

Analizando la diversidad beta en ensamblajes de líquenes en un gradiente vertical sobre cinco especies de forófitos en la pluvisilva montana de la Gran Piedra, Cuba

Dania Rosabal¹, Ana Rosa Burgaz² y Orlando J. Reyes³

Recibido: 1 septiembre 2015 / Aceptado: 18 enero 2016

Resumen. El trabajo tiene como objetivo caracterizar el componente de la diversidad beta (reemplazo, riqueza de especies o anidamiento) que determina las disimilitudes entre los ensamblajes de líquenes en un gradiente vertical de altura, desde la base del árbol hasta las ramas superiores, en cinco especies de forófitos en la pluvisilva montana de la Gran Piedra. Las especies de árboles muestreadas fueron *Myrcia fenzliana*, *Coccoloba wrightii*, *Clusia tetragyna*, *Dendropanax arboreus* y *Brunellia comocladifolia*. Las disimilitudes entre los ensamblajes de líquenes producto del reemplazo de especies, las diferencias en riqueza o anidamiento de especies fueron calculados según las propuestas de Baselga (2010, 2012) y Carvalho *et al.* (2012). El anidamiento se determinó a través de los coeficientes NODF (Almeida-Neto *et al.* 2008) y Nestedness (Ulrich 2006). Las disimilitudes entre los ensamblajes de líquenes se hallan determinadas por el reemplazo de especies. Entre las zonas I y II, la disimilitud entre los ensamblajes de líquenes se atribuye a las diferencias en riqueza de especies, además se presentó un patrón de anidamiento del ensamblaje de líquenes de la zona I respecto al de la zona II.

Palabras clave: diversidad beta; anidamiento de especies; coeficiente NODF; coeficiente Nestedness; reemplazo de especies; líquenes del Caribe.

[en] Partitioning beta-diversity of lichens assemblages in a vertical gradient on five tree species of the montane rainforest of Gran Piedra, Cuba

Abstract. This study aims to determine which component of the beta-diversity (replacement, species richness differences or nestedness) contributes to the dissimilarities among lichens assemblage in a vertical gradient of heights from the base of the trees until the external branches in five phorophytes species in the montane rainforest of Gran Piedra. The species of trees sampled were *Myrcia fenzliana*, *Coccoloba wrightii*, *Clusia tetragyna*, *Dendropanax arboreus* and *Brunellia comocladifolia*. The dissimilarities among lichens assemblage because of the substitution of species, the differences in species richness or nestedness of species were calculated according to Baselga (2010, 2012) and Carvalho *et al.* (2012). The nestedness measure was determined through the coefficients NODF (Almeida-neto *et al.* 2008) and Nestedness (Ulrich 2006). The beta-diversity among lichens assemblage in the vertical gradient of heights are determined by the replacement. Among the areas I and II, the dissimilarities among lichens assemblage are attributed to the differences in species richness, a nestedness pattern were also presented between both areas.

Keywords: beta-diversity partitioning; nestedness; NODF coefficient; Nestedness coefficient; species replacement; Caribbean lichens.

Cómo citar: Rosabal, D.; Burgaz, A. R. & Reyes, O. J. 2016. Analizando la diversidad beta en ensamblajes de líquenes en un gradiente vertical sobre cinco especies de forófitos en la pluvisilva montana de la Gran Piedra, Cuba. *Bot. complut.* 40: 23-33.

¹ Departamento de Biología, Universidad de Oriente, Santiago de Cuba (Cuba)
E-mail: daniarosabal83@nauta.cu

² Departamento de Biología Vegetal I, Facultad de Biología, Universidad Complutense de Madrid, 28040-Madrid (Spain)
E-mail: arburgaz@ucm.es

³ Centro Oriental de Ecosistemas y Biodiversidad, Santiago de Cuba (Cuba).

Introducción

La diversidad beta ha sido asociada con conceptos como: recambio espacial, distancia ecológica, función del cambio de hábitat, recambio a través de gradientes y tasa de recambio de especies. Definida como la variación en las identidades de las especies entre dos sitios, la diversidad beta provee un vínculo directo entre la biodiversidad a escala local (alfa) y a escala regional (gamma) (Koleff 2005).

Dos procesos distintos contribuyen a las disimilitudes entre los ensamblajes: la sustitución de especies (reemplazo) y la ganancia o pérdida de especies (diferencias en riqueza de especies). El anidamiento ocurre cuando la biota de un sitio de menor riqueza específica es un subgrupo de la biota de un sitio mucho más rico en especies (Baselga 2010). Carvalho et al. (2012), consideran el anidamiento un caso especial de diferencias en riqueza de especies entre dos ensamblajes.

Los conjuntos anidados fueron atribuidos a tasas diferenciales de extinción y colonización; sin embargo, diversos fenómenos determinísticos o estocásticos pueden también llevar a la formación de un sistema anidado (Ulrich et al. 2009). Se ha propuesto que el anidamiento puede ser resultado de factores como el muestreo pasivo, el anidamiento del hábitat, el aislamiento espacial y la extensión del área muestreada (Baselga 2010, Calderón-Patrón et al. 2012). Ulrich & Gotelli (2012), recomiendan el uso de diferentes medidas para determinar patrones de anidamiento, lo cual permite desentrañar más eficientemente los procesos que subyacen en la distribución espacial de las especies.

