

Desplazamiento del hábitat de macrolíquenes del bosque montano en un escenario de calentamiento global en el noreste de los Andes Venezolanos

Vicente Marcano^{*1}, Laura Castillo²

¹Laboratorio de Biología Evolutiva y de Organismos Extremos, Grupo de Ciencias Atmosféricas y el Espacio, Facultad de Ciencias, Programa de Ciencias Espaciales, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela

²Estación Biológica Experimental “Vicente Marcano”, Organización Kailasha, Parque Sierra Nevada, Raíz de Agua, Mérida, Venezuela

³ETSUFOR, Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela

*Correspondencia: vicente.marcano@gmail.com

¹<https://orcid.org/0000-0002-0068-6642>, ²<https://orcid.org/0000-0001-8495-8387>

Resumen. Se estimaron los riesgos de pérdida local y total de hábitats de macrolíquenes considerando la migración ascendente debido al calentamiento global previsto para el presente siglo por el IPCC. Se realizaron muestreos aleatorios en el sotobosque de un bosque montano, Parque Nacional Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. Se escogió un transecto entre los 2100–3100 m de altitud. Se evaluaron los estimadores no paramétricos Chao 1 y 2, Jackknife 1 y 2. Los resultados revelaron 1200 individuos representados por 401 muestras, incluyendo 38 géneros y 145 especies, de las cuales 8 son endémicas. Encontramos 94 especies en el bosque montano bajo y 90 en el bosque montano alto; 102 especies resultaron exclusivas del bosque montano. La alta proporción de especies únicas y duplicadas, así como de «singletones» y «doubletones», está relacionada con la alta diversidad y endemismo (11%), así como con una variedad de microclimas como consecuencia de la topografía irregular del transecto. El análisis de desplazamiento de hábitat por incremento de temperatura (ΔT) indica que el 57% de las especies estarían en riesgo de desaparición por pérdida de hábitat ante un $\Delta T \leq 0,5^\circ\text{C}$; el 70% de las especies estarían en riesgo de desaparición por pérdida de hábitat ante un $\Delta T \leq 1^\circ\text{C}$; el 92% perderían su hábitat ante un $\Delta T \leq 4^\circ\text{C}$; mientras el 11% de las especies (endémicas) perdería el total de sus hábitats ante un $\Delta T \leq 1^\circ\text{C}$. Solo el hábitat local de 9 especies se conservaría con un $\Delta T > 4^\circ\text{C}$.

Palabras clave. Líquenes, sotobosque, Cordillera de Mérida, pérdida de hábitat.

Abstract. The risks of local and total loss of macrolichen habitats were estimated considering the upward migration due to global warming predicted by the IPCC for this century. Random sampling was carried out in the understory of a montane forest, Sierra Nevada de Mérida National Park, Venezuela. A transect was established between 2100–3100 m altitude. The nonparametric estimators Chao 1 and 2, Jackknife 1 and 2 were evaluated. The results showed 1200 individuals represented by 401 samples, including 38 genera and 145 species, of which 8 are endemic. We found 94 species in the low montane forest and 90 in the high montane forest; 102 species were exclusive to the montane forest. The high proportion of unique and duplicate species, as well as singletons and doubletons, is related to the high diversity and endemism (11%), as well as to a variety of microclimates as a consequence of the irregular topography of the transect. The analysis of habitat displacement by temperature increase (ΔT) shows that 57% of the species would be threatened by habitat loss at $\Delta T \leq 0.5^\circ\text{C}$; 70% of the species would be threatened by habitat loss at $\Delta T \leq 1^\circ\text{C}$; 92% would lose their habitat at $\Delta T \leq 4^\circ\text{C}$; while 11% of the (endemic) species would lose their entire habitat at $\Delta T \leq 1^\circ\text{C}$. Only the local habitat of 9 species would be maintained at $\Delta T > 4^\circ\text{C}$.

Keywords. Lichens, forest understory, Cordillera de Merida, habitat loss.

Cómo citar este artículo: Marcano V. & Castillo L. 2023. Desplazamiento del hábitat de macrolíquenes del bosque montano en un escenario de calentamiento global en el noreste de los Andes Venezolanos. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 80: e143. <https://doi.org/10.3989/ajbm.597>

Título en inglés: Displacement of the habitat of the macrolichens of the montane forest under a global warming scenario in the northeastern Venezuelan Andes.

Editora asociada: Raquel Pino-Bodas. Recibido: 15 mayo 2022; aceptado: 11 noviembre 2023; publicado online: 17 enero 2024.

INTRODUCCIÓN

El calentamiento global es una de las mayores amenazas que atraviesa la vida sobre nuestro planeta. El incremento en la concentración de los gases antropogénicos de efecto invernadero está conduciendo al calentamiento de la super-

ficie de la tierra y a otros cambios climáticos (IPCC 2018, 2022). Existe evidencia a partir del estudio en distintos grupos taxonómicos (p.ej., plantas, artrópodos, anfibios, reptiles, aves, vertebrados) que tales cambios globales en la temperatura generan diferentes efectos en los hábitats en todo el planeta, tales como el desplazamiento latitudinal

y altitudinal de las especies (Root & al. 2003; Thomas & al. 2004; Angert & al. 2011; Chen & al. 2011; Lenoir & Svenning 2015).

Dichos cambios de temperatura globales suelen tener su origen en la alteración regional del clima, tal como se ha demostrado en el foro de la «Declaración de los Bosques de New York» (NYFD Assessment Partners 2019). Especialmente en los Andes tropicales, la intensidad en el uso de la tierra, que incluye la tala de bosques primarios (Ruiz & al. 2008), ha incidido indiscutiblemente en la alteración del clima regional (Ferwerda 1987; Azocar y Fariñas 2003; Molau 2004; Rangel-Ch. 2004). La pérdida del bosque a partir de la deforestación disminuye la capacidad de secuestro de carbono, mientras la propia degradación del dosel facilita la liberación de CO₂ retenido como materia vegetal en los suelos (Rull 2010) y la interrupción del ciclo del carbono (Schlesinger 2000). Ambos sucesos han contribuido de manera indirecta y directa con el aumento de las emisiones de otros gases invernadero en la región, que incluyen vapor de agua, óxido nitroso y una diversidad de hidrocarburos alifáticos de bajo peso molecular ($\leq n-C_5$) (Herzog & al. 2011; NYFD Assessment Partners 2019). Esto trae como consecuencia la modificación de la distribución altitudinal de las especies y la eventual pérdida de biodiversidad por desaparición de hábitats (García-Mora 2004; Cuesta-Camacho 2007; Urrutia & Vuille 2009; Marenco & al. 2009; Chacón-Moreno & al. 2021).

El IPCC ha definido cuatro escenarios de incremento de temperatura (0,3–4,8°C) para el presente siglo basados en la estimación de la concentración de CO₂ (400–1200 ppm), los cuales son conocidos como trayectorias de concentración representativa de CO₂ (RCP, por su sigla en inglés, «Representative Concentration Pathway»). Estos escenarios no toman en cuenta la contribución de otros gases de efecto invernadero, los cuales se incrementan de manera correlacionada con el CO₂, y que pueden ocasionar consecuencias de incremento de temperatura global o regional mucho mayores (Schlesinger 2000; IPCC 2014). Los criterios socioeconómicos flexibles sobre los que se basan los RCP, atentan contra la importancia *per se* de proteger la biodiversidad, el planeta y la especie humana, insistiendo en el desarrollo sostenible viable, lo cual es considerado un mito (Czech 2008; Rull 2010; León 2015). El planeta y sus recursos constituyen un sistema termodinámico limitado y tarde o temprano estos se agotarán en perjuicio de la vida en el planeta (Kleidon & Lorenz 2005; Pelletier 2010; Larson 2018; Marcano 2022b). El incremento acelerado de la deforestación de los bosques tropicales y el calentamiento global promueven la llamada Sexta Extinción del Antropoceno (Trischler 2007; Ceballos & al. 2010; Cearreta 2017; Marcano 2022b).

Según el escenario de calentamiento global RCP8.5, se esperaría un incremento de las temperaturas a finales del

2100 entre 2,6–4,8°C (Stocker & al. 2013; IPCC 2018). Otros estudios más recientes, revelan incrementos de temperaturas que podrían alcanzar los 6,5–7°C para esa fecha de no tomarse medidas contundentes para disminuir la emisión de gases de efecto invernadero (IPCC 2022). Una evidencia amplia documenta desde 1939, un incremento de la temperatura del aire en la región andina tropical con un promedio de 0,11°C por década (Vuille & Bradley 2000; Herzog & al. 2011). Este incremento se ha intensificado en los últimos 45 años con un promedio de 0,34°C por década, con una tendencia al aumento en los años más recientes (IPCC 2018). No obstante, se ha sugerido que un aumento de tan solo 1,5°C de las temperaturas medias (IPCC 2018), supondría una afectación significativa de los hábitats naturales para las especies en los Andes tropicales (Urrutia & Vuille 2009; Herzog & al. 2011).

Considerando el descenso adiabático actual en los Andes venezolanos, de –0,55°C por cada 100 m de elevación (Sarmiento 1986; Marcano & al. 2003, 2009, 2010a, 2010b, 2022; Rada & al. 2019) y un aumento de la temperatura global de ~4°C para finales del 2100 en el norte de Suramérica (Houghton & al. 2001), la migración vertical ascendente de los pisos altitudinales en los Andes venezolanos se estima en ~725 m para finales de siglo. Dicho rango probable de aumento de temperatura (Rull & al. 2005, 2019; Marcano & Castillo 2023a), facilita la comparación entre estudios. Desplazamientos de elevación como los establecidos bajo esta hipótesis, generarían consecuencias para la biota de las montañas andinas y especialmente para los macrolíquenes, que podrían ser realmente catastróficas, debido a la dificultad de soportar tasas de cambio tan elevadas y a la desaparición y/o fragmentación del hábitat de especies adaptadas principalmente al sotobosque de los bosques montanos, con rangos de intervalos de elevación (mínima y máxima) usualmente entre 100–200 m para las especies que son exclusivas de dicha formación (Foster 2001; Ataroff 2003; Herzog & al. 2011; Rada & al. 2019; Chacón-Moreno & al. 2021).

Estudios previos muestran que los líquenes, particularmente las especies de macrolíquenes, se encuentran entre los organismos más sensibles a los cambios en el clima, presentando una gran especificidad a condiciones microclimáticas, lo cual los convierte en organismos modelos para estudiar los efectos del calentamiento global (Aptroot & van Herk 2002; Branquinho & al. 2015; Ellis 2013, 2019; Chuquimarca & al. 2019). En la simbiosis líquénica, la sensibilidad apreciada es mayor en el caso del fotobionte que en el micobionte (Aptroot & van Herk 2007) y particularmente en cianolíquenes (con fotobionte cianobacterial) que en líquenes con algas verdes (Rubio-Salcedo & al. 2017). Los macrolíquenes que proceden del sotobosque están caracterizados comúnmente por cianobiontes, como también por la dominancia (en masa) del fotobionte ante el micobionte,

lo cual indica lo vulnerable que constituyen dichas especies ante los cambios en el clima, especialmente cambios en la temperatura.

Las variaciones de temperatura y humedad que experimentan los macrolíquenes afectan sensiblemente su tasa de crecimiento, debido a sus limitaciones en regular el contenido de agua (Pisani & al. 2007; Monge-Nájera 2019). Además, dichas variaciones condicionan el rendimiento metabólico fotosintético y su tasa respiratoria (Lange & al. 1986; Green & al. 2011). En un escenario de calentamiento global presente y futuro, estos organismos probablemente atravesarán severos riesgos de desaparición que pueden ser estimados a partir de una evaluación de las alteraciones potenciales de sus respectivos hábitats.

Los Andes de Venezuela constituyen una región biogeográfica que se ubica cerca de la franja latitudinal del ecuador térmico ($\sim 5^\circ$ N), la cual es la zona del planeta que presenta las más altas temperaturas anuales promedio. Posee una diversidad biológica alta, en lo que a especies de líquenes se refiere. Por ello se espera que las especies de macrolíquenes posean altos riesgos de desaparición en un escenario de incremento de temperatura global con una pérdida significativa de diversidad. Estudios liquenológicos previos reconocen alrededor de 160 géneros y 850 especies en esta región, distribuidas entre los 200–4985 m de altitud (Vareschi 1973; López-Figueiras 1986; Marcano 1994, 2003; Marcano & Morales 1994a, 1994b; Marcano & al. 1995, 1996, 1997a, 1997b; Neuwirth 2007, 2008; Kalb & Aptroot 2018; Marcano & Castillo 2020; Marcano 2021a, 2021b; Marcano & al. 2021; Marcano 2022a). El bosque montano (2100–3100 m), que presenta una alta fragilidad ecológica (Ataroff 2003; Ataroff & García-Núñez 2013), concentra el mayor número de especies liquénicas, con más de 600 especies descritas y alrededor de 150 especies por describir. Existen muchas zonas aún poco estudiadas las cuales han sido alteradas en tiempos recientes debido a la extensión de la frontera agrícola y extracción de recursos forestales con un consecuente incremento de las temperaturas regionales (Moncada & al. 2013; Smith & al. 2014; Llambí & Rada 2019).

El primer análisis sobre los riesgos de desaparición de especies por desplazamiento de hábitat en un gradiente altitudinal en la región neotropical debido al calentamiento global, fue llevado a cabo por Rull & al. (2005, 2019). Este estudio tomó en cuenta la distribución altitudinal de las especies de plantas vasculares en los tepuyes del escudo de Guayana. Se estimó el aumento de temperatura (ΔT) necesario, utilizando el descenso adiabático de temperatura en esa región ($0,6^\circ\text{C}/100$ m), para que el límite altitudinal inferior (LAI) del rango de altitud donde una determinada especie está presente, iguale o supere la altitud máxima de la localidad o hábitat potencial máximo (HPM). Esto resultaría

en la alteración o desaparición total del hábitat altitudinal potencial de la especie en la localidad estudiada. Se registró que, ante los aumentos previstos de temperatura para finales de siglo cercanos a los 4°C la desaparición de hábitats superaría el 33% de las especies, mientras un incremento $> 4^\circ\text{C}$, ocasionaría la desaparición de más del 70% de las especies (Rull & al. 2005, 2019).

En cuanto al conocimiento sobre los efectos del calentamiento global en los Andes de Venezuela, Llambí & al. (2021) evaluaron los cambios en la sucesión de plantas, briofitos y líquenes entre 1910 y 2009 en el Pico Humboldt de la Sierra Nevada de Mérida. Estos estudios destacan el carácter pionero de los líquenes en la ocupación de nuevos pisos altitudinales conforme ocurrió el retroceso glacial como consecuencia de un incremento de la temperatura. No obstante, debido a que las especies de líquenes estudiadas pertenecen al páramo altiandino y además los autores no aportaron los datos de la distribución altitudinal (ver material suplementario, Llambí & al. 2021), no es posible comparar sus resultados con los nuestros.

El único trabajo que incluye especies de líquenes de la región andina tropical que analiza los efectos del incremento de la temperatura global en el desplazamiento altitudinal de los hábitats y los riesgos de desaparición de especies, fue realizado por Marcano & Castillo (2023a), aplicando la metodología de Rull & al. (2005, 2019), en el Parque Nacional General Juan Pablo Peñalosa en los Páramos del Batallón y la Negra, al sureste de los Andes de Venezuela. Este estudio encontró que ante un incremento $\leq 0,5^\circ\text{C}$ el 53% de las especies estarían en riesgo de desaparición local por pérdida de hábitat; ante un incremento $\leq 1^\circ\text{C}$ el 67% estarían en riesgo de desaparición local, mientras el 92% perderían su hábitat ante un incremento $\leq 4^\circ\text{C}$. Solo la especie *Bunodophoron portachuelense* V.Marcano & L.Castillo (endémica de la región) estaría en riesgo de desaparición total.

