



**Universidad
Rey Juan Carlos**

**Escuela Superior de Ciencias
Experimentales y Tecnología**

GRADO EN BIOLOGÍA

Curso Académico 2023/24

Trabajo de Fin de Grado

**Estudio de los factores ambientales
que influyen sobre las formas de
crecimiento de los líquenes epífitos
en los pinares de *Pinus nigra***

Autor: Adrián Fernández Arranz

Tutor URJC: Gregorio Aragón Rubio

ÍNDICE

RESUMEN.....	1
INTRODUCCIÓN	2
MATERIALES Y MÉTODOS	5
Área de estudio	5
Recogida de datos y diseño experimental	6
Análisis estadístico	7
RESULTADOS	8
Caracterización de las parcelas	8
Composición de especies.....	8
Efecto de las variables ambientales sobre la riqueza y la abundancia de especies	9
DISCUSIÓN.....	11
Estructura del bosque y formas de crecimiento de los líquenes.....	11
Los factores climáticos y formas de crecimiento de los líquenes	13
CONCLUSIONES	14
BIBLIOGRAFÍA.....	15
ANEXO.....	20

RESUMEN

A lo largo de los años, la explotación humana de los bosques mediterráneos ha amenazado gravemente estos ecosistemas. Los pinares han sido los más beneficiados, ya que se han expandido y utilizado para repoblación forestal. Sin embargo, estos bosques también sufren alteraciones que afectan a la disponibilidad de agua, luz y temperatura, factores clave para el crecimiento de los líquenes epífitos. El objetivo principal del presente estudio es cuantificar el efecto de las diferentes variables ambientales sobre la riqueza y la abundancia de las especies de líquenes epífitos considerando sus formas de crecimiento.

El muestreo se llevó a cabo en 110 parcelas sobre pinares de *Pinus nigra* distribuidos en dos zonas montañosas de la península ibérica, 63 en el sistema Ibérico meridional y 47 en el sistema Prebético. Se tomaron datos de presencia de líquenes epífitos en 15 árboles dentro de cada parcela. Las variables ambientales consideradas fueron: altitud, cobertura arbolada, diámetro medio (de los árboles), radiación potencial directa incidente (PDIR), temperatura media y precipitación anual. Las formas de crecimiento consideradas fueron: crustácea (inconspicua, conspicua y calicioide), escuamulosa, foliácea (ancha y estrecha), fruticulosa (cilíndrica y dorsiventral) y mixta. Para conocer el efecto de estas variables sobre la riqueza y la abundancia de las diferentes formas de crecimiento, se han empleado modelos lineales generalizados (GLM) en *RStudio* y utilizando el entorno estadístico R versión 4.3.3.

Los resultados obtenidos muestran que la riqueza y la abundancia van a estar afectadas principalmente por la estructura del bosque, mientras que las variables climáticas sólo tienen efecto sobre la abundancia. Son los pinares con árboles de mayor tamaño y con mayor cobertura arbolada los que favorecen el crecimiento de un mayor número de especies higrófilas, es decir, las que desarrollan formas de crecimiento escuamulosas, crustáceas conspicuas y crustáceas calicioides. Este hecho se ve más acentuado cuando se considera la abundancia de las especies, con un patrón muy similar en los dos sistemas montañosos. Por otro lado, zonas más frías y secas favorecen la abundancia de formas de crecimiento foliáceas y fruticulosas.

Por ello, podemos concluir que los bosques mejor conservados, “naturales”, y con una mayor heterogeneidad en el arbolado, albergan una mayor diversidad de microambientes, que favorecen la diversidad de formas de crecimiento, y, por tanto, de especies de líquenes epífitos.

INTRODUCCIÓN

La fragmentación y destrucción del hábitat son dos de las amenazas más importantes para la biodiversidad de un territorio (Debinski & Holt, 2000). A lo largo de los años, los ecosistemas forestales se han visto comprometidos por la acción antrópica, desde cambios en el suelo como los cultivos para la agricultura, pasando por la construcción de carreteras y ciudades, hasta acciones como la tala de árboles para la extracción de madera (Valladares et al., 2004). La cuenca mediterránea representa un claro ejemplo de territorio afectado por estas acciones, de forma que lo que existe actualmente son formaciones forestales que han sido (y siguen siendo) explotadas por el ser humano (Charco, 2002).

No obstante, la explotación forestal ha variado significativamente según el tipo de bosque y su ubicación. De esta forma, se ha favorecido la expansión de los pinares, promovida principalmente por una política forestal enfocada en la rentabilidad de la madera (Herrero, 2005; Prieto et al., 2005). Así, los pinares constituyen las formaciones de coníferas más extendidas de la región mediterránea, formando en muchas zonas el paisaje vegetal dominante (Aragón et al., 2006).

Una de estas coníferas es el *Pinus nigra* (pino laricio), cuyas formaciones en la península ibérica se extienden principalmente por el sistema Bético, el sistema Ibérico, Prepirineo, y escasamente en algunos puntos del sistema Central y la meseta norte (Ferriol, 2022). En general, son formaciones “seminaturalizadas”, con una estructura bastante homogénea, donde los árboles tienen tamaños y edades muy similares (Costa et al., 2005). Esta estructura es consecuencia de los tratamientos silvícolas aplicados durante siglos, como los aclareos sucesivos uniformes (de la Torre, 2005), y de la política de repoblación forestal llevada a cabo en España durante décadas (Herrero, 2005; Sánchez-Palencia, 2005). De esta forma, es difícil encontrar rodales no intervenidos que mantengan estructuras “naturales” (Herrero, 2003), quedando estos relegados a zonas de difícil acceso o poco productivas (Costa et al., 2005).

Uno de los organismos más afectados por la explotación de estos pinares son los líquenes epífitos por dos razones principalmente: (a) la eliminación del árbol hospedador, del cual dependen para crecer, siendo más problemático si los árboles eliminados son de gran tamaño y presentan características como fisuras, grietas, oquedades y una mayor superficie para colonizar, que no se encuentran en los árboles más jóvenes (Fritz et al., 2008; Aragón et al., 2010); (b) la eliminación de parte del dosel mediante clareos sucesivos, ya que, debido a su naturaleza poiquilohídrica y poiqilotérmica, los líquenes son muy sensibles a pequeñas

variaciones ambientales, como las causadas por una mayor apertura del dosel del bosque (es decir, mayor intensidad lumínica y menor disponibilidad de agua). Esto provoca la desaparición de las especies de líquenes forestales con mayores requerimientos hídricos y que sufren fotoinhibición por la excesiva irradiación (Tibell, 1992; Selva, 1996; Nash III, 2008). De esta forma, la diversidad de especies epífitas va a estar condicionada principalmente por la estructura del bosque, que va a estar muy relacionada con el tipo e intensidad de la explotación (Tibell, 1992; Barreno & Pérez-Ortega, 2003; Aragón et al., 2013; Candel-Pérez, 2014).

Tradicionalmente, los estudios se han realizado utilizando las especies como entidades taxonómicas. Sin embargo, recientemente se han comenzado a realizar estudios desde el enfoque de los rasgos funcionales (Ellis et al., 2021). Estos rasgos ayudan a explicar la respuesta ecológica de las especies a gradientes bióticos y abióticos, que en última instancia va a determinar la estructura de las comunidades (Belinchón et al., 2007; Benítez et al., 2018).

Trabajos recientes centrados en líquenes han sugerido la posibilidad de analizar rasgos funcionales para evaluar el impacto de la explotación forestal en las comunidades epífitas (Giordani et al., 2012; Benítez et al., 2018; Hurtado et al., 2020). Estos rasgos, como el tipo de fotobionte o la forma de crecimiento, pueden ayudar a comprender cómo responden las especies a cambios en la humedad y temperatura del aire, que van a estar asociadas a alteraciones en la estructura forestal (Benítez et al., 2018; Aragón et al., 2019; Hurtado et al., 2020). De esta forma, podría constituir un método complementario para comprender la respuesta de los líquenes a cambios medioambientales, pudiendo ser utilizados como indicadores, por ejemplo, de intensidad de la explotación forestal (Benítez et al., 2018).

Las formas de crecimiento de los líquenes están adaptadas a la captación y pérdida de agua (Pardow et al., 2010; Matos et al., 2015; Aragón et al., 2019). Así, por ejemplo, los talos gelatinosos (*Leptogium* o *Collema*), están adaptados a vivir en zonas muy húmedas, ya que necesitan hidrataciones del talo superiores al 80% para obtener óptimos fotosintéticos, y no les vale solo la humedad ambiental para conseguir esos niveles de hidratación (Kranner et al., 2008). En el contexto de las coníferas, uno de los grupos más sensibles a los cambios ambientales son las especies que desarrollan talos crustáceos y presentan formas reproductoras en forma de alfiler (crustáceos calicioides) (Tibell, 1992). Son especies muy higrófilas, que sufren fotoinhibición frente a la excesiva irradiación (Selva, 1996; Coppins & Coppins, 2002). Además, son especies forestales, cuyos talos se suelen desarrollar en amplias grietas originadas

en los árboles más viejos, y en zonas de interior de bosque, donde la disponibilidad hídrica es mayor y la luz que entra bajo el dosel es bastante difusa (Marini et al., 2011; Matos et al., 2015).

