



Universidad **César Vallejo**

FACULTAD DE INGENIERÍA Y ARQUITECTURA
ESCUELA PROFESIONAL DE INGENIERÍA AMBIENTAL

**Desafíos y Oportunidades de los Rasgos Funcionales en la
Ecología de los Líquenes: Revisión Sistemática**

TESIS PARA OBTENER EL TÍTULO PROFESIONAL DE:
INGENIERA AMBIENTAL

AUTORAS:

Díaz Medina, Jhany Rosmery (ORCID: 0000-0003-2384-767X)

Retamozo Arias, Gaby Judith (ORCID: 0000-0002-7770-0799)

ASESOR:

Mgtr. Reyna Mandujano, Samuel Carlos (ORCID: 0000-0002-0750-2877)

LÍNEA DE INVESTIGACIÓN:

Calidad y Gestión de los Recursos Naturales

LIMA – PERÚ

2022

Dedicatoria

Dedico este trabajo principalmente a Dios, por haberme dado la vida y permitirme llegar a este momento de mi formación profesional. A mis padres pues sin ellos no lo habría logrado. Su bendición a diario a lo largo de mi vida me protege y me lleva por el camino del bien. Por último, a mis hermanos y esposo, gracias por siempre estar conmigo en todo momento.

Retamozo Arias, Gaby Judith

El presente trabajo de investigación lo dedico a Dios a mis padres y hermanos, quiénes fueron mi principal motivo e inspiración para poder lograr este gran sueño de titularme como ingeniera ambiental.

Diaz Medina, Jhany Rosmery

Agradecimiento

En primera instancia agradezco a mis formadores, mis padres, personas de gran sabiduría quienes se han esforzado por ayudarme a llegar al punto en el que me encuentro.

El camino no ha sido fácil por ello quiero agradecer a mi esposo, quien estuvo conmigo apoyándome moralmente desde un comienzo.

Retamozo Arias, Gaby Judith

Agradezco a la Universidad Cesar Vallejo por darme la oportunidad de poder graduarme en su prestigiosa institución en la carrera de ingeniería ambiental, así mismo, agradezco mucho a Dios y a mis padres quienes me han estado apoyando en todo momento.

Diaz Medina, Jhany Rosmery

Índice de contenidos

Caratula	i
Dedicatoria	ii
Agradecimiento	iii
Índice de Contenidos	iv
Índice de Tablas	v
Índice de Figuras	vi
Resumen	vii
Abstract	viii
I. INTRODUCCIÓN	1
II. MARCO TEÓRICO	6
III. METODOLOGÍA	12
3.1. Tipo y diseño de investigación	12
3.2. Categorías, subcategorías y matriz de categorización apriorística	13
3.3. Escenario de estudio	14
3.4. Participantes	14
3.5. Técnicas e instrumentos de recolección de datos	14
3.6. Procedimientos	16
3.7. Rigor científico	16
3.8. Método de análisis de información	16
3.9. Aspectos éticos	17
IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	18
4.1. Tipos de Rasgos	18
4.2. Combinaciones e interacciones de rasgos	28
4.3. Escalas espaciotemporales	34
V. CONCLUSIONES	46
VI. RECOMENDACIONES	47
REFERENCIAS	50

Índice de tablas

Tabla N° 1.	Matriz de Categorización Apriorística	13
Tabla N° 2.	Un glosario de terminología utilizada para clasificar los enfoques basados en rasgos	15

Índice de figuras

- Figura N° 1. Esquema para mostrar tipos contrastantes de rasgos que podrían producir datos cualitativos (formas) o cuantitativos (cinta métrica), y su relación potencial con los impulsores ambientales que controlan la respuesta de una especie/comunidad, y/o el efecto en los procesos del ecosistema. 10
- Figura N° 2. Un esquema para sugerir cómo los rasgos de respuesta de los líquenes, especialmente aquellos relacionados con el parámetro fisiológico clave de la hidrología del talo (forma de crecimiento, tipo de fotobionte), también pueden afectar el entorno físico del balance de agua y energía como un servicio ecosistémico regulador, al mismo tiempo que se vinculan con la biogeoquímica. como un servicio ecosistémico de apoyo. En cuanto a los rasgos de efecto, las cajas representan lo que son medidas rutinariamente categóricas y las elipses continuas. 25
- Figura N° 3. Una muestra de estudios de líquenes basados en rasgos, comparando el uso de la escala temporal y espacial (ejes vertical y horizontal), al considerar la escala de organización biológica (color) y los factores ambientales de interés (numerados) para **(a)** rasgos de respuesta y **(b)** rasgos de efecto 36

Resumen

La ecología comunitaria ha experimentado una transición importante, desde un enfoque en los patrones de composición taxonómica, hasta revelar los procesos subyacentes al ensamblaje de la comunidad a través del análisis de los rasgos funcionales de las especies. El poder del enfoque de rasgos funcionales es su generalidad, su capacidad predictiva, por ejemplo, con respecto al cambio ambiental y, a través de la vinculación de los rasgos de respuesta y efecto, la síntesis del ensamblaje de la comunidad con la función y los servicios del ecosistema. Los líquenes son una fuente potencialmente rica de información sobre cómo los rasgos gobiernan la estructura y función de la comunidad, creando así la oportunidad de integrar mejor los líquenes en los estudios ecológicos "principales", mientras que la ecología y la conservación de los líquenes también pueden beneficiarse del uso del enfoque de rasgos como una herramienta de investigación. Este estudio reúne una variedad de perspectivas de autores para revisar el uso de rasgos en liquenología. Enfatiza los tipos de rasgos que los liquenología han utilizado en sus estudios, tanto la respuesta como el efecto, la agrupación de rasgos hacia la evolución de las estrategias de historia de vida y la importancia crítica de la escala (tanto espacial como temporal) en la ecología funcional de los rasgos.

Palabras claves: Ecología funcional, estrategia de historia de vida, rasgos de efecto, rasgos de respuesta, servicios ecosistémicos.

Abstract

Community ecology has undergone an important transition, from a focus on taxonomic composition patterns, to revealing the processes underlying community assembly through the analysis of species' functional traits. The power of the functional trait approach is its generality, its predictive capacity, for example, with respect to environmental change and, through the linking of response and effect traits, the synthesis of community assembly with ecosystem function and services. Lichens are a potentially rich source of information on how traits govern the structure and function of the community, thus creating the opportunity to better integrate lichens into "major" ecological studies, while ecology and lichen conservation can also benefit from using the trait approach as a research tool. This study brings together a variety of author perspectives to review the use of traits in lichenology. Emphasizes the types of traits that lichenology has used in its studies, both the response and the effect, the grouping of traits towards the evolution of life history strategies and the critical importance of scale (both spatial and temporal) in the functional ecology of traits.

Keywords: Ecosystem services, effect traits, functional ecology, life history strategy, response traits.