El propósito de este trabajo es estimar los riesgos potenciales de desaparición de macrolíquenes por desplazamiento altitudinal del hábitat, debido al calentamiento global previsto para finales del presente siglo por el IPCC (IPCC 2018, 2022), en un bosque montano de los Andes venezolanos, Parque Nacional Sierra Nevada de Mérida. Para tal fin, se realizaron muestreos detallados estrictamente en un transecto del sotobosque entre los 2100–3100 m de altitud. A partir de estos datos, se realizó un análisis del rango de desplazamiento de los hábitats y se determinaron los riesgos de desaparición local (y total en el caso de especies endémicas) de los macrolíquenes que los ocupan, teniendo en cuenta la migración ascendente de las condiciones ambientales. Esperamos conocer las temperaturas potenciales máximas que las especies exclusivas del sotobosque del bosque montano andino

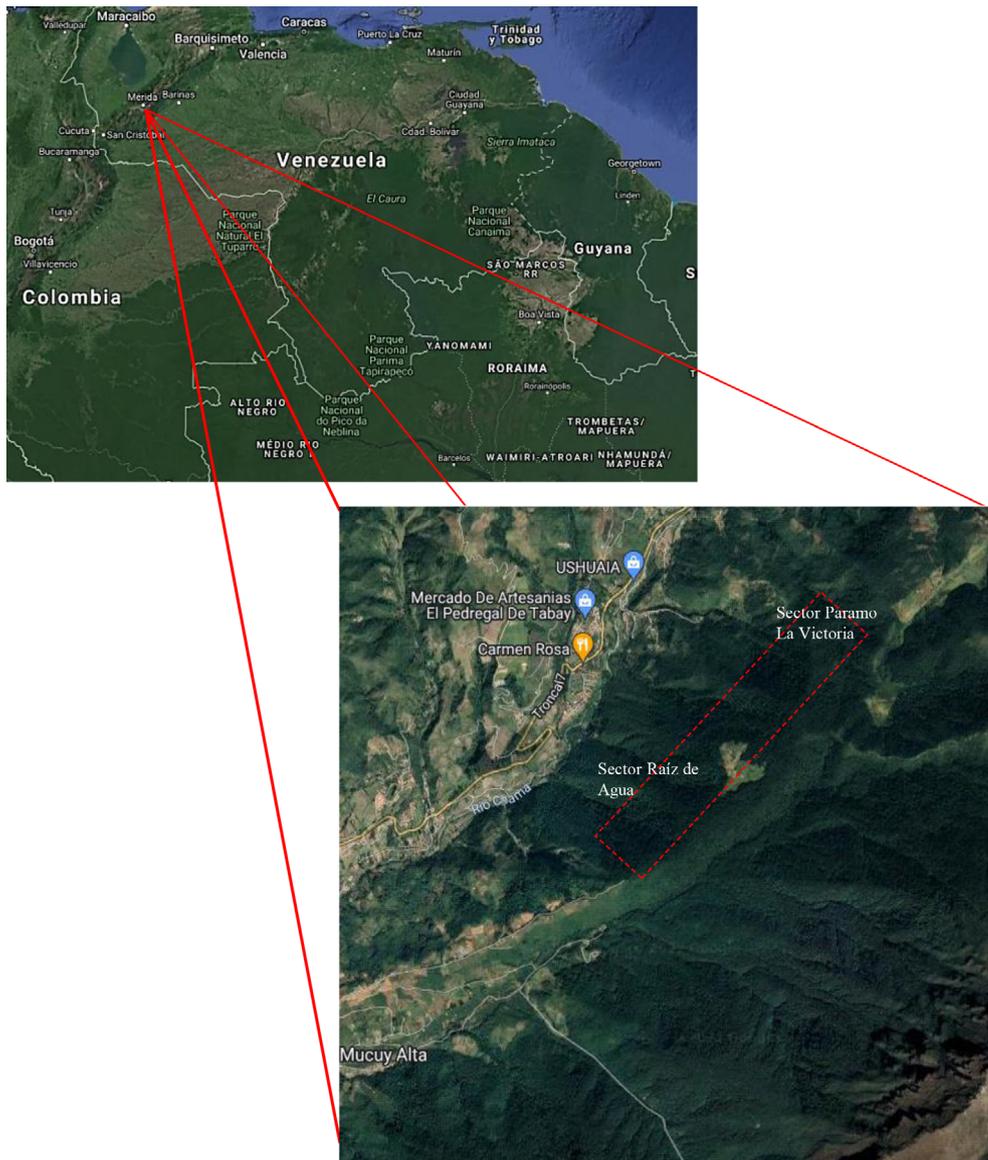


Fig. 1. Localización del área de estudio en los Andes venezolanos (arriba) y ubicación del transecto a estudiar en la Sierra Nevada de Mérida ($8^{\circ}38,247'N$; $71^{\circ}2,00'O$) (abajo).

serían capaces de soportar para conservar sus hábitats, independientemente al escenario teórico (RCP) específico del IPCC que se asuma.

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de Estudio

Los Andes venezolanos constituyen el ramal septentrional de la Cordillera Andina y se extienden desde el Nudo del Tamá, localizado entre la frontera con Colombia y Venezuela en el estado Táchira, hasta el estado Lara, atravesando los estados Mérida y Trujillo, y cubriendo 36.120

Km². El área de estudio se localiza en la Cordillera de Mérida, dentro del Parque Nacional Sierra Nevada, Venezuela, sectores El Alto de Filo El Loro, Raíz de Agua, con proximidad a La Mucuy Alta y la Victoria ($8^{\circ}38,247'N$; $71^{\circ}2,00'O$) (Fig. 1). Aunque esta área se encuentra protegida como Área Bajo Régimen de Administración Especial (ABRAE) (Decreto no. 276), está altamente amenazada por acciones antrópicas, tales como la ganadería, agricultura y extracción ilegal de recursos forestales. La franja altitudinal seleccionada para el estudio se ubica entre los 2100 y 3100 m e incluye el Bosque Montano Bajo (BMB, 2100–2450 m) y Bosque Montano Alto (BMA, 2850–3100m) (Fig. 2).

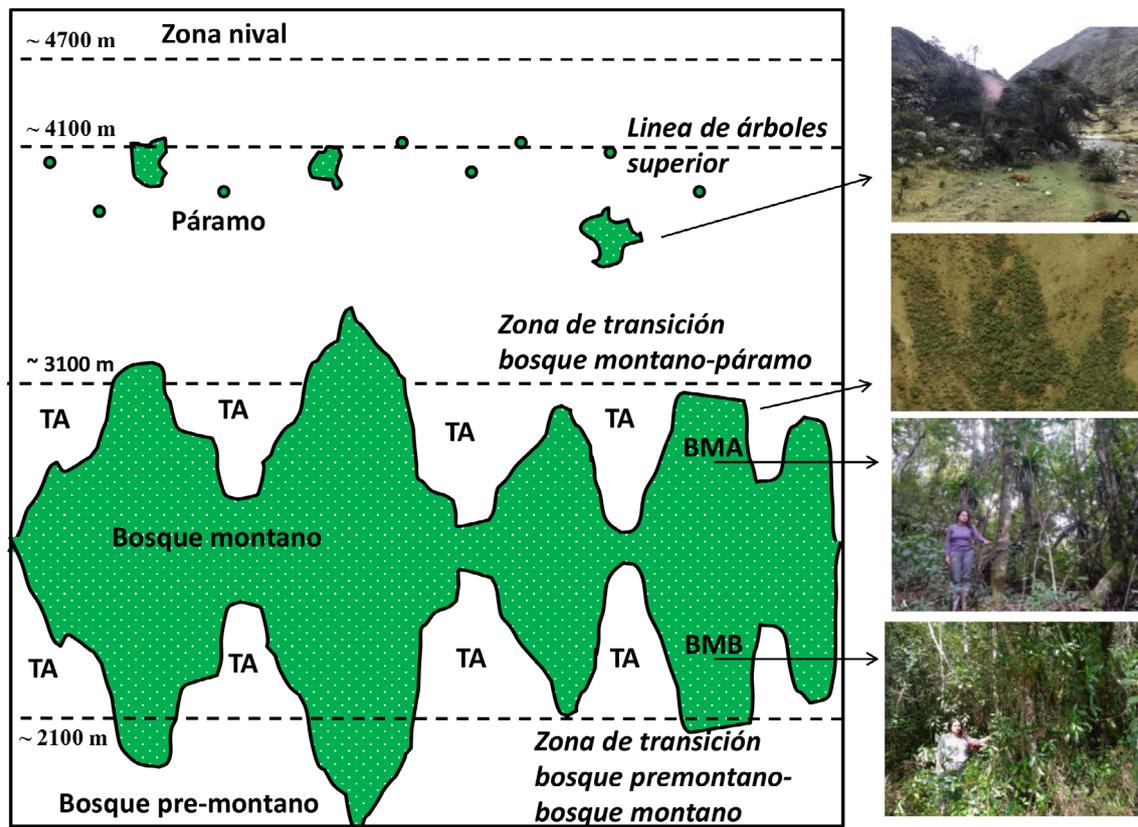


Fig. 2. Delimitación ecológica del área de estudio donde se definió el transecto. Se aprecian los límites entre el bosque montano y el páramo y el bosque premontano y la fisonomía (a la derecha) de dichas formaciones. BMA: bosque montano alto; BMB: bosque montano bajo; TA: tierras agropecuarias.

Definición general del bosque montano andino

Utilizamos la denominación de Bosque Montano Andino que incluye bosques bajos y altos ubicados entre los 1500–3000 m de altitud (Ataroff 2003; Ataroff & García-Núñez 2013). La vegetación característica es siempreverde, micrófila a mesófila, con árboles cubiertos densamente por musgos, helechos-film (himenofiláceas), piperáceas, orquídeas y bromelias. Los forófitos más representativos albergando especies de líquenes, son *Prumnopitys montana* (Humb. & Bonpl. ex Willd.) de Laub., *Podocarpus oleifolius* D.Don, *Oreopanax reticulatus* Decne. & Planch., *Weinmannia* spp., *Tetrorchidium rubrivenium* Poepp., *Ruagea glabra* Triana & Planch. y *Cyathea* spp. Esta zona es excepcionalmente rica en especies de macrolíquenes (López-Figueiras 1986; Marcano & al. 1996; Marcano 2003; Neuwirth 2007, 2008; Kalb & Aptroot 2018; Marcano & Castillo 2020).

Muestreo

Se muestrearon macrolíquenes cada 100 m de altitud en un transecto de 1000 m de largo y 100 m de ancho, entre

los 2100–3100 m de altitud. El muestreo por aleatoriedad incluyó todos los forófitos y sustratos existentes ubicados en el sotobosque y sus ecotonos naturales (Mostacedo & Fredericksen 2000) y tratando de afectar mínimamente la densidad de las poblaciones. Se evitaron en todo momento los ecotonos artificiales como caminos y algunos espacios donde se evidenció extracción de recursos del bosque, así como también se evitó la colecta de especímenes de ramas caídas del dosel.

La definición de la altura del sotobosque en la región tropical puede variar entre 1 a 5 metros de altura (Vareschi 1986, 1992; Richards 1996; Ataroff & García-Núñez 2013). No obstante, en la región andina la altura del sotobosque para el área de estudio se reconoce hasta los tres metros, de acuerdo a Acevedo & al. (2001, 2003), Ataroff (2003) y Ataroff & García-Núñez (2013). Se seleccionaron 5 parcelas (100 x 20 m) cada 100 m de altitud y fueron referenciadas con GPS. Las colecciones se depositaron en el herbario de la Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales de la Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela (MER) y duplicados en el herbario del Real Jardín Botánico, Madrid (MA).

Las localidades en las que se colectaron los macrolíquenes estudiados en el presente estudio, son las siguientes (Fig. 2): **L1**, Bosque Montano Bajo (con bajo impacto antrópico por extracción de madera y uso de agroquímicos; 2100–2450 m; sectores El Alto-Raíz de Agua). **L2**, Bosque Montano Alto (con signos de impacto ambiental moderado por ganadería y cultivos parciales; 2500–3100 m; sectores Raíz de Agua-La Victoria).

Con el fin de demostrar la representatividad del muestreo (Walther & Morand 1998; Moreno 2001) y asegurar que cualquier respuesta no fuese producto de sesgos del muestreo (p.ej., muestreos deficientes, hábitats fragmentados por impacto humano) (Krebs 1989), se evaluó el desempeño de los estimadores no paramétricos de riqueza de especies Chao 2, Jackknife 1 y Jackknife 2 en cada uno de los sitios estudiados, los que se compararon con la riqueza observada (S_{obs}). También para estimar el número de especies basado en el número de especies raras se empleó el estimador Chao 1 (Colwell & Coddington 1994; Colwell 2019). Se utilizó el programa EstimateS 9.1 (Colwell 2019). Además, dichos estimadores fueron de utilidad debido a la similitud en el tamaño de las muestras y para aprovechar los datos extra de muestras obtenidas con mayor esfuerzo (Ludwig & Reynolds 1988; Colwell 2019).

Datos Climáticos

Los datos de temperatura, humedad y precipitación promedio anual (Tabla 1), así como la variación adiabática de temperatura conforme a la elevación ($-0,55^{\circ}\text{C}/100$ m altitud) (Fig. 3), provienen de registros climáticos periódicos (promedios anuales) correspondientes a los estudios realizados en la Cordillera de Mérida, por el Programa Científico Bioclimático iniciado en el 2001 (Marcano & al. 2003, 2009, 2022, 2023).

Tabla 1. Datos climáticos para distintos pisos altitudinales en el parque nacional Sierra Nevada de Mérida, Andes venezolanos.

Intervalo altitudinal (m)*	Temperatura ($^{\circ}\text{C}$)**	Precipitación (mm)**	Humedad (%)**
BMB (2100–2500)	17–18	1400–1650	81–85
BMA (2600–3000)	12–13	1850–2000	86–92

*Fuentes: Huber & Alarcón (1988), Veillon (1989), Ataroff (2003) y Azócar & Fariñas (2003). **Promedios anuales 2001–2010 (García-Mora 2004; Marcano & al. 2003, 2009, 2022).

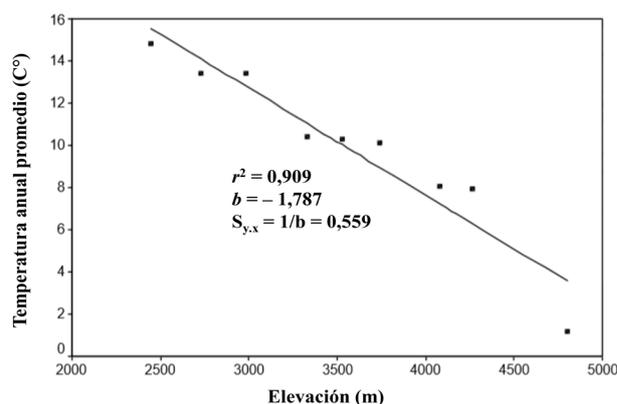


Fig. 3. Variación de la temperatura anual promedio con la altitud en la cara norte de la Sierra Nevada de Mérida, durante 2001 y 2009 (Marcano & al. 2003, 2009, 2022).

Análisis del riesgo de pérdida local de hábitat por desplazamiento altitudinal

El hábitat constituye el espacio ecológico donde reside la especie de macrolíquenes, definido por los límites de temperatura (característicos de dicho espacio) que restringen su distribución altitudinal (Rull & al. 2005; Sipman 1995, 2011; Marcano & Castillo 2023a). Para estimar la desaparición potencial del hábitat de los macrolíquenes se utilizó un análisis simple de desplazamiento de rango altitudinal, siguiendo a Rull & al. (2005, 2019) y Marcano & Castillo (2023a), bajo un criterio de incremento de temperatura global de $\sim 4^{\circ}\text{C}$ a fin de siglo para el norte de Suramérica (Houghton & al. 2001). Este análisis consistió en estimar el aumento de temperatura (ΔT) necesario utilizando el descenso adiabático de temperatura de $-0,55^{\circ}\text{C}$ por cada 100 m de elevación ($\Delta T = 0,55/100 \cdot \text{DPH}$), para que el límite altitudinal inferior (LAI) de una determinada especie, iguale o supere la altitud máxima del hábitat potencial máximo (HPM), lo que resultaría en la alteración o desaparición del hábitat potencial de la especie en la localidad estudiada. De tal manera, $\text{DPH} = \text{HPM} - \text{LAI}$. Donde DPH es el desplazamiento necesario para la pérdida total del hábitat. Especies con rangos altitudinales reducidos y por tanto con mayores requerimientos ambientales específicos, pueden presentar una menor habilidad para expandir sus límites espaciales o hábitats y por lo tanto serían menos resistentes a los cambios de temperatura que especies con más amplios rangos de distribución y menores requerimientos ambientales (Angert & al. 2011; Sipman 2011; Kharouba & al. 2013; Marcano & Castillo 2023a). Los datos sobre ΔT requerido para la pérdida total del hábitat local, HPM y LAI fueron analizados usando MATLAB 5.3 y Graphpad InStat 3.10, aplicando análisis de correlación (r y r^2) y determinando los respectivos intervalos de confianza del 95%.

Se excluyeron del análisis las especies que ocupan un rango altitudinal más amplio que el del bosque montano. Es decir, se analizaron las especies ubicadas entre los 2100 y los 3000 m de altitud. Esta criba altitudinal de especies se basó en la literatura (Marcano & al. 1995, 1996, 1997a, 1997b; Marcano, 2021a, 2021b, 2022a) y en observaciones de campo anteriores del grupo de investigación.

Identificación de especies

Los especímenes fueron examinados utilizando microscopía de luz y de fluorescencia (Leitz Wetzlar). Se practicaron cortes manuales con cuchilla de los órganos reproductivos sexuales (basidiocarpos y apotecios) y asexuales (picnidios) y teñidos con lacto-fenol y fuchsina ácida o azul de algodón (Marcano 1994).

La composición de las sustancias secundarias se determinó empleando técnicas normalizadas de cromatografía de capa fina de alta resolución (HPTLC, Sistemas de solventes A, B y C) (White & James 1985; Arup & al. 1993; Orange & al. 2001). Para la determinación de las especies, se emplearon trabajos monográficos, catálogos de especies (Marcano & al. 1996), claves dicotómicas de internet y bases de datos del autor principal (p.ej., herbario privado y artículos taxonómicos recientes).

