pseudoparmelia crozalsiana* (Lesd.) Hale (Álvarez y Guzmán-Dávalos, 1993).
- CATILLARIA GRISEONIGELLA* (Müll. Arg.) Zahlbr.
Como *Patellaria griseonigella* Müll. Arg. (Müll. Arg., 1894). Consultado en Ryan *et al.* (1996).
- CLADONIA CARTILAGINEA* Müll. Arg.
(Ahti, 2000).
- CLADONIA DIDYMA* (Fée) Vain.
(Ahti, 2000).
- CLADONIA JALISCANA* Ahti & Guzmán-Dávalos
(Ahti, 2000).
- CLADONIA MACILENTA* Hoffm.

(Ahti, 2000).

CLADONIA NANA Vain.
(Ahti, 2000).

CLAVASCIDIUM UMBRINUM (Breuss) Breuss
(Ryan *et al* 2000.)

COLLEMA TEXANUM Tuck.
(Degelius, 1974) Consultado en Ryan *et al.* 1996.

CRESPONEA LEPRIEURII (Mont.) Egea & Torrente
(Egea y Torrente 1993).

DERMATOCARPON MINIATUM (L.) Mann.
(Álvarez y Guzmán-Dávalos, 1993).

DIBAEIS ABSOLUTA (Tuck.) Kalb & Gierl
Como *Baeomyces absolutus* f. *subsessilis* Tuck. (Guzmán-Dávalos y Álvarez, 1987).

DICTYONEMA GLABRATUM (Sprengel) D. Hawksw.
Como *Dictyonema pavonia* (Sw.) Parm. (Guzmán-Dávalos y Álvarez, 1987).

DIPLOSCHISTES SCRUPOSUS (Schreber) Norman
(Herre, 1944).

DIRINARIA CONFUSA var. *CONFUSA* D. D. Awasthi
(Awasthi, 1975) Consultado en Ryan *et al.* 1996.

EVERNIASTRUM LIPIDIFERUM (Hale & M. Wirth) Hale ex Sipman
Como *Parmelia lipidifera* Hale & M. Wirth (Hale y Wirth, 1971).

EVERNIASTRUM MEXICANUM (Egan ex W. L. Culb. & C. F. Culb.) Sipman
(Egan, 1987).

EVERNIASTRUM NEOCIRRHATUM (Hale & M. Wirth) Hale ex Sipman
Como *Parmelia neocirrhata* Hale & M. Wirth (Hale y Wirth, 1971).

EVERNIASTRUM PSEUDONEPALENSE (Hale & M. Wirth) Hale ex Sipman
Como *Parmelia pseudonepalense* (Hale & M. Wirth) Hale (Hale y Wirth, 1971).

FLAVOPARMELIA CAPERATA (L.) Hale
(Álvarez y Guzmán-Dávalos, 1993) y como *Parmelia herreana* Zahlbr. (Herre, 1944).

FLAVOPUNCTELIA FLAVENTIOR (Stirt.) Hale
(Álvarez y Guzmán-Dávalos, 2009).

FLAVOPUNCTELIA PRAESIGNIS (Nyl.) Hale.
(Álvarez y Guzmán-Dávalos, 2009) y como *Parmelia praesignis* Nyl. (Dávalos de Guzmán *et al.*, 1972).

FLAVOPUNCTELIA SOREDICA (Nyl.) Hale
(Álvarez y Guzmán-Dávalos, 2009).

HERPOTHALLON RUBROCINCTUM (Ehrenb.: Fr.) Aptroot, Lücking & G. Thor
Como *Chiodecton sanguineum* (Sw.) Vain. Herre, 1944) y como *Cryptothecia rubrocincta*
(Ehrenb.) Thor (Álvarez y Guzmán-Dávalos, 1993).

HETERODERMIA COMOSA (Eschw.) Follm. & Rendon
(Álvarez y Guzmán-Dávalos, 1993). Posiblemente sea *H. galactophylla* (Esslinger, 2009).

HETERODERMIA DIADEMATA (Taylor) D.D. Awasthi
(Álvarez y Guzmán-Dávalos, 1993).

HETERODERMIA ECHINATA (Taylor) W.L. Culb
(Álvarez y Guzmán-Dávalos, 1993).

HETERODERMIA HYPOLEUCA (Ach.) Trevisan
(Álvarez y Guzmán-Dávalos, 1993).

HETERODERMIA LEUCOMELA (L.) Poelt.
Como *Heterodermia leucomelaena* (L.) Poelt (Guzmán-Dávalos y Álvarez, 1987).

HETERODERMIA PSEUDOSPECIOSA (Kurok.) W. L. Culb.
Como *Anaptychia pseudospeciosa* Kurok. (Kurokawa, 1962). Consultado en Ryan *et. al.*
(1996).

HETERODERMIA RUGULOSA (Kurok.) Trass
Como *Anaptychia rugulosa* bar. *rugulosa* Kurok. (Kurokawa, 1962). Consultado en Ryan *et. al.*
(1996).

HETERODERMIA SPECIOSA (Wulfen) Trevis
Como *Anaptychia speciosa* (Wulfen) Mass. (Herre, 1944).

HETERODERMIA SQUAMULOSA (Degel.) W. L. Culb.
(Guzmán-Dávalos y Álvarez, 1987).

HYPOTRACHYNA IMBRICATULA (Zahlbr.) Hale
(Álvarez y Guzmán-Dávalos, 1993).

HYPOTRACHYNA PULVINATA (Fée) Hale
(Guzmán-Dávalos y Álvarez, 1987).

HYPOTRACHYNA REVOLUTA (Flörke) Hale
(Álvarez y Guzmán-Dávalos, 1993).

HYPOTRACHYNA ROCKII (Zahlbr.) Hale
(Álvarez y Guzmán-Dávalos, 1993).