I. INTRODUCCIÓN

Centrándose en grupos como las plantas vasculares y los invertebrados de agua dulce, el enfoque ecológico para explicar la biodiversidad ha experimentado una transición importante desde el enfoque específico, taxonómicamente descriptivo y basado en patrones (Whittaker 1960), hacia el enfoque dinámico basado en procesos, generalizable y predictivo (Kraft y Ackerly 2010). La lógica detrás de esta transición es la identificación de rasgos funcionales (Violle et al. 2007) como los atributos medibles del fenotipo de un organismo que dan cuenta de su respuesta ecológica a uno o más gradientes bióticos o abióticos, espaciales o temporales que constituyen el medio ambiente.

En consecuencia, las distribuciones, ocurrencia y abundancia de especies de líquenes, y sus contribuciones a la estructura de la comunidad, se explican mediante la identificación de patrones no aleatorios de rasgos funcionales en el espacio y el tiempo, lo que permite la subsiguiente inferencia de reglas de ensamblaje (Weiher, Clarke y Keddy 1998).

Los líquenes tienen un potencial importante pero aún no realizado para completar esta transición conceptual de patrón a proceso. Por ejemplo, como la combinación cohabitante de hongos y algas (y/o cianobacterias), se encuentran dentro del ámbito de los "microorganismos", pero a menudo tienen un tamaño y una longevidad adecuados para la investigación práctica y, por lo tanto, son susceptibles de herramientas ecológicas estándar, pueden abrir una ventana sobre la respuesta de las especies y el ensamblaje de la comunidad relevante para un espectro más amplio de la biodiversidad de la Tierra.

También son el resultado de un proceso evolutivo complejo que involucra a los diferentes socios simbióticos y conduce a una diversidad de fenotipos que reflejan, en diversos grados, radiación adaptativa o evolución convergente, proporcionando así el rico marco multivariado necesario para explorar los vínculos entre aptitud ecológica, gradientes ambientales y función del ecosistema.

La aplicación de un enfoque basado en rasgos a los líquenes también tiene importantes beneficios prácticos en la conservación; por ejemplo, es la diferencia entre una lista taxonómica como la de los indicadores de líquenes observados para asociarse con la continuidad ecológica (Coppins y Coppins 2002), y comprender, con su mayor confianza, las características de la biología de los líquenes que están mecánicamente vinculadas a las condiciones de crecimiento antiguo debido a las interacciones con las limitaciones ambientales (Williams y Ellis 2018).

Siendo el caso de que los rasgos funcionales pueden contribuir a entender las respuestas de las especies a variables ambientales (ver Tipos de rasgos, a continuación), así mismo, bajo esa misma línea, pueden exorar consecuencias para los ecosistemas y sus procesos (Rasgos de efecto). En esta revisión se explora el poder multifacético de este enfoque de rasgos funcionales, tal como se aplica a los líquenes. Hay tres puntos clave que se quiere enfatizar:

En primer lugar, el enfoque basado en rasgos es integrador, ya que los rasgos se pueden explorar con respecto a la composición y riqueza de la comunidad, explicando la respuesta de las especies al medio ambiente, pero también el efecto que las especies tienen dentro de los ecosistemas, tendiendo así un puente entre la dicotomía clásica de ' Modelos de nicho grinnelianos y eltonianos (ver Rasgos de efectos, más abajo).

En segundo lugar, es un enfoque que vincula la biología evolutiva, la adaptación del fenotipo, con la ecología porque se centra en los atributos fenotípicos que confieren diferencias de aptitud en el espacio ambiental (ver Combinaciones e interacciones de rasgos, más adelante); estos son el resultado tanto de la selección natural como de los procesos estocásticos que pueden explicar la distribución de especies, la ocurrencia o abundancia y la estructura de la comunidad.

En tercer lugar, es escalable, ya que los rasgos pueden vincularse a la aclimatación si son lábiles, lo que explica la composición y la riqueza de la comunidad con respecto a la variación de rasgos intraespecíficos, o explica el cambio de composición interespecífico donde el cambio ambiental (espacial o temporal)

provoca la disminución y el aumento de la aptitud de especies en los límites de sus diferencias de rasgos (ver Escalas espaciotemporales, a continuación).

Además de unir estos puntos, los enfoques basados en rasgos también pueden ofrecer una ruta a través de la aplicación problemática de la sistemática de líquenes a la ecología de líquenes, en la que los conceptos taxonómicos pueden volverse difíciles de aplicar en la práctica, como lo demuestra la falta de caracteres de campo discernibles entre los conocidos. especie (Corsie, Harrold y Yahr 2019).

Un enfoque en los rasgos puede evitar que los líquenes se conviertan en una especialidad cada vez más limitada dentro de la ecología, ofreciendo en cambio una ruta práctica hacia la integración si un espectro de rasgos funcionales puede ser identificado y aplicado por ecólogos no especialistas. En consecuencia, los enfoques basados en rasgos son posiblemente más poderosos, a pesar de ser más fáciles de usar en su aplicación (Benítez et al. 2018).

De manera similar, si bien las conclusiones ecológicas pueden ser difíciles de generalizar si se extraen del análisis de los nombres de las especies, dadas las diferencias en los grupos regionales de especies que reflejan historias evolutivas o biogeográficas independientes, el uso de rasgos brinda la oportunidad de reconocer reglas ecológicas generales que gobiernan la forma en que las comunidades se ensamblan, a pesar de las diferencias en el grupo de especies.

Hasta la fecha, la aplicación de la investigación basada en rasgos para comprender las distribuciones, ocurrencia o abundancia de líquenes y/o la estructura de la comunidad de líquenes ha sido demostradamente efectiva y esto se destaca a través de la selección de ejemplos a continuación. No obstante, en dichas investigaciones y sus enfoques no se observa un marco metodológico común; estas diferencias se aprecian en las nomenclaturas de clasificación de los rasgos, llegando a diferencias entre los rasgos y las respuestas ambientales referentes a las funciones del ecosistema.

Aunque ciertos rasgos ahora están integrados y se usan de forma rutinaria para explicar la respuesta de los líquenes, como la diferencia fisiológica entre los clorolíquenes y los cianolíquenes de algas verdes (Lange et al. 2007), estudios recientes también muestran que, dentro de estas categorías, existen diferencias fisiológicas y funcionales relevantes que puede resolver más finamente la respuesta del líquen (Phinney, Solhaug y Gauslaa 2019).

Hay una síntesis emergente en torno a otros rasgos potencialmente generalizables, especialmente la respuesta del líquen explicada por los vínculos entre el fenotipo y la hidratación del tallo (Gauslaa 2014), aunque, de nuevo, a menudo persisten desafíos clave, incluida la forma en que los fenotipos estructuralmente diferentes pueden converger en la misma respuesta hidrológica (Ure y Stanton 2019). Hay cuestiones metodológicas por resolver sobre cómo se reconoce y se trata analíticamente esta convergencia en la respuesta.

Reconociendo tanto la oportunidad significativa que brindan los estudios de rasgos funcionales como los desafíos involucrados, y sin querer proporcionar respuestas demasiado prescriptivas, esta investigación proporciona una revisión basada en rasgos en ecología de líquenes, señalando una serie de recomendaciones que pueden cambiar el campo hacia adelante. Enfatiza los tipos de rasgos que los liquenólogos han utilizado en sus estudios, tanto de respuesta como de efecto, la agrupación de rasgos hacia estrategias de historia de vida y la importancia crítica de la escala (tanto espacial como temporal) en la ecología funcional de los rasgos.