RESULTADOS

Composición y diversidad

Un total de 145 especies, 38 géneros y 18 familias de macrolíquenes (sensu Lücking & al. 2016) fueron registrados (Tabla 2). Los Ascomycota liquenizados presentaron el mayor número de especies (131) y géneros (32). Los Basidiomycota liquenizados fueron representados por 14 especies y 6 géneros, entre los cuales el género *Dictyonema* reveló el mayor número de especies (5), seguido de *Cora* Fr. (4). Las Parmeliaceae presentaron el mayor número de especies (38), seguida por las Lobariaceae (29), Hygrophoraceae (13) y Cladoniaceae (10). La importancia de las Parmeliaceae se refleja por la abundancia de especies de los géneros *Hypotrachyna*, *Usnea*, *Flavoparmelia*, *Flavopunctelia* y *Oropogon*. Los géneros mejor representados fueron *Sticta* (19 spp.), *Hypotrachyna* sensu lato (11 spp.), *Cladonia* sensu lato (10 spp.), *Usnea* (9 spp.), *Ramalina* y *Coenogonium* (7 spp.), *Lobariella* (6 spp.), *Coccocarpia* Pers. (6 spp.) y *Heterodermia* (5 spp.) (Tabla 3).

Se reconocieron 8 especies endémicas del bosque montano estudiado: *Acantholichen dendroideus*, *Cyphellostereum mucuyense*, *Dictyonema laurae*, *D. andina*, *D. umbricola*, *D. subsericeum*, *D. subinvolutum* y *Ramalina victoriana* (Marcano & al. 2021; Marcano, 2022a). Ade-

Tabla 2. Frecuencia de taxones por familia presentes en el área de estudio, sectores de El Alto de Filo El Loro, Raíz de Agua y La Victoria del parque nacional Sierra Nevada de Mérida (2100–3100 msnm).

Familia	Géneros	Especies
Arthoniaceae	2	5
Baeomycetaceae	1	1
Cladoniaceae	2	10
Coccocarpiaceae	1	5
Coenogoniaceae	1	7
Collemataceae	2	8
Hygrophoraceae	5	13
Icmadophillaceae	1	1
Lobariaceae	4	29
Pannariaceae	1	2
Parmeliaceae	9	38
Peltigeraceae	1	2
Physciaceae	2	6
Ramalinaceae	1	8
Sphaerophoraceae	1	1
Stereocaulaceae	2	5
Teloschistaceae	1	2
Tricholomataceae	1	2
Total = 18	38	145

Tabla 3. Listado de las 145 especies registradas en el bosque montano de El Alto de Filo El Loro, Raíz de Agua y La Victoria, Parque Nacional Sierra Nevada de Mérida (2100–3100 m).

Especies
<i>Acantholichen dendroideus</i> V.Marcano
<i>Bunodophoron melanocarpum</i> (Sw.) Wedin
<i>Cladia aggregata</i> (Sw.) Nyl.
<i>Cladonia arcuata</i> (Ahti) Ahti
<i>Cladonia boliviana</i> (Ahti) Ahti
<i>Cladonia ceratophylla</i> (Sw.) Spreng.
<i>Cladonia coccifera</i> (L.) Will.
<i>Cladonia corniculata</i> Ahti & Kashiw
<i>Cladonia exilior</i> Ahti
<i>Cladonia miniata</i> Meyer var. <i>miniata</i>
<i>Cladonia rangiferina</i> (L.) Nyl. subsp. <i>abbayesii</i> (Ahti) W.Culb.
<i>Cladonia rappii</i> Evans
<i>Cladonia squamosa</i> (Scop.) Hoffm.
<i>Coccocarpia culatensis</i> V.Marcano & A. Morales
<i>Coccocarpia domingensis</i> Vain.
<i>Coccocarpia erythrocardia</i> (Müll.Arg.) L.Arvidss.
<i>Coccocarpia myriocarpa</i> Arv.
<i>Coccocarpia palmicola</i> (Spreng.) L.Arvidss. & D.Gall.

Tabla 3. Cont.

Especies
<i>Coenogonium ciliatum</i> Kalb & Lücking
<i>Coenogonium curvulum</i> Zahlbr.
<i>Coenogonium flavoviride</i> Cáceres & Lücking
<i>Coenogonium implexum</i> Nyl.
<i>Coenogonium leprieurii</i> (Mont.) Nyl.
<i>Coenogonium pusillum</i> (Mont.) Lücking, Aptroot & Sipman
<i>Coenogonium tuckermanii</i> Mont.
<i>Collema glaucophthalmum</i> Nyl.
<i>Collema rugosum</i> Kremp.
<i>Collema subnigrescens</i> Degel
<i>Cora aspera</i> Wilk., Lücking & E.Morales.
<i>Cora byssoidea</i> Lücking & B.Moncada
<i>Cora hapteriformis</i> V.Marcano & L.Castillo
<i>Cora reticulifera</i> Vain.
<i>Corella brasiliensis</i> Vain.
<i>Cryptothecia rosaeiselae</i> Flakus & Kukwa.
<i>Cryptothecia scripta</i> G.Thor
<i>Cryptothecia striata</i> G.Thor
<i>Cyphellostereum mucuyense</i> V.Marcano
<i>Dibaeis absoluta</i> (Tuck.) Kalb & Gierl
<i>Dictyonema andina</i> V.Marcano
<i>Dictyonema laurae</i> V.Marcano
<i>Dictyonema subinvolutum</i> V.Marcano
<i>Dictyonema subsericeum</i> V. Marcano
<i>Dictyonema umbricola</i> V. Marcano
<i>Dolichousnea longissima</i> (Ach.) Articus
<i>Dolichousnea trichodeoides</i> (Vain.) Articus
<i>Flavoparmelia caperata</i> (L.) Hale
<i>Flavoparmelia gerlachei</i> (A.Zahlbr.) Hale
<i>Flavoparmelia rutidota</i> (Hooker & Tayl.) Hale
<i>Flavoparmelia soledians</i> (Nyl.) Hale
<i>Flavopunctelia flaventior</i> (Stirt.) Hale
<i>Flavopunctelia soledica</i> (Nyl.) Hale
<i>Herpotallon alboechinatum</i> sp. nov. ined.
<i>Herpotallon rubrocinctum</i> (Ehrenb.) E.Thor
<i>Herpothallon granulare</i> (Sipman) Aptroot & Lücking
<i>Heterodermia casarettiana</i> (Massal.) Trev.
<i>Heterodermia comosa</i> (Eschw.) Follm. & Redon
<i>Heterodermia corallophora</i> (Tayl.) Skorepa
<i>Heterodermia dendritica</i> (Pers.) Poelt
<i>Heterodermia microphylla</i> (Kurok.) Swinsc. & Krog
<i>Hypotrachyna cirrhata</i> (Fr.) Divakar, A.Crespo, Sipman, Elix & Lumbsch
<i>Hypotrachyna densirhizinata</i> (Hale & Kurok.) Hale

Tabla 3. Cont.

Especies
<i>Hypotrachyna fragilis</i> (Sipman) Divakar, A.Crespo, Sipman, Elix & Lumbsch
<i>Hypotrachyna imbricatulata</i> (A.Zahlbr.) Hale
<i>Hypotrachyna isidiocera</i> (Nyl.) Hale
<i>Hypotrachyna lopezii</i> Hale
<i>Hypotrachyna neodissecta</i> (Hale) Hale
<i>Hypotrachyna physcioides</i> (Nyl.) Hale
<i>Hypotrachyna physodalica</i> (Hale) Hale
<i>Hypotrachyna subplana</i> (Sipman) Divakar, A.Crespo, Sipman, Elix & Lumbsch
<i>Hypotrachyna vexans</i> (Zahlbr.) Divakar, A.Crespo, Sipman, Elix & Lumbsch
<i>Lepraria arbuscula</i> (Nyl.) Lendemer & Hook.
<i>Lepraria</i> sp.1
<i>Leptogium andinum</i> P.M.Jørg.
<i>Leptogium azureum</i> (Sw.) Mont.
<i>Leptogium denticulatum</i> Nyl.
<i>Leptogium digitatum</i> (Massal.) A.Zahlbr.
<i>Leptogium juressianum</i> Tav.
<i>Lobariella crenulata</i> (Hook.) Yoshim.
<i>Lobariella pallida</i> (Hook in Kunth) B.Moncada & Lücking
<i>Lobariella</i> aff. <i>corallophora</i>
<i>Lobariella peltata</i> B.Moncada & Lücking
<i>Lobariella peltigera</i> (Del.) Vain.
<i>Lobariella stenroosiae</i> B.Moncada & Lücking
<i>Omphalina foliacea</i> P.M.Jørg
<i>Omphalina lobata</i> (Redhead & Kuyper) P.M.Jørg.
<i>Oropogon atranorinus</i> Essl.
<i>Oropogon venezualensis</i> Essl.
<i>Parmeliella nigrocinta</i> (Mont.) Müll.Arg.
<i>Parmeliella pannosa</i> (Sw.) Müll.Arg.
<i>Parmotrema crinitum</i> (Ach.) Hale
<i>Parmotrema solediferum</i> Hale
<i>Parmotrema tinctorum</i> (Nyl.) Hale
<i>Peltigera dolichorhiza</i> (Nyl.) Willd.
<i>Peltigera vainoi</i> Gyelnik
<i>Phyllobaeis imbricatus</i> (Hook. in Kunth) Kalb & Gierl
<i>Physcia solediosa</i> (Vain.) Lyngé
<i>Pseudocyphellaria aurata</i> (Ach.) Vain.
<i>Pseudocyphellaria clathrata</i> (de Not.) Malme
<i>Pseudocyphellaria crocata</i> (L.) Vain.
<i>Ramalina camptospora</i> Nyl.
<i>Ramalina celastris</i> (Spreng.) Krog & Swinsc.
<i>Ramalina cochlearis</i> A.Zahlbr.

Tabla 3. Cont.

Especies
<i>Ramalina cumanensis</i> Fée
<i>Ramalina dendriscooides</i> Nylander
<i>Ramalina escorialensis</i> V.Marcano & A.Morales
<i>Ramalina subpollinaria</i> Nyl.
<i>Ramalina victoriana</i> V.Marcano & L.Castillo
<i>Relicina subabstrusa</i> (Gyeln.) Hale
<i>Remotrachyna flexilis</i> (Kurok.) Divakar & A.Crespo
<i>Rimelia reticulata</i> (Taylor) Hale & Fletcher
<i>Stereocaulon microcarpum</i> Müll.Arg.
<i>Stereocaulon strictum</i> Th.Fr.
<i>Stereocaulon vesuvianum</i> Pers.
<i>Sticta andina</i> B.Moncada & Lücking
<i>Sticta arbuscula</i> B.Moncada & Lücking
<i>Sticta cyphellulata</i> (Müll.Arg.) Hue
<i>Sticta fuliginosa</i> (Dicks.) Ach.
<i>Sticta globifuliginosa</i> B.Moncada & Lücking
<i>Sticta gyalocarpa</i> (Nyl.) Trev..
<i>Sticta hypoglabra</i> B.Moncada & Lücking
<i>Sticta isidioidichotoma</i> B.Moncada & Lücking
<i>Sticta laciniosa</i> D.J.Galloway
<i>Sticta laminobeauvoisii</i> B.Moncada & Lücking
<i>Sticta leucoblepharis</i> (Nyl.) Tuck. & Mont.
<i>Sticta lineariloba</i> (Mont.) Nyl.
<i>Sticta luteocyphellata</i> B.Moncada & Lücking
<i>Sticta microisidiata</i> Sérusiaux & Magain
<i>Sticta nigrociliata</i> sp. nov. ined.
<i>Sticta paramuna</i> Moncada & Lücking
<i>Sticta phyllidiokunthii</i> Moncada & Lücking
<i>Sticta tomentosa</i> Ach.
<i>Sticta weigelii</i> (Isert ex Ach.) Vain.
<i>Teloschistes exilis</i> (Michx.) Vain.
<i>Teloschistes flavicans</i> (Sw.) Norm.
<i>Usnea andina</i> Motyka
<i>Usnea crocata</i> Truong & P.Clerc.
<i>Usnea duriuscula</i> Motyka
<i>Usnea flavocardia</i> Räsänen
<i>Usnea rosellana</i> Motyka
<i>Usnea rubicunda</i> Stirt
<i>Usnea rubicornuta</i> Truong & P.Clerc
<i>Usnea subcornuta</i> Stirt.
<i>Usnea subrubicunda</i> P.Clerc
<i>Xanthoparmelia conspersa</i> (Ach.) Hale
<i>Yoshimuriella dissecta</i> (Sw.) B.Moncada & Lücking

más de 3 especies descritas recientemente del área de estudio: *Cora hapteriformis* V.Marcano & L.Castillo (Hygrophoraceae), *Herpotallon alboechinatum* sp. nov. ined. (Arthoniaceae) y *Sticta nigrociliata* sp. nov. ined. (Lobariaceae) (Marcano & Castillo, en prensa). Se obtuvieron 26 nuevos registros para Venezuela: *Coccocarpia myriocarpa*, *Coenogonium curvulum*, *C. flavoviride*, *C. implexum*, *C. leprieurii*, *C. pusillum*, *C. tuckermanii*, *Cora aspera*, *C. byssoidea*, *C. reticulifera*, *Dolichousnea longissima*, *D. trichodeoides*, *Flavopunctelia soledica*, *Lobariella* aff. *corallophora*, *L. peltata*, *L. stenroosiae*, *Omphalina lovata*, *Sticta andina*, *S. cyphellulata*, *S. hypoglabra*, *S. isidioidichotoma*, *S. laminobeauvoisii*, *S. lineariloba*, *S. luteocyphellata*, *S. phyllidiokunthii* y *Usnea flavocardia*.

Distribución altitudinal y riqueza de especies

Se reconocieron un total de $N = 1200$ individuos de macrolíquenes representados por 401 muestras. La riqueza observada de especies en el bosque montano bajo ($S_{obs} = 94$) fue ligeramente superior a la registrada en el bosque montano alto ($S_{obs} = 90$). No obstante, la mayor abundancia se encontró en el bosque montano alto ($N = 614$) en comparación al bosque montano bajo ($N = 586$) (Tabla 4).

Se registraron 102 especies exclusivas del bosque montano (Tabla 5), mientras se registraron 43 especies “no-exclusivas” que comparten los rangos inferiores al bosque montano (pre-montano) como también por encima a los 3100 m y están presentes también en el páramo. No se apreció un incremento del número de especies con la altitud desde los 2100 hasta los 3100 m ($r^2 = 0,19$). Destaca también el estrecho rango de amplitud de distribución altitudinal para la mayoría de las especies de macrolíquenes (Fig. 4).

Tabla 4. Riqueza de especies de macrolíquenes observada (S_{obs}) y esperada en el bosque montano bajo (BMB) y bosque montano alto (BMA), sectores de El Alto de Filo El Loro, Raíz de Agua y La Victoria del Parque Nacional Sierra Nevada de Mérida, acorde a los estimadores Chao 1 y 2, Jackknife 1 y 2.

Estimadores	Total	BMB 2100–2500 m	BMA 2600–3000 m
Riqueza (S_{obs})	145	94	90
Abundancia (N)	1200	586	614
Chao 1	162,63	102	117
Chao 2	213	191,2	126,21
Jackknife 1	204,78	145,84	127,44
Jackknife 2	237,94	182,3	141,69
Singletones (a)	23	16	18
Doubletones (b)	15	16	6
Únicas (L)	61	54	39
Duplicadas (M)	27	15	21

Tabla 5. Especies de macrolíquenes con riesgo de desaparición debido a la migración ascendente de sus condiciones ambientales por incremento de temperatura presentes con carácter exclusivo en el bosque montano estudiado del parque Sierra Nevada de Mérida, Andes venezolanos. LAI: límite altitudinal inferior (m); HPM: hábitat potencial máximo (m); DPH: desplazamiento necesario para la pérdida total del hábitat (HPM-LAI) (m); $\Delta T = 0,55/100 \cdot \text{DPH}$: incremento de temperatura requerido para la pérdida total del hábitat (ver texto) [$n = 102$; average of $\Delta T = 0,9532038$; $\sigma \Delta T = 0,9763$].