LASALLIA PAPULOSA (Ach.) Llano

- (Álvarez y Guzmán-Dávalos, 1988).
- LASALLIA PENNSYLVANICA* (Hoffm.) Llano
(Álvarez y Guzmán-Dávalos, 1988).
- LECANORA CAESIORUBELLA* Ach. subsp. *merrillii* Imshaug & Brodo
(Imshaug y Brodo, 1966). Consultado en Ryan *et. al.* (1966).
- LEPRARIA INCANA* (L.) Ach.
(Álvarez y Guzmán-Dávalos, 1993).
- LEPTOGIUM AZUREUM* (Sw. ex. Ach.) Mont.
(Guzmán-Dávalos y Álvarez, 1987).
- LEPTOGIUM PHYLLOCARPUM* (Pers.) Mont.
(González de la Rosa y Guzmán, 1976).
- LEPTOGIUM PSEUDOFURFURACEUM* (Harm.) Sierk.
Como *Leptogium furfuraceum* (Álvarez y Guzmán-Dávalos, 1993).
- LOBARIA DISSECTA* (Sw.) Räscher.
(Herre, 1944).
- LOBARIA QUERCIZANS* (Ach.) Michx.
(Álvarez y Guzmán-Dávalos, 1993).
- MEDUSULINA NITIDA* (Eschw.) Müll. Arg.
(Müller, 1894) Consultado en Ryan *et al.* 1996.
- MYCOMICROTHELIA MODESTA* (Müll. Arg.) D. Hawksw.
(Hawksworth, 1995). Consultado en Ryan *et. al.* (1996).
- MYELOCHROA IMMISCENS* (Nyl.) Elix & Hale
Como *Parmelina immiscens* (Nyl.) Hale (Hale, 1976b).
- OCHROLECHIA TARTAREA* (L.) Zahlbr
(Herre, 1944).
- PANNARIA RUBIGINOSA* (Ach.) Del.
(Álvarez y Guzmán-Dávalos, 1993).
- PARMELIELLA TRIPTOPHYLLA* (Ach.) Müll. Arg.
(Müller, 1894) Consultado en Ryan *et al.* 1996.
- PARMOTREMA AUSTROSINENSE* (Zahlbr.) Hale
(Guzmán-Dávalos y Álvarez, 1987).
- PARMOTREMA CETRATUM* (Ach.) Hale
Como *Rimelia cetrata* (Álvarez y Guzmán-Dávalos, 1993).

- PARMOTREMA CRISTIFERUM* (Taylor) Hale
 Como *Parmelia cristifera* Taylor (Herre, 1944) y (Hale, 1965).
- PARMOTREMA EURYSACUM* (Hue) Hale
 Como *Parmelia euryraca* Hue (Hale, 1965) y (Dávalos de Guzmán *et al.*, 1972).
- PARMOTREMA PERFORATUM* (Jacq.) A. Massal.
 (Guzmán-Dávalos y Álvarez, 1987).
- PARMOTREMA PERLATUM* (Huds.) Choisy
 (Álvarez y Guzmán-Dávalos, 1993). Y como *Parmelia perlata* (Herre, 1944).
- PARMOTREMA RETICULATUM* (Taylor) M. Choisy
 Como *Rimelia reticulata* (Tayl.) Hale & Fletcher (Álvarez y Guzmán-Dávalos, 1993).
- PARMOTREMA SACCATILOBUM* (Taylor) Hale
 Como *Parmelia saccatiloba* Taylor (Herre, 1944).
- PARMOTREMA SUBSIDIOSUM* (Müll. Arg.) Hale
 Como *Rimelia subsidiosa* (Müll. Arg.) Hale & Fletcher (Álvarez y Guzmán-Dávalos, 1993).
- PARMOTREMA SUBTINCTORIUM* (Zahlbr.) Hale
 (Guzmán-Dávalos y Álvarez, 1987).
- PARMOTREMA TINCTORUM* (Delise ex Nyl.) Hale
 Como *Parmelia tinctorum* Delise ex Nyl. (Hale, 1965) y (Dávalos de Guzmán *et al.*, 1972).
- PARMOTREMA XANTHINUM* (Müll. Arg.) Hale
 Como *Parmelia xanthina* (Müll. Arg.) Vain. (Herre, 1944).
- PELTIGERA CANINA* (L.) Willd.
 (Guzmán-Dávalos y Álvarez, 1987).
- PERTUSARIA TETRATHALAMIA* (Fée) Nyl.
 (Herre, 1944).
- PHAEOPHYSCIA HIRSUTA* (Mereschk.) Essl.
 (Esslinger, 1978).
- PHYLLOPSORA MICROSPERMA* Müll. Arg.
 (Müll. Arg., 1894). Consultado en Ryan *et al.* (1996).
- PHYSCIA MEXICANA* de Lesd.
 (Thomson, 1963) Consultado en Ryan *et al.* 1996.
- PSEUDEVERNIA CONSOCIANS* (Vainio) Hale & Culb.
 (Guzmán-Dávalos y Álvarez, 1987).
- PSEUDEVERNIA INTENSA* (Nyl.) Hale & Culb.
 (Dávalos de Guzmán *et al.*, 1972).

PSEUDOCYPHELLARIA AURATA (Ach.) Vainio
(Guzmán-Dávalos y Álvarez, 1987) y como *Sticta aurata* Ach. (Herre, 1944).

PSORA CRENATA (Taylor) Reinke
(Guzmán-Dávalos y Álvarez, 1987).

PUNCTELIA HYPOLEUCITES (Nyl.) Krog
(Álvarez y Guzmán-Dávalos, 2009) y como *Parmelia hypoleucites* Nyl. (Guzmán-Dávalos y Álvarez, 1987).

PUNCTELIA PERRETICULATA (Räsänen) G. Wilh. & Ladd
(Álvarez y Guzmán-Dávalos, 2009).