Sobre la base de realidad problemática presentada se planteó el problema general y los problemas específicos de la investigación. El problema general de la investigación fue ¿Qué desafíos y oportunidades representan los rasgos funcionales en la ecología de los líquenes? Los problemas específicos de la investigación fueron los siguientes:

- **PE1:** ¿Qué tipos de rasgos funcionales se asocian a los líquenes?
- **PE2:** ¿Cuáles combinaciones e interacciones de rasgos existen respecto a los líquenes?

- **PE3:** ¿Qué escalas espaciotemporales representan los rasgos funcionales de los líquenes?

El objetivo general fue Revisar los desafíos y oportunidades que representan los rasgos funcionales en la ecología de los líquenes. Los objetivos específicos fueron los siguientes:

- **OE1:** Identificar los tipos de rasgos funcionales que se asocian a los líquenes.
- **OE2:** Analizar las combinaciones e interacciones de rasgos funcionales que existen respecto a los líquenes.
- **OE3:** Esbozar las escalas espaciotemporales que representan los rasgos funcionales de los líquenes.

II. MARCO TEÓRICO

A continuación, se presentan los antecedentes más relevantes en respuesta a los tipos de rasgos funcionales que se asocian a los líquenes; las combinaciones e interacciones de rasgos funcionales que existen respecto a los líquenes y las escalas espaciotemporales que representan los rasgos funcionales de los líquenes.

Ellis y Eaton (2021) en su estudio exploraron un gremio prioritario para la conservación, las epífitas de cianolíquenes en la selva tropical templada, cuantificando la respuesta del nicho al macroclima y las estructuras del paisaje o del bosque que determinan el microclima. Basado en un estudio de epífitas en una región central de la selva tropical templada europea (oeste de Escocia), un modelo de aprendizaje automático de 'bosque aleatorio' confirmó una fuerte respuesta de cianolíquenes a la sequía del verano, así como los efectos de la distancia al agua corriente, la carga de calor topográfica y los árboles. identidad de especies, que modifican el régimen de humedad local y/o las tasas de crecimiento de líquenes. Usando la política actual como criterio, se podría lograr una expansión forestal suficiente con relativa rapidez para los sitios afectados en la mediana, pero con tiempos para la entrega del bosque que se extienden a más de 10, 20 y 25 años para sitios en los percentiles 75, 90 y 95 de disminución de cianolíquenes. Además, la extensión de nuevos bosques requeridos y los tiempos de entrega aumentan casi tres veces en promedio, a medida que los nuevos bosques se distribuyen en zonas ribereñas más amplias.

Di Nuzzo et al. (2021) exploraron la influencia de los factores climáticos en los patrones de diversidad de múltiples taxones (líquenes, briófitas y plantas vasculares) a lo largo de un fuerte gradiente altitudinal para predecir la dinámica de las comunidades en futuros escenarios de cambio climático en las regiones mediterráneas. Analizaron (1) patrones de riqueza de especies en términos de especies adaptadas al calor, intermedias y adaptadas al frío; (2) patrones de diversidad beta por pares, que también representan sus dos componentes diferentes, el reemplazo de especies y la diferencia de riqueza; (3) la influencia de las variables climáticas en los rasgos funcionales de las especies. Según nuestras

observaciones, las criptógamas poiquilohídricas podrían verse más afectadas por el cambio climático que las plantas vasculares. Sin embargo, también se encontraron relaciones contrastantes de especie-clima y rasgos-clima entre líquenes y briófitas, lo que sugiere que cada grupo puede ser sensible a diferentes componentes del cambio climático.

Wardle et al. (2020) estudiaron un sistema bien caracterizado de 30 islas lacustres en el norte de Suecia que colectivamente representan una cronosecuencia regresiva posterior al incendio de 5000 años. Para cada isla, se estableció un experimento que involucró la remoción factorial completa de tres grupos funcionales de plantas (raíces de árboles, arbustos enanos y musgos), y de tres especies de arbustos enanos. Después de 19 años, se tomaron varias medidas de disponibilidad de N y P en el suelo, y medimos N y P foliar para cada especie de arbusto enano, para cada parcela en el experimento. Sus resultados sugieren que la retrogresión y los cambios asociados en la disponibilidad de nutrientes y las proporciones de N a P del suelo son impulsados principalmente por procesos pedogenéticos a largo plazo en oposición a los efectos a corto plazo de las comunidades de plantas en la disponibilidad de N y P del suelo. En términos más generales, ilustran el valor de las manipulaciones experimentales a largo plazo y a gran escala de las comunidades de plantas para mostrar cómo los efectos de la pérdida de biodiversidad en las propiedades de los ecosistemas varían entre ecosistemas contrastantes.

Hurtado, P., Prieto, et al. (2020) Investigaron la variación en nueve rasgos relacionados con el rendimiento fotosintético, el uso del agua y la adquisición de nutrientes aplicando análisis comparativos filogenéticos en comunidades de líquenes epífitos en hayas en toda Europa. El tipo de fotobionte y la forma de crecimiento capturaron diferencias en ciertos rasgos fisiológicos cuya variación estuvo determinada en gran medida por procesos evolutivos (es decir, la historia filogenética), aunque el componente intraespecífico no fue despreciable. Las fluctuaciones de temperatura estacionales también tuvieron un impacto en la variación de los rasgos, mientras que el contenido de nitrógeno dependía del tipo de fotobionte en lugar de la deposición de nitrógeno. La inconsistencia de la

covariación de rasgos entre y dentro de las especies impidió establecer estrategias importantes de uso de recursos en los líquenes. Sin embargo, identificamos un patrón general relacionado con la estrategia de uso del agua. Por lo tanto, para revelar de manera sólida las respuestas de los líquenes en diferentes escenarios climáticos, es necesario incorporar la variación y la covariación de rasgos tanto entre especies como dentro de las especies.

Van Zuijlen, Roos, Klanderud, Lang, Wardle, et al. (2020) estudiaron la descomposición de líquenes y briófitos a nivel de comunidad y de especie individual (utilizando 21 especies y géneros) recolectados de un gradiente de altitud en los alpinos de Noruega. Para aislar el efecto de la elevación sobre la calidad de la hojarasca, utilizamos un bioensayo de laboratorio estandarizado para medir la descomposición. Encontraron que la descomposición de líquenes y briófitos a nivel comunitario aumentó con la elevación y, por lo tanto, con la disminución de la temperatura. Por el contrario, la liberación de fósforo de la cama disminuyó con la elevación, mientras que la liberación de nitrógeno no respondió. La descomposición se explicó por las concentraciones de nutrientes, el pH de la hojarasca y la identidad del grupo de productores primarios (líquenes versus briófitas) tanto a nivel de especie individual como de comunidad. El recambio de especies (cambios en la composición y abundancia de especies) fue el principal impulsor de la descomposición a lo largo de la elevación a nivel de comunidad, a pesar de que algunos de los rasgos que explican la descomposición muestran una alta variabilidad intraespecífica.

