



Escuela Superior de Ciencias Experimentales y
Tecnología

Grado en Biología

Curso académico 2022/2023

Trabajo de Fin de Grado

**Efecto borde sobre la competencia en líquenes y musgos epífitos
en bosques temblados mixtos del centro de Europa**

Autor: Nicolás Amigó Jürschik

Director: Gregorio Aragón Rubio

ÍNDICE

1. RESUMEN.....	2.
2. INTRODUCCIÓN	3.
3. MATERIALES Y MÉTODOS.....	5.
3.1 Área de estudio.....	5.
3.2 Especies de estudio.....	6.
3.3 Diseño del muestreo.....	7.
3.4 Análisis estadístico.....	8.
4. RESULTADOS.....	10
5. DISCUSIÓN.....	13
6. CONCLUSIÓN.....	16
7. BIBLIOGRAFÍA.....	18
9. APÉNDICES.....	23
Anexo 1.....	23
Anexo 2.....	24

1. RESUMEN

La fragmentación del hábitat es uno de los factores negativos más importantes que afectan a la biodiversidad en Europa. Entre estos factores, el efecto de borde desempeña un papel destacado. Las comunidades de líquenes y briófitos epífitos son particularmente sensibles a los cambios ambientales asociados a este efecto, por lo que comprender las consecuencias que tiene sobre las relaciones interespecíficas dentro de estas comunidades es crucial para abordar los problemas derivados de la fragmentación del hábitat desde nuevas perspectivas. El objetivo de este estudio es evaluar cómo los cambios climáticos generados por el efecto de borde resultan en cambios en la competencia entre especies en estas comunidades. Para ello, se recopilaron datos de riqueza y cobertura de tres especies de líquenes y un briófito y se utilizaron modelos lineales generalizados para analizar el efecto del borde en la biodiversidad de las comunidades. Además, se evaluó el nivel de competencia utilizando el estadístico C-score y se examinó el impacto de la frontera en este aspecto. Los análisis revelaron un efecto significativo en la biodiversidad general causado por el límite forestal, sin embargo, a nivel de individuo este efecto resultó ser positivo o negativo dependiendo de la especie. Los valores de C-score resultaron ser significativamente diferentes de los esperados de forma aleatoria y, aunque no se encontró un valor significativo en términos de competencia, se observó un p-valor muy cercano al nivel de significancia y una correlación negativa entre el C-score y la distancia al camino. Estos resultados sugieren una mayor competencia cerca del margen forestal y comunidades menos competitivas en el interior del bosque, respaldando así la hipótesis principal del estudio. Por otro lado, se plantea la posibilidad de que otros factores abióticos o diferentes requerimientos ambientales de las especies estén afectando a los valores C-score en mayor medida que la competencia entre especies. En resumen, este estudio proporciona una mayor comprensión de los efectos menos investigados de la fragmentación del hábitat, específicamente sobre la competencia entre especies, y aunque los resultados relacionados con la competencia no alcanzaron significancia estadística, sí indican que la segregación de especies podría aumentar en áreas con cambios climáticos más pronunciados asociados al efecto de borde.

2. INTRODUCCIÓN

La fragmentación del hábitat y su impacto en la biodiversidad han sido ampliamente estudiados por la comunidad científica. Sin embargo, existe un intenso debate sobre si sus efectos son mayormente negativos o positivos (Fletcher et al., 2018). En relación con este debate, numerosas investigaciones resaltan la importancia de diferenciar entre la fragmentación del hábitat y la pérdida de este (Fahrig, 2003). Según la literatura actual, la pérdida de hábitat tiene efectos consistentes y significativos en la disminución de la biodiversidad (Andrén, 1997). Por otro lado, los efectos de la fragmentación en sí son mucho más variados, ya que diferentes estudios sugieren que pueden ser tanto positivos (Fahrig et al., 2019) como negativos (Didham, 2010). Por lo tanto, para comprender adecuadamente la influencia de la fragmentación del hábitat en la biodiversidad, es fundamental evaluar de manera independiente ambos componentes.

La fragmentación del hábitat y sus efectos pueden desglosarse en diferentes elementos, como el tamaño de las áreas fragmentadas, el aislamiento de las parcelas, la forma del área fragmentada y el efecto de borde. Este último fenómeno es el objeto de estudio de este trabajo y se caracteriza por provocar alteraciones en la continuidad climática dentro del bosque, creando condiciones más extremas y variables en términos de luz, humedad, viento y temperatura en comparación con el interior del bosque (Belinchón et al., 2007). Estos cambios abióticos pueden tener efectos directos en los organismos, como la caída de árboles debido al viento, la desecación, cambios en el comportamiento, así como efectos indirectos en las interacciones entre especies, como la depredación, el parasitismo, la competencia, la herbivoría, la polinización biótica o la dispersión de semillas (Murcia, 1995).

La literatura actual demuestra que también puede provocar grandes cambios en la biodiversidad en general (Barrera, 2007). Si bien es cierto que no siempre son negativos, en términos globales, pueden afectar parámetros específicos dependiendo de las características del bosque, el hábitat y el clima. Los grupos más afectados por este efecto de borde son las comunidades de líquenes y briofitos epífitos. Esto es debido a los cambios abióticos causados por el efecto de borde, principalmente los que provocan una disminución en el recurso hídrico como la temperatura o la humedad cerca del mismo. Esto se debe a la naturaleza poiquilohídrica de los organismos, es decir, sus mecanismos internos de almacenamiento de agua no son lo suficientemente eficientes para tolerar períodos prolongados sin este recurso (Sillett & Antoine, 2004).

Aunque las comunidades epifitas se encuentran en bosques de todo tipo, este estudio se enfoca en los bosques templados, en concreto, los bosques templados mixtos del suroeste de Polonia.

Gracias a imágenes satelitales, ahora sabemos que la deforestación en Polonia es un problema actual y preocupante. El 29,9 % de la tierra está cubierta por bosques, un 8 % menos que la media europea (Kaliszewski & Jabłoński, 2022). Esta situación agrava los problemas existentes relacionados con la fragmentación y pérdida del hábitat y, en consecuencia, los efectos de borde. Como se mencionó anteriormente, numerosos estudios han investigado cómo el efecto de borde afecta la diversidad o la cobertura total. Sin embargo, se ha prestado poca atención a los efectos del margen forestal en las interacciones entre especies, especialmente la competencia (Magrach et al., 2014).

La competencia entre especies epifitas es un tema complejo y puede abordarse de diversas formas. En relación con la interacción entre líquenes y plantas, en la mayoría de los casos, las plantas pueden influir positivamente en la nutrición mineral de los líquenes y se ven afectadas mínimamente por su crecimiento excesivo. Sin embargo, también puede haber relaciones parasitarias o interferencias alelopáticas, ambas causadas por líquenes hacia plantas vasculares y briofitos (Favero-Longo & Piervittori, 2010).