Especie	LAI	HPM	DPH	ΔT
<i>Acantholichen dendroideus</i> V. Marcano	2175	2200	25	0,14
<i>Bunodophoron melanocarpum</i> (Sw.) Wedin	2700	3000	300	1,65
<i>Cladonia arcuata</i> (Ahti) Ahti	2700	2900	200	1,1
<i>Cladonia ceratophylla</i> (Sw.) Spreng.	2400	3000	600	3,3
<i>Coccocarpia culatensis</i> V. Marcano & A. Morales	2900	2920	20	0,11
<i>Coccocarpia domingensis</i> Vain.	3000	3045	45	0,25
<i>Coccocarpia myriocarpa</i> Arv.	2200	2230	30	0,17
<i>Coenogonium ciliatum</i> Kalb & Lücking	2100	2155	55	0,3
<i>Coenogonium curvulum</i> Zahlbr.	2300	2800	500	2,75
<i>Coenogonium flavoviride</i> Cáceres & Lücking	2800	2860	60	0,33
<i>Coenogonium implexum</i> Nyl.	2600	2900	300	1,65
<i>Coenogonium lepreurii</i> (Mont.) Nyl.	2400	2470	70	0,39
<i>Coenogonium pusillum</i> (Mont.) Lücking, Aptroot & Sipman	2900	2910	10	0,06
<i>Coenogonium tuckermanii</i> Mont.	2200	2260	60	0,33
<i>Collema glaucophthalmum</i> Nyl.	2500	2900	400	2,2
<i>Collema rugosum</i> Kremp.	2200	2400	200	1,1
<i>Collema subnigrescens</i> Degel	2100	3000	900	4,95
<i>Cora aspera</i> Wilk., Lücking & E. Morales	2700	2765	65	0,36
<i>Cora byssoidea</i> Lücking & B. Moncada	2700	2900	200	1,1
<i>Cora hapteriformis</i> sp. nov. ined. aff., <i>C. reticulifera</i>	3000	3045	45	0,25
<i>Cora reticulifera</i> Vain.	2400	2700	300	1,65
<i>Cyphellostereum mucuyense</i> V. Marcano	2200	2225	25	0,14
<i>Dibaeis absoluta</i> (Tuck.) Kalb & Gierl	2500	2700	200	1,1
<i>Dictyonema andina</i> V. Marcano	2500	2700	200	1,1
<i>Dictyonema laurae</i> V. Marcano	2400	2500	100	0,55
<i>Dictyonema subinvolutum</i> V. Marcano	2400	2400	10	0,06
<i>Dictyonema subsericeum</i> V. Marcano	2400	2500	100	0,55
<i>Dictyonema umbricola</i> V. Marcano	2100	2900	800	4,4
<i>Dolichousnea longissima</i> (Ach.) Articus	2400	2900	500	2,75
<i>Dolichousnea trichodeoides</i> (Vain.) Articus	2400	3000	600	3,3
<i>Flavoparmelia rutidota</i> (Hooker & Tayl.) Hale	2100	2200	100	0,55
<i>Flavopunctelia flaventior</i> (Stirt.) Hale	2390	2410	20	0,11
<i>Flavopunctelia soledica</i> (Nyl.) Hale	2400	2430	30	0,17
<i>Herpotallon alboechinatum</i> sp. nov. ined.	2610	2640	30	0,17
<i>Herpothallon granulare</i> (Sipman) Aptroot & Lücking	2920	2930	10	0,06
<i>Heterodermia corallophora</i> (Tayl.) Skorepa	2930	2970	40	0,22
<i>Heterodermia dendritica</i> (Pers.) Poelt	2100	3000	900	4,95
<i>Hypotrachyna densirhizinata</i> (Hale & Kurok.) Hale	2800	2900	100	0,55

Tabla 5. Cont.

Especie	LAI	HPM	DPH	ΔT
<i>Hypotrachyna fragilis</i> (Sipman) Divakar, A. Crespo, Sipman, Elix & Lumbsh	2400	2600	200	1,1
<i>Hypotrachyna imbricatula</i> (A. Zahlbr.) Hale	2500	2600	100	0,55
<i>Hypotrachyna isidiocera</i> (Nyl.) Hale	2525	2550	25	0,14
<i>Hypotrachyna physodalica</i> (Hale) Hale	3050	3065	15	0,08
<i>Hypotrachyna subplana</i> (Sipman) Divakar, A. Crespo, Sipman, Elix & Lumbsh	2800	2900	100	0,55
<i>Lepraria arbuscula</i> (Nyl.) Lendemer & Hodk.	2600	2650	50	0,28
<i>Lepraria</i> sp.1	2640	2650	10	0,06
<i>Leptogium azureum</i> (Sw.) Mont.	2260	2280	20	0,11
<i>Leptogium denticulatum</i> Nyl.	2210	2230	20	0,11
<i>Leptogium digitatum</i> (Massal.) A. Zahlbr.	2800	3000	200	1,1
<i>Leptogium juressianum</i> Tav.	2330	2700	370	2,04
<i>Lobariella crenulata</i> (Hook.) Yoshim	2100	3000	900	4,95
<i>Lobariella pallida</i> (Hook. in Kunth.) B. Moncada & Lücking	2200	3000	800	4,4
<i>Lobariella</i> aff. <i>corallophora</i>	3040	3050	10	0,06
<i>Lobariella peltata</i> B. Moncada & Lücking	2900	3000	100	0,55
<i>Lobariella peltigera</i> (Del.) Vain.	2130	2140	10	0,06
<i>Lobariella stenroosiae</i> B. Moncada & Lücking	2460	2470	10	0,06
<i>Omphalina lobata</i> (Redhead & Kuyper) P.M. Jørg.	2250	2270	20	0,11
<i>Oropogon atranorinus</i> Essl.	3000	3020	20	0,11
<i>Oropogon venezuelensis</i> Essl.	3000	3000	20	0,11
<i>Parmeliella pannosa</i> (Sw.) Müll. Arg.	2400	3000	600	3,3
<i>Parmotrema crinitum</i> (Ach.) Hale	2830	2870	40	0,22
<i>Parmotrema solediferum</i> Hale	2360	2370	10	0,06
<i>Peltigera dolichorhiza</i> (Nyl.) Willd.	2100	3000	900	4,95
<i>Peltigera vainoi</i> Gyelnik	2500	2700	200	1,1
<i>Phyllobaeis imbricatus</i> (Hook. in Kunth) Kalb & Gierl	2500	2530	30	0,17
<i>Pseudocyphellaria clathrata</i> (de Not.) Malme	2860	2870	10	0,06
<i>Pseudocyphellaria crocata</i> (L.) Vain.	2200	3000	800	4,4
<i>Ramalina camptospora</i> Nyl.	2200	2300	100	0,55
<i>Ramalina cumanensis</i> Fée	2600	2700	100	0,55
<i>Ramalina dendriscooides</i> Nyl.	2200	2280	80	0,44
<i>Ramalina escorialensis</i> V.Marcano & A.Morales	2520	2530	10	0,06
<i>Ramalina subpollinaria</i> Nyl.	2100	2900	800	4,4
<i>Ramalina victoriana</i> V.Marcano & L.Castillo	2820	2830	10	0,06
<i>Remototrachyna flexilis</i> (Kurok.) Divakar & A.Crespo	2315	2330	15	0,08
<i>Stereocaulon strictum</i> Th.Fr.	2600	2700	100	0,55
<i>Sticta andina</i> B.Moncada & Lücking	2435	2450	15	0,08
<i>Sticta arbuscula</i> B.Moncada & Lücking	2200	2400	200	1,1
<i>Sticta cyphellulata</i> (Müll.Arg.) Hue	2600	2900	300	1,65

Tabla 5. Cont.

Especie	LAI	HPM	DPH	ΔT
<i>Sticta fuliginosa</i> (Dicks.) Ach.	2200	2700	500	2,75
<i>Sticta globifuliginosa</i> B.Moncada & Lücking	2260	2280	20	0,11
<i>Sticta gyalocarpa</i> (Nyl.) Trev.	2200	2230	30	0,17
<i>Sticta hypoglabra</i> B.Moncada & Lücking	2200	3000	800	4,4
<i>Sticta isidiodichotoma</i> B.Moncada & Lücking	2240	2245	5	0,03
<i>Sticta laciniosa</i> D.J.Gallow.	2210	2225	15	0,08
<i>Sticta laminobeauvoisii</i> B.Moncada & Lücking	2300	2300	0	0
<i>Sticta leucoblepharis</i> (Nyl.) Tuck. & Mont.	2200	2300	100	0,55
<i>Sticta lineariloba</i> (Mont.) Nyl.	2250	2255	5	0,03
<i>Sticta luteocyphellata</i> B.Moncada & Lücking	2400	2600	200	1,1
<i>Sticta microisidiata</i> Sérusiaux & Magain	2100	2160	60	0,33
<i>Sticta nigrociliata</i> sp. nov. ined.	2320	2320	0	0
<i>Sticta phyllidiokunthii</i> B.Moncada & Lücking	2100	2115	15	0,08
<i>Sticta tomentosa</i> Ach.	2250	2260	10	0,06
<i>Usnea andina</i> Motyka	2130	2160	30	0,16
<i>Usnea crocata</i> Truong & P. Clerc.	2230	2235	5	0,03
<i>Usnea duriuscula</i> Motyka	2400	2500	100	0,55
<i>Usnea flavocardia</i> Räsänen	2500	2550	50	0,28
<i>Usnea rosellana</i> Motyka	2340	2345	5	0,03
<i>Usnea rubicunda</i> Stirt	2620	2625	5	0,03
<i>Usnea rubicornuta</i> Truong & P.Clerc	2120	2170	50	0,28
<i>Usnea subcornuta</i> Stirt.	2360	2375	15	0,08
<i>Usnea subrubicunda</i> P.Clerc	2100	2100	15	0,08
<i>Xanthoparmelia conspersa</i> (Ach.) Hale	2100	2125	25	0,14
<i>Yoshimuriella dissecta</i> (Sw.) B.Moncada & Lücking	2100	2200	100	0,55

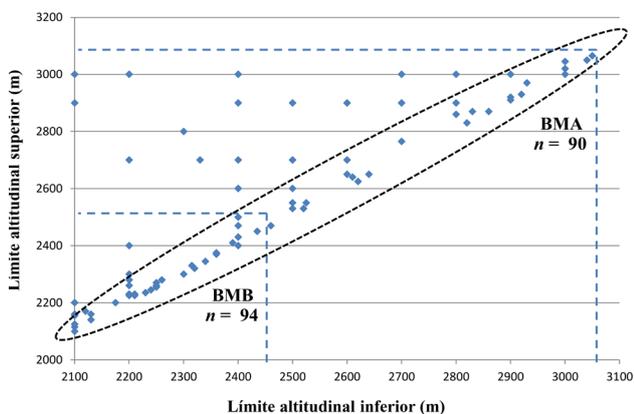


Fig. 4. Rangos de distribución altitudinal de especies de macrolíquenes en el área de estudio donde se definió el transecto (2100–3100 m). Destaca el estrecho rango de distribución para la mayoría de las especies (líneas punteadas negras). BMB: bosque montano bajo; BMA: bosque montano alto.

En cuanto a la abundancia, aunque tampoco se encontró una correlación de incremento o decremento con la altitud, sí se observó un pico a los 2600 m, el cual decae al mínimo registrado en el bosque a los 3000 m (Fig. 5). El mayor número de especies (107), está representado por 1–2 individuos; 21 especies por 10–20 individuos; 9 especies por 20–30 individuos; 5 especies por 30–40 individuos; 1 especie por 40–50 individuos; 1 especie por 50–60 individuos y 1 especie por 70–80 individuos. Las especies con la mayor abundancia fueron *Peltigera dolichorrhiza* (N = 73), *Flavoparmelia soledians* (N = 51), *Herpothallon rubrocinctum* (N = 44) y *Flavoparmelia caperata* (N = 35).

Riqueza de especies observadas vs esperadas

Los inventarios obtenidos se ubican entre el 60 y el 70% de los valores esperados mediante los estimadores Chao

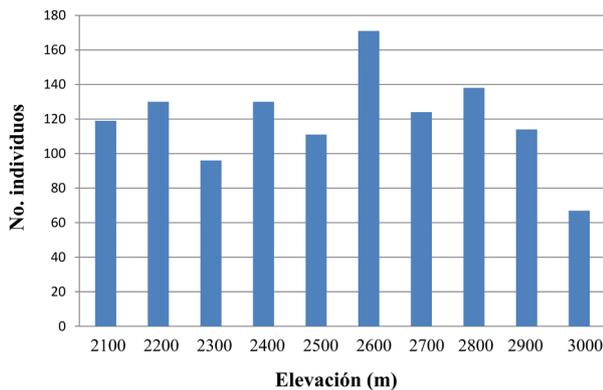


Fig. 5. Distribución de la abundancia en distintos pisos altitudinales en el bosque montano donde se definió el transecto (2100–3100 m). Resalta la mayor frecuencia de individuos en los 2600 m y la menor frecuencia en los 3000 m.

2 y Jacknife 1 y 2. El inventario del bosque montano alto (BMA) fue el menos completo, donde el estimador Chao 2 calculó un 51% de especies más que las observadas y el Jacknife 2 un 48,36% de especies más que las observadas. En el caso del bosque montano bajo (BMB) los estimadores Chao 2 y Jacknife 2 calcularon un 28,7–36,41% de especies más que las observadas (Tabla 4, Fig. 6). De igual manera, pudo determinarse que BMB presentó una mayor riqueza esperada (Chao 2 = 191,2; Jacknife 2 = 182,3) que BMA (Chao 2 = 126,21; Jacknife 2 = 141,69).

Por otra parte, la estimación de especies en base al número especies raras (Chao 1) fue muy similar con respecto a la riqueza de especies observadas en BMA y BMB (Tabla 4, Fig. 6). No obstante, el BMA presentó un porcentaje estimado mayor de especies raras (23,08%) en comparación con el BMB (7,85%).

En el inventario total en el transecto del BM, el porcentaje de especies únicas fue de 42,06%, mientras que el

de especies duplicadas fue de 18,62%. El porcentaje de especies únicas en el BMB fue de 57% y el de especies duplicadas de 15,95%. En cambio, en el BMA las especies únicas llegaron a un 43,33%, mientras las especies duplicadas presentaron valores más altos que en el BMB (23,33%) (Tabla 4, Fig. 6).

Riesgos de pérdida de hábitats por incremento de temperatura

El análisis de desplazamiento se efectuó sobre 102 especies por considerarse exclusivas del BM (Tabla 5). El incremento de temperatura (ΔT) requerido para la pérdida del hábitat, es diferente entre cada una de las especies, presentando valores que pueden oscilar en cada género entre 0–4,4°C (*Sticta laminobeaouisii* - *S. hypoglabra*), 0,03–0,55°C (*Usnea rosellana* - *U. duriuscula*), 0,06–2,75°C (*Coenogonium pusillum* - *C. curvulum*), 0,06–4,4°C (*Dictyonema subinvolutum* - *D. umbricola*), 0,06–4,4°C (*Ramalina victoriana* - *R. subpollinaria*), 0,55–4,95°C (*Lobaria peltata* - *L. crenulata*) y 1,1–4,95°C (*Peltigera vainoi* - *P. dolichorrhiza*) (Tabla 5). Por ejemplo, el 71% de las especies de *Coenogonium* estarían en riesgo de perder su hábitat local con un $\Delta T < 1^\circ\text{C}$. El 75% de las especies de *Cora* estarían en riesgos de perder su hábitat local con un incremento $< 1^\circ\text{C}$. El 80% de las especies de *Dictyonema* estarían en riesgo de perder su hábitat total (por su endemismo) con un incremento $< 1^\circ\text{C}$.

Todas las especies de *Usnea* perderían el hábitat local con un $\Delta T < 1^\circ\text{C}$. *Acantholichen dendroideus* y *Cyphe-llostereum mucuyense* (géneros representados por una sola especie endémica al área de estudio), perderían su hábitat total con un incremento de 0,14°C. Las especies más vulnerables para la pérdida total de su hábitat por incremento de temperatura $\ll 1^\circ\text{C}$ son: *Cora hapteriformis*, *Sticta nigrociliata*, *Dictyonema laurae*, *D. subinvolutum*, *D. subsericeum* y *Ramalina victoriana*, que son especies endémicas a la zona de estudio con estrecho rango de distribución alti-

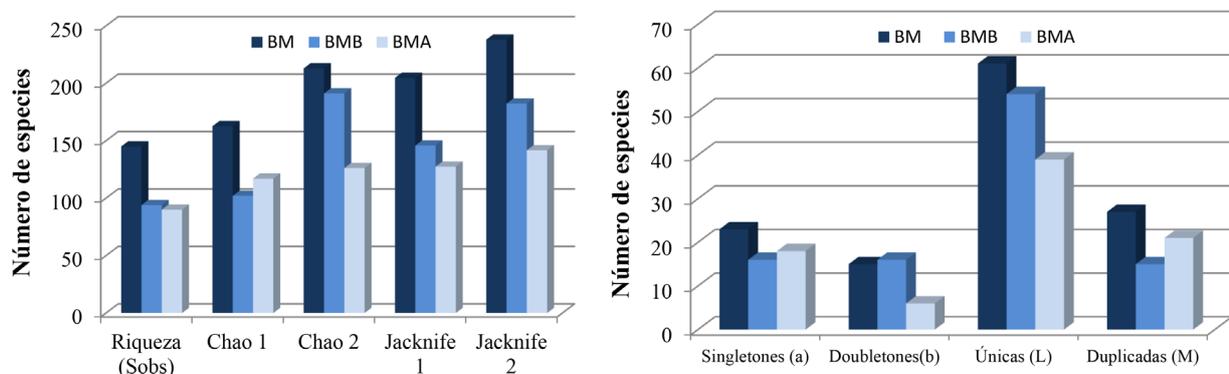


Fig. 6. Riqueza observada y esperada de especies de macrolíquenes en el bosque montano (BM), bosque montano bajo (BMB) y bosque montano alto (BMA) acorde a estimadores no-paramétricos de riqueza y especies raras.

tudinal (Fig. 7) (Marcano 2021, 2022a). Algunos ejemplos de especies con riesgo de pérdida de su hábitat local con un $\Delta T \ll 1^\circ\text{C}$ son: *Coccocarpia domingensis* ($0,25^\circ\text{C}$), *Lepraria arbuscula* ($0,28^\circ\text{C}$) y *Yoshimuriella dissecta* ($0,55^\circ\text{C}$) (Fig. 8).