Sin embargo, la mayoría de los estudios realizados sobre bosques de coníferas y la diversidad de las comunidades de especies epífitas se han llevado a cabo en bosques templados y boreales de Europa y Norteamérica (Barkman, 1958; Bergamini et al., 2005; Werth et al., 2005; Martínez et al., 2011), por lo que, dada la historia de explotación de los bosques y las características climáticas de la región mediterránea, difícilmente pueden llegar a ser extrapolables los resultados.

Por ello, nuestro objetivo principal es cuantificar el efecto de las diferentes variables ambientales sobre las especies que viven en la corteza de *Pinus nigra*, teniendo en cuenta las formas de crecimiento. Para alcanzar este objetivo, nos planteamos los siguientes objetivos específicos:

- ¿Cómo afecta la estructura del bosque a la riqueza y abundancia de las diferentes formas de crecimiento de líquenes epífitos?
- Dada la existencia de un gradiente latitudinal y altitudinal en la ubicación de los pinares, ¿podrían afectar las variables climáticas a la riqueza y abundancia de las diferentes formas de crecimiento?
- ¿Cómo responden las especies más higrófilas y aquellas que sufren fotoinhibición en condiciones de elevada irradiación a los cambios en la estructura del bosque?

El crecimiento de los líquenes está determinado por un equilibrio entre la disponibilidad hídrica, la luz y la temperatura. En la región mediterránea, la disponibilidad hídrica constituye un factor limitante, por lo que cualquier cambio que altere las condiciones ambientales en el interior del bosque influirá directamente en los líquenes epífitos. Dado que las formas de crecimiento de los líquenes van a estar adaptadas a la captación y pérdida de agua, nuestra hipótesis se va a centrar en que diferentes formas de crecimiento van a ser reflejo de las condiciones ambientales relacionadas en nuestro caso con la estructura y situación de los bosques.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se ha llevado a cabo en dos zonas montañosas de la península ibérica (sistema Ibérico meridional y sistema Prebético), donde las masas de *Pinus nigra* constituyen la vegetación potencial y, además, su expansión ha sido favorecida por el ser humano (Elena-Roselló & Sánchez-Palomares, 1991; Herrero, 2003). De esta forma, muchas de las masas estudiadas presentan una estructura forestal bastante homogénea, resultado de antiguas repoblaciones, que van a ser consideradas formaciones “seminaturales” (Herrero, 2003).

El sistema Ibérico meridional, abarca las zonas de la serranía de Cuenca y sierras adyacentes (Cuenca) y de la sierra del Tremedal (Guadalajara) (Fig. 1), con una altitud que varía desde los 933 m hasta los 1560 m. La temperatura media oscila entre 8,8 °C y 12,1 °C, y la precipitación anual varía desde los 518 mm hasta los 898 mm. Los pisos bioclimáticos relacionados con estas zonas del sistema Ibérico meridional son el supramediterráneo y el oromediterráneo, mientras que el ombroclima característico de la zona es el subhúmedo (Costa et al., 2005; Aragón et al., 2006).

El sistema Prebético estudiado, abarca las zonas de la sierra de Calar del Mundo, la sierra de Alcaraz y la sierra de las Cabras (Albacete) (Fig. 1), en un rango que va desde los 1125 m hasta los 1630 m de altitud. La temperatura media oscila entre 8,6 °C y 14,3 °C, mientras que la precipitación anual se presenta con valores entre 453 mm y 784 mm. Los pisos bioclimáticos característicos de estas zonas del sistema Prebético son el mesomediterráneo, el supramediterráneo y el oromediterráneo, con un ombroclima subhúmedo (Costa et al., 2005; Aragón et al., 2006).

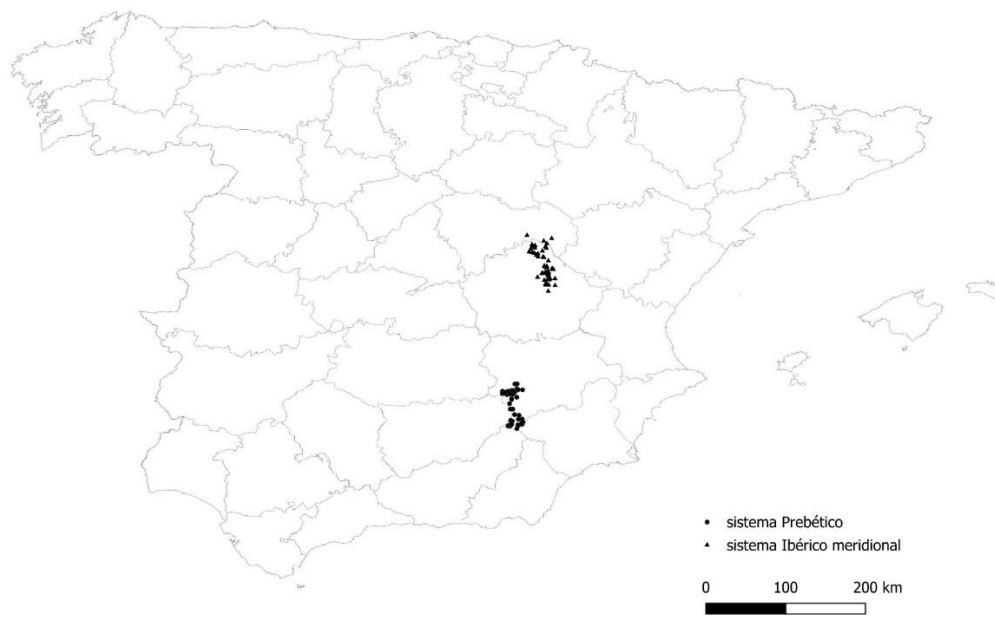


Fig. 1. Mapa del lugar de estudio con las parcelas muestreadas en el sistema Ibérico meridional (triángulos) y en el sistema Prebético (puntos).

Recogida de datos y diseño experimental

Las zonas muestreadas que se han tomado como referencia relativas a pinares de *Pinus nigra*, son 110 parcelas de 200 m x 200 m, de las cuales 63 pertenecen a las zonas del sistema Ibérico meridional y 47 a las zonas del sistema Prebético (Fig. 1).

Las parcelas se han situado a una distancia mínima de 100 m del borde del bosque, con el fin de evitar el “efecto de borde” causado por la fragmentación del hábitat (Aragón et al., 2010). Además, la distancia entre parcelas es de más de 500 m.

En cada parcela se han muestreado 15 árboles con diámetro superior a los 9 cm, representativos del bosque. En cada uno de los árboles se han identificado todas las especies de líquenes que aparecen hasta una altura de 2 m, excluyendo los primeros 10 cm, con el fin de evitar la entrada de especies con preferencias terrícolas (Aragón et al., 2010). El muestreo se basó en datos de presencia/ausencia en cada uno de los árboles.

La identificación de la mayoría de las especies fue *in situ*, y de algunas se recolectó algo de material para su posterior identificación en el laboratorio. En la identificación se utilizaron claves y monografías (p. ej., Clauzade & Roux, 1985; Purvis et al., 1992; Nimis & Martellos, 2024). Una vez identificadas las especies, se agruparon teniendo en cuenta la forma de

crecimiento (Aragón et al., 2019): crustáceo (inconspicuo, conspicuo y calicioide), escuamuloso, foliáceo (ancho y estrecho), fruticuloso (cilíndrico y dorsiventral) y mixto.

Por otro lado, las variables ambientales que se han tomado para realizar el posterior análisis estadístico, han sido: altitud (en m), tomada desde el centro de cada parcela; la temperatura media (T_m , en °C), como la precipitación anual (P_a , en mm), se han tomado a través de *CHELSA climate database* (Karger et al., 2017); cobertura arbolada (en %), tomada de la base de datos del Mapa Forestal de España (MFE); radiación potencial directa incidente (PDIR, en MJ / cm² x año), calculada a través de los datos tomados de latitud (en decimales), orientación (en °) e inclinación (en °) (McCune, 2007); y diámetro medio (en cm), de los 15 árboles de cada parcela y medido a la altura del pecho (DBH), tomando como referencia la base del árbol.

Análisis estadístico

En primer lugar, una vez agrupadas las especies en Excel, se ha calculado la riqueza y la abundancia por forma de crecimiento en cada una de las parcelas muestreadas. La riqueza se define como el número de especies presentes con una determinada forma de crecimiento, mientras que la abundancia es la suma de árboles en los que aparece cada una de las especies asociadas a una forma de crecimiento.

Así, en las columnas aparecen los valores de riqueza y abundancia de cada forma de crecimiento y las diferentes variables ambientales, y en las filas, cada una de las parcelas muestreadas, con nomenclatura diferente para sistema Ibérico meridional (sIm) y sistema Prebético (sP).