El objetivo del presente trabajo es caracterizar cuál componente de la diversidad beta (reemplazo, riqueza de especies o anidamiento) determina las disimilitudes entre los ensamblajes de líquenes en un gradiente vertical de altura desde la base del árbol hasta las ramas superiores en cinco especies de forófitos en la pluvisilva montana de la Gran Piedra.

Materiales y Métodos

El Paisaje Natural Protegido Gran Piedra, pertenece a la Reserva de Biosfera Baconao, en

este se localiza la pluvisilva montana de la Gran Piedra, en las coordenadas 20°0'42"N y 75°37'47"W (Fig. 1). La temperatura media anual es de 18,4 °C y la media anual de las precipitaciones es de 1664 mm. La humedad relativa es de 89,6%, condicionada por la presencia de nieblas cerca de 238 días al año (Montenegro 1991). La altura del estrato arbóreo es de 12 a 18 m, clasificado como un bosque bajo a medio (Reyes et al. 2005). Las especies de árboles muestreadas fueron *Myrcia fenzliana*, *Coccoloba wrightii*, *Clusia tetrastigma*, *Dendropanax arboreus* y *Brunellia comocladifolia* (Tabla 1), con gran número de individuos en este bosque.

El trabajo se llevó a cabo desde marzo de 2010 hasta marzo de 2011. Se establecieron nueve parcelas cuadradas de 625 m² y en cada una se seleccionó uno de los árboles presentes de las cinco especies de forófitos, según su disponibilidad. Cada árbol se dividió en cuatro zonas de altura (Fig. 2). La zona I se extendió desde el suelo hasta los 2 m de altura sobre el tronco. La zona II (dosel interno) desde los 2 m hasta los 4 m, seleccionando las ramas que presentaron un diámetro mayor de 15 cm. La zona III (dosel medio) desde los 4 m hasta la mitad de la distancia al extremo terminal de las ramas, se seleccionaron ramas de diámetro entre 5 y 15 cm. La zona IV desde el límite de la zona III hasta el extremo de las ramas externas; en este nivel se escogieron, aleatoriamente, diez ramas con diámetros entre 1 y 3 cm. El acceso a la zona IV se facilitó por el uso de un cortarramas (tubo plástico de 4 m de longitud con una tijera podadora en el extremo). En el resto de las zonas, el muestreo se realizó directamente sobre el árbol.

Las especies fueron identificadas mediante claves especializadas (Hale 1976, 1987, Wirth & Hale 1978, Moberg 1990, Brako 1991, Galloway 1994, Lumbsch et al. 1999, Brodo et al. 2001, Rivas Plata et al. 2006, Lücking & Rivas 2008, Aptroot et al. 2008, 2009). Los cortes de talo y estructuras reproductoras se realizaron bajo el microscopio estereoscópico Novel NTB-2B (4x) y la observación y medición de las esporas se realizó bajo el microscopio óptico Novel XSZ-N207 (400x). Para la actualización de la taxonomía

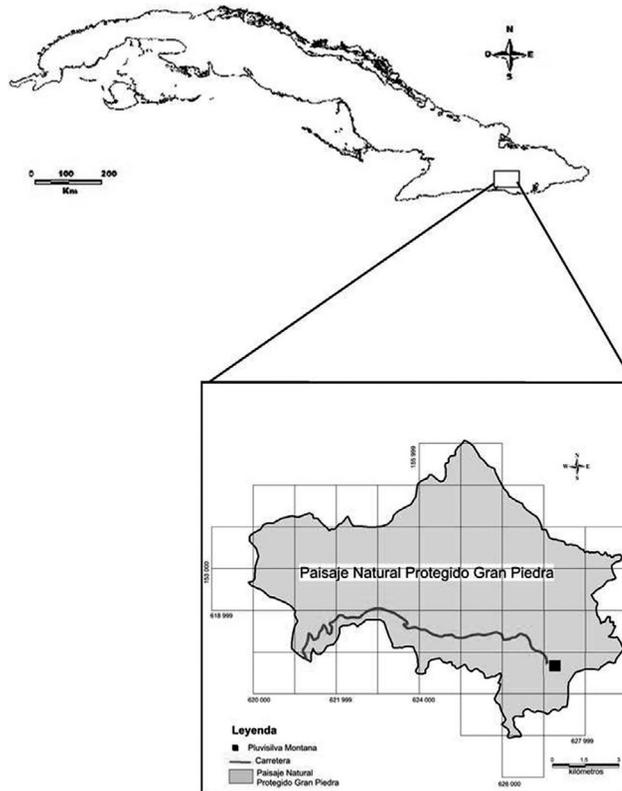


Figura 1. Ubicación geográfica del Paisaje Natural Protegido Gran Piedra.

de las especies de líquenes se han seguido los criterios de Kirk (2008), Mangold *et al.* (2008) y Rivas Plata *et al.* (2010). Los materiales colectados fueron depositados en el Herbario Charles Ramsden del Departamento de Biología de la Universidad de Oriente, sección docente del Herbario Dr. Jorge Sierra Calzado (BSC) del Centro Oriental de Ecosistemas y Biodiversidad.