PUNCTELIA SUBRUDECTA (Nyl.) Krog
(Álvarez y Guzmán-Dávalos, 1993), (Álvarez y Guzmán-Dávalos, 2009).

PUNCTELIA SUBFLAVA (Taylor) Elix & J. Johnst.
Como *Punctelia rudecta* (Álvarez y Guzmán-Dávalos, 2009).

PYRENULA CERINA ESCHW.
(Dávalos de Guzmán et al., 1983).

PYXINE PETRICOLA Nyl.
Como *Pyxine pringlei* Imshaug (Imshaug, 1957). Consultado en Ryan et. al. (1996).

RAMALINA COMPLANATA (Sw.) Ach.
(Guzmán-Dávalos y Álvarez, 1987).

RELICINA LIMBATA (Laurer) Hale
Como *Pseudoparmelia sphaerospora* (Nyl.) Hale (Hale, 1976a).

SOLORINA SACCATA (L.) Ach.
(Álvarez y Guzmán-Dávalos, 1988).

SPEERSCHNEIDERA EUPLOCA (Tuck.) Trevisan
(Hafellner y Egan, 1981).

STICTA FULIGINOSA (Hoffm.) Ach.
(Guzmán-Dávalos y Álvarez, 1987).

STICTA TOMENTOSA Ach.
(Herre, 1944).

TELOSCHISTES EXILIS (Michx.) Vainio
(González de la Rosa y Guzmán, 1976).

TELOSCHISTES FLAVICANS (Sw.) Norman
(González de la Rosa y Guzmán, 1976).

TUCKERMANELLA FENDLERI (Nyl.) Essl.

Como *Cetraria fendleri* (Álvarez y Guzmán-Dávalos, 1993).

TYLOPHORON ECKFELDTII Müll. Arg.
(Müll. Arg., 1894). Consultado en Ryan *et al.* (1996).

UMBILICARIA DECUSSATA (Vill.) Zahlbr
(González de la Rosa y Guzmán, 1976).

UMBILICARIA VELLEA (L.) Ach.
(González de la Rosa y Guzmán, 1976).

USNEA ANGULATA Ach.
(González de la Rosa y Guzmán, 1976) y (Herrera-Campos *et al.*, 1998).

USNEA BRASILIENSIS (Zahlbr.) Motyka
(Herrera-Campos *et al.*, 2001).

USNEA CAVERNOSA Tuck.
(Herrera-Campos *et al.*, 1998).

USNEA CERATINA Ach.
(Herre, 1944), (Álvarez y Guzmán-Dávalos, 1988) y (Herrera-Campos *et al.*, 1998).

USNEA CORNUTA Körb. *s.lat.*
(Herrera-Campos *et al.*, 2001).

USNEA CRISTATULA Motyka
(Herrera-Campos *et al.*, 1998).

USNEA DASAEA Stirt.
(Clerc y Herrera-Campos, 1997) y (Herrera-Campos *et al.*, 2001).

USNEA FILIPENDULA Stirton
(Herrera-Campos *et al.*, 1998).

USNEA FLORIDA (L.) Weber ex F. H. Wigg.
(Herre, 1944).

USNEA GONIODES (Stirt.) Motyka
(Herrera-Campos *et al.*, 1998).

USNEA INTERMEDIA (A. Massal.) Jatta
Como *Usnea arizonica* Motyka (Álvarez y Guzmán-Dávalos, 1988).

USNEA MALMEI Motyka
(Herrera-Campos *et al.*, 1998).

USNEA MEXICANA Vain
(Herrera-Campos *et al.*, 1998).

USNEA RAMILLOSA Mot. *s.str.*

(Herrera-Campos *et al.*, 2001).

USNEA RUBICUNDA Stirt.

(Álvarez y Guzmán-Dávalos, 1988).

USNEA SUBFLORIDANA Stirt.

(Álvarez y Guzmán-Dávalos, 1988).

USNEA SUBSCABROSA Motyka

(Herrera-Campos *et al.*, 1998).

USNEA TRANSITORIA Motyka

(Herrera-Campos *et al.*, 1998).

XANTHOPARMELIA NIGROLAVICOLA T.H.Nash & Elix

(Nash *et al.*, 2004).

XANTHOPARMELIA PSOROMIFERA (Kurok.) Hale

(Nash *et al.*, 2004).

XANTHORIA SOREDIATA (Vainio) Poelt

(Guzmán-Dávalos y Álvarez, 1987).

10. Bibliografía

- Ahti, T. 2000. *Flora Neotropica, Vol 78: Cladoniaceae*. New York Botanical Garden Press. 366 pp.
- Álvarez, I. y L. Guzmán-Dávalos. 1988. Nuevos registros de líquenes de Jalisco. *Revista Mexicana de Micología* 4: 89-96.
- Álvarez, I. y L. Guzmán-Dávalos. 1993. Additions to the lichen flora from the state of Jalisco (Mexico). *Mycotaxon* 48: 359-370.
- Álvarez, I. y L. Guzmán-Dávalos. 2009. *Flavopunctelia* y *Punctelia* (Ascomycetes liquenizados) de Nueva Galicia, México. *Revista Mexicana de Micología* 29: 15-29.
- Aptroot, A., Lücking, R., Sipman, H. J. M., Umaña, L. y Chaves, J. L. 2008. Pyrenocarpous lichens with bitunicate asci. A first assessment of the lichen biodiversity inventory in Costa Rica. *Bibliotheca Lichenologica* 93: 1-162.
- Armaleo, D. Y. Zhang y S. Cheung. 2008. Light might regulate divergently depside and depsidone accumulation in the lichen *Parmotrema hypotropum* by affecting thallus temperature and water potential. *Mycologia* 100(4): 565-576.
- Armesto, J. J. y L. C. Contreras. 1981. Saxicolous Lichen Communities: Nonequilibrium Systems? *The American Naturalist* 118(4): 597-604.
- Avila-Cabadilla, L. D., K. E. Stoner, M. Henry y M. Y. Alvarez Añorve. 2009. Composition, structure and diversity of phyllostomid bat assemblages in different successional stages of a tropical dry forest. *Forest Ecology and Management* 258: 986-996.
- Awasthi, D. D. 1975. A monograph of the lichen genus *Dirinaria*. *Bibliotheca Lichenologica* 2. J. Cramer, Vaduz.
- Ayala, R. 2006. Estación de biología Chamela: <http://www.ibiologia.unam.mx/ebchamela/>
- Ayala, R. 2011. Artículos resultado de estudios realizados en la estación de biología Chamela y su área de influencia.: <http://www.ibiologia.unam.mx/ebchamela/www/articulos.html>. (Última versión 22 de Febrero de 2011).
- Bailey, R. H. y R. M. Garret. 1968. Studies on the discharge of ascospores from lichen apothecia. *The lichenologist* 4: 57-65.
- Bailey, R. H. 1976. Ecological Aspects of Dispersal and Establishment in Lichens. Pp. 215-247. En: Brown, D. H., Hawksworth, D. L. and Bailey, R. H. (eds.). *Systematics Association Special Volume No. 8, "Lichenology: Progress and Problems"*. Academic Press, London. Pp. 563.