El efecto de las variables ambientales sobre la riqueza y abundancia de las diferentes formas de crecimiento se determinó mediante modelos lineales generalizados (GLM) en *RStudio* (www.rstudio.com), y utilizando el entorno estadístico de R versión 4.3.3 (R Core Team 2021). Se utilizó la función vínculo “log” y se asumió una distribución Poisson. El nivel de significación de cada variable predictora se estimó mediante el análisis de desviación estándar, y se excluyeron las variables predictoras con un nivel de significación superior o igual a 0,05.

Mi participación consistió en la recogida de muestras de líquenes epífitos en los 15 árboles de 5 parcelas de la serranía de Cuenca, con su posterior identificación en el laboratorio a través de claves, asignando cada especie con su forma de crecimiento. Además, calculé la riqueza y la abundancia de cada forma de crecimiento para realizar el posterior análisis estadístico a partir de datos recogidos y facilitados por mi tutor de TFG, Gregorio Aragón.

RESULTADOS

Caracterización de las parcelas

Las variables ambientales se han resumido en la Tabla 1. Información más detallada del estudio se ha recogido en el Anexo 1. La altitud promedio de las parcelas fue ligeramente mayor en el sistema Prebético, con 1406 m frente a 1312 m. La temperatura media fue ligeramente superior en el sistema Prebético, mientras que la precipitación anual fue mayor en el sistema Ibérico meridional (Tabla 1).

En relación con la estructura del bosque, la cobertura arbolada promedio fue del 50%. Tanto el diámetro de los árboles como la cobertura arbolada fueron similares en ambos sistemas montañosos (Tabla 1).

Tabla 1. Datos del promedio y desviación estándar de cada variable ambiental, con sus valores máximo y mínimo entre paréntesis, y agrupadas en sistema Ibérico meridional (sIm) y en sistema Prebético (sP). El número de parcelas indica aquellas muestreadas en cada zona de estudio.

	sIm	sP
Número de parcelas	63	47
Altitud (m s. n. m)	1312 ± 110 (933 – 1560)	1406 ± 121 (1125 - 1630)
Cobertura (%)	52 ± 16 (20 – 90)	50 ± 18 (20 – 90)
Diámetro medio (cm)	31 ± 9 (15 – 55)	34 ± 9 (19 – 61)
PDIR (MJ / cm ² · año)	0,78 ± 0,08 (0,68 – 1,01)	0,89 ± 0,15 (0,46 - 1,07)
Temperatura media (°C)	10,5 ± 0,7 (8,8 – 12,1)	11,1 ± 1,1 (8,6 - 14,3)
Precipitación anual (mm)	728 ± 77 (518 – 898)	642 ± 94 (453 - 784)

Composición de especies

Se identificaron un total de 101 especies de líquenes epífitos (Anexo 2), que fueron agrupados en 9 formas de crecimiento (Tabla 2).

Tabla 2. Número de especies según su forma de crecimiento y agrupadas en sistema Ibérico meridional (sIm), en sistema Prebético (sP) y en total.

	sIm	sP	Total
Crustáceo inconspicuo	26	24	31
Crustáceo conspicuo	7	10	11
Crustáceo calicioide	10	14	14
Escuamuloso	2	2	2
Foliáceo ancho	10	10	11
Foliáceo estrecho	11	10	12
Fruticuloso cilíndrico	6	2	6
Fruticuloso dorsiventral	4	4	5
Mixto	3	9	9

La forma de crecimiento con mayor número de especies en el sistema Ibérico meridional fue la crustácea inconspicua, mientras que las que menos especies presentaron fueron la escuamulosa y la mixta (Tabla 2). En el caso del sistema Prebético, la forma de crecimiento predominante en número de especies fue la misma que en el sistema Ibérico meridional, mientras que la escuamulosa y la fruticulosa cilíndrica fueron las menos presentes (Tabla 2).

Las especies más abundantes en el sistema Ibérico meridional fueron *Pseudevernia furfuracea* y *Parmelia saxatilis*, con formas de crecimiento fruticulosa dorsiventral y foliácea ancha, respectivamente, que aparecieron en todas las parcelas muestreadas. La especie más abundante en el sistema Prebético fue *Parmelia saxatilis*, apareciendo en el 98 % de las parcelas.

Efecto de las variables ambientales sobre la riqueza y la abundancia de especies

En los dos sistemas montañosos se observó que la riqueza de especies que desarrollan talos crustáceos calicioides y escuamulosos aumentó en bosques con mayor cobertura arbolada y en árboles de mayor tamaño (mayor diámetro) (Tablas 3 y 4). La riqueza de especies conspicuas y de aquellas que desarrollan talos mixtos fue también mayor en bosques más densos (Tablas 3 y 4). El resto de las variables apenas tuvo efecto significativo sobre la riqueza de especies.

Tabla 3. GLM del efecto de las variables ambientales sobre la riqueza de las diferentes formas de crecimiento en el sistema Ibérico meridional. Se muestra el valor y signo del estimador, seguido del valor de significación (P-valor) con el símbolo “*”: [* (<0,05 - 0,01), ** (<0,01 - 0,001) y *** (<0,001)]. Tm = temperatura media, Pa = precipitación anual. En negrita aparecen valores significativos.

Forma de crecimiento	Altitud	Cobertura arbolada	Diámetro medio	PDIR	Tm	Pa
Crustáceo inconspicuo	0,000	0,005	0,003	1,354	0,005	0,001
Crustáceo conspicuo	0,000	0,017**	-0,012	-2,023	0,024	0,002
Crustáceo calicioide	-0,001	0,045***	0,09***	-2,100	-0,028	-0,001
Escuamuloso	-0,001	0,012	0,058***	0,347	-0,023	-0,001
Foliáceo ancho	0,000	0,008	-0,001	1,233	-0,011	-0,001
Foliáceo estrecho	0,000	0,003	0,004	-0,191	-0,010	0,000
Fruticuloso cilíndrico	0,001	0,002	0,03**	-3,559*	-0,017	-0,001
Fruticuloso dorsiventral	-0,001	0,006	0,015	0,114	0,008	0,001
Mixto	-0,001	0,017*	0,024	-0,481	0,000	-0,001

Tabla 4. GLM del efecto de las variables ambientales sobre la riqueza de las diferentes formas de crecimiento en el sistema Prebético. Se muestra el valor y signo del estimador, seguido del valor de significación (P-valor) con el símbolo “*”: [* (<0,05 - 0,01), ** (<0,01 - 0,001) y *** (<0,001)]. Tm = temperatura media, Pa = precipitación anual. En negrita aparecen valores significativos.

Forma de crecimiento	Altitud	Cobertura arbolada	Diámetro medio	PDIR	Tm	Pa
Crustáceo inconspicuo	0,000	-0,001	-0,006	-0,192	-0,004	-0,001
Crustáceo conspicuo	0,003	0,027***	0,007	0,730	0,016	0,001
Crustáceo calicioide	0,000	0,062***	0,065***	0,578	-0,013	-0,002
Escuamuloso	-0,003	0,014	0,081***	0,578	-0,003	0,003
Foliáceo ancho	0,000	0,003	0,011	-0,092	-0,013	-0,002
Foliáceo estrecho	0,000	0,002	0,000	0,035	-0,016	-0,001
Fruticuloso cilíndrico	-0,016	0,115*	0,146	-8,358	-0,230	-0,028
Fruticuloso dorsiventral	-0,001	0,010	0,016	-0,148	-0,015	-0,002
Mixto	0,001	0,028***	0,044**	1,893	0,009	0,000

En relación con la abundancia de las especies, en ambos sistemas montañosos, se observó un aumento de la abundancia de especies que desarrollan talos crustáceos calicioides, escuamulosos y mixtos en bosques mejor conservados, es decir, con mayor cobertura arbolada y árboles de mayor diámetro (Tablas 5 y 6). Sin embargo, para otras formas de crecimiento, el comportamiento fue diferente en ambos sistemas montañosos. Por ejemplo, la abundancia de crustáceas inconspicuas en el sistema Prebético aumentó en bosques abiertos con árboles más jóvenes, mientras que en el sistema Ibérico meridional fue mayor en bosques con mayor cobertura arbolada (Tablas 5 y 6).

Es significativo también el papel que juegan las variables climáticas. De esta forma, se pudo observar un efecto más acusado de la temperatura media en el sistema Ibérico meridional respecto al sistema Prebético, mientras que en algunos casos (crustáceos conspicuos, foliáceos anchos y estrechos) el efecto de la precipitación fue similar en ambos sistemas montañosos (Tablas 5 y 6).

Tabla 5. GLM del efecto de las variables ambientales sobre la abundancia de las diferentes formas de crecimiento en el sistema Ibérico meridional. Se muestra el valor y signo del estimador, seguido del valor de significación (P-valor) con el símbolo “***”: [* (<0,05 - 0,01), ** (<0,01 - 0,001) y *** (<0,001)]. Tm = temperatura media, Pa = precipitación anual. En negrita aparecen valores significativos.