Para determinar el proceso que más contribuye a las disimilitudes en los ensamblajes de

líquenes entre las especies de árboles: el intercambio de especies (β_{-3}) o las diferencias en riqueza específica (β_{rich}), fueron calculados ambos componentes según la propuesta de Carvalho *et al.* (2012). Las fórmulas empleadas con este propósito fueron las siguientes:

$$\beta_{-3} = \frac{2\min(b,c)}{a+b+c} \text{ y } \beta_{rich} = \frac{b-c}{a+b+c},$$

donde: **a** es el número de especies compartidas entre dos zonas de altura, **b** y **c** es el número

Tabla 1. Lista de las especies de forófitos muestreadas en la pluvisilva montana de la Gran Piedra

Familia	Especies	Nº árboles
<i>Araliaceae</i>	<i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Decne. & Planch.	10
<i>Brunelliaceae</i>	<i>Brunellia comocladifolia</i> Bonpl.	9
<i>Clusiaceae</i>	<i>Clusia tetra stigma</i> Vesque	10
<i>Myrtaceae</i>	<i>Myrcia fenzliana</i> O. Berg	10
<i>Polygonaceae</i>	<i>Coccoloba wightii</i> Lindau	12

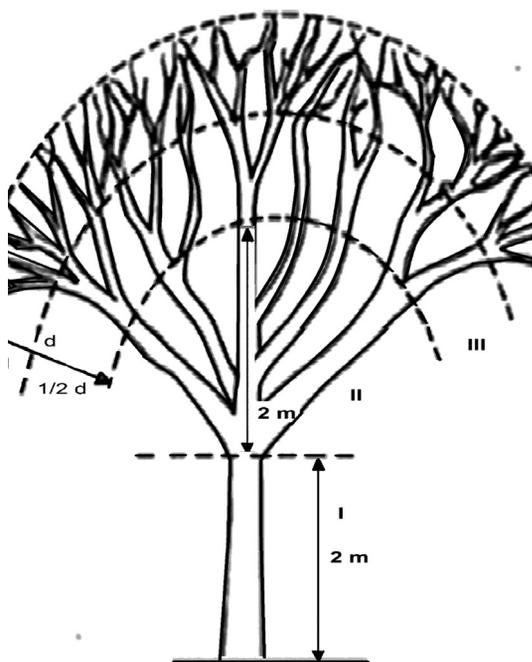


Figura 2. Esquema de zonación vertical propuesto para las cinco especies de forófitos en la pluvisilva montana. Zonas: I, II, III, IV, d: distancia desde los cuatros metros hasta el extremo terminal de las ramas.

mero de especies exclusivas de cada una de las zonas. La sumatoria de ambos componentes ($\beta_{-3} + \beta_{rich}$) es igual a β_{cc} , el cual corresponde a la medida de diversidad beta propuesta por Colwell & Coddington (1994). La disimilitud entre los ensambles de líquenes como resultado de patrones anidamiento se calculó como:

$$\beta_{nes} = \frac{\max(b,c) - \min(b,c)}{2a + \max(b,c) + \min(b,c)} * \frac{a}{a + \min(b,c)},$$

según la propuesta de Baselga (2010, 2012). El complemento de este índice es β_{sim} , una modificación del índice de Simpson propuesto por Lennon et al. (2001), donde:

$$\beta_{sim} = \frac{\min(b,c)}{a + \min(b,c)},$$

a, **b** y **c** tienen el mismo significado expuesto anteriormente. La sumatoria de ambos componentes es igual a β_{sor} , el cual corresponde a la medida de diversidad beta propues-

ta por Sørensen (1948). Los valores de los índices de diversidad beta varían entre 0 y 1.

El anidamiento se determinó a través del coeficiente NODF (Almeida-Neto et al. 2008), el cual es calculado como:

$$NODF = \frac{\sum NP}{\frac{n(n-1)}{2} + \frac{m(m-1)}{2}}$$

donde: **n** es el número de columnas y **m** es el número de sitios y **NP** es el grado de anidamiento en la matriz ordenada por filas y columnas. Además, se calculó la temperatura de la matriz (T) a través del coeficiente Nstetness (Ulrich, 2008) empleando la fórmula siguiente:

$$T = \frac{100}{0,04145} * \frac{1}{SpSi} * \left(\sum_{i=1}^{Sp} \sum_{j=1}^{Si} \left(\frac{dij}{Dij} \right)^2 \right),$$

donde: **dij** es la distancia desde una celda vacía o llena hasta la línea borde, **Dij** es la longitud total de la diagonal que pasa sobre la celda focal hasta la línea borde. La línea borde tiene su origen en el punto donde convergen la última fila y columna llenas y divide la matriz en dos áreas: llena y vacía. El modelo de aleatorización utilizado fue el de filas y columnas fijas. Ambos coeficientes de anidamiento fueron calculados con el programa Nstetness v 2.0 (Ulrich 2006).

Resultados

La composición de líquenes corticícolas se relaciona en la Tabla 2. Se encontraron 115 especies de líquenes, incluidas en 43 géneros y 24 familias. Las familias con mayor número de especies son *Graphidaceae* (20), *Parmeliaceae* (16) y *Thelotremaaceae* (13). La zona I fue la que presentó menor riqueza y frecuencia de líquenes (Tabla 2). En esta zona, la especie con mayor frecuencia fue *Porina distans* (11), seguida de *Herpothallon rubrocinctum* (10). Predominaron los géneros *Coenogonium* (cuatro especies), *Ocellularia*, *Phyllopsora*, *Leptogium*, *Porina* y *Graphis* con tres especies. Los mayores valores de riqueza y frecuencia de líquenes se registraron en la zona II (Tabla 2). Las especies