- Balvanera, P. 1999. Diversidad beta, heterogeneidad ambiental y relaciones espaciales en una selva baja caducifolia. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Ecología. México, DF. Pp. 119.
- Balvanera, P., E. Lott, G. Segura, C. Siebe y A. Islas. 2002. Patterns of b-diversity in a Mexican tropical dry forest. *Journal of Vegetation Science* 13: 145-158.
- Beckett, R. P., I. Kranner y F. V. Minibayeva. 2008. Stress physiology and the symbiosis. Pp. 134-151. En: T. H. Nash, III. *Lichen Biology. Second Edition*. Cambridge University Press, Cambridge. Pp. 486.
- Brodo, I., Sharnoff, S. D. y Sharnoff, S. 2001. Lichens of North America. Yale University, USA.
- Bullock, S. H. 2002. *Jacaratia mexicana* A. DC. (Caricaceae). Bonete. Pp. 155-157. En: Noguera, F. A., J. H. Vega Rivera, A. N. García Aldrete y M. Quesada Avendaño (eds.) *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, UNAM. México. Pp. 568
- Bungartz, F., Nash, T. H. III y Ryan, B. 2004. Morphology and anatomy of chasmolithic versus epilithic growth: a taxonomic revision of inconspicuous saxicolous *Buellia* species from the Sonoran Desert Region generally ascribed to the "*Buellia punctata*" group. *Canadian Journal of Botany* 82: 540-562.
- Cáceres M. E. S. 2007. *Corticolous crustose and microfoliose lichens of northeastern Brazil*. Libri Botanici vol. 22. IHW-Verlag, Eching. Pp. 168.
- Cáceres, M. E. S., Lücking, R. y Rambold, G. 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* 6: 117-136.
- Cáceres, M. E. S., Lücking, R. y Rambold, G. 2008a. Cáceres, M. E. S., Lücking, R. y Rambold, G. 2008a. Efficiency of sampling methods for accurate estimation of species richness of corticolous microlichens in the Atlantic rainforest of northeastern Brazil. *Biodiversity and Conservation* 17(6): 1285-1301.
- Cáceres, M. E. S., Lücking, R. y Rambold, G. 2008b. Corticolous microlichens in northeastern Brazil: habitat differentiation between coastal Mata Atlântica, Caatinga and Brejos de Altitude. *The Bryologist* 111(1):01-20.
- Camou, A. 2001. Análisis de patrones microclimáticos en una selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco, México. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. D. F., México. Pp. 115.
- Carlile, J. M., S. C. Watkinson y G. W. Gooday. 2001. *The fungi*. Academic Press. Segunda edición. London. Pp. 588.

- Ceballos, G., L. Martínez, A. García, E. Espinosa, J. Bezaury Creel y R. Dirzo (eds.). 2010. *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del oeste de México*. CONABIO – UNAM, México D. F. Pp. 594.
- Ceballos G., A. Szekely, A. García, P. Rodríguez y F. Noguera. 1999. *Programa de Manejo de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala*. Instituto Nacional de Ecología, SEMARNAP, México. D.F.
- Chaves, O. M. y Avalos, G. 2006. Is the inverse leafing phenology of the dry forest understory shrub *Jacquinia nervosa* (Theophrastaceae) a strategy to escape herbivory?. *Revista de Biología Tropical* 54(3): 951-63.
- Chazdón, R. L., C. A. Harvey, M. Martínez-Ramos, P. Balvanera, K. Stoner, J. Schondube, L. D. Avila y M. Flores-Hidalgo. 2011. Tropical dry forest biodiversity and conservation value in agricultural landscapes of Mesoamerica. *En: R. Dirzo, H. Mooney, G. Ceballos, y H. Young (Eds.). Seasonally Dry Tropical Forests: Biology and Conservation*. Island Press, Washington, DC.
- Clerc, P. y M. A. Herrera-Campos. 1997. Saxicolous Species of *Usnea* (Lichenized Ascomycetes) in North America. *The Bryologist* 100(3): 281-301.
- Coppins, B. J. y Wolseley, P. 2002. Lichens of Tropical Forest. *En: Waltling, R., Frankland, J. C., Ainsworth, A. M., Isaac, S. y Robinson, C. H. Tropical Mycology Vol. 2: micromycetes*. CAB International. London.
- Cotler, H., E. Durán y C. Siebe. 2002. Suelos y Geomorfología. Pp. 17-79. *En: Noguera, F. A., J. H. Vega Rivera, A. N. García Aldrete y M. Quesada Avendaño (eds.) Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, UNAM. México. Pp. 568.
- Dávalos de Guzmán, L., F. Brizuela y G. Guzmán. 1972. Estudios sobre los líquenes de México, I. Notas sobre algunas especies. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas* 19: 9-20.
- Degelius, G. 1974. The lichen genus *Collema* with special reference to the extra-European species. *Symbolae Botanicae Upsaliensis* 20(2): 1-215.
- Dufrene, M. y P. Legendre. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67:345-366
- Duran, E., Balvanera, P., Lott, E., Segura, G., Pérez-Jiménez, A., Islas, A. y Franco M. 2002. Estructura, Composición y Dinámica de la Vegetación. Pp. 443-4721. *En: Noguera, F. A., J. H. Vega Rivera y A. N. García Aldrete (eds.) Historia Natural de Chamela*. UNAM. México. Pp. 568.