Favero-Longo y Viles (2020) revisaron la plétora de metodologías tradicionales e innovadoras para caracterizar litobiontes en superficies de piedra de patrimonio cultural CHSS en términos de biodiversidad, interacción con el sustrato de piedra e impactos en la durabilidad. Dicho diagnóstico se adquirió caso por caso, ya que es poco probable que los enfoques generalizados sean adecuados para todos los litobiontes, litologías, contextos ambientales y culturales o tipos de mampostería. Las estrategias para controlar los litobiontes biodeteriogénicos en CHSS se basaron de manera similar en la evaluación experimental de su eficacia, incluido el seguimiento a largo plazo de los efectos sobre la biorreceptividad y su seguridad

ambiental. Siendo así, esta revisión examinó la eficacia de los métodos de control basados en biocidas tradicionales-comerciales, asím mismo, en la aplicación innovadora de sustancias de origen vegetal y microbiano, y técnicas físicas.

Se procede a explicar las bases teóricas y conceptos asociados a los desafíos y oportunidades que representan los rasgos funcionales en la ecología de los líquenes, con el fin de esclarecer previamente conceptos para facilitar la comprensión de los resultados.

Los rasgos funcionales pueden explicarse como los atributos fenotípicos que explican la respuesta ecológica de una especie a uno o más gradientes bióticos o abióticos, espaciales o temporales que constituyen el ambiente.









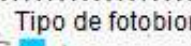


Como se indicó anteriormente, estos rasgos de respuesta (Lavorel y Garnier 2002) controlarán las diferencias de aptitud a través de los gradientes ambientales (tasas de establecimiento, supervivencia, reproducción), afectando así las distribuciones de especies de líquenes, la ocurrencia o abundancia, y acumulativamente entre especies, la estructura de la comunidad. Si están bien caracterizados, estos rasgos pueden proporcionar información indirecta sobre sus controles ambientales, siendo útiles para monitorear cambios ambientales en el espacio y el tiempo, incluidos cambios que pueden ser más difíciles de estudiar por otros medios (como la contaminación del aire).

Los rasgos funcionales también pueden describirse como el efecto de una especie en los procesos del ecosistema. Estos rasgos de efecto (Lavorel y Garnier 2002) se centran en cómo un cambio en la distribución, presencia o abundancia de especies de líquenes y/o estructura de la comunidad puede tener consecuencias para el funcionamiento del ecosistema, como la fijación de nitrógeno de líquenes relevante para la biogeoquímica terrestre, a través de la contribución al ciclo de nutrientes (GREEN et al. 1980).

Estas categorías de respuesta y efecto no son mutuamente excluyentes (Figura 1), y algunos rasgos reflejan tanto la respuesta como el efecto simultáneamente; en

consecuencia, los rasgos de respuesta y efecto pueden superponerse, pero no necesariamente.

Figura 1. Esquema para mostrar tipos contrastantes de rasgos que podrían producir datos cualitativos (formas) o cuantitativos (cinta métrica), y su relación potencial con los impulsores ambientales que controlan la respuesta de una especie/comunidad, y/o el efecto en los procesos del ecosistema.

Tipo de rasgo	Impulsores ambientales de la respuesta del rasgo	Efectos en los procesos del ecosistema
Forma de crecimiento  Morfología	Fuente de hidratación Microclima	Hidrología y química del dosel Aislamiento del suelo Liqueñi voros
Masa específica del talo 	Disponibilidad de humedad Disponibilidad de luz	Hidrología y química del dosel Aislamiento del suelo
Capacidad de retención de agua 	Disponibilidad de humedad Disponibilidad de luz	Hidrología y química del dosel Aislamiento del suelo
Tamaño 	Disponibilidad de humedad Disponibilidad de luz	<i>Fuerza del impacto</i>
Rasgos anatómicos 	Fuente de hidratación Microclima	Hidrología Meteorización de rocas
Compuestos secundarios 	Disponibilidad de luz (PAR/UV) Ambiente químico	Liqueñi voros Descomposición Abundancia y actividad microbiana Meteorización de rocas
Color del talo 	<i>Indirectamente</i>	Balance de energía
Tipo de fotobion 	Fuente de hidratación Ambiente químico	<i>Indirecto por influencia de otros rasgos</i>
Fijación de nitrógeno 	Luz Humedad Temperatura Limitación de nutrientes (e.g. P)	Liqueñi voros Biogeoquímica Descomposición
Nutrientes del talo 	Disponibilidad de nutrientes	Liqueñi voros Biogeoquímica Descomposición
Estrategia reproductiva 		

Las flechas muestran una comprensión a priori de los vínculos entre los rasgos (p. ej., el tipo de fotobionte también afecta la capacidad de retención de agua). Tenga en cuenta que el color del talo está indirectamente relacionado con el medio ambiente a través de rasgos asociados, como el tipo de fotobionte o compuestos secundarios. Además, esa estrategia reproductiva se asocia con los rasgos anatómicos del líquen, pero se separa debido a su vínculo con los procesos demográficos que también afectan la composición de la comunidad.

La caracterización de la variación y covariación de rasgos funcionales, y sus impulsores, es fundamental para comprender la respuesta de las especies a las condiciones ambientales cambiantes. Sin embargo, desentrañar su contribución relativa es un desafío y en los líquenes falta un marco integral de rasgos y ambiente que aborde tales preguntas (Hurtado, P., Prieto, et al. 2020).

Los líquenes y las briófitas son productores primarios abundantes en ecosistemas de latitudes y elevaciones altas, y desempeñan un papel importante en los procesos de los ecosistemas, como la descomposición y el ciclo de nutrientes. A pesar de su importancia, se sabe poco sobre la descomposición de líquenes y briófitas, ya sea entre especies o dentro de ellas, a nivel de toda la comunidad, o cómo esta descomposición se ve afectada por sus características funcionales (van Zuijlen, Roos, Klanderud, Lang, Wardle, et al. 2020).

III. METODOLOGÍA

3.1. Tipo y diseño de investigación

Una revisión sistemática implica un resumen crítico y reproducible de los resultados de las publicaciones disponible sobre un mismo tema o pregunta clínica concreta (Linares-Espinós et al., 2018). El carácter sistemático de la investigación da por certero que se basó en una disciplina, y que el análisis se basó en estrictos procedimientos (Hernández-Sampieri & Mendoza, 2018, p.34).

Un estudio de enfoque cualitativo es representado por el análisis sistemático de fenómenos, contrario a lo que comúnmente sucede, no se inicia con una teoría marcada para confirmar si esta es apoyada por los datos y resultados, sino que el proceso empieza examinando los hechos en sí y revisando los estudios previos, ambas acciones de manera simultánea, a fin de generar una teoría que sea consistente con lo que está observando que ocurre (Hernández-Sampieri & Mendoza, 2018, p.46).

La presente investigación se propuso indagar la literatura sobre los desafíos y oportunidades que representan los rasgos funcionales en la ecología de los líquenes; en este caso, en un tiempo único, referido a cómo se encuentran desarrollados esos conceptos en la actualidad, tratándose de una investigación Transversal descriptiva (Hernández-Sampieri & Mendoza, 2018, p.217).