En cuanto a la competencia estricta entre especies de líquenes, existen estudios que respaldan la idea de que la facilitación entre líquenes puede ser la interacción dominante en ciertas comunidades (Abuja, 2012). Otros estudios respaldan una estructura basada tanto en la competencia como en la coocurrencia. Sisneros et al. (2021) revela que diferentes especies limitan el crecimiento de otras de manera específica, creando una red en la cual se alcanza un estado de estabilidad donde todas las especies coexisten.

Además de estas teorías, existen estudios que buscan cuantificar la competencia. Sin embargo, surge el debate sobre qué método utilizar. Existe una amplia literatura que aborda este tema. Algunos estudios utilizan técnicas fotográficas para desarrollar modelos de vecindario, mediante los cuales se crean mapas poligonales para estudiar la distribución de los líquenes (Ramstad & Hestmark, 2000). Otros métodos basados en técnicas fotográficas consisten en analizar la superposición entre los líquenes (Sisneros et al., 2021). Los estudios también pueden ser experimentales y no solo observacionales. En algunos casos, se ha medido la cantidad de compuestos presentes en el medio que los líquenes utilizan para limitar el crecimiento de otros individuos (Herrera et al., 2010).

Otra herramienta útil para evaluar la presencia de competencia interespecífica es el C-score o patrón de tablero de ajedrez. Este estadístico proporciona un método cuantitativo que permite determinar si las especies de líquenes coexisten de manera no aleatoria o si existe una segregación espacial entre ellas. El C-score se basa en la detección de patrones de exclusión mutua, donde se compara la presencia o ausencia de las especies de líquenes en pares de sitios adyacentes. Un valor alto de C-score indica una segregación espacial significativa, lo que sugiere la presencia de competencia interespecífica. Por otro lado, un valor bajo o cercano a cero indica una distribución aleatoria de las especies, lo que implica una coexistencia no influenciada por la competencia (Kamilar & Ledogar, 2010). Sin embargo, algunos autores señalan algunos problemas de este estadístico al analizar los datos, como su limitación a la observación única de la existencia o no de un individuo, lo que causa una falta de consideración de otras posibles interacciones o factores que podrían influir en la distribución de especies (Stone & Roberts, 1990). Por otro lado, esta medida de competencia tiene la ventaja de ser un estadístico relativamente sencillo de usar, lo que puede ser útil en estudios en los que los recursos materiales sean limitados.

El objetivo principal de este estudio es observar los efectos de la fragmentación de bosques en las relaciones interespecíficas. La hipótesis principal plantea que, si el efecto de borde está afectando la biodiversidad de las comunidades epífitas en Polonia, entonces también habrá una mayor competencia cerca del borde del bosque en comparación con el interior. Los objetivos específicos son los siguientes: (1) analizar cómo estas comunidades se ven afectadas en términos de su diversidad debido a este efecto de borde y (2) determinar cómo varía la competencia en función de la distancia a esta zona fragmentada.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 Área de estudio

Este estudio se llevó a cabo en el distrito forestal de Oborniki Śląskie entre los meses de noviembre a enero (2022-2023), en un área boscosa destinada a fines de producción (explotación maderera) y recreativos. Para realizar los muestreos de líquenes epífitos se seleccionaron ejemplares de *Pinus sylvestris*, ya que fue la especie de árbol más representativa en el área de estudio, aunque también se encontraron especies de *Betula pendula* y *Picea abies* distribuidas en la zona. El suelo se caracterizó por ser principalmente

frío y ácido, lo que corresponde a suelos típicamente podsolizados. La altitud del terreno es de 112 metros sobre el nivel del mar. La temperatura media anual de 8.33°C, con una media en invierno de 1°C y una media en verano de 18°C. La precipitación media anual es de 255 mm. Todo esto indica que se trata de un bioma de bosque templado mixto típico del área centroeuropea donde se encuentra este bosque.

3.2 Especies de estudio

Se realizó un inventario y se estudiaron sus características con todos los ejemplares encontrados gracias a el sistema de información de líquenes italianos, ITALIC 7.0 (Martellos, s. f.). De estas especies se descartaron todas las que tuvieran muy baja frecuencia, es decir, una ocurrencia de solo dos o tres individuos en todo el muestreo. En consecuencia, quedaron tres especies de líquenes y una de briofito en las que se focalizó el trabajo: *Cladonia coniocraea*, *Chrysothrix chlorina*, *Lepraria incana* y *Ulotia crispa* (Figura 1).

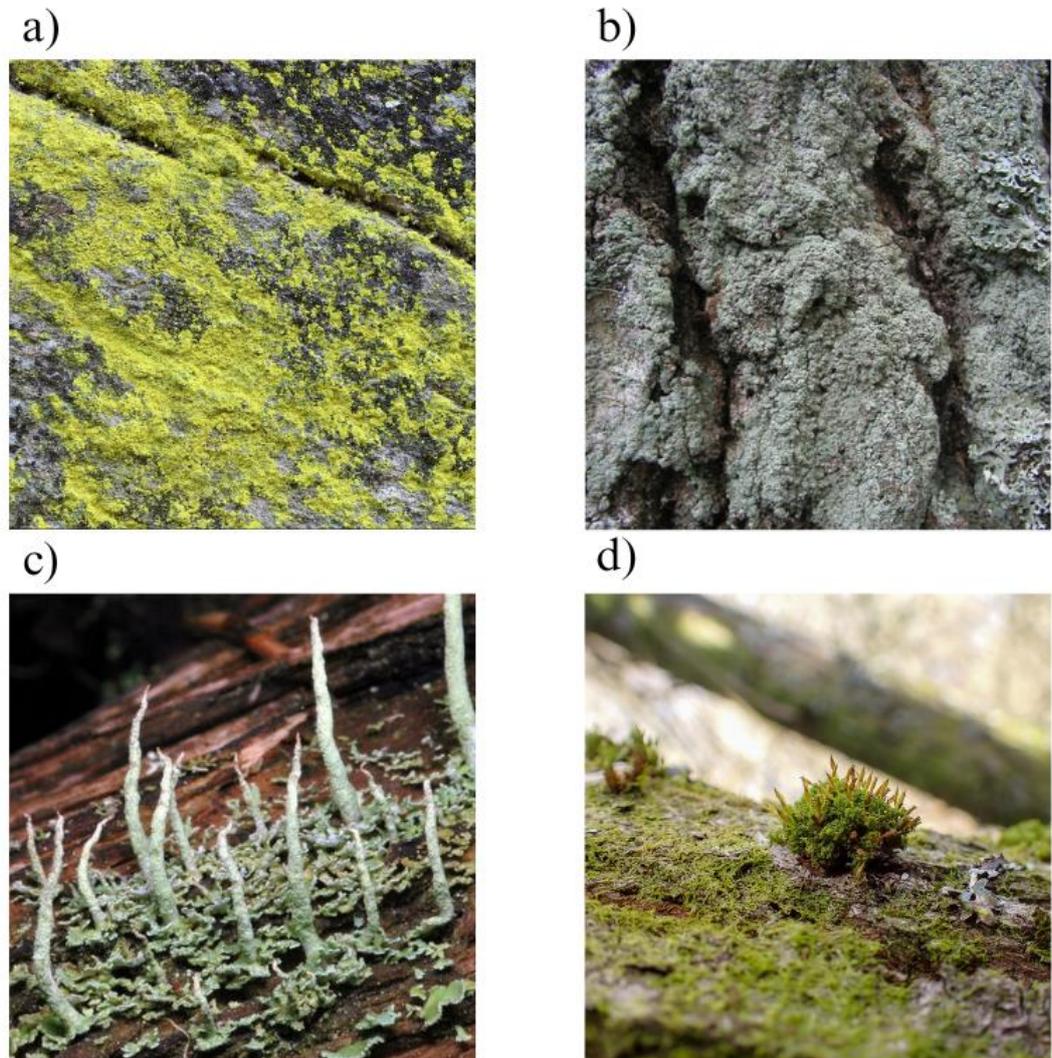
Cladonia coniocraea (Flörke) Spreng, es una especie sumamente generalista y ampliamente distribuida que puede encontrarse en diferentes sustratos orgánicos como tierra rica en humus y madera en descomposición o la corteza de árboles, localizándose principalmente en su zona basal. Igualmente es notable el amplio espectro altitudinal en el que se la puede encontrar.