Tabla 2. Lista de especies de líquenes por zonas de altura

Familias	Especies	Zonas			
		I	II	III	IV
<i>Arthoniaceae</i>	<i>Arthonia lecythidicola</i> (Bat. & H. Maia) Lücking & Sérus.	0	1	0	0
	<i>Arthonia orbygniae</i> Bat. & J. L. Bezerra	0	0	0	1
	<i>Arthothelium spectabile</i> A. Massal.	0	2	0	3
	<i>Cryptothecia striata</i> Thor	0	1	0	0
	<i>Herpothallon rubrocinctum</i> (Ehrenb) Aptroot et al.	10	5	0	0
<i>Arthopyreniaceae</i>	<i>Mycomicrothelia punctata</i> Aptroot	0	0	1	1
	<i>Mycomicrothelia subfallens</i> (Müll. Arg.) D. Hawksw.	0	2	0	0
<i>Atheliaceae</i>	<i>Dictyonema glabratum</i> (Spreng.) D. Hawksw.	0	1	0	0
<i>Bacidiaceae</i>	<i>Phyllopsora buettneri</i> (Müll. Arg.) Zahlbr.	6	1	0	0
	<i>Phyllopsora corallina</i> (Eschw.) Müll. Arg.	2	0	1	0
	<i>Phyllopsora furfuracea</i> Zahlbr.	0	1	1	0
	<i>Phyllopsora parvifolia</i> (Pers.) Müll. Arg.	5	0	0	0
<i>Brigantiaceae</i>	<i>Brigantiaea leucoxantha</i> (Spreng.) R. Sant. & Hafellner	0	0	2	5
<i>Byssolomataceae</i>	<i>Byssoloma leucoblepharum</i> (Nyl.) Vain.	0	0	1	2
<i>Chrysothricaceae</i>	<i>Chrysothrix candelaris</i> (L.) J. R. Laundon	0	0	3	2
<i>Coccocarpiaceae</i>	<i>Coccocarpia palmicola</i> (Spreng.) Arv. & D. J. Galloway	1	6	0	1
<i>Coenogoniaceae</i>	<i>Coenogonium disjunctum</i> Nyl.	2	2	2	2
	<i>Coenogonium interplexum</i> Nyl.	0	1	0	0
	<i>Coenogonium interpositum</i> Nyl.	0	1	0	0
	<i>Coenogonium leprieurii</i> (Mont.) Nyl.	2	2	0	0
	<i>Coenogonium linkii</i> Ehrenb.	1	2	0	0
	<i>Coenogonium pusillum</i> (Mont.) Lücking et al.	2	2	0	0
<i>Collemataceae</i>	<i>Leptogium austroamericanum</i> (Malme) C. W. Dodge	5	3	1	1
	<i>Leptogium azureum</i> (Sw. ex Ach.) Mont.	1	2	1	0
	<i>Leptogium cyanescens</i> (Pers.) Körb.	1	6	4	1
	<i>Leptogium marginellum</i> (Sw.) Gray	0	1	0	0
<i>Crocyniaceae</i>	<i>Crocynia pyxinoides</i> Nyl.	4	0	0	0
<i>Graphidaceae</i>	<i>Diorygma hieroglyphicum</i> (Pers.) Staiger & Kalb	0	0	0	1
	<i>Diorygma poitaei</i> (Fée) Kalb, Staiger & Elix.	0	1	1	3
	<i>Fissurina dumastoides</i> Fink	0	1	1	0
	<i>Fissurina incrustans</i> Fée	0	0	1	1
	<i>Graphis acharii</i> Fée	0	0	2	3
	<i>Graphis adpressa</i> Vain.	2	1	0	1
	<i>Graphis anfractuosa</i> (Eschw.) Eschw.	0	0	0	1
	<i>Graphis antillarum</i> Vain.	0	0	0	1
	<i>Graphis chlorocarpa</i> Fée	0	0	1	1
	<i>Graphis chrysocarpa</i> (Raddi) Spreng.	0	0	1	1
	<i>Graphis descuamescens</i> Fée	0	0	1	1