- Egan, R. S. 1978. A new Mexican species in the lichen genus *Everniastrum* Hale (Parmeliaceae). *Mycotaxon* 7: 55-57.
- Egea, J. M. y P. Torrente. 1993. *Cresponea*, a new genus of lichenized fungi in the order Arthoniales (Ascomycotina). *Mycotaxon* 48: 301-331.
- Elix, J. A. y E. S. Wörgötter. 2008. Biochemistry and secondary metabolites. Pp. 104-133. *En*: T. H. Nash, III. *Lichen Biology. Second Edition*. Cambridge University Press, Cambridge. Pp. 486.
- Esslinger, T. L. 1978. Studies in the lichen family Physciaceae. II The genus *Phaeophyscia* in North America. *Mycotaxon* 7(2): 283-320.
- Esslinger, T. L. 2011. A cumulative checklist for the lichen-forming, lichenicolous and allied fungi of the continental United States and Canada. North Dakota State University: <http://www.ndsu.edu/pubweb/~esslinge/chcklst/chcklst7.htm> (First Posted 1 December 1997, Most Recent Version (#17) 16 May 2011), Fargo, North Dakota.
- Ferry, B. W. y E. Lodge. 1996. Distribution and succession of lichens associated with *Prunus spinosa* at dungeness, England. *The Lichenologist* 28(2): 129-143.
- Frazer, G.W., Canham, C.D. y Lertzman, K.P. 2000. Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0. Technological tools. *Bulletin of the Ecological Society of America* 81(3): 191-197.
- García-Oliva, F., A. Camou y J. M. Maass. El clima en la región central de la costa del Pacifico mexicano. Pp. 3-10. *En*: Noguera, F. A., J. H. Vega Rivera y A. N. García Aldrete (eds.) *Historia Natural de Chamela*. 17-47 pp. UNAM. México. Pp. 568.
- González de la Rosa, M. E. y G. Guzmán. 1976. Estudio sobre los líquenes de México III. *Boletín de la Sociedad Mexicana de Micología* 10: 27-64.
- Green T. G. A., T. H. Nash, III y O. L. Lange. 2008. Physiological ecology of carbon dioxide exchange. Pp. 152-181. *En*: T. H. Nash, III. *Lichen Biology. Second Edition*. Cambridge University Press, Cambridge. Pp. 486.
- Guariguata, M. R. y R. Ostertag. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in functional and structural characteristics. *Forest Ecology and Management* 148: 185-206.
- Guzmán-Dávalos, L. y I. Álvarez. 1987. Observaciones sobre los líquenes de Jalisco y Chiapas. *Revista Mexicana de Micología* 3: 217-230.
- Hafellner, J. y R. S. Egan. 1981. Studies on the genus *Speerschneidera*. *The Lichenologist* 13: 11-26
- Hale, M. E., Jr. 1965. A monograph of *Parmelia* subgenus *Amphigymnia*. *Contrib. U.S. Nat. Herb.* 36: 193-358.

- Hale, M. E., Jr. 1976a. A Monograph of the lichen genus *Pseudoparmelia* Lyngé (Parmeliaceae). *Smithsonian Contributions to Botany* 31:1-62.
- Hale, M. E., Jr. 1976b. A Monograph of the lichen genus *Parmelina* Hale (Parmeliaceae). *Smithsonian Contributions to Botany* 33:1-60.
- Hale, M.E., Jr. y M. Wirth 1971. Notes on *Parmelia* subgenus *Everniastrum* with descriptions on six new species. *Phytologia* 22: 36-40.
- Hedenås, H., V. O. Bolyukh y B. G. Jonsson. 2003. Spatial distribution of epiphytes on *Populus tremula* in relation to dispersal mode. *Journal of Vegetation Science* 14: 233-24.
- Hendricks, B. J., y Collier B. D. 2003. Effects of sex and age of a dioecious tree, *Forchhammeria pallida* (Capparaceae) on the performance of its primary herbivore, *Murgantia varicolor* (Hemiptera: Pentatomidae). *Ecological Research* 18: 247-255.
- Herre, A. W. C. T. 1944. Mexican lichens, mostly collected by Mrs. Ynes Mexia and C. A. Purpus. *The Bryologist* 47: 190-193.
- Herrera-Campos, M. A., P. Clerk y T. H. Nash III. 1998. Pendulous species of *Usnea* from the temperate forests in Mexico. *The Bryologist* 101(2): 303-329.
- Herrera-Campos, M. A., T. H. Nash III y A. Zambrano García. 2001. Preliminary Study of the *Usnea fragilesceus* Aggregate in Mexico. *The Bryologist* 104(2): 235-259.
- Hilmo, O. 1994. Distribution and succession of epiphytic lichens on *Picea abies* branches in a boreal forest, central Norway. *The Lichenologist* 26(2): 149-169.
- Holdridge, L. R. 1967. *Life zone ecology*. Tropical Science Center. San José, Costa Rica. Pp. 206.
- Janzen, D.H., 1988. Management of habitat fragments in a tropical dry forest: growth. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75: 105-116.
- Kalacskaa, M., G. A. Sanchez-Azofeifa, J. C. Calvo-Alvarado, M. Quesada, B. Rivard y D. H. Janzen. 2004. Species composition, similarity and diversity in three successional stages of a seasonally dry tropical forest. *Forest Ecology and Management* 200: 227-247.
- Kantvilas, G. y S. J. Jarman. 2006. Recovery of lichens after logging: preliminary results from Tasmania's wet forests. *The Lichenologist* 38(4): 383-394.
- Kappen, L. y F. Valladares. 1999. Opportunistic growth and desiccation tolerance: the ecological success of poikilohydrous autotrophs. Pp. 9-80. En: F. I. Pugnaire and F. Valladares (edits.) *Handbook of functional plant ecology*. Marcel Dekker, New York.
- Kennard, B. K. 2002. Secondary forest succession in a tropical dry forest: patterns of development across a 50-year chronosequence in lowland Bolivia. *Journal of Tropical Ecology* 18: 53-66.