Las especies con riesgo de desaparición por pérdida de hábitat (local y/o total) ante un $\Delta T \leq 0,25^\circ\text{C}$, constituyen el 44,11% (45 spp.); el 56,86% (58 spp.) estaría en riesgo de desaparición ante un $\Delta T \leq 0,5^\circ\text{C}$; el 69,60% (71 spp.) estaría en riesgo de desaparición ante un $\Delta T \leq 1^\circ\text{C}$; el 84,31% (86 spp.) estaría en riesgo de desaparición ante un $\Delta T \leq 2^\circ\text{C}$; el 89,21% (91 spp.) estaría en riesgo de desaparición ante un $\Delta T \leq 3^\circ\text{C}$ (Fig. 9); mientras el 92,15% (94 spp.)

perdería su hábitat ante un $\Delta T \leq 4^\circ\text{C}$. Solo el hábitat local de 9 especies (8,82%) se conservaría con un $\Delta T > 4^\circ\text{C}$ (Figs. 10, 11).

Un análisis de correlación entre el número de hábitats desaparecidos en los escenarios de incremento de temperatura de $1\text{--}5^\circ\text{C}$ para las especies de líquenes (Fig. 12), evidencia una distribución con un modelo de regresión logarítmica ($y = 19\ln(x) + 71,221$), donde el coeficiente de correlación $r^2 = 0,9903$, mientras $b = 0,052$, lo cual indica que por cada 1°C de incremento de temperatura se estima un promedio de 19–20 especies en riesgo de desaparición local (y/o total en el caso de especies endémicas al bosque estudiado) por pérdida de hábitat.

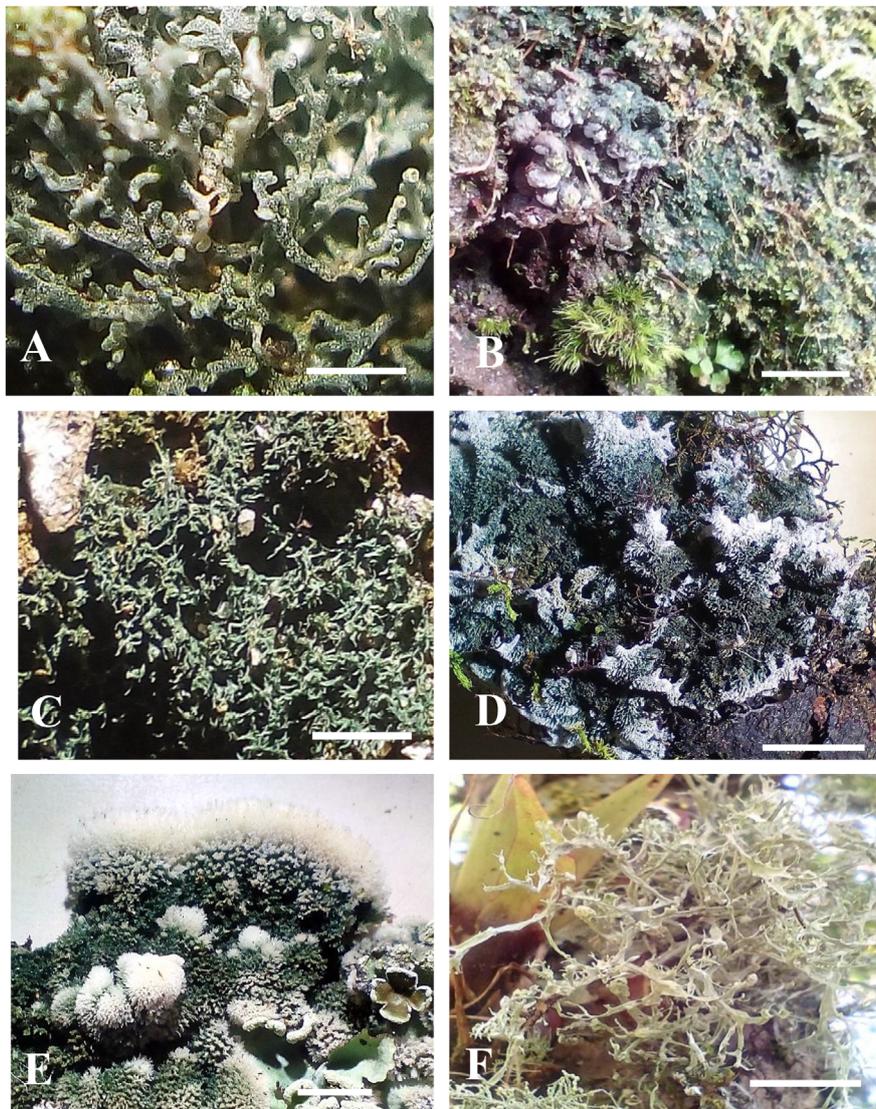


Fig. 7. Macrolíquenes endémicos que perderían su hábitat total por incremento de temperatura 1°C : **a**, *Acantholichen dendroideus* ($\Delta T = 0,14^\circ\text{C}$); **b**, *Cyphelostereum mucuyense* ($\Delta T = 0,14^\circ\text{C}$); **c**, *Dictyonema subinvolutum* ($\Delta T = 0,06^\circ\text{C}$); **d**, *Dictyonema laurae* ($\Delta T = 0,55^\circ\text{C}$); **e**, *Dictyonema subsericeum* ($\Delta T = 0,55^\circ\text{C}$); **f**, *Ramalina victoriana* ($\Delta T = 0,06^\circ\text{C}$) [escalas: a = 0,5 mm; b = 1 cm; c, e = 0,5 cm; d = 2,5 cm; f = 0,8 cm].

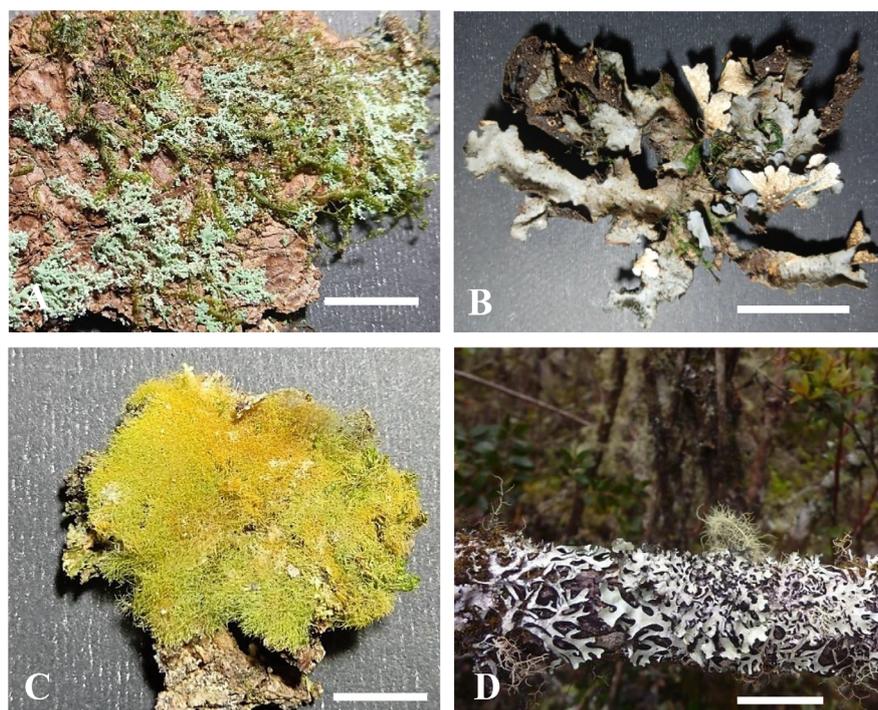


Fig. 8. Macrolíquenes representativos, no-endémicos, que perderían su hábitat local por incremento de temperatura $< 1^{\circ}\text{C}$: **a**, *Lepraria arbuscula* ($\Delta T = 0,28^{\circ}\text{C}$); **b**, *Sticta microisidiata* ($\Delta T = 0,33^{\circ}\text{C}$); **c**, *Coenogonium flavoviride* ($\Delta T = 0,33^{\circ}\text{C}$); **d**, *Hypotrachyna densirhizinata* ($\Delta T = 0,55^{\circ}\text{C}$) [escalas: a = 1 cm; b = 1,6 cm; c = 0,3; d = 2,5 cm]

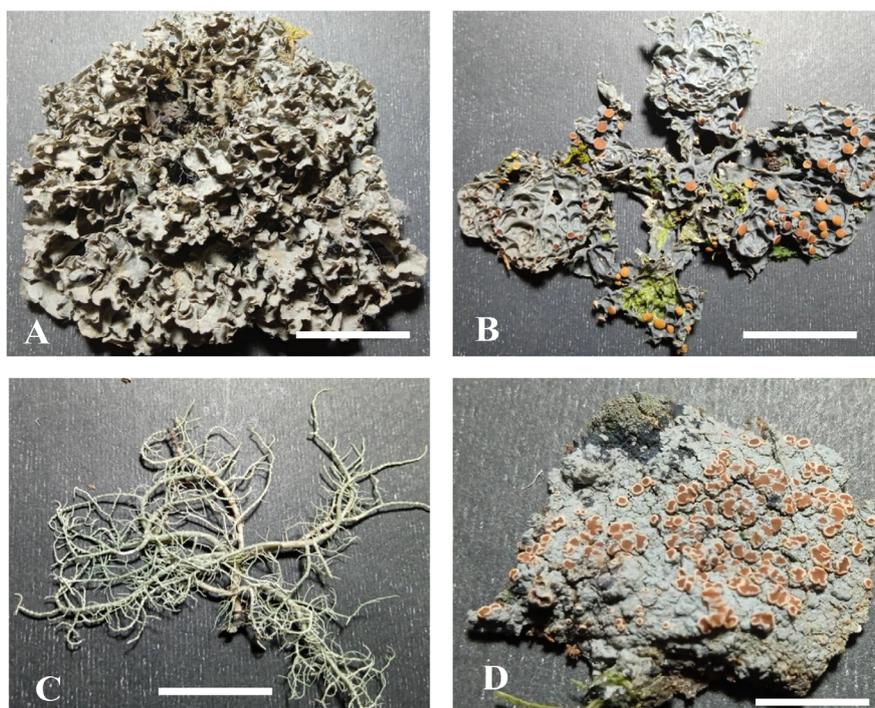


Fig. 9. Macrolíquenes representativos, no-endémicos, que perderían su hábitat local ante un incremento de temperatura entre $2\text{--}4^{\circ}\text{C}$: **a**, *Leptogium juessianum* ($\Delta T = 2,04^{\circ}\text{C}$); **b**, *Collema glaucophthalmum* ($\Delta T = 2,2^{\circ}\text{C}$); **c**, *Dolichousnea longissima* ($\Delta T = 2,75^{\circ}\text{C}$); **d**, *Parmeliella pannosa* ($\Delta T = 3,3^{\circ}\text{C}$) [escalas: a = 2 cm; b = 2,5 cm; c = 1,5 cm; d = 0,8 cm]

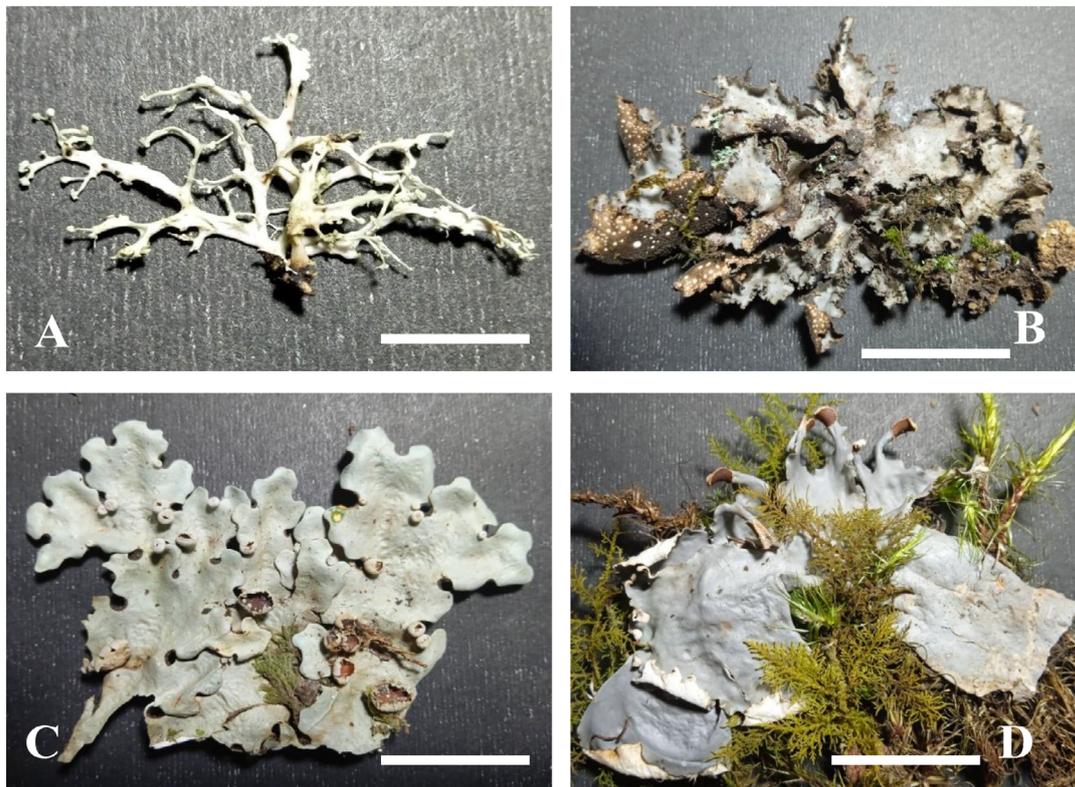


Fig. 10. Macrolíquenes representativos, no-endémicos, que resistirían un incremento de temperatura $> 4^{\circ}\text{C}$: **a**, *Ramalina subpollinaria* ($\Delta T = 4,4^{\circ}\text{C}$); **b**, *Sticta hypoglabra* ($\Delta T = 4,4$); **c**, *Lobariella crenulata* ($\Delta T = 4,95^{\circ}\text{C}$); **d**, *Peltigera dolichorrhiza* ($\Delta T = 4,95^{\circ}\text{C}$) [escalas: a = 1,2 cm; b = 2,2 cm; c = 0,9 cm; d = 2,3 cm]

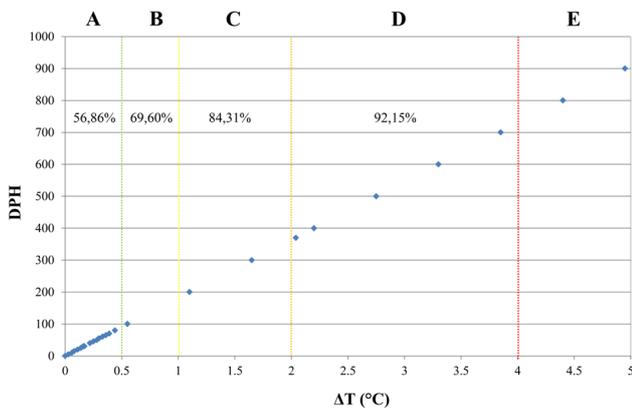


Fig. 11. Riesgo de pérdida local de hábitat por desplazamiento altitudinal (DPH) de 102 especies de macrolíquenes exclusivas del bosque montano, Parque Nacional Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. Los escenarios de incremento de temperatura (ΔT) están indicados con líneas verticales de colores: **a**, especies con riesgo inminente de perder su hábitat con un $\Delta T \leq 0,5^{\circ}\text{C}$; **b**, especies con riesgo de perder el hábitat con un $\Delta T = 1^{\circ}\text{C}$; **c**, especies que perderían su hábitat con un $\Delta T = 2^{\circ}\text{C}$ a fin de siglo; **d**, especies que perderían su hábitat con un $\Delta T = 4^{\circ}\text{C}$ a fin de siglo; **e**, especies que potencialmente conservarían parcialmente su hábitat con un $\Delta T > 4^{\circ}\text{C}$.