Tabla 2 (cont.). Lista de especies de líquenes por zonas de altura

Familias	Especies	Zonas			
		I	II	III	IV
	<i>Graphis flexibilis</i> Kremp.	0	0	0	1
	<i>Graphis humilis</i> Vain.	1	0	0	0
	<i>Graphis illinata</i> Eschw.	0	1	0	1
	<i>Graphis imshaugii</i> M. Wirth & Hale	0	0	1	1
	<i>Graphis macella</i> Kremp.	0	0	0	1
	<i>Graphis rhizocola</i> (Fée) Lücking & Chaves	0	2	0	0
	<i>Graphis rustica</i> Kremp.	2	1	3	4
	<i>Platythecium grammitis</i> Fée	0	1	1	0
	<i>Sarcographa difformis</i> Fink	0	0	1	2
<i>Monoblastiaceae</i>	<i>Anisomeridium ambiguum</i> (Zahlbr.) R. C. Harris	0	1	0	0
	<i>Anisomeridium americanum</i> (A. Massal.) R. C. Harris	0	1	2	0
<i>Parmeliaceae</i>	<i>Canoparmelia caroliniana</i> (Nyl.) Elix & Hale	0	2	0	0
	<i>Hypotrachyna costaricensis</i> (Nyl.) Hale	0	0	3	2
	<i>Hypotrachyna lineariloba</i> (Kurok.) Hale	0	1	1	0
	<i>Hypotrachyna livida</i> (Taylor) Hale	1	0	0	0
	<i>Hypotrachyna lopezii</i> Hale	0	0	0	1
	<i>Hypotrachyna subphysodalica</i> (Hale) Hale	0	0	5	4
	<i>Parmotrema crinitum</i> (Ach.) M. Choisy	0	0	1	2
	<i>Parmotrema cristiferum</i> (Taylor) Hale	0	1	0	0
	<i>Parmotrema hypotropum</i> (Nyl.) Hale	0	2	1	1
	<i>Parmotrema michauxianum</i> (Zahlbr.) Hale	0	1	2	1
	<i>Parmotrema tinctorum</i> (Despr. ex Nyl.) Hale	0	0	4	0
	<i>Parmotrema xanthinum</i> (Müll. Arg.) Hale	0	0	0	1
	<i>Rimelia cetrata</i> (Ach.) Hale & A. Fletcher	0	1	1	1
	<i>Rimelia reticulata</i> (Taylor) Hale & A. Fletcher	0	0	1	1
	<i>Usnea hirta</i> (L.) Weber ex F.H. Wigg.	0	0	0	2
	<i>Usnea rubicunda</i> Stirt.	0	0	0	2
<i>Pertusariaceae</i>	<i>Pertusaria albescens</i> (Huds.) M. Choisy & Werner	0	0	0	1
	<i>Pertusaria amara</i> (Ach.) Nyl.	0	1	1	0
	<i>Pertusaria azulensis</i> B. de Lesd.	0	0	2	0
	<i>Pertusaria pustulata</i> (Ach.) Duby	0	0	3	4
	<i>Pertusaria rubefacta</i> Erichsen	0	1	2	1
	<i>Pertusaria tetrathalamia</i> (Fée) Nyl.	0	1	1	2
	<i>Pertusaria texana</i> Müll. Arg.	0	1	2	1
	<i>Pertusaria xanthodes</i> Müll. Arg.	0	1	0	0
<i>Physciaceae</i>	<i>Heterodermia leucomela</i> (L.) Poelt	4	4	1	2
	<i>Heterodermia obscurata</i> (Nyl.) Trevis.	0	1	1	1
	<i>Physcia atrostriata</i> Moberg	0	1	0	0
	<i>Physcia lopezii</i> Moberg	0	1	1	0
<i>Porinaceae</i>	<i>Porina americana</i> Fée	0	0	2	1
	<i>Porina conspersa</i> Malme	0	1	0	0

Tabla 2 (cont.). Lista de especies de líquenes por zonas de altura

Familias	Especies	Zonas			
		I	II	III	IV
	<i>Porina distans</i> Vězda & Vivant	11	3	1	0
	<i>Porina mastoidea</i> Fée	4	0	2	1
	<i>Porina nucula</i> Ach.	1	3	0	0
	<i>Porina rudiusscula</i> (Nyl.) Müll. Arg.	0	2	0	0
Pyrenulaceae	<i>Anthracothecium macrosporum</i> (Hepp) Müll. Arg.	0	1	1	0
	<i>Lithothelium illotum</i> (Nyl.) Aptroot	0	0	1	1
	<i>Pyrenula dermatodes</i> (Borrer) Schaer.	0	1	1	0
	<i>Pyrenula macrocarpa</i> A. Massal.	1	0	2	0
	<i>Pyrenula mastophoroides</i> (Nyl.) Zahlbr.	0	1	0	0
	<i>Pyrenula santesis</i> (Nyl.) Müll. Arg.	1	0	0	0
	<i>Pyrenula subcongruens</i> Müll. Arg.	1	0	0	2
Ramalinaceae	<i>Ramalina stenospora</i> Müll. Arg.	0	0	0	3
Stereocaulaceae	<i>Lepraria lobificans</i> Nyl.	0	3	1	0
Stictaceae	<i>Sticta beauvoisii</i> Delise	0	3	0	0
	<i>Sticta weigeli</i> Isert	1	7	0	0
Teloschistaceae	<i>Teloschistes exilis</i> (Michx.) Vain.	0	0	1	1
Thelotremaaceae	<i>Myriotrema costaricense</i> (Müll. Arg.) Hale	2	1	0	0
	<i>Myriotrema microporellum</i> (Nyl.) Hale	0	3	1	0
	<i>Ocellularia antillensis</i> Hale	0	1	0	0
	<i>Ocellularia chiriquiensis</i> (Hale) Hale	0	3	1	0
	<i>Ocellularia crocea</i> (Kremp.) Overeem & D. Overeem	1	0	0	0
	<i>Ocellularia dolichotata</i> (Nyl.) Zahlbr.	1	7	3	2
	<i>Ocellularia perforata</i> (Leight.) Müll. Arg.	0	2	0	0
	<i>Ocellularia praestans</i> (Müll. Arg.) Hale	2	2	3	1
	<i>Ocellularia xanthostroma</i> (Nyl.) Zahlbr.	0	1	0	0
	<i>Stegobolus submersus</i> (Müll. Arg.) Frisch	0	3	2	1
	<i>Thelotrema adjectum</i> Nyl.	0	0	1	1
	<i>Thelotrema lepadinum</i> (Ach.) Ach.	1	0	0	1
	<i>Thelotrema oclusum</i> Nyl.	0	0	0	2
Trypetheliaceae	<i>Architrypethelium hyalinum</i> Aptroot	0	0	1	0
	<i>Megalotremis biocellata</i> Aptroot	0	0	0	2
	<i>Megalotremis lateralis</i> Aptroot	0	2	2	0
	<i>Polymeridium quinqueseptatum</i> (Nyl.) R.C. Harris	0	0	0	2
	<i>Polymeridium subcinereum</i> (Nyl.) R.C. Harris	0	0	1	3
	<i>Pseudopyrenula subnudata</i> Müll. Arg.	3	1	3	1
	<i>Trypethelium subcatervarium</i> Malme	1	1	2	1
Total de riqueza de especies por zonas		32	65	60	62
Total de frecuencia de especies por zonas		83	124	98	100

Stictaweigellii y *Ocellularia dolichotata* fueron las de mayor frecuencia (siete). Los géneros *Ocellularia* y *Coenogonium* aumentaron su riqueza a seis especies cada uno, por lo cual son predominantes en dicha zona. De todas las especies registradas, 83 (72,2%) se hallaron exclusivamente por encima de los 2 m de altura (zonas II, III y IV).