Lepraria incana (L.) Ach., también es una especie relativamente bien distribuida y especializada en cortezas ácidas de árboles de coníferas y caducifolios. Está mejor adaptada a superficies protegidas de la lluvia y un poco más secas, también puede crecer sobre rocas silíceas o suelos.

Chrysothrix chlorina (Ach.) J.R. Laundon, es un líquen ampliamente distribuido tanto de forma altitudinal como latitudinal. Se encuentra en salientes y grietas de rocas silíceas o en superficies de árboles de naturaleza ácida. También tiene preferencia por lugares sombreados, húmedos y limitado a áreas con alta humedad del aire (Martellos, s. f.).

Ulotia crispa (Hedw.) Brid. es un briofito que se encuentra como epífita en una amplia diversidad de árboles y arbustos, y puede llegar a ser dominante cuando las condiciones son favorables. *Ulotia crispa* es una destacada representante de su género y una de las especies con mayor distribución, registrada tanto en la región paleártica como en la neártica (Caparrós et al., 2016).

Figura 1. Especies del estudio. a) *Chrysothrix chlorina*, b) *Lepraria incana*, c) *Cladonia coniocraea* y d) *Ulota crispa* (Martellos, s. f.)



3.3 Diseño del muestreo

Para evaluar de manera exhaustiva el impacto del efecto de borde, se seleccionó un área que presentara un bosque altamente desarrollado y a su vez, estuviera adyacente a un terreno severamente afectado por la tala (Rheault et al., 2003). Además, se consideraron otros factores, como la máxima similitud posible en la edad de todas las especies de pinos, así como la exclusión de otros posibles efectos de borde en la zona, como senderos o áreas despejadas. Una vez elegida la zona de estudio, se estableció una parcela cuadriculada de 5 x 5 m en el suelo, en la cual se seleccionaron los dos árboles más representativos, preferiblemente con mayor diámetro (Belinchón et al., 2007). Luego de seleccionar los árboles y medir el diámetro de cada uno, se realizaron cuatro muestreos por árbol: dos en la cara norte del mismo, a una

altura de 30 cm del suelo y a 170 cm, y otros dos muestreos a las mismas alturas en la cara sur. Estos muestreos se llevaron a cabo con la ayuda de un cuadro de 30 x 30 cm, dentro del cual se identificaron las especies y se midió el porcentaje de cobertura total de cada una (Figura 2). También se anotó la inclinación del árbol, si se encontraba orientada hacia el norte, sur o por el contrario si no estaba inclinado.

La parcela de 5 x 5 m se desplazó en intervalos de 15 metros hacia el oeste, es decir, adentrándose cada vez más en el bosque, hasta llegar a los 75 metros de distancia con el camino, de esta forma se obtuvieron 6 parcelas a distancias de 0, 15, 30, 45, 60 y 75 metros. Además, a este experimento se le aplicaron 5 réplicas, cada una separada a una distancia de 15 metros en paralelo al borde, es decir en dirección sur, por lo que se obtuvieron una muestra total de 36 parcelas o 72 árboles.

Figura 2. Imágenes en las que se muestran tanto la parcela de 5 x 5 m (a) como el cuadro de muestreo de 30 x 30 cm empleado en el estudio (b).

(a)



(b)



3.4 Análisis estadístico

Para evaluar la presencia de un efecto de borde, se realizaron múltiples modelos lineales generalizados (GLM) y análisis de varianza (ANOVA) con un p-valor del 0.05% de error. Se escogió el GLM como modelo lineal debido a su buen rendimiento para analizar variables binarias o categóricas, y su buena adaptabilidad a diferentes distribuciones que incluyen múltiples variables (Pekár & Brabec, 2017). En este estudio, se aplicaron GLM individuales para cada una de las tres especies de líquenes y de la única especie de briofito.

Se crearon modelos tanto de riqueza y presencia de especie mediante una distribución binomial, como de cobertura total, con una distribución de Poisson. En estos modelos se tuvieron en cuenta diversas variables independientes como la distancia al camino, el perímetro del árbol, la orientación y la altura e inclinación de la muestra relativa al árbol.

Después de realizar los GLM para cada organismo, se llevó a cabo un análisis utilizando el criterio de información de Akaike (AIC). Este análisis penaliza la complejidad de los modelos lineales de cada especie y permite seleccionar el modelo más apropiado, eliminando así el ruido estadístico y los factores no relevantes (Cavanaugh & Neath, 2019).

Una vez identificadas las variables independientes más significativas, se realizaron nuevos GLM junto con sus respectivos ANOVA para investigar posibles interacciones entre estas variables. Todos los análisis y gráficos se llevaron a cabo utilizando los paquetes car, vegan, visreg y xlsx en R (versión 2021.09.01 +372).