- Kennard, B. K., K. Gould, F. E. Putz, T. S. Fredericksen y F. Morales. 2002. Effect of disturbance intensity on regeneration mechanisms in a tropical dry forest. *Forest Ecology and Management* 162: 197-208.
- Kiers, E. T., T. D. Palmer, A. R. Ives, J. F. Bruno y J. L. Bronstein. 2010. Mutualisms in a changing world: an evolutionary perspective. *Ecology Letters* 13: 1459-1474.
- Komposch, H. y J. Hafellner. 2003. Species composition of lichen dominated corticolous communities: a lowland rain forest canopy compare to an adjacent shrubland in Venezuela. *Bibliotheca Lichenologica* 86: 351-367.
- Kremen, C. 1992. Assessing the Indicator Properties of Species Assemblages for Natural Areas Monitoring. *Ecological Applications* 2(2): 203-217.
- Kruskal, J. B. 1964. Nonmetric multidimensional scaling: a numerical method. *Psychometrika* 29: 115-129.
- Lakatos, M., U. Rascher y B. Büdel. 2006. Functional characteristics of corticolous lichens in the understory of a tropical lowland rain forest. *New Phytologist* 172(4): 679-695.
- Lakatos, M. 2011. Lichens and Bryophytes: Habitats and Species. Pp. 65-87. En: Lüttge, U., E. Beck y D. Bartels (Eds.). Plant Desiccation Tolerance. Ecological Studies, Vol. 215. Springer. Washington. Pp. 386.
- Landres, P. B., Verner, J. y Thomas, J. W. 1988. Ecological uses of vertebrate indicator species: A critique. *Conservation Biology* 2(4): 316-328.
- Lott, E. J. y Atkinson, T. H. 2002. Biodiversidad y Fitogeografía de Chamela-Cuixmala, Jalisco. En: Noguera, F. A., J. H. Vega Rivera y A. N. García Aldrete (eds.) *Historia Natural de Chamela*. UNAM. México.
- Lücking, R., Lumbsch, H. T., Di Stefano, J. F., Lizano, D., Carranza, J., Bernecker, A., Chaves, J. L. y Umaña, L. 2008. *Eremithallus costaricensis* (Ascomycota: Lichinomycetes: Eremithallales), a new fungal lineage with a novel lichen symbiotic lifestyle discovered in an urban relict forest in Costa Rica. *Symbiosis* 46: 161-170.
- Lücking, R., Rivas Plata, E., Chaves, J. L., Umaña, L. y Simpmán, H. J. M. 2009. How many tropical lichens are there... really? *Bibliotheca Lichenologica* 100: 399-418.
- Lücking, R., Rivas Plata, E., Mangold, A., Sipman, H. J. M., Aptroot, A., Miranda González, R., Kalb, K., Chaves, J. L., Ventura, N. y Esquivel, R. E. 2011. Natural history of Nash's Pore Lichens, *Trinathotrema* (Ascomycota: Lecanoromycetes: Ostropales: Stictidaceae). *Bibliotheca Lichenologica* 106:183-206.
- Lumbsch, H. T., T. Ahti, S. Altermann, G. Amo De Paz, A. Aptroot, U. Arup, A. Bárcenas Peña, P. A. Bawingan, M. N. Benatti, L. Betancourt, C. R. Björk, K. Boonpragob, M. Brand, F. Bungartz,