DISCUSIÓN

Nuestro estudio logró un inventario con valores de riqueza esperadas cercanos o superiores al 65% de las especies observadas. Los valores esperados, obtenidos con el uso de los estimadores no paramétricos Chao 2 y Jackknife 1 y 2, no se aproximaron suficientemente a la riqueza observada en el área de estudio. Lo anterior está reflejado por la proporción de especies representadas por una sola muestra y dos muestras (únicas y duplicadas, respectivamente) ($L = 59,80\%$ y $M = 26,47\%$), así como también de “singletones” y “doubletones” (especies representadas por un único individuo o dos individuos en una sola muestra, respectivamente) ($a = 22,54\%$ y $b = 14,70\%$) (Tabla 4). Estos resultados coinciden con la diversidad neotropical de líquenes, caracterizada por presentar un alto número de especies con bajas densidades poblacionales, no obstante, algunas de ellas exhiben poblaciones con muchos individuos (p.ej., *Peltigera dolichorrhiza*) (Wolf 1993a, 1993b; Sipman 1995, 2012). A esto se agrega la alta endemividad ($\sim 11\%$) registrada en el área de estudio, lo cual contribuye aún más a los porcentajes registrados para L y M .

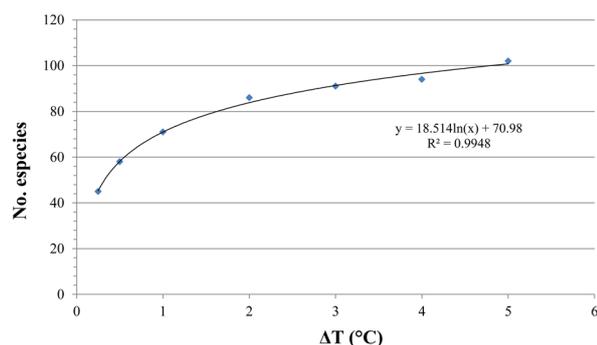


Fig. 12. Análisis de correlación entre la reducción de especies por desaparición de los hábitats y aumento global de temperatura (ΔT) $< 5^\circ\text{C}$ en un bosque montano del Parque Nacional Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. Se evidencia un modelo de regresión logarítmica.

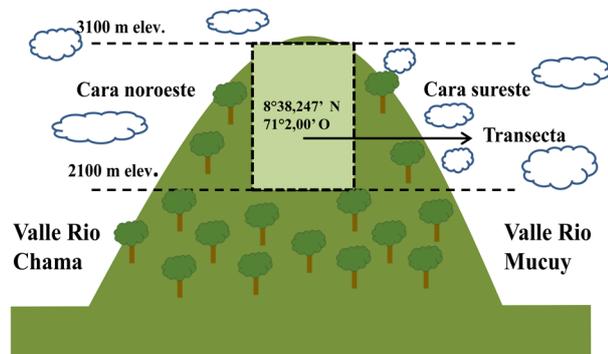


Fig. 13. Esquema de la ubicación del área donde se localiza el transecto estudiado en el Parque Nacional Sierra Nevada de Mérida, Venezuela.

En cuanto a la riqueza de especies de macrolíquenes en otras regiones de los Andes de Venezuela, el parque del Batallón y La Negra representa una excepción, donde se registraron solo 22 géneros y 44 especies de macrolíquenes en el bosque montano (2100–3100 m) (Marcano & Castillo 2020). Esta cifra constituye apenas un 30% del total de las especies registradas en el transecto estudiado en este trabajo; el número de especies esperadas fue muy similar a las observadas y los porcentajes de las especies únicas y duplicadas y de «singletones» y «doubletones», fueron comparativamente bastante bajas (Marcano & Castillo 2023).

Los valores esperados obtenidos con el uso de los estimadores no paramétricos Chao y Jackknife se relacionan con el hecho de que las poblaciones se encuentran muy dispersas y no son frecuentes en las parcelas. La distribución

Tabla 6. Valores de abundancia de macrolíquenes observados ($N(x)$) y esperados $E(x)$ en intervalos de 100 m (n) a lo largo de la transecta estudiada. Np : probabilidad de Poisson en percentiles; χ^2 : niveles de chi-cuadrado.

$N(x)$	$E(x)$	$N(p)\%$	χ^2
119	115,29	3,68	0,106098
130	127,64	2,36	0,0436
96	95,69	0,31	0,001004
130	127,64	2,36	0,043635
111	108,30	2,70	0,067313
171	170,99	$2,16 \times 10^{-4}$	$2,72 \times 10^{-10}$
124	120,61	3,39	0,095283
138	137,06	0,94	0,006405
114	110,76	3,24	0,094778
67	66,99	0,00	$7,52 \times 10^{-13}$
			$\chi^2 = 0,46$ (95%)

espacial de los macrolíquenes en el transecto de estudio sigue un modelo estocástico conocido como distribución de Poisson. Este modelo se ha utilizado para explicar la distribución espacial estocástica de poblaciones de macrolíquenes en bosques vírgenes, secundarios o en manejo forestal (Innes 1983; Gu & al. 2001). Una de las razones que explica la distribución aleatoria observada de macrolíquenes, es la topografía asimétrica del transecto (convexa), con una curvatura donde el costado izquierdo corresponde al valle del río Chama, mientras el costado derecho corresponde al valle del río La Mucuy. Esto origina unas características microclimáticas en las laderas debidas a las corrientes de vientos circulantes, con desiguales efectos por su fuerza y temperatura (Fig. 13), que influyen en la distribución desigual de la abundancia en el gradiente altitudinal (Fig. 5). De allí que las probabilidades de la distribución de Poisson presentadas en la Tabla 6 ($p \rightarrow 0$) para los valores de abundancia registrados en los intervalos de 100 m a lo largo del transecto (Fig. 14), soportan las hipótesis planteadas que explican las distancias entre los estimadores Chao 2 y Jackknife 1 y 2 con respecto a la riqueza observada, igualmente los porcentajes de especies únicas y duplicadas así como de «singletones» y «doubletones». A juzgar por la estrechez de los valores observados $N(x)$ y los esperados $E(x)$, la magnitud probable de la fluctuación es sorprendentemente buena en términos estadísticos, como lo refleja el estimador χ^2 (Tabla 6). La probabilidad de observar un total de 1200 individuos a lo largo del eje del transecto es también bastante alta, $p_{obs}(x \geq 10) = 81,02\%$.

La distribución estocástica de los macrolíquenes no debe considerarse un reflejo exclusivo de la diversidad de sus-

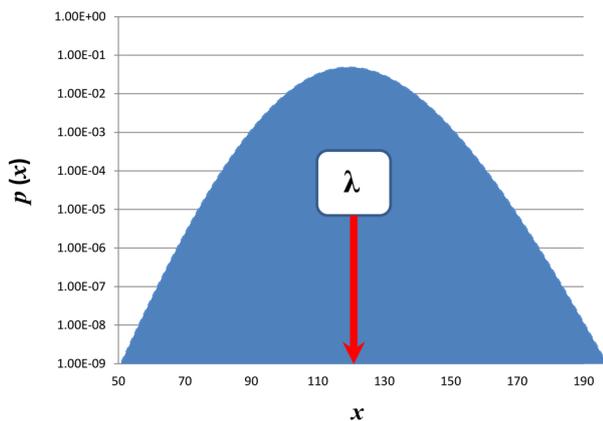


Fig. 14. Gráfica de la función de probabilidad de variables Poisson para valores de abundancia de macrolíquenes registrados en intervalos de 100 m de altitud a lo largo del transecto estudiado, donde $p(x)$ es la probabilidad de Poisson, x es el número de individuos en las parcelas cada 100 m y λ es el promedio de la distribución.

tratos y microclimas como consecuencia de la topografía irregular. También refleja el efecto de los aerosoles químicos tales como glifosatos, carbamatos y organofosforados que los agricultores de la zona asperjan regularmente en las áreas de cultivo (Flores-García & al. 2011). Dichos aerosoles son transportados por los vientos ocasionando daños en las poblaciones de líquenes y una alteración significativa de los sustratos. Esto lo pudimos reconocer durante el muestreo: en algunas parcelas tanto la fisionomía como la composición en el sotobosque estaban alteradas y presentaban una importante reducción de la abundancia y diversidad de epífitas. Un caso similar fue apreciado en el parque El Batallón y La Negra donde las poblaciones de líquenes epífitos presentaban signos de necrosis y daño celular, a varios kilómetros de los sitios de aspersión de los plaguicidas (Marcano & Castillo 2020).

En los Andes de Venezuela, la alta diversidad de macrolíquenes se ve afectada por una reducción drástica de sus poblaciones impuesta por la alteración antrópica de los bosques y el páramo. Esta afectación se aprecia en la colonización de nuevas tierras para el desarrollo urbanístico, construcción de carreteras y el incremento de la sabanización para la agricultura y minería con el uso de herbicidas, los cuales disminuyen la humedad y elevan la temperatura regional (Canziani & Díaz 1998; Azócar & Fariñas 2003; Rangel-Ch. 2000, 2004; Josse & al. 2009). Con la alteración de los sustratos en general muchas especies raras y vulnerables de líquenes, al igual que otras especies asociadas correspondientes a musgos, hepáticas, helechos y algas, son las primeras en desaparecer (Aguirre & Rangel-Ch. 2007; Churchill 2011). La selección específica de los sustratos es un factor importante para la supervivencia

del líquen, que determina la riqueza, abundancia y distribución de las especies en una particular zona de vida (Sipman & Harris 1989; Wolf 1993a, 1993b; McCune & al. 1997, Marcano 2003; Cáceres & al. 2007; Soto-Medina & al. 2012; Sipman 2012; Armstrong 2013).

El aumento de la presión antrópica que viene experimentando el bosque montano y los humedales en los Andes venezolanos en las últimas décadas, está alterando el clima regional, disminuyendo significativamente los forófitos (Moncada & al. 2013; Chacón-Moreno & al. 2021). Nuestros resultados sugieren la vulnerabilidad de las especies de macrolíquenes ante los cambios de temperatura, especialmente por encontrarse en proximidad al ecuador térmico ($\sim 5^\circ \text{N}$).

Un incremento de tan solo $0,5^\circ\text{C}$ ocasionaría que el 56,86% de las especies desaparecieran local y/o total por pérdida de hábitat, mientras un incremento de 1°C previsto en algunos escenarios para finales del presente siglo (IPCC 2018, 2022), podría dar lugar a la desaparición del hábitat de $\sim 70\%$ de las especies de líquenes. Al considerar un aumento de 4°C , los resultados son alarmantes, el 92,15% de las especies perderían su hábitat o desaparecerían localmente (y/o total) o incluso en toda la región andina; se conservaría el 7,85% de los hábitats en condiciones de fragmentación severa. Solo nueve especies podrían desplazarse ascendentemente soportando un incremento de temperatura $> 4^\circ\text{C}$: *Collema subnigrescens* ($\Delta T = 4,95^\circ\text{C}$), *Dictyonema umbricola* ($\Delta T = 4,4^\circ\text{C}$), *Heterodermia dendritica* ($\Delta T = 4,95^\circ\text{C}$), *Lobariella crenulata* ($\Delta T = 4,95^\circ\text{C}$), *Lobariella pallida* ($\Delta T = 4,4^\circ\text{C}$), *Peltigera dolichorhiza* ($\Delta T = 4,95^\circ\text{C}$), *Pseudocyphellaria crocata* ($\Delta T = 4,4^\circ\text{C}$), *Ramalina subpollinaria* ($\Delta T = 4,4^\circ\text{C}$) y *Sticta hypoglabra* ($\Delta T = 4,4^\circ\text{C}$). Los porcentajes de desaparición de hábitats de líquenes encontrados en el noreste (Sierra Nevada de Mérida) y sureste (parque El Batallón y La Negra) de los Andes venezolanos, presentan ΔT muy cercanos entre sí (Marcano & Castillo 2023), lo cual podría sugerir un patrón común de vulnerabilidad en las especies que ocupan latitudes entre los $7\text{--}8^\circ \text{N}$.

Entre los géneros más sensibles a estos cambios se encuentran: *Acantholichen*, *Coenogonium*, *Collema*, *Cyphe-llostereum*, *Dibaeis*, *Dictyonema*, *Heterodermia*, *Lepraria*, *Leptogium*, *Omphalina*, *Peltigera*, *Sticta* y *Yoshimuriella*. Sus hábitats locales serían severamente afectados con alteraciones incluso $\leq 1^\circ\text{C}$ (Tabla 6). Particularmente, *Acantholichen*, *Bunodoporon*, *Coccocarpia*, *Cyphellostereum*, *Dibaeis*, *Lepraria*, *Lobariella*, *Omphalina*, *Oropogon*, *Phyllobaeis*, *Sticta* y *Yoshimuriella* tienen una alta concentración en el norte de Suramérica en los bosques montanos andinos (Vries & Sipman 1984; Sipman & Topham 1992; Marcano 1994; Marcano & Morales 1994a, 1994b;

Marcano & al. 1997a; Sipman & al. 2008; Sipman 2011, 2012; Moncada-Cárdenas 2012; Moncada-Cárdenas & al. 2013; Soto-Medina & al. 2018; Marcano & Castillo 2020, 2023). Suponiendo un incremento de 2,6°C a fin de siglo (escenario 8.5RCP; IPCC, 2018, 2022), los taxones requerirían un desplazamiento ascendente de alrededor de 472 m (= 2,6/0,55*100), mientras si se escoge un incremento de 4,8°C, el desplazamiento sería superior a los 872 m (= 4,8/0,55*100). En ambos escenarios un riesgo de desaparición masiva de taxones habría de ser esperado, debido a la fragmentación de los hábitats y a las altas exposiciones a la radiación en elevaciones por encima de los 3000 m o en el propio sotobosque ante la alteración del dosel.

El efecto fisiológico de las diferencias altitudinales de la irradiancia global efectiva UV (150 J m⁻² por cada 100 m de altitud) y de la radiación UVB efectiva (18 mW m⁻² por cada 100 m de elevación) es un problema encontrado en los desplazamientos ascendentes que ocasionaría daños celulares en ambos simbioses (Rundel 1978; Bjerke & al. 2002; Marcano & al. 2010a, 2010b). El efecto de esta radiación podría ser mayor en las células de los taxones carentes de sustancias UV-escudantes dominantes en el bosque estudiado (89%), a saber, *Acantholichen*, *Coenogonium*, *Cyphellostereum*, *Dictyonema*, *Lepraria*, *Lobariella*, *Peltigera*, *Sticta* y *Leptogium*. Sin embargo, la producción de sustancias UV-escudantes (p.ej., policétidos, antraquinonas, dibenzofuranos) en taxones de macrolíquenes no exclusivos al sotobosque con mayor tolerancia al desplazamiento de su hábitat, como *Dolichousnea*, *Flavoparmelia*, *Hypotrachyna*, *Ramalina*, *Usnea* y *Xanthoparmelia* podría proteger a ambos simbioses del efecto de dichas sustancias (Marcano & al. 2010a, 2010b, 2021). De igual manera, la alta densidad de vapor de agua prevista a mayores alturas con el desplazamiento ascendente de la nubosidad (Foster 2001), podría atenuar el efecto nocivo de la irradiancia UV global efectiva sobre las especies desplazadas más vulnerables. No obstante, alguna evidencia sugiere una disminución en la nubosidad en general en el norte de los Andes, una situación que conduciría a una mayor irradiancia UV global efectiva y a más horas de exposición solar (Ruiz & al. 2008, 2009).

Aunque la reducción o desaparición de los hábitats advertida en el presente trabajo es regional, ciertamente podría extenderse a todo el norte de los Andes debido al carácter ecoclimático común (de isla) de esta región biogeográfica, lo cual afectaría y comprometería la extensión de la distribución y supervivencia de las poblaciones de macrolíquenes debido a las dificultades encontradas para su migración. Lo apreciamos, por ejemplo, cuando los taxones registrados en el área de estudio están restringidos o alcanzan su principal distribución en la región de los Andes venezolanos y colombianos (p.ej., *Coccocarpia culatensis*,

Lepraria arbuscula var. *arbuscula*, *Sticta hypoglabra*, *S. isidioidichotoma*, *S. laminobeauvoisii*, *Ramalina escorialensis*). En el caso de especies endémicas al noreste de los Andes venezolanos (*Acantholichen dendroideus*, *Cora hapteriformis*, *Cyphellostereum mucuyense*, *Dictyonema laurae*, *D. andina*, *D. umbricola*, *D. subsericeum*, *D. subinvolutum*, *Herpotallon alboechinatum*, *Ramalina victoriana* y *Sticta nigrociliata*) (Marcano & al. 2021; Marcano 2022a), las consecuencias son aún más graves. El 11% de las especies tendrían el riesgo de desaparición total (extinción) ante un incremento de temperatura $\leq 1^\circ\text{C}$.