Para investigar el efecto de la competitividad en esta comunidad de líquenes, se utilizó el análisis estadístico de C-score. Se calculó este valor de C-score para cada medida de distancia, considerando todas las parcelas y muestreos correspondientes a cada distancia del camino y teniendo en cuenta únicamente la riqueza.

Este valor de C-score se basa en patrones de coocurrencia de especies o patrones de tablero de ajedrez y evalúa la frecuencia con la que dos especies de líquenes no coexisten en el mismo marco de muestreo. Se calcula como el promedio de unidades de coocurrencia por par de especies en la comunidad y se puede utilizar como una medida de la segregación espacial de los líquenes e indicador de competencia intraespecífica (Saiz et al., 2020).

Una vez obtenido el valor de C-score para cada distancia, se realizó un modelo nulo con el algoritmo “trial-swap”. Debido a que los patrones de variación en la riqueza podrían estar sujetos a otros factores ambientales además de la competencia este algoritmo tiene la capacidad de aleatorizar la distribución de las especies, pero conservando el número de sitios que ocupa cada especie y el número de individuos encontrados en cada muestreo (Miklós & Podani, 2004). Por último, se realizaron modelos lineales simple entre el C-score y la distancia al camino y se llevó a cabo un análisis de varianza (ANOVA) para su posterior evaluación.

4. RESULTADOS:

Todos los análisis de ANOVA mostraron una significancia considerable en relación con la diversidad en función de la proximidad a la frontera, además de cumplir con el criterio de información de Akaike (AIC) para los nuevos modelos.

También es importante destacar que la curva de acumulación de especies indica que el esfuerzo de muestreo pudo ser suficiente para el número de especies halladas (Figura 3).

En el estudio de la riqueza de especies en función de la distancia al camino, se observó una correlación positiva generalizada para la riqueza.

Al observar la presencia o ausencia a nivel de especie para *Cladonia coniocraea*, *Lepraria incana* y *Ulotia crispa*, la relación sigue siendo positiva, a diferencia de *Chrysothrix chlorina*, que mostró una correlación negativa respecto a la distancia del borde. También se hallaron otros factores ambientales para cada especie que tuvieron una significancia notable en su presencia (tabla 1).

Por último, de entre todos los modelos lineales desarrollados para investigar las interacciones entre otras variables relevantes y la distancia, solo se encontró una interacción significativa (p -valor $< 0,05$) entre la presencia de *Cladonia coniocraea* y la inclinación de los árboles.

Figura 3. Grafica de la curva de acumulación de especies. Se muestra el número de especies en función del esfuerzo de muestreo para la curva de especies observadas como las estimadas.

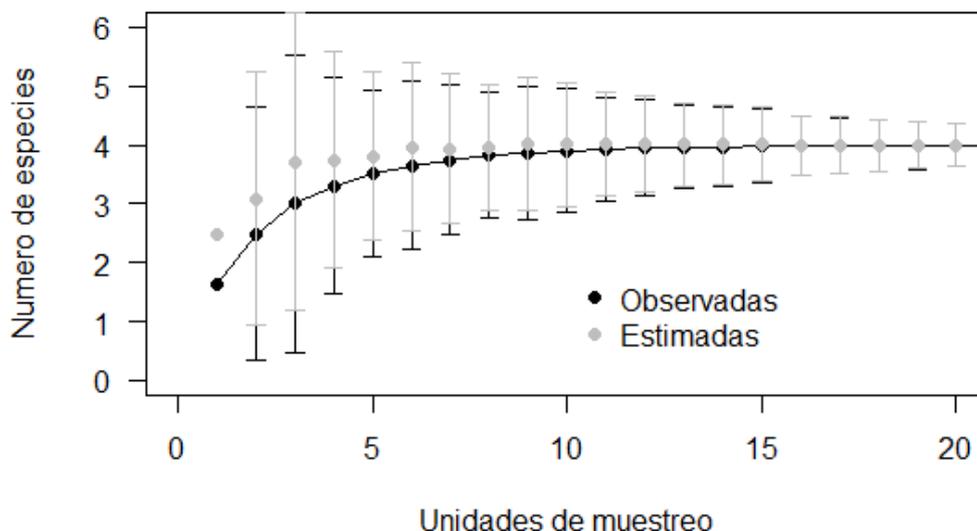


Tabla 1. Resultados de los modelos lineales generalizados (GLM) de la riqueza total y la presencia o ausencia de cada una de las especies en cada muestra en función de la distancia al borde. En la columna de Parámetros se muestran las variables que fueron significativas junto con su razón de verosimilitud (LR Chisq), sus grados de libertad (Df), el valor para el criterio de información de Akaike y el valor de chi-cuadrado (χ^2) con el signo de la variable predictora y seguido del nivel de significación “*” [“ ” (0,1-0,05) “**” (0,05-0,01), “***” (0,01-0,001) y “****” (<0,001)].

Especies	Parámetros	LR Chisq	Df	Pr(>Chisq)	AIC
Riqueza total	Distancia	5.6735	1	0.01722 *	803.20
	Altura 170cm	3.7422	1	0.05305	801.26
<i>Cladonia</i>	Distancia	23.2483	1	1.424e-06 ***	315.22
<i>coniocraea</i>	Inclinación 0°	14.9791	2	- 5.89e-04 ***	304.95
<i>Lepraria incana</i>	Distancia	4.3935	1	0.03608 *	382.29
	Perímetro	3.9015	1	-0.04824 *	381.80
<i>Chrysothrix chlorina</i>	Distancia	5.7028	1	-0.01694 *	390.32
	Altura 170 cm	4.2933	1	-0.03826 *	388.91
	Orientación Sur	6.5102	1	- 0.01073 *	391.13
<i>Ulotia crispa</i>	Distancia	10.8520	1	9.869e-04 ***	322.51
	Altura 170cm	5.6329	1	- 0.0176264 *	317.29
	Orientación Sur	4.3979	1	- 0.0359840 *	316.06

Respecto a la cobertura total, la distancia fue una variable altamente significativa para todas las especies estudiadas. Otras variables ambientales que mostraron una influencia significativa fueron el perímetro, la altura de 170 cm, la orientación sur y la inclinación de 0 grados. Sin embargo, el signo de la variable predictora se diferenció mucho más entre variables y especies en comparación con la presencia (Anexo 1). Por otro lado, también se encontraron diversas interacciones entre variables en el estudio de la cobertura en varias especies (Anexo 2).