Forma de crecimiento	Altitud	Cobertura arbolada	Diámetro medio	PDIR	Tm	Pa
Crustáceo inconspicuo	0,000	0,005***	0,003	1,395***	0,011**	0,002***
Crustáceo conspicuo	0,001	0,017***	-0,019***	-3,239***	0,011	0,001*
Crustáceo calicioide	-0,001	0,049***	0,107***	-1,665	0,013	0,001
Escuamuloso	-0,002**	0,011***	0,079***	-0,967	-0,071***	-0,002**
Foliáceo ancho	0,000	0,006***	0,004	-0,805*	-0,021***	-0,002***
Foliáceo estrecho	0,000	0,003*	0,013***	-2,098***	-0,029***	-0,001***
Fruticuloso cilíndrico	0,001*	0,000	0,033***	-5,609***	-0,024*	-0,002**
Fruticuloso dorsiventral	0,000	0,002	0,014***	0,224	0,008	0,000
Mixto	0,000	0,025***	0,035***	-1,666*	-0,014	-0,001

Tabla 6. GLM del efecto de las variables ambientales sobre la abundancia de las diferentes formas de crecimiento en el sistema Prebético. Se muestra el valor y signo del estimador, seguido del valor de significación (P-valor) con el símbolo “*”: [* (<0,05 - 0,01), ** (<0,01 - 0,001) y *** (<0,001)]. Tm = temperatura media, Pa = precipitación anual. En negrita aparecen valores significativos.

Forma de Crecimiento	Altitud	Cobertura arbolada	Diámetro medio	PDIR	Tm	Pa
Crustáceo inconspicuo	0,000	-0,006***	-0,023***	0,047	0,003	0,001***
Crustáceo conspicuo	0,003**	0,044***	0,006	0,188	-0,006	0,000
Crustáceo calicioide	0,001	0,076***	0,069***	1,863*	0,006	-0,001
Escuamuloso	-0,002	0,026***	0,099***	4,151***	0,012	0,005***
Foliáceo ancho	0,000	0,005***	0,015***	-0,406*	-0,009*	-0,001***
Foliáceo estrecho	0,000	0,002	0,015***	0,399	-0,005	-0,001**
Fruticuloso cilíndrico	-0,017	0,144*	0,154	-10,195	-0,242*	-0,032
Fruticuloso dorsiventral	-0,001*	0,009***	0,013***	-0,274	-0,007	-0,002***
Mixto	0,001	0,033***	0,039***	2,759***	0,007	0,001

DISCUSIÓN

Estructura del bosque y formas de crecimiento de los líquenes

Los primeros resultados indican que las variables relacionadas con la estructura del bosque (diámetro medio y cobertura arbolada), van a determinar la riqueza y abundancia de las especies en función de la forma de crecimiento.

Los pinares de *Pinus nigra* están sujetos a una intensa actividad forestal, por lo que son raras las formaciones "naturales" que no hayan experimentado algún tipo de explotación (Herrero, 2005). La extracción de madera resulta en una disminución de la cobertura arbolada y una homogeneización del arbolado (Herrero, 2005). Sin embargo, los niveles de cobertura varían considerablemente según el tiempo y la intensidad de las talas a las que han sido sometidos estos pinares (Herrero, 2003).

En general, son los pinares con una mayor cobertura arbolada y mayor heterogeneidad en el arbolado (i. e., diversidad de edades) los que albergan una mayor diversidad de especies epífitas (Tibell, 1992; Selva, 2002; Aragón et al., 2013). En pinares manejados, donde se promueve la homogeneidad del arbolado, los árboles son más jóvenes o la cobertura arbolada disminuye considerablemente frente a los pinares más “naturales”, en los que la diversidad de especies epífitas es considerablemente menor (Aragón et al., 2013). Esta reducción de especies tiene su reflejo directo sobre la diversidad de formas de crecimiento que van a estar adaptadas a la

captación y pérdida de agua, niveles de irradiación o temperatura ambiental (Pardow et al., 2010; Matos et al., 2015).

Son los bosques mejor conservados, es decir, aquellos bosques maduros y con mayor cobertura arbolada, los que van a albergar una mayor riqueza y abundancia de especies más higrófilas, que son aquellas que van a desarrollar talos escumulosos, crustáceos conspicuos y crustáceos calicioides, que llegan a desaparecer casi por completo de los pinares más abiertos, que han sufrido talas. Aquellas formas de crecimiento mixtas también aparecen en bosques maduros y densos, ya que viven en la base de árboles de gran tamaño, asociadas a briófitos, cuyas necesidades hídricas son muy elevadas (Burgaz et al., 1994).

La disponibilidad hídrica es un factor limitante en los bosques mediterráneos, contrario a lo que ocurre en los bosques boreales (Valladares et al., 2004), siendo la captación y pérdida de agua un factor clave en el crecimiento de los líquenes epífitos (Matos et al., 2015; Aragón et al., 2019), aumentando cuanto mayor y más denso es el dosel arbóreo, además de que protege de la exposición a la luz y a la radiación incidente directa, aumentando el efecto sombra y evitando la evapotranspiración debido a la condensación del vapor de agua que queda en la parte alta de los árboles, cayendo progresivamente y captada por los líquenes de la corteza (Belinchón et al., 2007; Kranner et al., 2008; Sevgi et al., 2019).

En función del manejo que han tenido los bosques, estos han sufrido cambios microclimáticos como una mayor entrada de luz e irradiación, y por lo tanto, mayor contraste térmico, mayor evapotranspiración y menor disponibilidad hídrica, siendo todos ellos factores clave de los diferentes grupos funcionales (Nash III, 2008), y pudiendo desaparecer de estas zonas abiertas formas de crecimiento con elevados requerimientos hídricos como las crustáceas conspicuas o las crustáceas calicioides (Nascimbene et al., 2013).

El tamaño de los árboles es otro de los factores a tener en cuenta. Los árboles actúan como soporte estructural para el crecimiento y desarrollo de los líquenes, aumentando el tiempo de establecimiento para ser colonizado por los propágulos liquénicos cuanto mayor diámetro presentan (Fritz et al., 2008), y favoreciendo el establecimiento en nuestro estudio de especies de mayor tamaño relacionadas con las formas de crecimiento foliáceas y fruticulosas. Además, un mayor diámetro del árbol suele indicar mayor longevidad, donde según Sevgi et al. (2019), *Hypocenomyce scalaris* actúa como indicador de esta etapa de vida en rodales de árboles viejos, coincidiendo con el presente estudio al aumentar su presencia en árboles longevos y de mayor diámetro.

Además, los árboles longevos pueden llegar a presentar fisuras, grietas u oquedades con características microclimáticas concretas, como un mayor contenido en agua acumulado o un lugar de refugio para la exposición a la luz (Aragón et al., 2010). Esto ayuda a establecer comunidades climáticas de líquenes crustáceos calicioides, actuando como indicadores de madurez forestal y de bosques bien conservados, típicos de los últimos estadíos y muy relacionados con árboles viejos (Coppins & Coppins, 2002; Selva, 2002). Este grupo funcional de líquenes se caracteriza por sus requerimientos altos de clima húmedo y bajos de intensidad lumínica (Selva, 1996), y que, según Sevgi et al. (2019), son más abundantes cuanto mayor es la cobertura arbolada y el diámetro medio de los árboles, y, por tanto, más viejos son estos, así como ocurre en nuestro estudio y en ambos sistemas montañosos. Por otra parte, según Fritz et al. (2008), este no es el único factor importante, ya que podría darse un bosque con una gran cobertura arbolada, pero los árboles no dispusieran de los microclimas necesarios en su corteza, lo que se traduciría en un bosque joven. Por ello, la presencia de árboles viejos demuestra una protección frente al manejo, teniendo un efecto positivo en la composición de líquenes crustáceos calicioides, debido posiblemente al aumento de la heterogeneidad del bosque y de los microhábitats y, por tanto, menor radiación incidente directa y mayor humedad, favoreciendo el desarrollo y crecimiento de este grupo funcional (Belinchón et al., 2011; Aragón et al., 2012; Sevgi et al., 2019).

Los factores climáticos y formas de crecimiento de los líquenes

Los factores climáticos y orográficos también van a influir especialmente sobre la abundancia de las especies según las formas de crecimiento. En la región mediterránea, las variables climáticas relacionadas con la precipitación y la temperatura afectan a la riqueza y composición de los líquenes (Giordani, 2006; Aragón et al., 2010). En nuestro caso, la temperatura media afectó significativamente a la abundancia de numerosos grupos funcionales, como los escumulosos, foliáceos anchos y estrechos y fruticulosos cilíndricos en el sistema Ibérico meridional, en comparación a sólo los foliáceos anchos y fruticulosos cilíndricos en el sistema Prebético. Esto se debe a que, a mayores latitudes, la temperatura disminuye, lo que aumenta la abundancia de estas formas de crecimiento. Estos resultados coinciden con los de Tibell (1999), y posiblemente se expliquen por la mayor densidad del bosque, que difunde la radiación incidente directa y aumenta la humedad bajo el dosel arbóreo, favoreciendo el crecimiento y desarrollo de estas formas de crecimiento.