A nivel global, una de las posibles consecuencias del incremento de la temperatura es la pérdida generalizada de la biodiversidad (Pimm & al. 1995; Woodruff 2001; McCarthy & al. 2001; Summers & al. 2012; Bellard & al. 2012). En las zonas montañosas, parte de la diversidad de líquenes se perdería por desaparición del hábitat favorable para las distintas especies, debido a la migración teórica ascendente de las especies con el fin de procurar su hábitat óptimo, lo cual habría de afectar su viabilidad (Rangel-Ch. 2000; Dirnböck & al. 2003; Körner 2004; Rull & al. 2005; Aguirre & Rangel-Ch. 2007; Chen & al. 2011; Allen & Lendemer 2016). Los bosques montañosos andinos presentan una humedad entre el 80–90%. La vulnerabilidad de estos ecosistemas se relaciona con su dependencia a niveles de nubes bajas, las cuales serían alteradas con el cambio climático (Foster 2001; Ruiz & al. 2008, 2009; Ataroff & García-Núñez 2013). El desplazamiento conforme a la altura de estas nubosidades y la reducción de la precipitación horizontal, podrían conducir a una reducción de la humedad en el bosque (< 80%). El incremento de humedad en el páramo podría ser aprovechado por las especies allí existentes. No obstante, cambios en los valores de humedad en el bosque traerían consecuencias severas para diversas especies epífitas de macrolíquenes y el resto de las comunidades vegetales y animales que los bosques montañosos sostienen (Root & al. 2003; Herzog & al. 2011; Ataroff & García-Núñez 2013). Estas condiciones podrían introducir adicionalmente una presión competitiva por parte de aquellas especies invasoras de carácter secundario procedentes de pisos altitudinales inferiores (Clubbe 1996).

La desaparición de los macrolíquenes trae consecuencias importantes para el ecosistema del bosque montano andino: 1) reducción de la fijación de nitrógeno atmosférico debida a pérdidas importantes de la superficie boscosa con la desaparición de cianolíquenes (*Collema*, *Cyphellostereum*, *Dictyonema*, *Leptogium*, *Lobariella*, *Peltigera*, *Scytinium*, *Sticta*); 2) alteración del ciclo de nutrientes y la provisión de alimentos y el hábitat de muchos animales (Edman & al. 2008; Ellis 2012); 3) disminución de la captura neta de carbono (estimada entre 8–10 g C m⁻² año⁻¹)

(Porada & al. 2013), con consecuencias para los forófitos y el resto de las poblaciones de líquenes; 4) incremento de patógenos y depredadores para los forófitos y otras especies que los utilizan como sustratos (incluyendo nidos de aves – hipótesis de fumigación), controlados por las sustancias deterrentes (compuestos fenólicos) de los macrolíquenes (Hansell 2000; Chatellenaz & Ferraro 2007).

Los riesgos de desaparición de especies por el calentamiento global son mayores en las regiones tropicales que en el subtropical o Europa. Esta afirmación está basada en estudios a largo plazo los cuales han demostrado que los líquenes de las regiones templadas-calientes europeas o del mediterráneo han incrementado sus rangos de distribución, mientras aquellas especies adaptadas a ambientes específicos fríos o húmedos han disminuido o desaparecido (Herk & al. 2002; Rubio-Salcedo & al. 2017). De allí que los modelos predictivos basados en el reconocimiento del comportamiento de especies expuestas a cambios estacionales podrían desestimar los verdaderos riesgos de desaparición de los hábitats a los que están expuestas las especies de las altas montañas tropicales. Además, una mayor incidencia del calentamiento global habría de ser esperada en esta región de los Andes por su proximidad a la franja del ecuador térmico.

CONCLUSIÓN

Los resultados obtenidos facilitan un modelo de entendimiento sobre la vulnerabilidad de los taxones liquénicos en los ambientes de bosque montano andino frente a las consecuencias del incremento de la temperatura. De igual modo, sirven de referencia para otras regiones en los Andes tropicales. Los resultados revelan un valor crítico de 0,5°C para la fragmentación y desaparición de los hábitats (> 50%) correspondientes a las especies más sensibles de macrolíquenes. De tal manera, que el valor crítico para la biodiversidad establecido en 1,5°C por el IPCC está sobreestimado. Un escenario devastador para la desaparición de los hábitats de macrolíquenes (~ 100%) se descubrió en temperaturas cercanas a los 4°C, lo cual supone la comprobación de la hipótesis establecida al inicio de este trabajo. Para asegurar la conservación de la diversidad liquénica de los bosques andino sugerimos: 1) la eliminación gradual de áreas sometidas a efectos antrópicos que representen barreras para la migración ascendente de las especies; 2) la protección de áreas pequeñas o montañas con especies endémicas o raras que estarían en peligro de desaparecer (santuarios); 3) el monitoreo de las reacciones de las especies ante los cambios antrópicos, incluyendo sus desplazamientos ascendentes; y finalmente, 4) el cabal cumplimiento de los decretos de los parques nacionales de la región andina venezolana.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Rafael Navarro-González† del Instituto de Ciencias Nucleares de la UNAM, México y al Dr. Chris McKay de NASA Ames Research Center, USA por el uso de sensores climáticos que permitieron obtener los datos climáticos del Parque Sierra Nevada; al Dr. Harrie Sipman y Dr. Robert Lücking del Museo Botánico y Jardín Botánico de Berlín por la colaboración prestada al proyecto de inventario de líquenes de la selva nublada del Parque Sierra Nevada; al Real Jardín Botánico-CSIC, al Dr. Sergio Pérez Ortega y a la Dra. Ricarda Riina por su apoyo prestado desinteresadamente a la Estación Biológica “Vicente Marcano”. De igual modo al soporte técnico del Programa de Ciencias Atmosféricas y Espaciales de la Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela, a la Escuela Técnica Superior Forestal de la Universidad de Los Andes.

REFERENCIAS

- Acevedo M.F., Monteleone S., Ataroff M. & Estrada C. 2001. Aberturas del dosel y espectro de luz en el sotobosque de una selva nublada andina, Venezuela. *Ciencia* 9: 165–183.
- Acevedo M.F., Ataroff M., Monteleone S. & Estrada C. 2003. Heterogeneidad estructural, y lumínica del sotobosque de una selva nublada andina, Venezuela. *Interciencia* 28: 394–403.
- Aguirre J. & Rangel-Ch. J.O. 2007. Amenazas a la conservación de las especies de musgos y líquenes en Colombia —una aproximación inicial. *Caldasia* 29: 235–262.
- Allen J.L. & Lendemer J.C. 2016. Climate change impacts on endemic, high-elevation lichens in a biodiversity hotspot. *Biodiversity and Conservation* 25: 555–568.
- Armstrong R. 2013. The influence of environment on foliose lichen growth and its ecological significance. En Daniels J.A. (eds.), *Advances in Environmental Research*: 145–162. Nova Science, New York.
- Angert L.A., Crozier L.G., Rissler L.E., Gilman S.E., Tewksbury J.J. & Chunco A.J. 2011. Do species' traits predict recent shifts at expanding range edges? *Ecology Letters* 14: 677–689.
- Aptroot A. & van Herk C.M. 2002. Lichens and global warming. *International Lichenological Newsletter* 35: 57–58.
- Aptroot A. & van Herk C.M. 2007. Further evidence of the effects of global warming on lichens, particularly those with *Trentepohlia* phycobionts. *Environmental Pollution* 146: 293–298.
- Arup U., Ekman S., Lindblom L. & Mattson J.E. 1993. High performance thin layer chromatography, HPTLC, an advised method for screening lichen substances. *The Lichenologist* 25: 61–71.
- Ataroff M. 2003. Selvas y bosques de montaña. En Aguilera M., Azocar A. & Jiménez E.G. (eds.), *Biodiversidad en Venezuela*, Tomo II: 762–810. Fundación Polar-FONACIT, Editorial ExLibris, Caracas.
- Ataroff M. & García-Núñez C. 2013. Selvas y bosques nublados de Venezuela. En Medina, E., Huber O., Nassar J.M. & Navarro P. (eds.), *Recorriendo el paisaje vegetal de Venezuela*: 125–155. Ediciones IVIC, Caracas.
- Azocar A. & Fariñas M. 2003. Páramos. En Aguilera M., Azocar A. & Jiménez E.G. (eds.), *Biodiversidad en Venezuela*, Tomo II: 716–733. Fundación Polar-FONACIT, Editorial ExLibris, Caracas.
- Bellard C., Bertelsmeier C., Leadley P., Thuiller W. & Courchamp F. 2012. Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters* 15: 365–377.

- Bjerke J.W., Lerfall K. & Elvebakk A. 2002. Effects of ultraviolet radiation at high altitude on the physiology and the biochemistry of a terricolous lichen (*Cetraria islandica* L.). *Symbiosis* 23: 197–217.
- Branquinho C., Matos P. & Pinho P. 2015. Lichens as ecological indicators to track atmospheric changes: future challenges. En Lindenmayer D., Barton P. & Pierson J. (eds.), *Indicators and surrogates of biodiversity and environmental change*. CSIRO Publishing, CRC Press, Melbourne.
- Cáceres M.S., Lücking R. & 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 Progresses* 10: 190–210.
- Canziani O.F. & Díaz S. 1998. Latin America. En Watson R.T., Zinyowera M.C., Moss R.H. & Dokken D.J. (eds.), *The Regional Impacts of Climate Change*: 197–230. IPCC & Cambridge University Press, Cambridge.
- Cearreta A. 2017. Antropoceno. *Grand Place* 7: 39–51.
- Ceballos G., Garcia A. & Ehrlich P.R. 2010. The sixth extinction crisis: Loss of animal populations and species. *Journal of Cosmology* 8: 1821–1831.
- Chacón-Moreno E., Rodríguez-Morales M., Paredes D., Suarez de Moral P. & Albarrán A. 2021. Impacts of global change on the spatial dynamics of treeline in Venezuelan Andes. *Frontiers in Ecology and Evolution* 9: 615223.
- Chatellenaz M.L. & Ferraro L.I. 2007. *Usnea* y *Ramalina* en la construcción de nidos de *Parula pitayumi* (Aves, Parulidae): ¿sostén estructural o defensa contra parásitos? *Tomo* 33: 49–54.
- Chen I., Hill J.K., Ohlemuller R., Roy D.B. & Thomas C.D. 2011. Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science* 333: 1024–1026.
- Chuquimarca L., Gaona F.P. Iñiguez-Armijos C. & Benítez A. 2019. Lichen responses to disturbance: clues for biomonitoring land-use effects on riparian Andean ecosystems. *Diversity* 11: 73.
- Churchill S.P. 2011. Diversity of mosses in the tropical Andes. En Herzog S.K., Martínez R., Jörgensen P.M. & Tiessen H. (eds.), *Climate change and biodiversity in the tropical Andes*: 224–227. Inter-American Institute for Global Change Research (IAI) & Scientific Committee on Problems of the Environment (SCOPE).
- Clubbe C. 1996. Threats to biodiversity. En Blackmore R. & Reddish A. (eds.), *Global environmental issues*. Hodder & Stoughton, London, 67–89.
- Colwell R.K. & Coddington J.A. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B* 345: 101–118.
- Colwell R. 2019. *EstimateS 9.1. Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9 and earlier. User's guide and application*. University of Connecticut, Storrs, Connecticut.
- Cuesta-Camacho F. 2007. *Efectos del cambio climático en el rango de distribución de especies en los Andes del Norte*. Curso GLORIA, La Paz.
- Czech B. 2008. Prospects for reconciling the conflict between economic growth and biodiversity conservation with technological progress. *Conservation Biology* 22: 1389–1398.
- Dirnböck T., Dullinger S. & Grabherr G. 2003. A regional impact assessment of climate and land use change on alpine vegetation. *Journal of Biogeography* 30: 401–417.
- Edman M., Eriksson A.M. & Villard M.A. 2008. Effects of selection cutting on the abundance and fertility of indicator lichens *Lobaria pulmonaria* and *Lobaria quercizans*. *Journal of Applied Ecology* 45: 26–33.
- Ellis C.J. 2012. Lichen epiphyte diversity: a species, community and trait-based review. *Perspectives in Plant Ecology* 14: 131–152.
- Ellis C.J. 2013. A risk-based model of climate change threat: hazard, exposure and vulnerability in the ecology of lichen epiphytes. *Botany* 91: 1–11.
- Ellis C.J. 2019. Climate change, bioclimatic models and the risk to lichen diversity. *Diversity* 11: 54.
- Ferwerda F. 1987. *The influence of potato cultivation on the natural bunchgrass paramo in the Colombian Cordillera Oriental*. Informe 220, Laboratorio Hugo de Vries, Universidad de Amsterdam, Amsterdam.
- Flores-García M.E., Balza-Quintero A., Benítez P. & Miranda-Contreras L. 2011. Pesticide residues in drinking water of an agricultural community in the state of Mérida, Venezuela. *Revista de Investigación Clínica* 52: 295–311.
- Foster P. 2001. The potential negative impacts of global climate change on tropical montane cloud forests. *Earth-Science Reviews* 55: 73–106.
- García-Mora N. 2004. *Desarrollo e implementación de un sistema experto para la predicción del clima asociado a posibles escenarios ambientales en el parque Sierra Nevada de Mérida*. Tesis de Maestría, Facultad de Ingeniería, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- Green T.G.A., Sancho L.G. & Pintado A. 2011. Ecophysiology of desiccation/rehydration cycles in mosses and lichens. En Luetttge H. & al. (eds.), *Plant desiccation tolerance, Ecological studies* 215: 89–120. Springer, Berlin.
- Gu W.D., Kuusinen M., Kontinen T. & Hanski I. 2001. Spatial pattern in the occurrence of the lichen *Lobaria pulmonaria* in managed and virgin boreal forest. *Ecography* 24: 139–150.
- Hansell M. 2000. *Bird nests and construction behaviour*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Herk C.M., Aptroot A. & van Dobben H.F. 2002. Long-term monitoring in the Netherlands suggests that lichens respond to global warming. *The Lichenologist* 34: 141–154.
- Herzog S.K., Martínez R., Jörgensen P.M. & Tiessen H. (eds.) 2011. *Climate change and biodiversity in the tropical Andes*: 1–348. Inter-American Institute for Global Change Research (IAI) and Scientific Committee on Problems of the Environment (SCOPE).
- Houghton J.T., Ding Y., Griggs D.J., Noguer M., van der Linden P.J., Dai X., Maskell K. & Johnson C.A. 2001. *Climate Change 2001: the scientific basis*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Huber O. & Alarcón C. 1988. *Mapa de vegetación de Venezuela. Escala 1:2.000.000*. MARNR y The Nature Conservancy, Caracas.
- Innes J.L. 1983. Size frequency distributions as a lichenometric technique: an assessment. *Arctic and Alpine Research* 15: 285–294.
- IPCC 2014. AR5 Synthesis report, climate change 2014. Explore. Working Group Report, finalized on 2 November 2014, IPCC, Geneva.
- IPCC 2018. Global warming of 1.5°C. En Masson-Delmotte V., Zhai P., Pörtner H.-O., Roberts D., Skea J. & Shukla P.R. (eds.), *An IPCC Special Report on the Impacts of Global Warming of 1.5 °C Above Pre-Industrial Levels and Related Global Greenhouse Gas Emission Pathways, In the Context of Strengthening the Global Response to the Threat of Climate Change, Sustainable Development, and Efforts to Eradicate Poverty*. IPCC, Geneva.
- IPCC 2022. *Climate change 2022: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Sixth Assessment Report of the*