El modelo nulo se realizó a partir de 999 simulaciones obtuvo un p-valor de 0.001, por lo que los valores empíricos fueron significativamente diferentes a lo que se esperaría de forma aleatoria. En cuanto a los valores de C-score calculados fueron de 0.4162879, 0.5508172, 0.5354416, 0.4077005, 0.4076053, 0.2790634 desde los 0 a los 75 metros respectivamente. Si bien es cierto que los valores no variaron mucho, la red de conexiones si deja clara la disparidad en complejidad entre los valores más altos de C-score y los más bajos (Figura 4). Además, se puede apreciar cómo la relación de las dos variables en el modelo lineal es ligeramente negativa (Figura 5), lo que sugiere que el C-score disminuye a medida que la distancia al camino aumenta. Por otro lado, como ya se ha explicado esta relación no demostró ser lo suficientemente robusta, ya que mediante el análisis ANOVA se obtuvo un p-valor de 0.07329, por lo que no supera el intervalo mínimo de error (0,05).

Figura 4. Se muestran las redes de conexión a distancias de 15 y 75 metros del efecto de borde respectivamente. En cada grafica se muestran las cuatro especies (arriba) y las diferentes muestras (abajo), cada línea representa en que cuadro de muestreo se ha encontrado lo que permite deducir que especies coexisten más que otras.

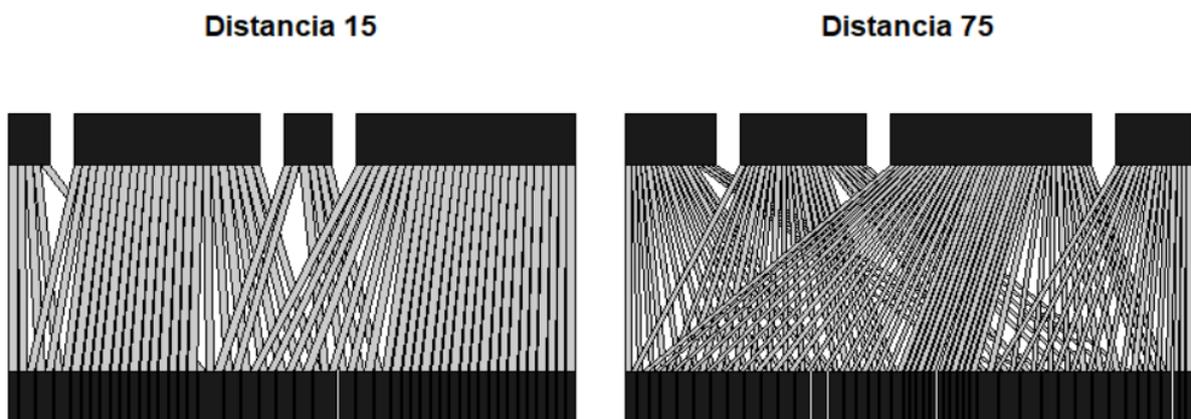
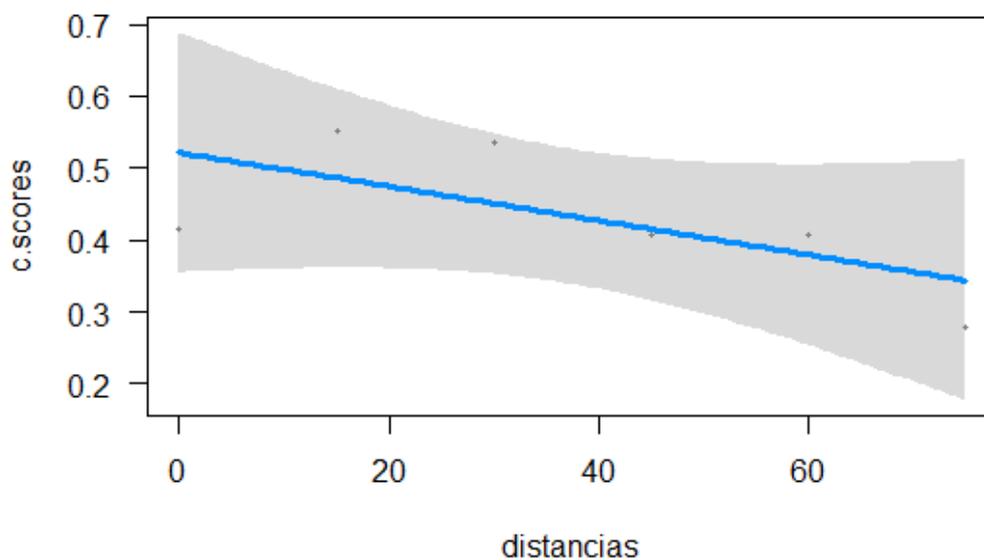


Figura 5. Se muestra la regresión lineal (GLM) creada a partir de los valores de C-score en función a la distancia del camino. Se puede observar una línea de regresión con una R^2 de 0.4450398 y una pendiente de -0.00236857. El contorno gris en la gráfica muestra el intervalo de confianza al 95% para la estimación del GLM.



5. DISCUSIÓN

En términos generales, se observó una variación en la biodiversidad, aunque no fue homogénea para todas las especies. Específicamente, se encontró un incremento en la diversidad y cobertura general de todas las especies en el interior del bosque (Baldwin & Bradfield, 2007). Sin embargo, algunas mostraron una relación negativa entre su cobertura y presencia en función de la distancia al borde. Se observó un impacto negativo del borde en la presencia y cobertura de *Cladonia coniocraea*, *Lepraria incana* y *Ulotia crispera*, mientras que tuvo un efecto positivo en *Chrysothrix chlorina*. Estos resultados concuerdan con estudios previos sobre líquenes epifitos y los efectos del borde, los cuales han demostrado que las

áreas fragmentadas afectan a las especies de manera diferente (Kivistö & Kuusinen, 2000) (Belinchón et al., 2012).

Esto podría atribuirse principalmente a las características individuales de cada especie.

Cladonia coniocraea, *Lepraria incana* y *Ulotia crispa* son especies que requieren altos niveles de humedad y sombra (Martellos, s. f.) (Caparrós et al., 2016), por lo tanto, es comprensible que se vean afectadas por el efecto de borde. Por otro lado, aunque *Chrysothrix chlorina* tiene requerimientos similares de humedad y temperatura, presenta ventajas como la capacidad de producir ácido vulpínico, lo que le permite prosperar en áreas con mayor exposición a la luz. Este compuesto actúa como un filtro solar natural, absorbiendo la radiación ultravioleta dañina y protegiendo así las células de la desecación causada por la exposición directa al sol (Laundon, 1981).