Que el diseño cualitativo sea sistemático implica que hay una disciplina para realizar la investigación científica y que no se dejan los hechos a la casualidad. (Hernández Sampieri & Mendoza Torres, 2018, p.34)

Esta investigación cumple con el propósito fundamental de producir conocimiento y teorías, investigación básica (Hernández Sampieri & Mendoza Torres, 2018, p. 29), puesto que responde al propósito de responder sobre los tipos de rasgos funcionales que se asocian a los líquenes, las combinaciones e interacciones de rasgos funcionales que existen respecto a los líquenes y las escalas espaciotemporales que representan los rasgos funcionales de los líquenes.

3.2. Categorías, subcategorías y matriz de categorización apriorística

Tabla N° 1. Matriz de Categorización Apriorística

OBJETIVO GENERAL	OBJETIVOS ESPECÍFICOS	PROBLEMAS ESPECÍFICOS	CATEGORÍA	SUBCATEGORÍA
Revisar los desafíos y oportunidades que representan los rasgos funcionales en la ecología de los líquenes	Identificar los tipos de rasgos funcionales que se asocian a los líquenes.	¿Qué tipos de rasgos funcionales se asocian a los líquenes?	<ul style="list-style-type: none"> Rasgos de respuesta. Rasgos de efecto. 	<ul style="list-style-type: none"> Poder explicativo o esfuerzo de reunión de información Rasgos cualitativos versus cuantitativos Datos bibliográficos o primarios Rasgos proximales o distales Variación entre individuos Regulación: Disponibilidad de Agua y Balance Energético Apoyo: Biogeoquímica
	Analizar las combinaciones e interacciones de rasgos funcionales que existen respecto a los líquenes.	¿Cuáles combinaciones e interacciones de rasgos existen respecto a los líquenes?	Combinaciones e interacciones de rasgos.	<ul style="list-style-type: none"> ¿Por qué agrupar rasgos? Un modelo de nicho evolutivo. Estrategias de historias de vida. Avances conceptuales y desafíos.
	Esbozar las escalas espaciotemporales que representan los rasgos funcionales de los líquenes.	¿Qué escalas espaciotemporales representan los rasgos funcionales de los líquenes?	Escalas espaciotemporales.	<ul style="list-style-type: none"> Escala biológica. Escala espacial. Escalas temporales. Interacciones a través de escalas.

3.3. Escenario de estudio

En principio, el "espacio de características" que podrían ocupar los líquenes es muy dimensional, ya que puede combinar una amplia gama de diferentes atributos fenotípicos que se miden con diversos grados de precisión (Cornelissen et al. 2007; Asplund y Wardle 2013). Los focos clave en la búsqueda de rasgos funcionales de líquenes han incluido la morfología y anatomía del talo macroscópico, la identidad de los fotobiontes, los atributos relacionados con la hidratación y la fisiología, como la hidrofobicidad de la superficie o la capacidad de retención de agua, el modo reproductivo y la química del talo como estado de nutrientes, metabolitos secundarios o pH del tejido, etc. (Cornelissen et al. 2007; Asplund y Wardle 2013).

3.4. Participantes

La búsqueda de características se ha relacionado con limitaciones naturales como la sequía o factores antropogénicos como la contaminación del aire (Rocha et al. 2019). La terminología utilizada para organizar y pensar los rasgos (Tabla 2) ha abarcado la diferencia entre los rasgos que son más fáciles o difíciles de medir (rasgos blandos versus duros), los extraídos de datos primarios o bibliográficos, ya sean cuantitativos o cualitativos, ya sean están directamente relacionados con la respuesta fisiológica, siendo proximales, o sustitutos de la respuesta, siendo rasgos distales o compuestos.

3.5. Técnicas e instrumentos de recolección de datos

Se realizó una búsqueda de literatura a través de *ISIVR*, *Web of Science* y *Google Scholar*, así como a través de referencias cruzadas. Los términos de búsqueda para la consulta fueron '=lichen functional trait ' AND = ecology'. Se registraron un total de 83 investigaciones en el repositorio de *Web of Science*, de este total, 40 estaban incluidas ya, se consideraron irrelevantes para la investigación 23, los artículos restantes fueron incluidos a la base de datos de esta revisión. En *Google Scholar* solo se revisaron los primeros 300 artículos (clasificados por relevancia), y se encontraron cuatro estudios adicionales que coincidían con los criterios solicitados.

Tabla N° 2. Un glosario de terminología utilizada para clasificar los enfoques basados en rasgos.

Clasificación de rasgos	Explicación
Rasgo de respuesta	Un atributo fenotípico que se relaciona con las diferencias de aptitud (tasas de establecimiento, supervivencia, reproducción), que afecta la respuesta del líquen al medio ambiente.
Efecto de línea	Un atributo fenotípico que afecta el papel del líquen en el ecosistema y el funcionamiento y los servicios del ecosistema.
Rasgo suave	Un rasgo fácil de medir (a menudo categórico); sin embargo, dicho rasgo puede ser rentable y proporcionar un alto poder explicativo
Rasgo duro	Un rasgo difícil de medir (a menudo cuantitativo); estos términos (blando y duro) son subjetivos y se usan de manera diferente en la literatura ecológica, por ejemplo, un rasgo duro a veces puede considerarse análogo a un rasgo proximal
Rasgo cualitativo	Un rasgo medido en una escala nominal u ordinal
Rasgo cuantitativo	Un rasgo medido en una escala de intervalo o de razón
Rasgo proximal	Tomando prestado del lenguaje de la teoría del nicho, un rasgo que captura, de manera relativamente directa, la respuesta fisiológica del líquen o el efecto del ecosistema.
Rasgo distal	Por el contrario, un rasgo resumen que está menos directamente relacionado con la respuesta ambiental del líquen o el efecto del ecosistema
Rasgo compuesto	Un rasgo (a menudo distal) que integra numerosos efectos proximales y directos, en una respuesta resumida más amplia al efecto ambiental o del ecosistema.
Variabilidad de rasgos intraespecíficos	El concepto de que la variabilidad en un rasgo (plasticidad) puede ser un rasgo en sí mismo, creando potencial para la aclimatación y afectando, a través de la respuesta/efecto, el nicho del líquen.

3.6. Procedimientos

En general, los estudios se incluyeron si cumplían los siguientes criterios: (i) publicados en revistas revisadas por pares, (ii) centrados en la relación de los rasgos de respuesta y/o efecto de líquenes a las variables ecológicas/ gradientes ambientales. La revisión tuvo un enfoque amplio en el enfoque de los rasgos funcionales de los líquenes, incluyendo estudios basados en mediciones de campo/invernadero de rasgos según métodos estándar y en rasgos recogidos de bases de datos con el fin de obtener una visión más profunda del funcionamiento ecológico a nivel de especies y comunidades en entornos terrestres y de agua dulce.

3.7. Rigor científico

Si bien ha habido varias revisiones recientes de la literatura de líquenes y sus rasgos funcionales, ninguna, hasta donde se sabe, ha tenido como objetivo específico cubrir todos estos aspectos. La mayoría se ha centrado solo en los indicadores, mientras que este documento se centra en la revisión de las interrelaciones entre estos rasgos y la necesidad de esa interrelación en todos los niveles del sistema y cómo se pueden vincular estos rasgos a las escalas espacio temporales de medición.