Los valores de disimilitud entre las zonas se muestran en la Tabla 3, donde el mayor valor se encontró entre las zonas I y IV, así como la menor disimilitud hallada fue entre las zonas III y IV. Se observa una tendencia a que las zonas consecutivas muestren menor disimilitud entre ellas.

En el análisis de los componentes de la diversidad beta (β_{cc}) se encontró que el recambio de especies (β_{-3}) es el componente que más contribuye a las disimilitudes entre los ensambles de líquenes, excepto para los ensambles de líquenes entre las zonas I y II. Para estas dos últimas zonas el componente que predominó fue el de diferencias en riqueza de especies (β_{rich}) con un valor de 0,43. El recambio de especies (β_{-3}) alcanza su valor máximo entre las zonas II y IV con un valor de 0,75 (Tabla 3).

La diversidad beta producto a patrones de anidamiento (β_{nes}) mostró la mayor disimili-

tud entre las zonas I y II. En el resto de las zonas el índice osciló entre 0,01 y 0,15. Para este análisis también predominó el componente de recambio de especies (β_{sim}), cuyo valor más alto fue de 0,64 entre las zonas II y IV.

En cuanto a los coeficientes de anidamiento, NODF tuvo un valor de 44,81. Los valores obtenidos por columnas y filas para dicho coeficiente fueron 52,03 y de 44,81, respectivamente. El tamaño del efecto estandarizado (Z) fue de -4,50 y el intervalo de confianza se estableció como $p(45,47 \leq T \leq 46,73) = 95\%$. La temperatura de la matriz a través del coeficiente *Nestedness* tuvo un valor de 34,77. El valor de Z fue de 3,81 y el intervalo de confianza resultó $p(28,12 \leq T \leq 32,88) = 95\%$. Ambos índices tienen significación estadística al encontrarse fuera del intervalo de confianza y los valores de Z entre -2 y 2.

Discusión

La alta disimilitud entre las zonas I y IV está influida por las diferencias intrínsecas en parámetros ambientales como la iluminación, el viento y la humedad entre la base del árbol y las ramas superiores. Según Wolseley & Aguirre-Hudson (1997), la zonación vertical

Tabla 3. Valores de los índices. **Bsor**: diversidad β de Sørensen (Lennon *et al.* 2001), **β_{cc}** : diversidad β (Colwell & Coddington 1994) entre las cuatro zonas de altura. **β_{nes}** : valor del índice de anidamiento, **β_{sim}** : valor del índice de disimilitud de Simpson, **β_{-3}** : componente de la diversidad beta referida al recambio de especies, **β_{rich}** : componente de la diversidad beta referida a las diferencias en riqueza específica

Zonas	Zona I		Zona II		Zona III	
	β_{cc}	β_{sor}	β_{cc}	β_{sor}	β_{cc}	β_{sor}
Z II	$\beta_{cc} = 0,72$ $\beta_{-3} = 0,29$ $\beta_{rich} = 0,43$	$\beta_{sor} = 0,57$ $\beta_{sim} = 0,34$ $\beta_{nes} = 0,22$				
Z III	$\beta_{cc} = 0,82$ $\beta_{-3} = 0,45$ $\beta_{rich} = 0,37$	$\beta_{sor} = 0,71$ $\beta_{sim} = 0,56$ $\beta_{nes} = 0,15$	$\beta_{cc} = 0,64$ $\beta_{-3} = 0,58$ $\beta_{rich} = 0,06$	$\beta_{sor} = 0,47$ $\beta_{sim} = 0,45$ $\beta_{nes} = 0,02$		
Z IV	$\beta_{cc} = 0,82$ $\beta_{-3} = 0,46$ $\beta_{rich} = 0,36$	$\beta_{sor} = 0,70$ $\beta_{sim} = 0,56$ $\beta_{nes} = 0,14$	$\beta_{cc} = 0,78$ $\beta_{-3} = 0,75$ $\beta_{rich} = 0,03$	$\beta_{sor} = 0,65$ $\beta_{sim} = 0,64$ $\beta_{nes} = 0,01$	$\beta_{cc} = 0,51$ $\beta_{-3} = 0,49$ $\beta_{rich} = 0,02$	$\beta_{sor} = 0,34$ $\beta_{sim} = 0,33$ $\beta_{nes} = 0,01$

de los líquenes en un bosque tropical está determinada por estos parámetros, los cuales varían entre la base del árbol y el dosel. Según Jaksic & Marone (2007), la disimilitud entre comunidades depende de tres condicionantes: diversidad de microhábitats ocupados, segregación competitiva y elevada tolerancia de las especies a valores extremos de los factores ambientales. Los resultados sugieren que la primera condicionante podría determinar las diferencias entre los ensamblajes de líquenes.