Otro resultado relevante se encontró en las variables que interactuaron de manera significativa con la distancia. El perímetro fue uno de los factores que interactuó con *Lepraria incana*, afectando su cobertura total en relación con la distancia al borde. En el caso de *Cladonia coniocraea*, la inclinación de los árboles fue la única interacción significativa. Estos resultados proporcionaron una visión más completa y permitieron una comprensión más profunda de los posibles factores relacionados que influyeron en el análisis de datos de competencia y diversidad (Esseen & Renhorn, 1998).

En cuanto a la competencia en las comunidades de líquenes, existe escasa literatura que utilice índices de coocurrencia o enfoques como el del tablero de ajedrez para estudiar estas especies epifitas. Algunos estudios se han centrado en la aplicación de modelos nulos para evaluar si la coocurrencia de especies difiere significativamente de lo esperado al azar.

Los resultados obtenidos de estos modelos nulos han sido variados. Por ejemplo, el estudio de Rosabal et al. (2014), realizado en un bosque tropical de montaña, mostró una coocurrencia significativamente diferente a la esperada, lo que sugiere que estas comunidades están influenciadas por la competencia. Sin embargo, en otros casos, los resultados no fueron significativos (Burns y Zotz, 2010). En este trabajo, los valores de C-score difirieron significativamente de lo esperado al azar, lo que respalda la hipótesis de que estas comunidades están estructuradas de manera competitiva (Armstrong & Welch, 2007).

Otros trabajos se han enfocado en el estudio de gradientes ambientales para observar si estos provocan cambios en la competencia entre especies. Saiz et al. (2020) estudiaron la competencia en un gradiente altitudinal y encontraron una mayor coocurrencia de especies en las zonas altas. Por otro lado, Prieto et al. (2017) se enfocaron en cambios ambientales

relacionados con la orientación y altura de las comunidades en los árboles. Ambos estudios encontraron una mayor competencia en zonas donde existía un mayor estrés hídrico, lumínico y de temperatura. Esto concuerda con los resultados de este estudio, ya que el efecto de borde es uno de los factores que generan este estrés abiótico en las zonas fragmentadas (Sillett & Antoine, 2004). En este estudio, el efecto de borde se utilizó como el gradiente ambiental, y aunque no se encontró una relación significativa entre la distancia al camino, se obtuvo un p-valor cercano al nivel de significancia establecido (0,05).

Entre todos estos trabajos, el más interesante es el de Belinchón et al. (2012), ya que evaluaron la coocurrencia de especies epifitas en relación con el efecto de borde y la distancia al mismo. Belinchón et al. (2012) mostraron una correlación positiva con el valor de C-score, lo que indica una mayor competencia en el interior del bosque. Aunque esto contradice la hipótesis planteada en este trabajo, los autores indican que los índices de coocurrencia no siempre están exclusivamente ligados a la competencia, sino que también pueden estar influenciados por otros factores ambientales que a su vez pueden ser responsables de la segregación de especies.

En este trabajo, aunque el modelo lineal entre la distancia al borde y el C-score mostró una pendiente negativa que respalda la hipótesis, este modelo no fue significativo. A continuación, se exploran las diferentes teorías sobre los factores que podrían haber influido en la segregación de especies.

Una teoría plantea que las diversas especies de líquenes y briofitos presentan requerimientos distintos y están adaptadas a condiciones microclimáticas específicas. Aunque las descripciones de las especies señalan diferentes necesidades de humedad y luz (Martellos, s. f.) (Caparrós et al., 2016), al examinar los resultados, se observan algunas disparidades en la preferencia de factores abióticos. En general, todas ellas mostraron una mayor presencia en las partes bajas del árbol, orientadas hacia el norte y alejadas del borde. Sin embargo, se encontró que *Chrysothrix chlorina* mostró una mayor afinidad por el área cercana al borde. Este cambio en la preferencia respalda la hipótesis de que el efecto de borde tuvo una influencia moderada en la segregación y coocurrencia de especies. No obstante, este resultado también plantea nuevamente el debate sobre si la segregación pudo ser en mayor medida causada por efectos ambientales o de relaciones interespecíficas de competencia.

Al analizar los datos del perímetro e inclinación, surgen otros factores ambientales que podrían haber influido en los resultados. Como se mencionó anteriormente, los árboles

presentaron un diámetro progresivamente menor a medida que se alejaban del camino y una mayor inclinación, lo cual pudo haber provocado valores atípicos en la diversidad. El mayor tamaño de los árboles también se puede asociar con un mayor desarrollo de las comunidades epifitas y, por ende, con interacciones interespecíficas como la competencia y la facilitación (Johansson et al., 2007). En el caso de la inclinación puede darse el mismo, ya que, existen diversos estudios donde se han encontrado un crecimiento favorecido de estas comunidades epifitas en árboles con una inclinación suave, sin ser pronunciada (Barkman, 1958) (Mežaka et al., 2012).

Otras posibles causas de estos resultados podrían estar relacionadas con posibles fallos en la metodología. Por ejemplo, aunque el cambio en la biodiversidad en función de la distancia al borde fue significativo, es posible que la distancia máxima dentro del bosque no haya sido suficiente. Varios estudios indican que la distancia mínima adecuada para observar el efecto de borde debería ser de aproximadamente 100 metros (Hilmo & Holien, 2002). Sin embargo, debido a la fragmentación y alta explotación de este bosque, no fue posible alcanzar esa distancia, ya que, las comunidades en el interior del bosque podrán haberse visto afectadas al incluir otra área fragmentada.

Otra posible causa podría ser la falta de réplicas, es decir, un tamaño de muestra insuficiente. Aunque es cierto que la curva de acumulación de especies no mostró un esfuerzo insuficiente, otros estudios que han utilizado este estadístico con especies epifitas lo han realizado con un conjunto más amplio de especies (Saiz et al., 2020).

6. CONCLUSIÓN

En resumen, a partir de los datos recopilados se puede deducir la presencia de un efecto de borde en esta área boscosa de Polonia, el cual podría estar afectando a otras áreas similares debido a la fragmentación excesiva del hábitat. Este efecto de borde mostró un impacto generalmente negativo en la diversidad y la cobertura total de las comunidades, aunque algunas especies individuales experimentaron un efecto opuesto, incluso beneficiándose en las proximidades del área fragmentada.

Estos cambios ambientales podrían estar generando una mayor competencia entre las diferentes especies, dado que se observó una correlación negativa entre la distancia y el C-score. Sin embargo, ninguno de los modelos lineales desarrollados mostró un p-valor significativo. Asimismo, es importante destacar que este efecto de borde, junto con otros

factores ambientales como el perímetro y la inclinación, podrían tener un impacto más directo en la presencia o ausencia de las especies y, por lo tanto, en los valores del C-score. Para futuras investigaciones, sería recomendable seleccionar especies con requisitos ambientales similares para evaluar el efecto de la fragmentación del hábitat en la segregación de especies únicamente basada en interacciones interespecíficas, ya que, un amplio rango de preferencias ambientales en las especies puede generar cambios en la presencia y ausencia basados en el principio de exclusión competitiva en lugar de las interacciones de competencia. También sería recomendable llevar a cabo el estudio en un bosque con un menor impacto causado por la industria maderera y con un único efecto de borde, a fin de evitar el ruido estadístico en el análisis de datos. No obstante, es importante señalar la dificultad de encontrar un área de estudio con estas características, lo cual refuerza la preocupante problemática de la deforestación en Europa.