- M. E. S. Cáceres, M. Candan, J. L. Chaves, P. Clerc, R. Common, B. J. Coppins, A. Crespo, M. Dal-Forno, P. K. Divakar, M. V. Duya, J. A. Elix, A. Elvebakk, J. D. Fankhauser, E. Farkas, L. Itatí Ferraro, E. Fischer, D. J. Galloway, E. Gaya, M. Giralt, T. Goward, M. Grube, J. Hafellner, J. E. Hernández M., M. A. Herrera Campos, K. Kalb, I. Kärnefelt, G. Kantvilas, D. Killmann, P. Kirika, K. Knudsen, H. Komposch, S. Kondratyuk, J. D. Lawrey, A. Mangold, M. P. Marcelli, B. Mccune, M. Ines Messuti, A. Michlig, R. Miranda González, B. Moncada, A. Naikatini, M. P. Nelsen, D. O. Øvstedal, Z. Palice, K. Papong, S. Parnmen, S. Pérez-Ortega, C. Printzen, V. J. Rico, E. Rivas Plata, J. Robayo, D. Rosabal, U. Ruprecht, N. Salazar Allen, L. Sancho, L. Santos De Jesus, T. Santos Vieira, M. Schultz, M. R. D. Seaward, E. Sérusiaux, I. Schmitt, H. J. M. Sipman, M. Sohrabi, U. Söchting, M. Zeuthen Søggaard, L. B. Sparrius, A. Spielmann, T. Truong, R. Türk, L. Umaña Tenorio, D. K. Upreti, P. Van Den Boom, M. Vivas Rebueta, M. Wedin, S. Will-Wolf, V. Wirth, N. Wirtz, R. Yahr, K. Yeshitela, F. Ziemmeck, T. Wheeler y R. Lücking. 2011. One hundred new species of lichenized fungi: a signature of undiscovered global diversity. *Phytotaxa* 18:1–127.
- Maas, J. M., Jaramillo, V., Martínez-Yrizar, A., García-Oliva, F., Pérez-Jiménez, A. y Sarukhán, J. 2002. Aspectos funcionales del ecosistema de selva baja caducifolia en Chamela, Jalisco. *En: Noguera, F. A., J. H. Vega Rivera y A. N. García Aldrete (eds.) Historia Natural de Chamela*. UNAM. México.
- Maza-Villalobos, S., P. Balvanera y M. Martínez-Ramos. 2011a. Early regeneration of tropical dry forest from abandoned pastures: contrasting chronosequence and dynamic approaches. *Biotropica* 43(6): 666–675.
- Maza-Villalobos, S., C. Lemus-Herrera y M. Martínez-Ramos. 2011b. Successional trends in soil seed banks of abandoned pastures of a Neotropical dry region. *Journal of Tropical Ecology* 27: 35-49.
- Mather, P. M. 1976. Computational methods of multivariate analysis in physical geography. J. Wiley y Sons, London. 532 pp.
- McCune, B. 2000. Lichen communities as indicators of forest health. *The Bryologist* 103(2): 353-356.
- McCune, B., J. B. Grace, y D. L. Urban. 2002. Analysis of ecological communities. MjM Software Design, Gleneden Beach, Oregon, USA. 300p.
- McGill, B. J., R. S. Etienne, J. S. Gray, D. Alonso, M. J. Anderson, H. K. Benecha, M. Dornelas, B. J. Enquist, J. L. Green, F. He, A. H. Hulbert, A. E. Magurran, P. A. Marquet, B. A. Maurer, A. Ostling, C. U. Soykan, K. I. Ugland y E. P. White. 2007. Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecology Letters* 10:995-1015.

- Miller, P. M. y J. B. Kauffman. 1998. Seedling and sprout response to slash-and-burn agriculture in a tropical deciduous forest. *Biotropica* 30(4): 538-546.
- Murphy, P. G. y A. E. Lugo. 1986. Ecology of Tropical Dry Forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 67-88.
- Müller, J. 1884. Lichenologische Beiträge XIX. *Flora* 67: 268-274, 283-389, 299-306, 349-354, 396-402, 460-468.
- Nash III, T. H. 2008. Introduction. *En*: Nash, III, T. H. (Editor). *Lichen Biology*. Cambridge University Press, Cambridge. Pp. 486.
- Nash, III, T. H., Ryan, B. D., Gries, C. y Bungartz F. (eds). 2002. *Lichen Flora of the Greater Sonoran Desert Region*. Volume 1. Lichens Unlimited. Arizona State University.
- Nash III, T. H., M. A. Herrera-Campos y J. A. Elix. 2004. Preliminary treatment of *Xanthoparmelia* for Mexico. *Symbolae Botanicae Upsalienses* 34(1): 289-326.
- Noguera, F. A., Vega-Rivera, J. H. y García-Aldrete, A. N. 2002. Introducción. pp. *En*: Noguera, F. A., J. H. Vega Rivera y A. N. García Aldrete (eds.) *Historia Natural de Chamela*. UNAM. México.
- Oviedo-Chávez, I., T. Ramírez-Apan, M. Soto-Hernández y M. Martínez-Vázquez. 2003. Principles of the bark of *Amphipterygium adstringens* (Julianaceae) with anti-inflammatory activity. *Phytomedicine* 11: 436-445.
- Palmqvist K., L. Dahlman, A. Jonsson y T. H. Nash, III. 2008. The carbon economy of lichens. pp. 182-215. *En*: T. H. Nash, III. *Lichen Biology. Second Edition*. Cambridge University Press, Cambridge. Pp. 486.
- Pérez Jiménez, L. A. y Barajas Morales, J. 2011. *Árboles de selvas secas de México. Identificación mediante cortezas*. Publicaciones especiales 23. Instituto de Biología, UNAM. México. 96 pp.
- Portillo-Quintero, C. A. y G. A. Sánchez-Azofeifa. 2010. Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. *Biological Conservation* 143: 144-155.
- Quesada, M., G. A. Sánchez-Azofeifa, M. Alvarez-Añorve, K. E. Stoner, L. Avila-Cabadilla, J. Calvo-Alvarado, A. Castillo, M. M. Espírito-Santo, M. Fagundes, G. W. Fernandes, J. Gamon, M. Lopezariza-Mikel, D. Lawrence, L. P. Cerdeira Morellato, J. S. Powers, F. de S. Neves, V. Rosas-Guerrero, R. Sayago y G. Sánchez-Montoya. 2009. Succession and management of tropical dry forests in the Americas: Review and new perspectives. *Forest Ecology and Management* 258: 1014-1024.