Contrariamente a lo esperado, la abundancia de especies con determinadas formas de crecimiento (p. ej., escuamulosa, foliácea ancha, fruticulosa cilíndrica) aumenta en zonas con precipitaciones más bajas. Es posible que en estas zonas se sitúen los bosques mejor conservados, donde una mayor cobertura arbolada proporciona los requerimientos hídricos necesarios para el desarrollo de las diferentes formas de crecimiento. Estos bosques mediterráneos no gestionados, además, se incluyen en la Red Natura 2000, entre los que se encuentran espacios protegidos como el parque natural de los Calares del Mundo y de la Sima en el sistema Prebético. Cabe destacar en nuestro estudio también que, en el sistema Prebético, los líquenes escuamulosos son más abundantes al aumentar las precipitaciones, esto puede deberse a que se encuentran en zonas más abiertas del bosque donde la radiación incidente directa es más patente, aumentando el contraste térmico y, por tanto, las pérdidas por evapotranspiración, por lo que necesita de precipitaciones para conseguir los requerimientos hídricos para su desarrollo y crecimiento.

Dado que el área mediterránea se caracteriza por veranos cálidos y secos, e inviernos suaves y húmedos, con precipitaciones irregulares concentradas principalmente en primavera y otoño, el ambiente que proporciona el dosel arbóreo es muy importante para los líquenes epífitos (Aragón et al., 2010). El aumento de la radiación solar debido a la apertura del dosel arbóreo afectaría negativamente a numerosas especies de líquenes. La fisiología de estos organismos depende de la alta humedad relativa del aire, por ello, necesitan una cobertura arbolada que los proteja de la desecación, como es el caso de especies escuamulosas, crustáceas calicioides o foliáceas anchas, entre otras formas de crecimiento (Aragón et al., 2013).

CONCLUSIONES

- Pinares más densos y maduros favorecen el crecimiento de especies más higrófilas (escuamulosas, crustáceas calicioides, crustáceas conspicuas), que tienen altos requerimientos hídricos, al protegerlas de la excesiva irradiación, aumentando así la humedad bajo el dosel arbóreo.
- La presencia de árboles de mayor tamaño implica mayor superficie, más tiempo y presencia de grietas que van a ser colonizables por formas de crecimiento más higrófilas como especies crustáceas calicioides.

- Zonas más secas y frías favorecen la abundancia de especies que desarrollan talos foliáceos y fruticulosos.
- Se observan patrones muy parecidos en relación con la riqueza y la abundancia de especies usando las formas de crecimiento entre los dos sistemas montañosos.
- Mantener pinares “naturales” y heterogéneos favorece una mayor diversidad de formas de crecimiento y, por tanto, una mayor diversidad de especies epífitas.

BIBLIOGRAFÍA

- Aragón, G.; Belinchón, R.; Martínez, I.; Prieto, M. (2013). Estimating epiphytic lichen richness by single families in Mediterranean forests. *Forest ecology and management* 310: 187-193.
- Aragón, G.; Martínez, I.; Belinchón, R. (2006). Aportación al conocimiento de los líquenes epífitos de *Pinus halepensis*, *P. nigra*, *P. pinaster* y *P. sylvestris* en la península ibérica. *Botanica Complutensis* 30: 61.
- Aragón, G.; Martínez, I.; García, A. (2012). Loss of epiphytic diversity along a latitudinal gradient in Southern Europe. *Science of Total Environment* 426: 188-195.
- Aragón, G.; Martínez, I.; Hurtado, P.; Benítez, Á.; Rodríguez, C.; Prieto, M. (2019). Using growth forms to predict epiphytic lichen abundance in a wide variety of forest types. *Diversity* 11: 51.
- Aragón, G.; Martínez, I.; Izquierdo, P.; Belinchón, R.; Escudero, A. (2010). Effects of forest management on epiphytic lichen diversity in Mediterranean forests. *Applied Vegetation Science* 13: 183-194.
- Barkman, J. J. (1958). *Phytosociology and Ecology of Cryptogamic Epiphytes*. Van Gorcum, Assen.
- Barreno, E.; Pérez-Ortega, S. (2003). *Líquenes de la reserva natural integral de Muniellos, Asturias*. KRK ediciones, Asturias.
- Belinchón, R.; Martínez, I.; Aragón, G.; Escudero, A.; De la Cruz, M. (2011). Fine spatial pattern of an epiphytic lichen species is affected by habitat conditions in two forest types in the Iberian Mediterranean region. *Fungal Biology* 115: 1270-1278.

- 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: 81-90.
- Benítez, A.; Aragón, G.; González, Y.; Prieto, M. (2018). Functional traits of epiphytic lichens in response to forest disturbance and as predictors of total richness and diversity. *Ecological Indicators* 86: 18-26.
- Bergamini, A.; Scheidegger, C.; Stofer, S.; Carvalho, P.; Davey, S.; Dietrich, M.; Dubs, F.; Farkas, E.; Groner, U.; Kärkkäinen, K.; Keller, C.; Lökös, L.; Lommi, S.; Máguas, C.; Mitchell, R.; Pinho, P.; Rico, V. J.; Aragón, G.; Truscott, A. M.; Wolseley, P. A.; Watt, A. (2005). Performance of macrolichens and lichen genera as indicators of lichen species richness and composition. *Conservation Biology* 19: 1051-1062.
- Burgaz, A. R.; Fuertes, E.; Escudero, A. (1994). Ecology of cryptogamic epiphytes and their communities in deciduous forests in Mediterranean Spain. *Vegetatio* 112: 73-86.
- Candel-Pérez, D. (2014). *Gestión forestal de Pinus nigra Arn. ssp. salzmannii bajo el contexto de cambio climático: bases ecológicas y genéticas*. Tesis doctoral, Universidad de Castilla-La Mancha, Ciudad Real.
- Charco, J. (2002). *La regeneración natural del bosque mediterráneo en la península ibérica*. ARBA-Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- Clauzade, G.; Roux, C. (1985). Likenoj de okcidenta Europo. Ilustrita determinlibro. *Bulletin de la Société Botanique du Centre-Ouest* 7: 1-893.
- Coppins, A. M.; Coppins, B. J. (2002). *Indices of ecological continuity for woodland epiphytic lichen habitats in the British Isles*. British Lichen Society, London.
- Costa, M.; Morla, C.; Sainz, H. (eds.) (2005). *Los bosques ibéricos: una interpretación geobotánica*. Planeta, Barcelona.
- de la Torre, J. R. (2005). Descripción de la especie *Pinus nigra* Arn. En: Grande, M. A.; García, A. (coords.) *Los pinares de Pinus nigra Arn. en España: ecología, uso y gestión*: 18-25. Fundación Conde del Valle de Salazar, Madrid.
- Debinski, D. M.; Holt, R. D. (2000). A survey and overview of habitat fragmentation experiments. *Conservation Biology* 14: 342-355.

- Elena-Rosselló, R.; Sánchez-Palomares, O. (1991). *Los pinares españoles de Pinus nigra Arn.: Síntesis ecológica*. INIA, Madrid.
- Ellis, C. J.; Asplund, J.; Benesperi, R.; Branquinho, C.; Di Nuzzo, L.; Hurtado, P.; Martínez, I.; Matos, P.; Nascimbene, J.; Pinho, P.; Prieto, M.; Rocha, B.; Rodríguez-Arribas, C.; Thüs, H.; Giordani, P. (2021). Functional traits in lichen ecology: a review of challenge and opportunity. *Microorganisms* 9: 766.
- Ferriol, M. (2022). *El pino salgareño (Pinus nigra L.)*. Universidad Politécnica de Valencia, Valencia.
- Fritz, Ö.; Gustafsson, L.; Larsson, K. (2008). Does forest continuity matter in conservation? - A study of epiphytic lichens and bryophytes in beech forests of Southern Sweden. *Biological conservation* 141: 655-668.
- Giordani, P. (2006). Variables influencing the distribution of epiphytic lichens in heterogeneous areas: a case study for Liguria, NW Italy. *Journal of Vegetation Science* 17: 195-206.
- Giordani, P.; Brunialti, G.; Bacaro, G.; Nascimbene, J. (2012). Functional traits of epiphytic lichens as potential indicators of environmental conditions in forest ecosystems. *Ecological indicators* 18: 413-420.
- Herrero, J. M. (2003). La ordenación de montes con objetivos de conservación. *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales* 15: 197-224.
- Herrero, J. M. (2005). La conservación de la biodiversidad de los pinares de *Pinus nigra* subsp. *salzmannii* del sistema Ibérico meridional (sector occidental), en el contexto de una gestión forestal sostenible. En: Grande, M. A.; García, A. (coords.) *Los pinares de Pinus nigra Arn. en España: ecología, uso y gestión*: 286-315. Fundación Conde del Valle de Salazar, Madrid.
- Hurtado, P.; Prieto, M.; de Bello, F.; Aragón, G.; López-Angulo, J.; Giordani, P.; Díaz-Peña, E. M.; Vicente, R.; Merinero, S.; Košuthová, A.; Benesperi, R.; Bianchi, E.; Mayrhofer, H.; Nascimbene, J.; Grube, M.; Wedin, M.; Westberg, M.; Martínez, I. (2020). Contrasting environmental drivers determine biodiversity patterns in epiphytic lichen communities along a European gradient. *Microorganisms* 8: 1913.