El público objetivo de la tesis es la comunidad científica, los profesionales, los responsables de la toma de decisiones y los formuladores de políticas que buscan dar solución a los impactos ambientales y reconocen los beneficios de la ecología funcional para tal motivo.

3.8. Método de análisis de información

En total, se identificaron 188 artículos que se incluyeron en el examen. Se reconocieron los siguientes temas principales: (a) rasgos de respuesta en líquenes; (b) rasgos de efecto en líquenes; (c) combinaciones e interacciones de rasgos entre líquenes; (d) escalas espaciotemporales.

3.9. Aspectos éticos

Con el fin de exponer el interés por indagar la realidad en forma sistemática proponiendo soluciones a las problemáticas ambientales respecto a los desafíos y oportunidades que representan los rasgos funcionales en la ecología de los líquenes; y cómo esto podría vincularse a la interrelación de aquellos rasgos y su vinculación a las escalas espaciotemporales de medición, se destaca lo siguiente sobre esta investigación:

- A. Respeto a la autoría de las fuentes de información. Esto se logra citando apropiadamente con estilos internacionales.
- B. Cumplimiento de los principios éticos del colegio profesional al que pertenecerán los autores.
- C. Cumplimiento de los aspectos relevantes del código de ética de la investigación de la universidad o de la institución que autoriza la investigación

IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.1. Tipos de Rasgos

4.1.1. Rasgos de respuesta

Poder explicativo o esfuerzo de reunión de información

Los estudios basados en rasgos a menudo necesitan lograr un equilibrio entre el esfuerzo requerido para medir un rasgo dado y su poder explicativo. Esto se relaciona con el concepto flexible pero subjetivo de rasgos "duros" y "blandos" (Cornelissen et al. 2007), que se definen por el gasto (cantidad de tiempo o dinero invertido, o experiencia requerida) para medir y aplicar un rasgo dado dentro de un estudio.

Además, es posible que el mayor costo que implica medir ciertos rasgos no siempre aporte información adicional dentro de una hipótesis, en comparación con los conocimientos que se obtienen al usar datos de rasgos que se obtienen más fácilmente. Así, Hurtado et al. (2020) encontraron que los rasgos categóricos fácilmente aplicados de los líquenes epífitos, como la forma de crecimiento y el tipo de fotobionte (considerado en un alto nivel de clasificación sistemática), eran muy relevantes para explicar la respuesta del líquen al macroclima a través de un gradiente latitudinal en Europa.

Sorprendentemente, los rasgos con una asociación fisiológica más directa (p. ej., clorofila a, capacidad de retención de agua, masa específica del talo, %N o %C tisular) fueron poco o nada relevantes en esta escala de análisis. Sin embargo, estos rasgos más difíciles de medir pueden estar relacionados con la variación ambiental a menor escala, con una señal de respuesta que está oscurecida por datos macroclimáticos de grano grueso.

Rasgos cualitativos versus cuantitativos

El uso de datos de presencia/ausencia para perfiles de metabolitos en comunidades de líquenes es una práctica común (Koch et al. 2019), pero los beneficios relativos de cambiar a datos de metabolitos cuantitativos, con respecto al poder explicativo de los resultados, quedan por determinar. ser probado

De manera similar, las formas de crecimiento de los líquenes representan categorías dentro de un continuo. Esto a menudo no se reconoce (como cuando las formas de crecimiento son bibliográficas y se extraen de relatos de flora), mientras que el número de categorías también puede diferir sustancialmente entre estudios (p. ej., folioso, contra folioso ancho o lobulado estrecho).

Las medidas cuantitativas que reflejan las relaciones morfológicas de longitud/anchura pueden proporcionar datos más generalizables (Wan y Ellis 2020), aunque puede ser un desafío integrar entre especies que tienen una forma de crecimiento fundamentalmente diferente (p. ej., especies fruticasas versus crustosas). A menudo se puede reconocer que los estudios se alinean a lo largo de un gradiente de categorización de rasgos que está más o menos resuelto (Aragón et al. 2016).

Datos bibliográficos o primarios

Los rasgos cuantitativos a menudo se basan en observaciones primarias realizadas para una población de líquenes en particular o un área de estudio, pero para los rasgos cualitativos puede ser una práctica común combinar el conocimiento de campo con información de fuentes bibliográficas, como trabajos de investigación originales, floras regionales, o bases de datos y portales de datos, por ejemplo, LIASlight, CNALH e ITALIC 6.0 (Università degli Studi di Trieste 2021).

Sin embargo, a menudo hay diferencias importantes en los detalles; Los perfiles de metabolitos en las floras y las bases de datos generalmente se codifican como presencia/ausencia o de forma semicuantitativa (como describir los compuestos

como trazas o accesorios frente al componente principal), pero sin rangos de concentración detallados. Con la excepción de LIASlight, ninguno de los recursos antes mencionados tiene como objetivo proporcionar una representación global de los rasgos de los líquenes.

Tomando prestado de la teoría del nicho, uno podría contrastar el rasgo fundamental (el rango biológico potencial de un atributo), con el rasgo realizado que necesita ser validado por observaciones dentro del área de estudio de interés.

Rasgos proximales o distales

Nuevamente, tomando prestado de la teoría del nicho, los rasgos pueden considerarse relativamente más proximales si tienden hacia un vínculo directo con la respuesta fisiológica del líquen, como puede ser el caso de la masa específica del talo (Phinney, Solhaug y Gauslaa 2018).

Como analogía, la curva de respuesta a la luz de los líquenes o plantas es una respuesta fisiológica muy directa, intermedia puede ser la masa de talo específica, o para las plantas el área foliar específica, mientras que la compuesta puede ser la forma de crecimiento (fruticosa, foliosa o crustosa), o para plantas de categorías similares como las formas de vida de Raunkiær (fanerófitas, camáfitas, hemicriptófitas, etc.). Dividir la relevancia particular de los rasgos distales/compuestos para cualquier tendencia observada puede ser un desafío; por ejemplo, la forma de crecimiento del líquen puede estar relacionada con la estrategia y la fisiología del uso del agua (Phinney, Solhaug y Gauslaa 2018), aunque también puede tener implicaciones para los procesos de sucesión a través de interacciones de especies competitivas, mientras que el modo reproductivo, como la presencia de isidios, podría afectar la respuesta espacio-temporal a la disponibilidad de hábitat a través de la limitación de la dispersión además de afectar la fisiología a través del intercambio gaseoso del talo (Tretiach et al. 2005).

Variación entre individuos

Los avances en los estudios de rasgos de líquenes están explorando la importancia de la variabilidad de rasgos funcionales entre individuos dentro de una población, así como entre especies. El rango, o plasticidad, de un rasgo dado tiene consecuencias para la aclimatación que pueden vincularse de manera importante con el nicho de la especie (Higgins, Connan y Stengel 2015). Por ejemplo, dado que los líquenes son organismos compuestos, la especificidad de la asociación entre hongos y fotobiontes, y una exploración de este rango como un rasgo funcional en sí mismo, puede revelar el potencial de aclimatación a través de la selectividad de fotobiontes a las condiciones ambientales locales, creando resiliencia al cambio ambiental (Muggia et al. 2014).