Por otro lado, la zona de altura I tiene una mayor abundancia de líquenes que desarrollan grandes talos formando manchas que cubren la superficie del tronco, lo cual disminuye el espacio disponible para la colonización de nuevas especies. El tronco es un microhábitat continuo, por lo que las especies favorecidas por las condiciones existentes en este estrato podrían excluir a otras, disminuyendo la diversidad de líquenes sobre esta zona del árbol. Nascimbene *et al.* (2013), encontraron que el recambio de especies de líquenes estuvo asociado a la estructura del bosque. Aunque a diferentes escalas, estos resultados coinciden con los nuestros en demostrar la importancia de la configuración espacial del hábitat en la estructuración de los ensamblajes de líquenes.

Zonas consecutivas presentan una menor diversidad beta y el valor de esta aumenta con la distancia entre las zonas, lo cual concuerda con el patrón de decaimiento de la disimilitud propuesto por Whittaker (1960). Para explicar el patrón de decaimiento de la similitud con la distancia se han propuesto tres mecanismos principales. El primer mecanismo son las condiciones ambientales que cambian conforme aumenta la distancia, lo que implica que hay una separación de las especies con diferentes características fisiológicas. El proceso se ha explicado mediante el modelo de diferencia de nicho (Calderón-Patrón *et al.* 2012). El segundo depende de la configuración del ambiente, a mayor número de barreras, la similitud decrece más abruptamente que en un sitio topográficamente homogéneo. El tercero depende de la capacidad de dispersión de las especies, pues

la relación similitud-distancia ocurre aún si el ambiente es totalmente homogéneo (teoría de la neutralidad) (Nekola & White 1999). Los resultados sugieren que el patrón de decaimiento observado está determinado por una combinación de los tres mecanismos antes mencionados.

El valor del índice diversidad beta producto de patrones de anidamiento (β_{nes}) entre las zonas I y II fue el más alto (Tabla 3). Esto sugiere que en la zona I se han perdido ordenadamente especies que están presentes en la zona II. A través de los coeficientes NODF y *Nestedness* se confirmó la presencia de un patrón de anidamiento de especies respecto a la zonación vertical sobre el árbol. Este patrón puede ser atribuido a las diferencias entre las condiciones de los microhábitats (mayor valor de NODF por columnas). Si tenemos en cuenta los resultados obtenidos a partir del índice (β_{nes}), el resultado obtenido a partir de los coeficientes puede ser relacionado con el patrón de anidamiento encontrado entre las zonas I y II. Según Baselga (2010), diferentes mecanismos pueden causar un patrón anidado, entre ellos se encuentra el aislamiento de hábitats, el anidamiento de hábitats, regímenes de perturbaciones, el muestreo pasivo de especies de alta dispersión y patrones de solapamiento jerárquico de nichos. Por las condiciones presentes en las zonas I y II, expuestas anteriormente, el mecanismo que podría influir en el patrón observado es el anidamiento de hábitat. Ecaterina (2015), obtuvo patrones de anidamiento de especies de líquenes saxícolas tanto a nivel de muestras como en toda el área (0,88 y 0,63, respectivamente). Nascimbene *et al.* (2010), encontraron un patrón de anidamiento en ensamblajes de líquenes en parches de bosques de diferentes edades. Lisewski y Ellis (2011) encontraron ensamblajes de líquenes anidados respecto a un gradiente macroclimático.

Conclusiones

Las disimilitudes entre los ensamblajes de líquenes en un gradiente vertical de altura desde la base del árbol hasta las ramas superior-

res en cinco especies de forófitos en la pluvisilva montana de la Gran Piedra se hallan determinadas por el reemplazo de especies. Entre las zonas I y II, la disimilitud entre los ensambles de líquenes se atribuye a las diferencias en riqueza de especies, además se presentó un patrón de anidamiento entre estas dos zonas.