- Karger, D. N.; Conrad, O.; Böhner, J.; Kawohl, T.; Kreft, H.; Soria-Auza, R. W.; Zimmermann, N. E.; Linder, H. P.; Kessler, M. (2017). Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas. *Scientific data* 4: 1-20.
- Kranner, I.; Beckett, R.; Hochman, A.; Nash III, T. H. (2008). Desiccation-tolerance in lichens: a review. *The Bryologist* 111: 576-593.
- Marini, L.; Nascimbene, J.; Nimis, P. L. (2011). Large-scale patterns of epiphytic lichen species richness: photobiont-dependent response to climate and forest structure. *Science of the Total Environment* 409: 4381-4386.
- Martínez, I.; Belinchón, R.; Otálora, M. G.; Aragón, G.; Prieto, M.; Escudero, A. (2011). Efectos de la fragmentación de los bosques sobre los líquenes epífitos en la región mediterránea. *Ecosistemas* 20: 54-67.
- Matos, P.; Pinho, P.; Aragón, G.; Martínez, I.; Nunes, A.; Soares, A. M.; Branquinho, C. (2015). Lichen traits responding to aridity. *Journal of Ecology* 103: 451-458.
- McCune, B. (2007). Improved estimates of incident radiation and heat load using non-parametric regression against topographic variables. *Journal of Vegetation Science* 18: 751-754.
- Nascimbene, J.; Thor, G.; Nimis, P. L. (2013). Effects of forest management on epiphytic lichens in temperate deciduous forests of Europe - A review. *Forest Ecology and Management* 298: 27-38.
- Nash III, T. H. (ed.) (2008). *Lichen Biology*, 2^a ed. Cambridge University Press, Cambridge, NY.
- Nimis, P. L.; Martellos, S. (2024). *ITALIC – The Information System on Italian Lichens. Version 7.0*. University of Trieste, Department of Biology, Trieste. Dryades. <https://dryades.units.it/home/index.php?procedure=keys&organism%5B%5D=lic>
- Pardow, A.; Hartard, B.; Lakatos, M. (2010). Morphological, photosynthetic and water relations traits underpin the contrasting success of two tropical lichen groups at the interior and edge of forest fragments. *AoB Plants* 2010: plq004.
- Prieto, A.; Díaz, L.; Hernández, M. (2005). Ordenación de montes de *Pinus nigra*. En: Grande, M. A.; García, A. (coords.) *Los pinares de Pinus nigra Arn. en España: ecología, uso y gestión*: 259-285. Fundación Conde del Valle de Salazar, Madrid.

- Purvis, O. W.; Coppins, B. J.; Hawksworth, D. L.; James, P. W.; Moore, D. M. (eds.) (1992). *The Lichen Flora of Great Britain and Ireland*. Natural History Museum Publications & The British Lichen Society, London.
- Sánchez-Palencia, S. M. (2005). Introducción. En: Grande, M. A.; García, A. (coords.) *Los pinares de Pinus nigra Arn. en España: ecología, uso y gestión*: 13-17. Fundación Conde del Valle de Salazar, Madrid.
- Selva, S. B. (1996). Using lichens to assess ecological continuity in Northeastern forests. En: Davis, M. B. (ed.) *Eastern old-growth forests: prospects for rediscovery and recovery*: 35-48. Island Press, Washington, DC.
- Selva, S. B. (2002). Indicator species - restricted taxa approach in coniferous and hardwood forests of Northeastern America. En: Nimis, P. L.; Scheidegger, C.; Wolseley, P. A. (eds.) *Monitoring with Lichens - Monitoring Lichens*: 349-352. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Sevgi, E.; Yılmaz, O. Y.; Çobanoğlu Özyiğitoğlu, G.; Tecimen, H. B.; Sevgi, O. (2019). Factors influencing epiphytic lichen species distribution in a managed Mediterranean *Pinus nigra* Arnold Forest. *Diversity* 11: 59.
- Tibell, L. (1992). Crustose lichens as indicators of forest continuity in boreal coniferous forests. *Nordic Journal of Botany* 12: 427-450.
- Tibell, L. (1999). Calicioid lichens and fungi. En: Ahti, T.; Jørgensen, P. M.; Kristiansson, H.; Moberg, R.; Söchting, U.; Thor, G. (eds.) *Nordic Lichen Flora* 1: 20-94. Nordic Lichen Society, Uddevalla.
- Valladares, F.; Camarero, J. J.; Pulido, F.; Gil-Pelegrín, E. (2004). El bosque mediterráneo, un sistema humanizado y dinámico. En: Valladares, F. (ed.) *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*: 13-25. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, Madrid.
- Werth, S.; Tømmervik, H.; Elvebakk, A. (2005). Epiphytic macrolichen communities along regional gradients in Northern Norway. *Journal of Vegetation Science* 16: 199-208.

ANEXO

Anexo 1. Características de las parcelas muestreadas en el sistema Ibérico meridional y en el sistema Prebético de pinares de *Pinus nigra*. Parcela (adimensional), latitud (decimales), longitud (decimales), altitud (m), inclinación (°), orientación (°), cobertura arbolada (%), diámetro medio (de los árboles, cm), PDIR (MJ / cm² x año), Tm (°C) y Pa (mm).

Parcela	Latitud	Longitud	Altitud	Inclinación	Orientación	Cobertura arbolada	Diámetro medio	PDIR	Tm	Pa
sistema Ibérico meridional										
1	40,51738215	-2,177594246	1247	24	250	35,00	26,96	0,88	11,2	798
2	40,53281341	-2,124745452	1310	20	260	40,00	27,43	0,82	10,3	856
3	40,56412964	-2,120226809	1131	8	240	50,00	43,93	0,80	11,1	711
4	40,5640282	-2,121102276	1132	19	240	50,00	28,77	0,90	11,1	711
5	40,57579533	-2,161319333	1200	20	235	50,00	31,92	0,92	10,4	821
6	40,55315676	-2,150287143	1190	15	240	50,00	28,42	0,87	10,7	788
7	40,70367355	-2,229889123	1373	10	220	80,00	25,18	0,83	10,3	760
8	40,47623446	-2,200110326	1373	37	245	40,00	19,47	0,93	12,0	766
9	40,4668837	-2,155845981	1092	22	240	50,00	29,89	0,92	11,9	737
10	40,45988589	-2,128216687	1210	20	260	50,00	30,37	0,82	11,2	802
11	40,43396905	-2,100244006	933	2	235	70,00	27,23	0,74	11,6	659
12	40,40909433	-2,076132205	1180	5	235	70,00	28,94	0,78	11,7	690
13	40,55041126	-1,974101043	1529	2	230	75,00	34,63	0,74	8,8	890
14	40,52717497	-1,965707134	1560	2	230	80,00	36,01	0,74	8,8	863
15	40,59209579	-1,958148656	1323	28	200	70,00	20,02	1,01	10,6	606
16	40,66132883	-1,890671873	1337	23	235	50,00	44,25	0,93	9,7	724
17	40,4065084	-2,008651034	1351	18	225	40,00	22,08	0,92	11,6	632
18	40,45134868	-2,078690664	1310	20	235	40,00	22,76	0,92	9,9	898
19	40,40283307	-1,99927745	1049	0	230	40,00	31,25	0,72	11,3	690
20	40,02616486	-1,96935254	1224	12	230	50,00	33,29	0,86	11,1	698
21	40,02689742	-1,967642202	1235	1	220	60,00	24,93	0,73	11,1	698
22	40,04060079	-1,973718403	1280	2	200	70,00	25,01	0,74	10,9	722
23	40,02295074	-1,932779938	1300	2	210	60,00	25,26	0,75	11,3	627
24	40,04347969	-1,96212883	1279	0	240	90,00	44,29	0,72	10,7	735
25	40,04375656	-1,964879367	1297	2	250	45,00	37,05	0,74	10,7	735
26	40,09537105	-1,929138941	1347	0	230	60,00	54,23	0,72	10,5	743
27	40,0956238	-1,930167321	1344	4	235	55,00	26,92	0,76	10,5	743
28	40,09282958	-1,923219595	1350	5	240	50,00	27,21	0,77	10,5	721
29	40,16123693	-1,946669541	1450	0	240	50,00	21,57	0,72	10,1	756
30	40,18742378	-1,934517577	1326	2	320	40,00	18,49	0,70	10,5	660
31	40,18902258	-1,935949216	1326	8	260	25,00	41,89	0,77	10,5	660
32	40,2116914	-1,936123545	1152	12	60	40,00	46,65	0,68	11,4	624
33	40,24870884	-1,884328264	1327	3	230	70,00	23,80	0,76	9,9	648
34	40,24809993	-1,882845071	1345	20	240	40,00	41,68	0,90	10,3	606
35	40,35462293	-1,936353265	1340	15	130	50,00	42,10	0,89	10,3	673
36	40,28235266	-1,99172795	1401	1	30	45,00	23,08	0,71	9,7	842