- Intergovernmental Panel on Climate Change* [Pörtner H.-O., Roberts D.C., Tignor M., Poloczanska E.S., Mintenbeck K., Alegría A., Craig M., Langsdorf S., Lösschke S., Möller V., Okem A. & Rama B. (eds.)]. Cambridge University Press. Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, NY, USA, 3056 pp.).
- Josse C., Cuesta F., Navarro G., Barrena V., Cabrera E., Chacón-Moreno E., Ferreira W., Peralvo M., Saito J. & Tovar A. 2009. *Ecosistemas de los Andes del norte y centro. Bolivia, Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela*. Secretaría General de la Comunidad Andina, Programa Regional ECOBONA-Intercooperation, CONDESAN Proyecto Páramo Andino, Programa BioAndes, EcoCiencia, NatureServe, IAVH, LTAUNALM, ICAE-ULA, CDC-UNALM & RUMBOL SRL, Lima.
- Kalb K. & Aptroot A. 2018. New lichen species from Brazil and Venezuela. *The Bryologist* 121: 56–66.
- Kharouba H.M., McCune J.L., Thuiller W. & Huntley B. 2013. Do ecological differences between taxonomic groups influence the relationship between species' distributions and climate? A global meta-analysis using species distribution models. *Ecography* 36: 657–664.
- Kleidon A. & Lorenz R.D. (eds.) 2005. *Non-equilibrium thermodynamics and the production of entropy: life, Earth, and beyond*. Springer, Heidelberg.
- Körner C. 2004. Mountain biodiversity, its causes and function. *Ambio Species Reports* 13: 11–17.
- Krebs C.J. 1989. *Ecological methodology*. New York, Cambridge, Philadelphia, San Francisco.
- Lange O.L., Kilian E. & Ziegler H. 1986. Water vapor uptake and photosynthesis of lichens, performance differences in species with green and blue-green algae as phycobionts. *Oecologia* 71: 104–110.
- Larson B.M.H. 2018. Entropy and the conceit of biodiversity management. *Global Ecology and Biogeography* 27: 642–646.
- Lenoir J. & Svenning J.C. 2015. Climate-related range shifts—a global multidimensional synthesis and new research directions. *Ecography* 38: 15–28.
- León V. 2015. *¿Fin del ciclo progresista? América Latina en Movimiento*. Edición Digital, Agencia Latinoamericana de Información.
- Llambí L.D. & Rada F. 2019. Ecological research in the tropical alpine ecosystems of the Venezuelan páramo: past, present and future. *Plant Ecology and Diversity* 12: 519–538.
- Llambí L., Melfó A., Gámez L.E., Pelayo R.C., Cárdenas M., Rojas C., Torres J., Ramírez N., Huber B. & Hernández J. 2021. Vegetation assembly, adaptive strategies and positive interactions during primary succession in the forefield of the last Venezuelan glacier. *Frontiers in Ecology and Evolution* 9: 657755.
- López-Figueiras M. 1986. *Censo de macrolíquenes de los estados Falcón, Lara, Mérida, Táchira y Trujillo*. Facultad de Farmacia, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- Lücking R., Hodkinson B.P. & Leavitt S.D. 2016. The 2016 classification of lichenized fungi in the Ascomycota and Basidiomycota—Approaching one thousand genera. *The Bryologist* 119: 361–416.
- Ludwig J.A. & Reynolds J.F. 1988. *Statistical ecology*. John Wiley & Sons, New York.
- Marcano V. 1994. *Introduction to the study of the lichens from the Venezuelan Andes*. Koeltz Scientific Books, Stuttgart.
- Marcano V. 2003. Líquenes. En Aguilera M. Azocar A. & Jiménez E.G. (eds.), *Biodiversidad en Venezuela* (Tomo I): 104–120. Fundación Polar-FONACIT, Editorial ExLibris, Caracas.
- Marcano V. 2021a. The genus *Siphula* Fr. (Icmadophilaceae, Lichenized Fungi) in Venezuela. *Phytotaxa* 439: 10–26.
- Marcano V. 2021b. *Siphula paramensis* V. Marcano & L. Castillo (Icmadophilaceae, Lichenized Fungi), a new species from the high paramo in Venezuela. *Phytotaxa* 51: 169–178.
- Marcano V. 2022a. Eight new species of lichenized Basidiomycota in the genera *Acantholichen*, *Cyphellostereum* and *Dictyonema* (Agaricales: Hygrophoraceae) from Northern South America. *Phytotaxa* 574: 199–225.
- Marcano V. 2022b. *Evolución y destino de la vida en el Escudo de Guayana: Una historia natural basada en las contribuciones de exploradores y naturalistas desde el siglo XVII hasta la época actual*. Editorial Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid.
- Marcano V. & Castillo L. 2020. Diversidad de líquenes de los páramos de El Batallón y La Negra, Parque Nacional General Juan Pablo Peñaloza, Andes venezolanos. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 77: e096.
- Marcano V. & Castillo L. 2023. Riesgos de desaparición de líquenes por desplazamiento del hábitat en un escenario de calentamiento global en el suroeste de los Andes venezolanos. *Collectanea Botanica* (Barcelona) 42: e003.
- Marcano V. & Castillo C. En prensa. Three new species of lichens from the Venezuelan Andes. *Phytotaxa*.
- Marcano V. & Morales A. 1994a. El género *Alectoria* Ach. (Ascomycetes liquenizados) en los Andes venezolanos. *Ernstia* 4: 89–100.
- Marcano V. & Morales A. 1994b. Revisión del género *Umbilicaria* (Ascomycetes Liquenizados) en Venezuela. *Ernstia* 4: 21–35.
- Marcano V., Morales A., Mohali S., Galiz L. & Palacios-Prü E. 1995. El género *Coccocarpia* (Ascomycetes liquenizados) en Venezuela. *Tropical Bryology* 10: 215–227.
- Marcano V., Morales A. & Palacios-Prü E. 2021. The genus *Ramalina* Ach. (Ascomycota, Lecanoromycetes, Ramalinaceae) in northern South America. *Phytotaxa (Monographs)* 504: 1–77.
- Marcano V., Morales A., Sipman H.J.M. & Calderón L. 1996. A first checklist of the lichen forming fungi of the Venezuelan Andes. *Tropical Bryology* 12: 193–235.
- Marcano V., Galiz L., Mohali S., Morales A. & Palacios-Prü E. 1997a. Revisión del género *Leprocaulon* Nyl. ex Lamy (Lichenes Imperfecti) en Venezuela. *Tropical Bryology* 13: 47–56.
- Marcano V., Morales A., Mohali S. & Palacios-Prü E. 1997b. Morphological and chemical observations on *Peltigera vainoi* Gyelnik (Lichenized Ascomycetes, Peltigeraceae) from South America. *Lichens* 1: 1–10.
- Marcano V., Balza A., García N., Navarro-González R., McKay C., Davis W., Mendoza R. & Palacios-Prü E. 2003. Tropical Andean ecosystems as models for understanding of extrasolar and solar planetary habitats. *Origins of Life and Evolution of the Biosphere* 23: 502–507.
- Marcano V., Balza A., García N., Navarro-González R., McKay C., Davis W., Mendoza R. & Palacios-Prü E. 2009. Elevation effects on the nitrate and ammonium availability in the Sierra Nevada de Mérida, Venezuelan Andes. *Revista de Ecología Tropical* 1: 1–15.
- Marcano V., Rojas A., Balza A., Díaz R. & Pérez R. 2010a. Pigmentation as an UV-screening strategy of lichenized fungi from the tropical Andes and its possible role on planetary surfaces. En Columbus F. (eds.), *Photobiology: Principles, Effects and Applications*: 159–178. Nova Science Publishers, New York.

- Marcano V., Rojas A., Balza A., Díaz R. & Pérez R. 2010b. Pigmentation as an UV-screening strategy of lichenized fungi from the tropical Andes and its possible role on the early Earth. *Ernstia* 20: 21–46.
- Marcano V., Navarro-Gonzales R. & McKay C. 2022. Soil temperature variation along elevation gradients in the Venezuelan Andes and definition of tree lines. *ARC Special Reports* 10-23-A, 1-18. NASA Ames Research Center, Moffet Field, CA.
- Marcano V., Navarro-Gonzales R. & McKay C. 2023. Temperature and treeline elevation in the Sierra Nevada de Mérida of the Venezuelan Andes. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* (in press).
- Marengo J.A., Jones R.G., Alves L.M. & Valverde M.C. 2009. Future change of temperature and precipitation extremes in South America as derived from the PRECIS regional climate modeling system. *International Journal of Climatology* 29: 1–29.
- McCarthy J.J., Canziani O.F., Leary N.A., Dokken D.J. & White K.S. 2001. *Climate Change 2001: impacts, adaptation, and vulnerability*. Cambridge University Press, Cambridge.
- McCune B., Dey J., Peck J., Cassell D., Heiman K., Will-Wolf S. & Neitlich P. 1997. Repeatability of community data: species richness versus gradient scores in large-scale lichen studies. *The Bryologist* 100: 40–46.
- Molau U. 2004. Mountain biodiversity patterns at low and high latitudes. *Ambio Species Reports* 13: 24–28.
- Moncada-Cárdenas L.B. 2012. *El género Sticta (Schreb.) Ach. en Colombia: Taxonomía, Ecogeografía e Importancia*. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D.C.
- Moncada-Cárdenas L.B., Lücking R. & Betancourt-Macuase L. 2013. Phylogeny of the Lobariaceae (lichenized Ascomycota: Peltigerales), with a reappraisal of the genus *Lobariella*. *The Lichenologist* 45: 203–263.
- Moncada J.A., Pellegrini N. & Aranguren J. 2013. Los humedales altoandinos venezolanos como espacios naturales: significados para la comunidad local. *Multiciencias* 1: 345–354.
- Monge-Nájera J. 2019. Relative humidity, temperature, substrate type, and height of terrestrial lichens in a tropical paramo. *Revista de Biología Tropical* 67: 206–212.
- Moreno C.E. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. M&T-Manuales y Tesis SEA, vol. 1. Zaragoza.
- Mostacedo B. & Fredericksen T.S. 2000. *Manual de métodos básicos de muestreo y análisis en ecología vegetal*. BOLFOP, Santa Cruz.
- Neuwirth G. 2007. Foliicolous lichens from Venezuela with new and remarkable records. *Herzogia* 20: 319–326.
- Neuwirth G. 2008. Further studies on lichens from Venezuela with new and interesting records. *Herzogia* 21: 147–156.
- NYFD Assessment Partners 2019. *Protecting and restoring forests: a story of large commitments yet limited progress. New York Declaration on Forests Five-Year Assessment Report*. Climate focus (coordination and editor).
- Orange A., James P.W. & White F.J. 2001. *Microchemical Methods for the Identification of Lichens*. British Lichen Society, London.
- Pelletier N. 2010. Of laws and limits: an ecological economic perspective on redressing the failure of contemporary global environmental governance. *Global Environm. Change* 20: 220–228.
- Pimm S.L., Russell G.J., Gittleman J.L. & Brooks T.M. 1995. The future of biodiversity. *Science* 269: 347–350.
- Pisani T., Paoli L., Gaggi C., Pirintsos S.A. & Loppi S. 2007. Effects of high temperature on epiphytic lichens: issues for consideration in a changing climate scenario. *Plant Biosystematics* 141: 164–169.
- Porada P., Weber B., Elbert W., Pöschl U. & Kleidon A. 2013. Estimating global carbon uptake by lichens and bryophytes with a process-based model. *Biogeosciences* 10: 6989–7033.
- Rada F., Azócar A. & García C. 2019. Plant functional diversity in tropical Andean paramos. *Plant Ecology and Diversity* 12: 1–15.
- Rangel-Ch. J.O. 2000. Flora y vegetación amenazada. En Rangel-Ch. J.O. (ed.). *Colombia Diversidad Biótica III: La Región de vida Paramuna: 785–813*. Instituto de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Rangel-Ch. J.O. 2004. Amenazas a la biota y a los ecosistemas del Chocó biogeográfico. En Rangel-Ch. J.O. (ed.), *Colombia Diversidad Biótica IV. El Chocó biogeográfico/Costa Pacífica: 841–866*. Instituto de Ciencias Naturales, Bogotá.
- Richards P.W. 1996. *The tropical rain forest: An Ecological Study*. 2nd Edition, University Press, Cambridge.
- Root T.L., Price J.T., Hall K.R., Schneider S.H., Rosenzweig C. & Pounds J.A. 2003. Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* 421: 57–60.
- Rubio-Salcedo M., Psomas A., Prieto M., Zimmermann N.E. & Martínez I. 2017. Case study of the implications of climate change for lichen diversity and distributions. *Biodiversity and Conservation* 26: 1121–1141.
- Ruiz D., Moreno H.A., Gutiérrez M.E. & Zapata P.A. 2008. Changing climate and endangered high mountain ecosystems in Colombia. *Science of the Total Environment* 398: 122–132.
- Ruiz D., Arroyave M.P., Molina A.M., Barros J.F., Gutiérrez M.E. & Zapata P.A. 2009. *Signals of climate variability/change in surface water supply of high-mountain watersheds - case study: Claro River high mountain basin, Los Nevados Natural Park, Andean Central Mountain Range, Colombia*. World Bank Group, Bogota.
- Rull V. 2010. El mito del desarrollo sostenible. *Collectanea Botanica (Barcelona)* 29: 103-109.
- Rull V., Vegas-Vilarrúbia T. & Nogué S. 2005. Cambio climático y diversidad de la flora vascular en las montañas tabulares de Guayana. *Orsis* 20: 61–71.
- Rull V., Nogué S., Safont E. & Vegas-Villarrúbia T. 2019. Pantepui and global warming. En Rull V., Vegas-Villarrúbia T., Huber O. & Señaris C. (eds.), *Biodiversity in Pantepui: 403-418*. Elsevier Inc., Academic Press.
- Rundel P.W. 1978. The ecological role of secondary lichen substances. *Biochemical Systematics and Ecology* 6: 157–170.
- Sarmiento G. 1986. Ecologically crucial features of climate in high tropical mountains. En Vuilleumier F. & Monasterio M. (eds.), *High Altitude Tropical Biogeography: 11–45*. Oxford University Press, Oxford.
- Schlesinger W.H. 2000. *Biogeoquímica*. Editorial Ariel, Barcelona.
- Sipman H.J.M. 1995. Preliminary review of the lichen biodiversity of the Colombian montane forests. En Churchill S.P. (ed.), *Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests: 313–320*. The New York Botanical Garden, New York.
- Sipman H.J.M. 2011. Diversity of lichenized fungi in the tropical Andes. En Herzog S.K., Martínez R., Jörgensen P.M. & Tiessen H. (eds.), *Climate change and biodiversity in the tropical Andes: 220–223*. Inter-American Institute for Global Change Research (IAI) and Scientific Committee on Problems of the Environment (SCOPE).

- Sipman H.J.M. 2012. The significance of the Northern Andes for lichens. *The Botanical Review* 68: 88–89.
- Sipman H.J.M. & Harris R.C. 1989. Lichens. En Lieth, H. & Werger, M.J.A. (eds.), *Tropical rain forest ecosystems*. Elsevier Science, Amsterdam, 303–309.
- Sipman H.J.M. & Topham P. 1992. The genus *Umbilicaria* (Lichenized Ascomycetes) in Colombia. *Nova Hedwigia* 54: 63–75.
- Sipman H.J.M., Hekking W. & Aguirre J. 2008. *Checklist of lichenized and lichenicolous fungi from Colombia*. (Biblioteca José Jerónimo Triana, 20). Instituto de Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Smith J.K., Cartaya V., Llambí L.D. & Toro J. 2014. Análisis participativo del uso de la tierra y la calidad de vida en dos páramos de Venezuela: importancia para el diseño de estrategias de conservación. En Cuesta F., Sevink J., Llambí L.D., De Bievre B. & Posner J. (eds.), *Avances en Investigación para la Conservación en los Páramos Andinos*: 399–420. Proyecto Páramo Andino CONDESAN, Quito.
- Soto-Medina E., Lücking R. & Bolaños-Rojas A. 2012. Especificidad de forófito y preferencias microambientales de los líquenes cortícolas en cinco forófitos del bosque premontano de finca Zingara, Cali, Colombia. *Revista de Biología Tropical* 60: 843–856.
- Soto-Medina E., Prieto M. & Wedin M. 2018. A new *Bunodophoron* species (Sphaerophoraceae, Lecanorales) from the Neotropics. *The Lichenologist* 50: 255–266.
- Stocker T.F., Qin D., Plattner G.-K., Tignor M., Allen S.K., Boschung J., Nauels A., Xia Y., Bex V. & Midgley P.M. 2013. *Climate change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of working group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Summers D.M., Bryan B.A., Crossman N.D. & Meyer W.S. 2012. Species vulnerability to climate change, impacts on spatial conservation priorities and species representation. *Global Change and Biology* 18: 1365–2486.
- Thomas C.D., Cameron A. & Green R.E. 2004. Extinction risk from climate change. *Nature* 427: 145–148.
- Trischler H. 2007. El antropoceno, ¿un concepto geológico o cultural, o ambos? *Desacatos* 54: 40–57.
- Urrutia R. & Vuille M. 2009. Climate change projections for the tropical Andes using a regional climate model: temperature and precipitation simulations for the end of the 21st century. *Journal of Geophysical Research* 114: D02108.
- Vareschi V. 1973. Resultados liquenológicos de excursiones efectuadas en Venezuela. Núm. 3. Catálogo de los líquenes de Venezuela. *Acta Botánica Venezuelica* 8: 177–245.
- Vareschi V. 1986. Cinco breves ensayos ecológicos acerca de la selva virgen de Rancho Grande. En Huber O. (ed.), *La Selva Nublada de Rancho Grande*. *Acta Científica Venezolana*: 171–187. Caracas.
- Vareschi V. 1992. *Ecología de la vegetación tropical*. Edición Especial de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales, Caracas.
- Veillon J.P. 1989. *Los bosques naturales de Venezuela. Parte I. El Medio Ambiente*. Oscar Todmann Editores, Caracas.
- Vries B.G. de & Sipman H.J.M. 1984. Studies on Colombian cryptogams XXI. The lichen genus *Baeomyces* in Colombia and Venezuela. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen C*, 87: 235–246.
- Vuille M. & Bradley R.S. 2000. Mean annual temperature trends and their vertical structure in the tropical Andes. *Geophysical Research Letters* 27: 3885–3888.
- Walther B.A. & Morand S. 1998. Comparative performance of species richness estimation methods. *Parasitology* 11: 395–405.
- White F.J. & James P.W. 1985. A new guide to microchemical techniques for the identification of lichen substances. *British Lichen Society Bulletin* 57 (Suppl.): 1–41.
- Wolf J.H.D. 1993a. *Ecology of epiphytes and epiphyte communities in montane rain forests, Colombia*. Tesis de Grado, Universidad of Amsterdam, Amsterdam.
- Wolf J.H.D. 1993b. Diversity patterns and biomass of epiphytic bryophytes and lichens along an altitudinal gradient in the northern Andes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80: 923–960.
- Woodruff D.S. 2001. Declines of biomes and biotas and the future of evolution. *Proceedings of the Natural Academy of Sciences* 98: 5471–5476.