El potencial ecológico de selectividad está determinado por las diferencias en la especificidad evolutiva del hongo liquen, que varía desde especialistas estrictos hasta generalistas amplios (Magain et al. 2017). Las especies generalistas pueden tener ventajas en diferentes entornos, y las especies más especializadas tienen distribuciones geográficas y nichos ecológicos más estrechos (Magain et al. 2017).

Las tasas de crecimiento y el tamaño máximo del talo se han utilizado durante mucho tiempo en relación con el lapso de tiempo transcurrido desde una perturbación física importante (Oliveira et al. 2020). Esto se basa en el supuesto de que la calibración regional de las tasas de crecimiento, dentro de un entorno comparable, es posible mediante el análisis de patrones de tamaño de talo en sustratos con historia conocida.

Los nuevos datos sobre la especiación críptica, incluso con taxones utilizados popularmente para la liquenometría, como el geográfico de *Rhizocarpon* (Roca-Valiente et al. 2016), cuestionan la estandarización al apuntar a un nivel de especie putativo. En cambio, la selección de talos candidatos para la liquenometría en función de la homogeneidad en los rasgos relevantes (tasas de crecimiento y tamaño máximo del talo) puede ofrecer una salida a este problema y, de hecho, puede ser, aunque inconscientemente, ya en la práctica cuando se utilizan

conceptos basados en la morfología para taxones como como *Rhizocarpon Geographicum* auct. (Armstrong 2016).

Además, la estandarización de las tasas de crecimiento y el tamaño del talo requiere que también se tengan en cuenta múltiples covariables, como los efectos de la etapa reproductiva, el tipo de sustrato y la variación en el microclima (Merinero, Aragón y Martínez 2017). Habiendo logrado este nivel suficiente de control, la observación de los efectos de la temperatura a pequeña escala en el líquen de agua dulce *Dermatocarpon rivulorum*, en un tramo de cuenca subalpina monitoreado de cerca, ha llevado a Shivarov et al. (2018) para proponer la variabilidad del tamaño del talo y la extensión de la colonia como un rasgo para monitorear los efectos del cambio climático.

En resumen, estudios recientes, tanto a escala de microhábitat como a escala biogeográfica (Roos et al. 2019), han demostrado que incorporar la variación de rasgos para los individuos, por debajo del nivel de especie (\approx variación intraespecífica), es importante al explicar la respuesta de las comunidades de líquenes no sólo a microclimas, sino también a macroclimas en una amplia extensión geográfica.

Así, Hurtado et al. (2020), con respecto a la estructura de la comunidad, y contrario al patrón general esperado para las plantas, mostró que la variabilidad intraespecífica en los rasgos funcionales explicaba el patrón de la comunidad de líquenes epífitos a lo largo de un gradiente latitudinal de 3000 km en Europa, siendo un efecto mayor que el recambio de especies.

4.1.2. Rasgos de efecto

La mayoría de los estudios de líquenes basados en rasgos han explorado los rasgos de respuesta; existe una gran brecha de conocimiento en nuestra comprensión de cómo estos rasgos también pueden vincularse con la función del ecosistema y la prestación de servicios del ecosistema. Esto requiere investigar el papel de los rasgos de efecto. En muchos casos, los rasgos de respuesta pueden

coincidir con los rasgos de efecto, y los cambios en la composición de rasgos de una comunidad, en respuesta a factores ambientales, pueden finalmente resultar en un cambio en la forma en que los líquenes afectan la función del ecosistema.

Por esta misma razón, Lavorel & Garnier (2002) propusieron un marco conceptual que vinculaba los rasgos de respuesta y efecto de las plantas. Sugirieron que los rasgos de respuesta relacionados con la disponibilidad de recursos pueden ser congruentes con un efecto directo en el ciclo de nutrientes, por ejemplo. En contraste, los rasgos vinculados a la perturbación y que reflejan la demografía, generalmente tienen una relación más débil con los procesos del ecosistema. No se ha probado a fondo si este marco es ampliamente aplicable a los líquenes, a pesar del hecho de que los líquenes juegan un papel importante en la conducción de la función del ecosistema y en el suministro de servicios ecosistémicos (Upreti et al. 2015).

Con respecto a los rasgos de efecto, cabe señalar que la política de conservación se aleja cada vez más de la biodiversidad per se y se dirige hacia el vínculo entre la biodiversidad y los servicios y bienes de los ecosistemas. Es probable que una mejor comprensión de los rasgos del efecto de los líquenes se convierta en una prioridad, por lo tanto, para comprender mejor el papel que desempeñan los líquenes en el funcionamiento de los ecosistemas y para asegurar los servicios de los ecosistemas que brindan. Esto incorporaría los beneficios para los humanos que se derivan de los líquenes, que, cuando se mencionan a continuación, se organizan utilizando CICES, la Clasificación Internacional Común de Servicios de los Ecosistemas (Haines-Young y Potschin 2018).

Como hipótesis para provocar futuras investigaciones (Figura 2), aquí ofrecemos la propuesta de que los rasgos de respuesta que determinan cómo responden los líquenes a la disponibilidad de agua (p. ej., adquisición y almacenamiento de agua) también son rasgos de efecto sobre cómo los líquenes influyen en las propiedades físicas del ecosistema. es decir, actuando como un servicio regulador en el ciclo del agua, al mismo tiempo que altera el balance energético y el microclima. Esto representa un servicio ecosistémico regulador. También sugerimos que los rasgos

que determinan la respuesta de los líquenes a la disponibilidad de nutrientes son importantes para determinar cómo los líquenes influyen en la biogeoquímica. Esto representa un servicio ecosistémico de apoyo. Como consideración adicional, los rasgos relacionados con la forma de crecimiento y el aspecto visual también pueden ser críticos en la provisión de servicios ecosistémicos culturales.