37	40,26314478	-1,965153163	1402	5	220	25,00	40,85	0,78	10,0	732
38	40,26290525	-1,965568414	1401	4	235	40,00	16,84	0,76	10,0	732
39	40,28138165	-1,991954115	1414	5	240	35,00	41,08	0,77	9,7	833
40	40,28235266	-1,99172795	1401	5	40	70,00	34,16	0,68	9,7	842
41	40,18020794	-2,02345183	1360	1	45	70,00	30,11	0,71	10,3	786
42	40,19853336	-1,977603125	1410	2	30	65,00	30,76	0,70	10,1	727
43	40,18450628	-2,020359591	1390	2	30	70,00	29,16	0,70	10,5	804
44	40,17974229	-2,023787386	1357	1	230	85,00	38,77	0,73	10,3	786
45	40,01612761	-1,843282515	1358	6	250	70,00	20,89	0,77	12,1	518
46	40,18671368	-2,014008005	1348	12	290	45,00	43,16	0,71	10,2	821
47	39,93642003	-1,938350493	1353	2	245	55,00	14,97	0,74	12,0	610
48	40,21079887	-1,945902589	1398	2	245	45,00	21,55	0,74	11,5	602
49	40,26263778	-1,970935045	1375	1	245	65,00	29,96	0,73	9,9	777
50	40,12924466	-2,084415977	1370	4	290	50,00	20,83	0,72	12,0	734
51	40,23805714	-1,868256786	1362	10	270	60,00	42,85	0,76	10,2	648
52	40,27451874	-1,957616743	1370	2	233	50,00	15,10	0,74	9,9	730
53	40,27829728	-1,958029221	1400	5	210	30,00	15,82	0,78	9,7	754
54	40,18596178	-1,96906408	1376	1	260	85,00	38,98	0,73	10,2	704
55	40,08781987	-1,99121429	1360	6	240	50,00	27,01	0,78	10,9	706
56	40,11045659	-1,845159113	1320	40	270	40,00	37,07	0,72	10,0	703
57	40,10060896	-1,949188968	1355	0	235	80,00	55,90	0,72	10,4	737
58	40,62616127	-2,000373371	1100	30	240	30,00	27,77	0,95	9,6	845
59	40,48965548	-2,018626257	1135	18	210	40,00	26,52	0,93	10,5	721
60	40,11106976	-1,917980311	1335	2	250	25,00	41,04	0,74	10,4	700
61	40,11103232	-1,91397968	1320	5	238	20,00	40,51	0,77	10,5	680
62	40,15604595	-1,932718596	1412	2	210	25,00	34,56	0,75	10,0	720
63	40,18709568	-1,935086563	1323	3	90	35,00	24,39	0,73	10,5	660
sistema Prebético										
64	38,56906232	-2,433208121	1575	40	120	75,00	25,41	0,98	9,9	784
65	38,52034659	-2,505446509	1311	38	310	65,00	28,43	0,47	11,1	681
66	38,52102044	-2,504960099	1332	44	240	50,00	25,88	0,97	11,1	681
67	38,46204812	-2,441416691	1225	35	160	85,00	48,34	1,06	13,2	575
68	38,48236882	-2,37006078	1290	30	150	85,00	46,53	1,05	13,0	570
69	38,46012648	-2,440984504	1125	45	150	40,00	42,46	1,07	13,2	575
70	38,4532413	-2,439112248	1200	45	160	55,00	19,43	1,06	12,4	676
71	38,52578062	-2,424530687	1509	19	125	35,00	39,89	0,94	10,4	718
72	38,52695126	-2,420689611	1524	18	120	55,00	42,57	0,92	10,4	718
73	38,52836953	-2,419553931	1522	21	180	40,00	61,87	0,93	10,4	718
74	38,56567375	-2,391889314	1463	56	95	70,00	36,75	0,68	10,7	678
75	38,56468052	-2,394996824	1463	54	210	75,00	38,05	1,03	10,7	678
76	38,57345482	-2,430257763	1601	15	260	50,00	20,19	0,84	9,9	784
77	38,52965728	-2,505749912	1426	26	240	50,00	27,43	0,96	11,2	671
78	38,56461425	-2,490910128	1486	18	310	40,00	24,76	0,63	11,0	719
79	38,66439797	-2,395273603	1260	30	120	55,00	27,11	0,98	12,0	672
80	38,23533662	-2,339244392	1350	35	140	40,00	30,47	1,06	11,1	538
81	38,18057924	-2,347697406	1290	20	165	25,00	31,25	0,96	10,6	601
82	38,24464592	-2,399533057	1310	18	150	35,00	29,07	0,96	10,3	740

83	38,56509632	-2,565826375	1360	25	265	65,00	33,52	0,83	11,7	761
84	38,53617582	-2,539610452	1380	20	270	65,00	34,31	0,81	11,6	754
85	38,53566683	-2,569261869	1345	17	270	45,00	34,29	0,81	12,7	681
86	38,55410015	-2,534916963	1350	10	300	60,00	35,86	0,71	11,4	759
87	38,57071571	-2,447280206	1480	20	245	90,00	50,40	0,91	11,0	755
88	38,08828238	-2,45973583	1600	20	145	40,00	45,22	0,98	9,4	681
89	38,11300833	-2,295506319	1360	15	160	50,00	26,07	0,92	10,8	517
90	38,0900401	-2,490045357	1360	10	150	20,00	42,46	0,87	10,3	607
91	38,15477915	-2,431453073	1350	15	170	50,00	23,95	0,91	10,8	620
92	38,14586112	-2,285410136	1310	5	145	25,00	39,72	0,81	11,9	456
93	38,1666746	-2,454009291	1480	10	150	30,00	38,32	0,87	12,4	516
94	38,10534983	-2,461149982	1510	35	160	80,00	43,97	1,06	10,2	590
95	38,05369669	-2,368520893	1610	30	145	50,00	28,54	1,05	8,6	585
96	38,11012443	-2,439510388	1475	30	160	50,00	28,45	1,04	10,7	544
97	38,18370453	-2,295853655	1260	15	160	40,00	26,84	0,92	12,6	455
98	38,10401366	-2,356773451	1580	30	155	75,00	35,41	1,05	10,3	563
99	38,1012456	-2,343521845	1630	20	180	75,00	34,90	0,92	10,0	579
100	38,39507772	-2,468293604	1270	18	165	25,00	41,93	0,95	10,2	775
101	38,59771859	-2,369478742	1345	15	160	60,00	21,46	0,92	11,2	616
102	38,55360558	-2,400391817	1525	25	320	45,00	35,12	0,53	10,0	733
103	38,58583591	-2,350431279	1388	30	315	40,00	24,56	0,51	12,0	527
104	38,56955463	-2,421472626	1512	30	130	30,00	42,61	1,02	10,4	743
105	38,3202668	-2,456462755	1330	20	140	45,00	36,99	0,97	12,3	537
106	38,31965623	-2,424814009	1385	10	160	45,00	37,15	0,87	14,3	453
107	38,1248361	-2,30361858	1514	25	150	55,00	38,47	1,02	10,2	555
108	38,58427386	-2,290914403	1308	30	290	20,00	37,88	0,66	11,3	633
109	38,52629856	-2,467329418	1510	20	105	20,00	39,83	0,88	11,0	737
110	38,66635101	-2,364210515	1305	15	300	25,00	40,53	0,69	11,5	683

PDIR = radiación potencial directa incidente, Tm = temperatura media, Pa = precipitación anual.

Anexo 2. Nombre científico de las especies de líquenes epífitos identificadas en el estudio y agrupadas según su forma de crecimiento. N° de parcelas indica en cuántas parcelas ha sido encontrada la especie y N° de árboles indica en cuántos árboles ha sido identificada la especie (ambas por sistema montañoso).