©2023 Nicolás Amigó Jürschik

Algunos derechos reservados

Este documento se distribuye bajo la licencia "Atribución 4.0 Internacional" de Creative Commons, disponible en: <https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/deed.es>

7. BIBLIOGRAFÍA

- Abuja, L. (2012). ¿Induce *Lobaria pulmonaria* cambios en la riqueza y composición de especies de las comunidades epífitas? Trabajo de fin de máster, Universidad Rey Juan Carlos, Madrid.
- Andrén, H. (1997). Habitat fragmentation and changes in biodiversity. *Ecological bulletins*, 171-181.
- Armstrong, R. A., & Welch, A. J. (2007). Competition in lichen communities. *Symbiosis*, 43(1), 1-12.
- Baldwin, L., & Bradfield, G. E. (2007). Bryophyte responses to fragmentation in temperate coastal rainforests: A functional group approach. *Biological Conservation*, 136(3), 408-422.
- Barkman, J.J., (1958). *Phytosociology and Ecology of Cryptogamic Epiphytes*. Koninklyke Van Gorcum and Comp, Assen
- Belinchón, R., Martínez, I. C., Aragón, G., & Escudero, A. (2012). Lichen species co-occurrence patterns along an edge-interior Mediterranean forest gradient. *Acta Oecologica-international Journal of Ecology*, 43, 150-157.
- Belinchón, R., Martínez, I., Escudero, A., Aragón, G., & Valladares, F. (2007). Edge effects on epiphytic communities in a Mediterranean *Quercus pyrenaica* forest. *Journal of Vegetation Science*, 18(1), 81.
- Burns, K. J., & Zotz, G. (2010). A hierarchical framework for investigating epiphyte assemblages: networks, meta-communities, and scale. *Ecology*, 91(2), 377-385.
- Caparrós, R., Lara, F., Draper, I., Mazimpaka, V., & Garilleti, R. (2016). Integrative taxonomy sheds light on an old problem: the *Ulotia crispa* complex (Orthotrichaceae, Musci). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 180(4), 427-451.

- Cavanaugh, J. E., & Neath, A. A. (2019). The Akaike information criterion: Background, derivation, properties, application, interpretation, and refinements. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Computational Statistics*, *11*(3).
- Didham, R. K. (2010). Ecological consequences of habitat fragmentation. *Encyclopedia of life sciences*, *61*, 1-11.
- Ellis, C. R. (2012). Lichen epiphyte diversity: A species, community and trait-based review. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, *14*(2), 131-152.
- Esseen, P., & Renhorn, K. (1998). Edge Effects on an Epiphytic Lichen in Fragmented Forests. *Conservation Biology*, *12*(6), 1307-1317.
- Fahrig, L. (2003). Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *34*(1), 487-515.
- Fahrig, L., Arroyo-Rodríguez, V., Bennett, J., Boucher-Lalonde, V., Cazetta, E., Currie, D., Eigenbrod, F., Ford, A. T., Harrison, S., Jaeger, J. A., Koper, N., Martin, A. E., Martin, J., Metzger, J. P., Morrison, P. A., Rhodes, J. M., Saunders, D. A., Simberloff, D., Smith, A., . . . Watling, J. I. (2019). Is habitat fragmentation bad for biodiversity? *Biological Conservation*, *230*, 179-186.
- Favero-Longo, S. E., & Piervittori, R. (2010). Lichen-plant interactions. *Journal of Plant Interactions*, *5*(3), 163-177.
- Fletcher, R. H., Didham, R. K., Banks-Leite, C., Barlow, J., Ewers, R. M., Rosindell, J., Holt, R. D., Gonzalez, A., Pardini, R., Damschen, E. I., Melo, F. P. L., Ries, L., Prevedello, J. A., Tschardtke, T., Laurance, W. F., Lovejoy, T. E., & Haddad, N. M. (2018). Is habitat fragmentation good for biodiversity? *Biological Conservation*, *226*, 9-15.
- Herrera, J., Herring, T., Lin, W., & Taylor, J. (2010). The effects of competition on lichen community structure in the White Mountains of California. *CEC Research*, *5*(5).

- Hilmo, O., & Holien, H. (2002). Epiphytic Lichen Response to the Edge Environment in a Boreal *Picea abies* Forest in Central Norway. *The Bryologist*, *105*(1), 48-56.
- Johansson, P., Rydin, H., & Thor, G. (2007). Tree age relationships with epiphytic lichen diversity and lichen life history traits on ash in southern Sweden. *Ecoscience*, *14*(1), 81-91.
- Kaliszewski, A., & Jabłoński, M. (2022). Is It Possible for Poland to Achieve the Policy Goal of 33% Forest Cover by Mid-Century? *Sustainability*, *14*(11), 6541.
- Kamilar, J. M., & Ledogar, J. A. (2010). Species co-occurrence patterns and dietary resource competition in primates. *American Journal of Physical Anthropology*, *144*(1), 131-139.
- Kivistö, L., & Kuusinen, M. (2000). Edge Effects on the Epiphytic Lichen Flora of *Picea Abies* in Middle Boreal Finland. *Lichenologist*, *32*(4), 387-398.
- Laundon, J. R. (1981). The Species of *Chrysothrix*. *Lichenologist*, *13*(2), 101-121.
- Magrach, A., Laurance, W. F., Larrinaga, A. R., & Santamaría, L. (2014). Meta-Analysis of the Effects of Forest Fragmentation on Interspecific Interactions. *Conservation Biology*, *28*(5), 1342-1348.
- Martellos, P. N. S. (s. f.). *ITALIC 7.0 - the information system on Italian lichens*. Department of Life Sciences, University of Trieste. <https://italic.units.it/index.php>
- Mežaka, A., Brūmelis, G., & Piterāns, A. (2012). Tree and stand-scale factors affecting richness and composition of epiphytic bryophytes and lichens in deciduous woodland key habitats. *Biodiversity and Conservation*, *21*(12), 3221-3241.
- Miklós, I., & Podani, J. (2004). Randomization of presence–absence matrices: comments and new algorithms. *Ecology*, *85*(1), 86-92.
- Murcia, C. (1995). Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, *10*(2), 58-62.