Referencias bibliográficas

- Almeida-Neto, M.; Guimarães, P.; Guimarães, P. Jr; Loyola, R. & Ulrich, W. 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and quantification. *Oikos* 117(8): 1227-1239.
- Aptroot, A.; Lücking, R.; Sipman, H.; Umaña, L. & Chávez, J. 2008. Pyrenocarpous lichens with bitunicate asci. *Bibl. Lichenol.* 97: 1-162.
- Aptroot, A.; Thor, G.; Lücking, R.; Elix, J. & Chávez, J. 2009. The lichen genus *Herpothallon* reinstated. *Bibl. Lichenol.* 99: 19-66.
- Baselga, A. 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecol. Biogeogr.* 19: 134-143.
- Baselga, A. 2012. The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. *Global Ecol. Biogeogr.* 21: 1223-1232.
- Brako, L. 1991. *Phyllopsora* (Bacidiaceae). *Flora Neotropica* 55: 1-66.
- Brodo, I. M.; Sharnoff, S. D. & Sharnoff, S. 2001. *Lichens of North America*. Yale University Press.
- Carvalho, J.; Cardoso, P. & Gomes, P. 2012. Determining the relative roles of species replacement and species richness differences in generating beta-diversity patterns. *Global Ecol. Biogeogr.* 21: 760-771.
- Calderón-Patrón, J.; Moreno, C. & Zuria, I. 2012. La diversidad beta: medio siglo de avances. *Rev. Mex. Biodivers.* 83: 879-891.
- Colwell, R. & Coddington, J. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 345:101-118.
- Ecatarina, F. 2015. Analysis of the saxicolous lichen communities in Macin Mountains National Park. *Acta Horti Bot. Bucur.* 42: 1-20.
- Galloway, D. 1994. Studies on the lichen genus *Sticta* (Schreber) Ach.: I. Southern South American species. *Lichenologist* 26(3): 223-282.
- Hale, E. Jr. 1976. A monograph of the lichen genus *Pseudoparmelia* Lynge (Parmeliaceae). *Smithson. Contrib. Bot.* 31: 1-62.
- Hale, E. Jr. 1987. A monograph of the lichen genus *Parmelia* Acharius *sensu stricto* (Ascomycotina: Parmeliaceae). *Smithson. Contrib. Bot.* 66: 1-55.
- Jaksic, F. & Marone, L. 2007. *Ecología de comunidades*. Ediciones Universidad Católica de Chile.
- Kirk, P. M. 2008. *Species Fungorum*. <http://www.speciesfungorum.org>
- Koleff, P. 2005. Conceptos y medidas de la diversidad beta. En: G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff & A. Melic (eds.) *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*: 19-40. Monografías Tercer Milenio, 4. CONABIO, DIVERSITAS & S.E.A. Zaragoza.
- Lennon, J.; Koleff, P.; Greenwood, J. & Gaston, K. 2001. The geographical structure of British bird distributions: diversity, spatial turnover and scale. *J. Anim. Ecol.* 70: 966-979.
- Lisewski, V. & Ellis, C. 2011. Lichen epiphyte abundance controlled by the nested effect of woodland composition along macroclimatic gradients. *Fungal Ecol.* 4(3): 241-249.
- Lücking, R. & Rivas, E. 2008. Clave y guía ilustrada para géneros de *Graphidaceae*. *GLALIA* 1: 1-41.
- Lumbsch, T.; Nash, T. H. & Messuti, M. I. 1999. A revision of *Pertusaria* species with hyaline ascospores in southwestern North America (Pertusariales, Ascomycotina). *Bryologist* 102(2): 215-239.
- Mangold, A.; Martín, M. P.; Lücking, R. & Lumbsch, H. T. 2008. Molecular phylogeny suggests synonymy of *Thelotrema* within *Graphidaceae* (Ascomycota: Ostropales). *Taxon* 57: 476-486.
- Moberg, R. 1990. The lichen genus *Physcia* in Central and South America. *Nord. J. Bot.* 10: 319-342.
- Montenegro, U. 1991. *Clima. Atlas de Santiago de Cuba*. BIOECO. MEGACEM.
- Nascimbene, J.; Marini, L.; Nimis, P. L. 2010. Epiphytic lichen diversity in old-growth and managed *Picea abies* stands in Alpine spruce forests. *Forest Ecol. Manag.* 260(5): 603-609.

- Nascimbene, J.; Benesperi, R.; Brunialti, G.; Catalano, I.; Vedove, M. D.; Grillo, M.; Isocrono, D.; Matteucci, E.; Potenza, G.; Puntillo, D.; Puntillo, M.; Ravera, S.; Rizzi, G. & Giordani, P. 2013. Patterns and drivers of diversity and similarity of *Lobaria pulmonaria* communities in Italian forests. *J. Ecol.* 101: 493-505.
- Nekola, J. C. & White, P. S. 1999. The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *J. Biogeogr.* 26: 867-878.
- Reyes, O.J.; Pelicié, O.; Vinent, C.; Labrada, L. M.; Semanat, E. & Fornaris, E. 2005. Estudio fisionómico y funcional de la pluvisilvas montanas de la Gran Piedra, Cuba. *Foresta Veracruzana, México* 7(2): 7-14.
- Rivas Plata, E.; Lücking, R.; Aptroot, A.; Sipman, H.; Chávez, J.; Umaña, L. & Lizano, D. 2006. A first assessment of the Ticolichen biodiversity inventory in Costa Rica: the genus *Coenogonium* (Ostropales: *Coenogoniaceae*), with a world-wide key and checklist and a phenotype-based cladistic analysis. *Fungal Divers.* 23: 255-321.
- Rivas Plata, E.; Lücking, R.; Sipman, H.; Mangold, A.; Kalb, K. & Lumbsch, H. T. 2010. A world-wide key to the thelotremoid *Graphidaceae*, excluding the *Ocellularia-Myriotrema-Stegobolus* clade. *Lichenologist* 42: 139-185.
- Sørensen, T. 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analyses of vegetation on Danish commons. *Biol. Skrif.* 5: 1-34.
- Ulrich, W. 2006. *Nestedness - a FORTRAN program for calculating ecological matrix temperatures.* www.uni.torun.pl/~ulrichw
- Ulrich, W. & Gotelli, N. 2012. Pattern detection in null model analysis. *Oikos* 000: 1-17.
- Ulrich, W.; Almeida-Neto, M. & Gotelli, N. 2009. A consumer's guide to nestedness analysis. *Oikos* 118: 3-17.
- Whittaker, R. H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecol. Monograph.* 30: 279-338.
- Wirth, M. & Hale, E. Jr. 1978. Morden-Smithsonian Expedition to Dominica: the lichens (*Graphidaceae*). *Smithson. Contrib. Bot.* 40: 1-64.
- Wolseley, P. A. & Aguirre-Hudson, B. 1997. The ecology and distribution of lichens in tropical deciduous and evergreen forests of northern Thailand. *J. Biogeogr.* 24: 327-343.