Especie	N° parcelas	N° árboles	N° parcelas	N° árboles
CRUSTÁCEOS INCONSPICUOS	sIm		sP	
<i>Buellia disciformis</i> (Fr.) Mudd	14	88	20	152
<i>Buellia griseovirens</i> (Turner & Borrer ex Sm.) Almb.	14	128	20	113
<i>Caloplaca ferruginea</i> (Hudson) Th. Fr.	14	108	35	268
<i>Caloplaca herbidella</i> (Hue) H. Magn.	0	0	10	40

<i>Caloplaca holocarpa</i> (Hoffm. ex Ach.) A. E. Wade	1	1	2	22
<i>Candelariella vitellina</i> (Hoffm.) Müll. Arg.	17	58	16	92
<i>Candelariella xanthostigma</i> (Pers. ex Ach.) Lettau	0	0	1	3
<i>Lecanora carpinea</i> (L.) Vain.	1	1	3	29
<i>Lecanora chlarotera</i> Nyl.	16	115	20	141
<i>Lecanora expallens</i> Ach.	38	300	44	365
<i>Lecanora horiza</i> (Ach.) Lindasy	11	56	8	36
<i>Lecanora hypoptoides</i> (Nyl.) Nyl.	2	2	0	0
<i>Lecanora intumescens</i> (Rebent.) Rabenh.	0	0	2	5
<i>Lecanora nemoralis</i> Makar.	1	6	0	0
<i>Lecanora pulicaris</i> (Pers.) Ach.	14	52	3	7
<i>Lecanora strobilina</i> (Spreng.) Kieff.	14	52	5	9
<i>Lecanora varia</i> (Hoffm.) Ach.	39	248	40	297
<i>Lecidea holopolia</i> (Tuck.) Zahlbr.	19	90	7	37
<i>Lecidea hypopta</i> Ach.	17	81	0	0
<i>Lecidea hypoptella</i> Nyl.	5	24	0	0
<i>Lecidella elaeochroma</i> (Ach.) M. Choisy	5	38	10	64
<i>Micarea denigrata</i> (Fr.) Hedl.	0	0	3	7
<i>Micarea prasina</i> Fr.	4	7	0	0
<i>Microcalicium disseminatum</i> (Ach.) Vain.	2	3	0	0
<i>Placynthiella icmalea</i> (Ach.) Coppins & P. James	48	421	28	129
<i>Placynthiella uliginosa</i> (Schrader) Coppins & P. James	11	39	5	26
<i>Rinodina archaea</i> (Ach.) Arnold	1	7	9	45
<i>Rinodina septentrionalis</i> Malme	4	10	0	0
<i>Tephromela atra</i> (Hudson) Hafellner	0	0	6	19
<i>Trapeliopsis flexuosa</i> (Fr.) Coppins & P. James	62	740	33	296
<i>Trapeliopsis granulosa</i> (Hoffm.) Lumbsch	4	7	5	9
CRUSTÁCEOS CONSPICUOS	sIm		sP	
<i>Chrysothrix candelaris</i> (L.) J. R. Laundon	4	15	2	20
<i>Lepraria incana</i> (L.) Ach.	0	0	10	52
<i>Ochrolechia pallescens</i> (L.) A. Massal.	36	277	11	38
<i>Ochrolechia szatalaensis</i> Vers.	0	0	2	8
<i>Ochrolechia turneri</i> (Sm.) Hasselrot	48	441	14	98
<i>Pertusaria albescens</i> (Hudson) Choisy & Werner	0	0	11	59
<i>Pertusaria amara</i> (Ach.) Nyl.	9	28	15	63
<i>Pertusaria hemisphaerica</i> (Flörke) Erichsen	29	124	15	63
<i>Pertusaria leioplaca</i> DC.	2	3	0	0
<i>Pertusaria ophthalmiza</i> (Nyl.) Nyl.	0	0	1	4
<i>Phlyctis argena</i> (Sprengel) Flotow	46	303	16	94
CRUSTÁCEOS CALICIOIDES	sIm		sP	
<i>Calicium abietinum</i> Pers.	0	0	5	49
<i>Calicium glaucellum</i> Ach.	5	32	8	41
<i>Calicium salicinum</i> Pers.	3	11	3	22
<i>Calicium viride</i> Pers.	4	11	8	43
<i>Chaenotheca brunneola</i> (Ach.) Müll. Arg.	3	6	3	7
<i>Chaenotheca chrysocephala</i> (Turner ex Ach.) Th. Fr.	17	108	14	98

<i>Chaenotheca ferruginea</i> (Turner & Borrer) Mig.	8	52	10	71
<i>Chaenotheca furfuracea</i> (L.) Tibell	14	85	9	42
<i>Chaenotheca phaeocephala</i> (Turner) Th. Fr.	4	14	4	24
<i>Chaenotheca trichialis</i> (Ach.) Th. Fr.	0	0	1	7
<i>Chaenotheca xyloxena</i> Nádv.	0	0	2	21
<i>Cyphelium inquinans</i> (Sm.) Trevisan	0	0	1	5
<i>Cyphelium tigillare</i> (Ach.) Ach.	1	1	2	2
<i>Mycocalicium subtile</i> (Pers.) Szat.	5	35	13	82
ESCUAMULOSOS	sIm		sP	
<i>Hypocenomyce anthracophila</i> (Nyl.) P. James & G. Schneider	18	97	7	44
<i>Hypocenomyce scalaris</i> (Ach. ex Lilj.) M. Choisy	41	362	20	120
FOLIÁCEOS ANCHOS	sIm		sP	
<i>Melanelia elegantula</i> (Zahlbr.) Essl.	11	73	26	127
<i>Melanelia exasperata</i> (De Not.) Essl.	0	0	1	9
<i>Melanelia exasperatula</i> (Nyl.) Essl.	11	50	10	82
<i>Melanelia glabra</i> (Schaer.) Essl.	1	1	0	0
<i>Melanelia laciniatula</i> (Flagey ex H. Olivier) Essl.	1	1	10	40
<i>Parmelia acetabulum</i> (Neck.) Duby	1	3	1	8
<i>Parmelia saxatilis</i> (L.) Ach.	63	792	46	618
<i>Parmelia submontana</i> Nádv. ex Hale	3	5	2	4
<i>Parmelia sulcata</i> Taylor	1	1	15	57
<i>Parmelia tiliacea</i> (Hoffm.) Ach.	2	3	13	57
<i>Platismatia glauca</i> (L.) W. L. Culb. & C. F. Culb.	55	724	44	551
FOLIÁCEOS ESTRECHOS	sIm		sP	
<i>Candelaria concolor</i> (Dickson) Stein	2	5	2	5
<i>Hypogymnia farinacea</i> Zopf	53	649	42	529
<i>Hypogymnia physodes</i> (L.) Nyl.	62	788	45	546
<i>Hypogymnia tubulosa</i> (Schaer.) Hav.	17	137	18	105
<i>Imshaugia aleurites</i> (Ach.) S. L. F. Meyer	42	381	14	115
<i>Parmeliopsis ambigua</i> (Hoffm.) Nyl.	13	91	4	15
<i>Physcia adscendens</i> H. Olivier	2	5	3	16
<i>Physcia aipolia</i> (Ehrh. ex Humb.) Fűrnr.	1	4	0	0
<i>Physcia semipinnata</i> (J. F. Gmelin) Moberg	0	0	1	1
<i>Physcia tenella</i> (Scop.) DC.	2	4	1	7
<i>Physconia enteroxantha</i> (Nyl.) Poelt	1	7	2	5
<i>Xanthoria parietina</i> (L.) Th. Fr.	1	2	0	0
FRUTICULOSOS CILÍNDRICOS	sIm		sP	
<i>Bryoria capillaris</i> (Ach.) Brodo & D. Hawksw.	1	2	0	0
<i>Bryoria fuscescens</i> (Gyelnik) Brodo & D. Hawksw.	14	118	1	2
<i>Bryoria implexa</i> (Hoffm.) Brodo & D. Hawksw.	11	50	0	0
<i>Usnea hirta</i> (L.) Weber ex F. H. Wigg.	50	534	3	5
<i>Usnea subfloridana</i> Stirton	2	5	0	0
<i>Usnea wasmuthii</i> Räsänen	14	25	0	0
FRUTICULOSOS DORSIVENTRALES	sIm		sP	
<i>Anaptychia ciliaris</i> (L.) Körb.	0	0	1	2
<i>Cetraria chlorophylla</i> (Willd.) Vain.	3	13	0	0

<i>Evernia prunastri</i> (L.) Ach.	32	180	36	276
<i>Pseudevernia furfuracea</i> (L.) Zopf	63	881	45	604
<i>Ramalina farinacea</i> (L.) Ach.	9	31	14	58
MIXTOS	sIm		sP	
<i>Cladonia chlorophaea</i> (Flörke ex Sommerf.) Sprengel	0	0	5	21
<i>Cladonia coniocraea</i> (Flörke) Sprengel	28	143	29	207
<i>Cladonia cyathomorpha</i> Stirt. ex Walt. Watson	0	0	2	5
<i>Cladonia fimbriata</i> (L.) Fr.	48	415	18	120
<i>Cladonia glauca</i> Flörke	0	0	1	3
<i>Cladonia humilis</i> (With.) J. R. Laundon	0	0	2	3
<i>Cladonia ochrochlora</i> Flörke	0	0	3	9
<i>Cladonia ramulosa</i> (With.) J. R. Laundon	1	1	5	15
<i>Cladonia subulata</i> (L.) Weber ex F. H. Wigg.	0	0	1	1

Nº = número, sIm = sistema Ibérico meridional, sP = sistema Prebético.