- Quesada, M., K. E. Stoner, L. A. Lobo, Y. Herrerias-Diego, C. Palacios-Guevara, M. A. Munguia-Rosas, K. A. O. Salazar y V. Rosas-Guerrero. 2004. Effects of forest fragmentation on pollinator activity and consequences for plant reproductive success and mating patterns in bat-pollinated bombacaceous trees. *Biotropica* 36: 131-138.
- Ramos-López, A. N. 2009. Dinámica de la regeneración de una selva baja caducifolia posterior al uso agropecuario. Tesis de licenciatura. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán.
- Rincón Espitia, A. J. 2011. Composición de la flora de líquenes corticícolas en el Caribe colombiano. Tesis de Maestría. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias. Departamento de Biología. Bogota. Pp. 180.
- Rivas Plata, E., R. Lücking y H. T. Lumbsch. 2007. When family matters: An analysis of Thelotremaaceae (Lichenized Ascomycota: Ostropales) as bioindicators of ecological continuity in tropical forest. *Biodiversity and Conservation* 17:1319-1351.
- Romero-Duque, L. P., Jaramillo V. J. y Pérez-Jiménez, A. 2007. Structure and diversity of secondary tropical dry forest in Mexico, Differing in their Prior Land-Use History. *Forest Ecology and Management* 253:38-47.
- Ryan, B. D., Nash, III, T. H. y Herrera-Campos, M. A. 1996. Catalog of the lichens and lichenicolous fungi of Mexico. http://ces.asu.edu/ASULichens/sonoran/checklist_mexico.html
- Ryan, B. D., T. H. Nash III, M. A. Herrera-Campos, J. Hafellner, T. H. Lumbsch, R. Moberg, L. Tibell, T. Ahti, H. J. M. Sipman y O. Breuss. 2000. New records of lichens from México. *Nova Hedwigia* 70(1-2): 79-106.
- Sánchez-Azofeifa, G. A., M. Quesada, P. Cuevas-Reyes, A. Castillo y G. Sánchez-Montoya. 2009. Land cover and conservation in the area of influence of the Chamela-Cuixmala Biosphere Reserve, Mexico. *Forest Ecology and Management* 258: 907-912.
- Sánchez-Azofeifa, G. A., M. Quesada, J. P. Rodríguez, J. M. Nassar, K. E. Stoner, A. Castillo, T. Garvin, E. L. Zent, J. C. Calvo-Alvarado, M. E. R. Kalacska, L. Fajardo, J. A. Gamon, y P. Cuevas-Reyes. 2005. Research priorities for Neotropical dry forests. *Biotropica* 37(4): 477-485.
- Sanders, W. B. y R. Lücking. 2002. Reproductive strategies, relichenization and thallus development observed in situ in leaf-dwelling lichen communities. *New Phytologist* 155: 425-435.
- Schmitt, C. K. y N. G. Slack. 1990. Host specificity of epiphytic lichens and bryophytes: A comparison of the Adirondack Mountains (New York) and the Southern Blue Ridge Mountains (North Carolina). *The Bryologist* 93(3): 257-274.

- Seaward, M. R. D. 2008. Environmental role of lichens. Pp. 274-298. *En: T. H. Nash, III. Lichen Biology. Second Edition.* Cambridge University Press, Cambridge. Pp. 486.
- Sillett, S. C., B. McCune, J. E. Peck, T. H. Rambo, A. Ruchty. 2000. Dispersal limitations of epiphytic lichens result in species dependent on old-growth forests. *Ecological Applications* 10(3): 789–799.
- Sipman, H. J. M. 1996. Corticolous lichens. *En: Gradstein S.R., Hietz P., Lücking R., Lücking A., Sipman H.J.M, Vester H.F.M., Wolf J.H.D., Gardette E. (eds). How to sample the epiphytic diversity of tropical rainforests.* *Ecotropica* 2:66–67
- Sipman, H. J. M. 2005. Identification key and literature guide to the genera of Lichenized Fungi (Lichens) in the Neotropics. (<http://www.bgbm.fu-berlin.de/sipman/keys/neokeya.htm>).
- Stofer, S., A. Bergamini, G. Aragón, P. Carvalho, B. L. Coppins, S. Davey, M. Dietrich, E. Farkas, K. Kärkkäinen, C. Keller, L. Lököš, S. Lommi, C. Máguas, R. Mitchell, P. Pinho, V. J. Rico, A. Truscott, P. A. Wolseley, A. Watt y C. Scheidegger. 2006. Species richness of lichen functional groups in relation to land use intensity. *The Lichenologist* 38(4): 331-353.
- Sweetwood, G., R. Lücking, M. P. Nelsen y A. Aptroot. 2012. Ascospore ontogeny and discharge in megalosporous *Trypetheliaceae* and *Graphidaceae* (Ascomycota: Dothideomycetes and Lecanoromycetes) suggest phylogenetic relationships and ecological constraints. *The Lichenologist* 44(2): 277–296.
- Thomson, J. W. 1963. The genus *Physcia* in North America. Cramer, Wienheim.
- Trejo, I. y R. Dirzo. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation* 94: 133-142
- Trejo, I. y R. Dirzo. 2002. Floristic diversity of Mexican seasonally dry tropical forests. *Biodiversity and Conservation* 11: 2063-2048.
- Vieira, D. L. M. y A. Scariot. 2006. Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. *Restoration Ecology* 14: 11–20.
- Werth, S., H. H. Wagner, F. Gugerli, R. Holderegger, D. Csencsics, J. M. Kalwij y C. Scheidegger. 2006. Quantifying dispersal and establishment limitation in a population of an epiphytic lichen. *Ecology* 87(8): 2037-2046.
- Wetmore, C. M. 2003. The *Caloplaca squamosa* group in North and Central America. *The Bryologist* 106(1): 147.156.
- Wetmore, C. M. 2004. The isidiate corticolous *Caloplaca* species in North and Central America. *The Bryologist* 107(3): 284-292.

- Will-Wolf, S., L. H. Geiser, P. Neitlich y A. H. Reis. 2006a. Forest lichen communities and environment - How consistent are relationships across scales? *Journal of Vegetation Science* 17: 171-184.
- Will-Wolf, S., B. McCune y E. Per-Anders. 2006b. Contributions of lichen ecology to understanding and managing ecosystems. *Journal of Vegetation Science* 17: 123-124.
- Wolseley, P. A. y B. Aguirre-Hudson. 1997. The ecology and distribution of lichens in tropical deciduous and evergreen forests of northern Thailand. *Journal of Biogeography* 24: 327-343.