- Parzych, A., Zduńczyk, A., & Astel, A. (2016). Epiphytic lichens as bioindicators of air pollution by heavy metals in an urban area (northern Poland). *Journal of Elementology*, 3/2016.
- Pekár, S., & Brabec, M. (2017). Generalized estimating equations: A pragmatic and flexible approach to the marginal GLM modelling of correlated data in the behavioural sciences. *Ethology*, 124(2), 86-93.
- Pike, L. H. (1978). The importance of epiphytic lichens in mineral cycling. *Bryologist*, 247-257.
- Prieto, M. A., Martínez, I. C., Aragón, G., & Verdú, M. (2017). Phylogenetic and functional structure of lichen communities under contrasting environmental conditions. *Journal of Vegetation Science*, 28(4), 871-881.
- Ramstad, S., & Hestmark, G. (2000). Effective neighbourhoods for a saxicolous lichen. *Mycological research*, 104(2), 198-204.
- Razafindratsima, O. H., Brown, K., Carvalho, F. I. M., Johnson, S. E., Wright, P. C., & Dunham, A. E. (2017). Edge effects on components of diversity and above-ground biomass in a tropical rainforest. *Journal of Applied Ecology*, 55(2), 977-985.
- Rheault, H., Drapeau, P., Bergeron, Y., & Esseën, P. (2003). Edge effects on epiphytic lichens in managed black spruce forests of eastern North America. *Canadian Journal of Forest Research*, 33(1), 23-32.
- Rosabal, D., Moreno, A., & Reyes, O. J. (2014). Lichen species co-occurrence patterns on five tree species of the montane rainforest of Gran Piedra, Santiago de Cuba. *Botanica Complutensis*, 38, 97-104.
- Saiz, H., Dainese, M., Chiarucci, A., & Nascimbene, J. (2020). Networks of epiphytic lichens and host trees along elevation gradients: Climate change implications in mountain ranges. *Journal of Ecology*, 109(3), 1122-1132.

- Sillett, S. C., & Antoine, M. (2004). Lichens and Bryophytes in Forest Canopies. *Elsevier eBooks* (pp. 151-174).
- Sisneros, T., Gerhardt, K., Conklin, A., & Hu, C. (2021). Competition and aspect contribute to saxicolous lichen species distribution on serpentine outcroppings at Sedgwick Reserve, California. *CEC research*, 5(6).
- Stone, L., & Roberts, A. (1990). The checkerboard score and species distributions. *Oecologia*, 85(1), 74-79.

8. APÉNDICES

Anexo 1. Resultados de los modelos lineales generalizados (GLM) de la cobertura total e individual de cada una de las especies en cada muestra en función de la distancia al borde. En la columna de Parámetros se muestran las variables que fueron significativas junto con su razón de verosimilitud (LR Chisq), sus grados de libertad (Df), el valor para el criterio de información de Akaike y el valor de chi-cuadrado (χ^2) con el signo de la variable predictora y seguido del nivel de significación “*” [“ ” (0,1-0,05) “**” (0,05-0,01), “***” (0,01-0,001) y “****” (<0,001)].

Especies	Parámetros	LR Chisq	Df	Pr(>Chisq)	AIC
cobertura total	Distancia	105.143	1	< 2.2e-16 ***	8489.8
	Perímetro	5.205	1	0.0225180 *	8389.8
	Altura 170cm	105.205	1	- < 2.2e-16 ***	8489.8
	Orientación sur	11.034	1	- 8.946e-04 ***	8395.7
	Inclinación 0°	168.706	2	- < 2.2e-16 ***	8551.3
<i>Cladonia coniocraea</i>	Distancia	298.268	1	< 2.2e-16 ***	6913.0
	Altura 170cm	124.338	1	- < 2.2e-16 ***	6739.1
	Orientación sur	39.124	1	- 3.978e-10 ***	6653.8
	Inclinación 0°	276.422	2	- < 2.2e-16 ***	6889.1
<i>Lepraria incana</i>	Distancia	12.054	1	5.169e-04 ***	6337.8
	Perímetro	24.482	1	-7.501e-07 ***	6350.2
	Altura 170cm	28.838	1	7.868e-08 ***	6354.5
	Orientación sur	192.085	1	< 2.2e-16 ***	6517.8
	Inclinación 0°	70.497	2	- 4.918e-16 ***	6394.2
<i>Chrysothrix chlorina</i>	Distancia	58.936	1	- 1.629e-14 ***	5402.0
	Perímetro	111.092	1	< 2.2e-16 ***	5454.2
	Altura 170cm	75.393	1	- < 2.2e-16 ***	5418.5
	Orientación sur	178.473	1	- < 2.2e-16 ***	5521.6
	Inclinación 0°	53.292	2	2.677e-12 ***	5394.4
<i>Ulota crispa</i>	Distancia	158.305	1	< 2.2e-16 ***	2331.2
	Altura 170cm	118.029	1	- < 2.2e-16 ***	2290.9
	Orientación Sur	36.492	1	-1.533e-09 ***	2209.4
	Inclinación 0°	93.304	2	- < 2.2e-16 ***	2264.2

Anexo 2. Resultados de los modelos lineales generalizados (GLM) de las interacciones entre las diferentes variables ambientales y la distancia al borde sobre la cobertura individual de cada una de las especies. En la columna de Parámetros con interacción se muestran las interacciones que fueron significativas junto con su razón de verosimilitud (LR Chisq), sus grados de libertad (Df), el valor para el criterio de información de Akaike y el valor de chi-cuadrado (χ^2) con el signo de la variable predictora y seguido del nivel de significación “*” [“ ” (0,1-0,05) “**” (0,05-0,01), “***” (0,01-0,001) y “****” (<0,001)].

Especies	Parámetros con interacción	LR Chisq	Df	Pr(>Chisq)
<i>Cladonia coniocraea</i>	Distancia: Inclinación 0°	343.01	2	- < 2.2e-16 ***
	Distancia: orientación sur	28.17	1	1.112e-07 ***
<i>Lepraria incana</i>	Distancia: perímetro	69.809	1	< 2.2e-16 ***
	Distancia: Inclinación 0°	29.933	2	- 3.163e-07 ***
<i>Chrysothrix chlorina</i>	Distancia: inclinación	47.175	2	- 5.702e-11 ***
	Distancia: altura 170 cm	41.576	1	- 1.134e-10 ***
	Distancia: orientación	10.456	1	- 0.001223 **
<i>Ulotia crista</i>	Distancia: Inclinación 0°	37.181	2	- 8.436e-09 ***
	Distancia: altura 170cm	10.636	1	0.001109 **