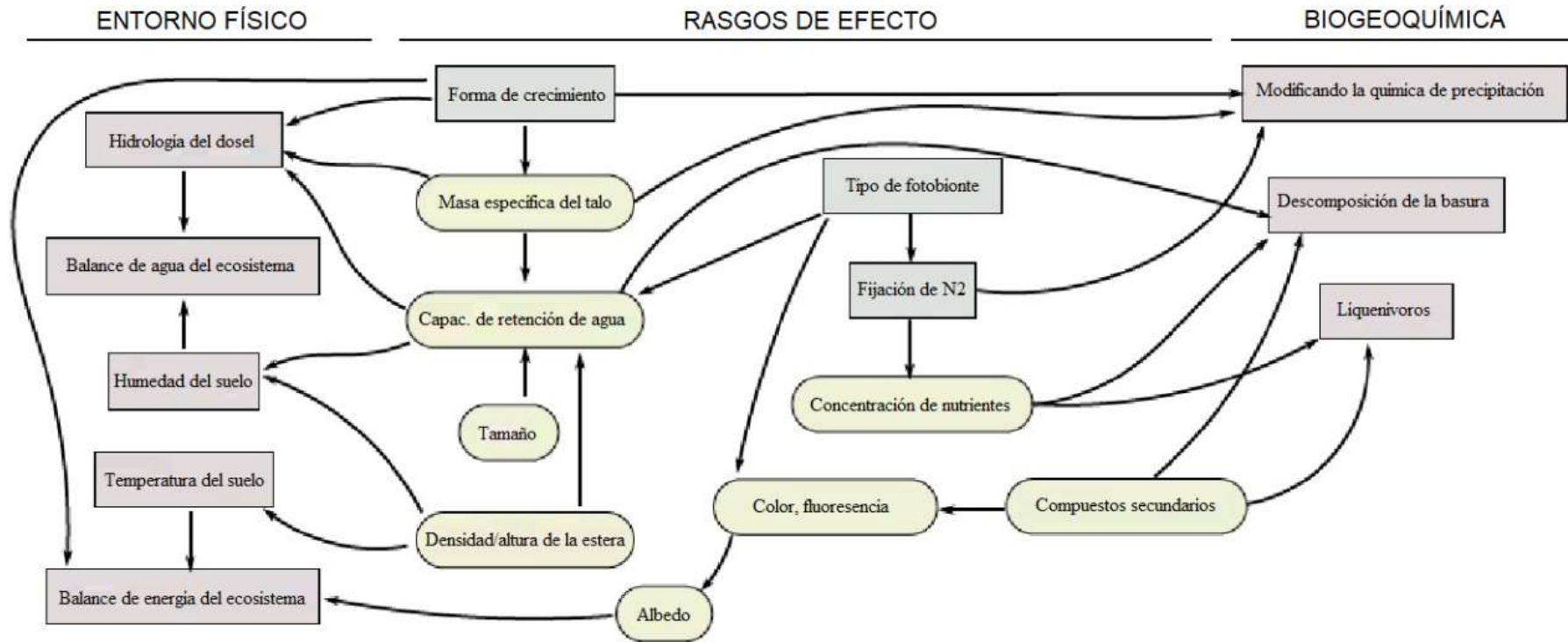
Regulación: Disponibilidad de Agua y Balance Energético

Los líquenes terrestres (terricolas) influyen directamente en los microclimas del suelo a través de sus propiedades físicas. Esta influencia está fuertemente ligada a la morfología del talo, aunque las cuestiones de escala se vuelven importantes (ver Escalas espaciotemporales, más adelante). Por ejemplo, la densidad de la estera de líquenes y la capacidad de retención de agua de la estera se correlacionan negativamente con la temperatura del suelo (van Zuijlen, Roos, Klanderud, Lang y Asplund 2020).

Nystuen et al. (2019) también encontraron una temperatura del suelo más baja bajo líquenes con una capa de mayor espesor, aunque estos efectos a nivel de población o comunidad no están relacionados con los atributos medidos individualmente. Los estudios sobre briófitas también muestran que la transferencia de calor a través de las esteras está regulada por el espesor de la estera y el contenido de humedad (Soudzilovskaia, van Bodegom y Cornelissen 2013).

Además, donde las esteras de líquenes afectan el balance de radiación al cambiar el albedo, el color del líquen (y los perfiles de metabolitos, consulte Tipos de rasgos, arriba) se vuelve importante y afecta la temperatura de la superficie (Kershaw 1975). Aartsma et al. (2020) confirmó que la composición de especies en brezales ricos en líquenes influye en el albedo y el microclima a escala del hábitat.

Figura N° 2. Un esquema para sugerir cómo los rasgos de respuesta de los líquenes, especialmente aquellos relacionados con el parámetro fisiológico clave de la hidrología del talo (forma de crecimiento, tipo de fotobionte), también pueden afectar el entorno físico del balance de agua y energía como un servicio ecosistémico regulador, al mismo tiempo que se vinculan con la biogeoquímica. como un servicio ecosistémico de apoyo. En cuanto a los rasgos de efecto, las cajas representan lo que son medidas rutinariamente categóricas y las elipses continuas.



Los atributos morfológicos pueden afectar fuertemente la absorción y liberación de agua del talo, escalando nuevamente a nivel de población o comunidad para la regulación del ciclo del agua (Porada, Van Stan y Kleidon 2018). Varios estudios han demostrado que los líquenes epífitos pueden afectar los parámetros hidrológicos del dosel. Como tal, Pypker et al. (2006) mostró que las epífitas almacenan el equivalente de 3-5 mm de lluvia en un bosque maduro de abetos de Douglas. Los líquenes también pueden reducir el flujo del tallo y la caída, pero los estudios sobre esto siguen sin ser concluyentes (Van Stan y Pypker 2015).

En los ecosistemas impulsados por la niebla, los líquenes epífitos pueden mejorar el uso del agua de la planta huésped a través de una mayor interceptación de la niebla (Stanton et al. 2014). Sin embargo, la mayoría de los estudios sobre la influencia de los líquenes en la hidrología del dosel no han distinguido entre especies, lo que dificulta vincular directamente estos procesos a gran escala con los rasgos de respuesta individuales de los líquenes.

Dada la evidencia hasta la fecha, parece una proposición razonable que el balance energético y la economía del agua del ecosistema de los hábitats dominados por líquenes emergen de la agregación y ampliación de rasgos que se originan con la morfología o la complejidad estructural de los talos de líquenes individuales.

Conceptualmente, los estudios morfológicos de líquenes ahora están integrando al menos dos rasgos de respuesta continua estrechamente vinculados, que se relacionan fuertemente con la cinética de absorción y liberación de agua a escala de talo (Phinney, Solhaug y Gauslaa 2018)—masa específica de talo y capacidad de retención de agua—pero que son fundamentales para determinar cómo los líquenes pueden afectar la hidrología y el aislamiento del ecosistema.

Como la morfología, la masa específica del talo y la capacidad de retención de agua también responden a gradientes ambientales, por ejemplo, disponibilidad de agua y luz (Gauslaa y Coxson 2011), este es un ejemplo de la conexión potencialmente fuerte entre los rasgos de respuesta y efecto.

Apoyo: Biogeoquímica

Además del efecto sobre la hidrología discutido anteriormente, las epífitas de líquenes pueden alterar la química de la caída y el flujo del tallo y, por lo tanto, desempeñar un papel importante en el ciclo de nutrientes (Knops et al. 1991). En términos más generales, los líquenes pueden afectar significativamente los ciclos biogeoquímicos a través de la meteorización de la superficie, la fijación de nitrógeno y la captura de minerales de la deposición seca y húmeda (Porada et al. 2014). Las tasas a las que ocurren estos procesos posiblemente estén influenciadas por los rasgos de los líquenes, aunque nuestro conocimiento de estos procesos es limitado.

Por ejemplo, la meteorización de rocas de líquenes ciertamente está influenciada por una amalgama de características (Adamo y Violante 2000). La forma de crecimiento puede afectar la meteorización de las rocas, y los líquenes incrustantes (especialmente los ejemplos endolíticos) a menudo tienen una mayor penetración de las hifas en las rocas que otras formas. Sin embargo, las especies foliáceas y escamosas, y especialmente aquellas con rizinas, también pueden contribuir significativamente a la meteorización de las rocas. Además, la expansión y contracción del talo son mayores en los líquenes gelatinosos.

Los líquenes de color oscuro pueden inducir la meteorización de las rocas al aumentar los gradientes microtérmicos y, por lo tanto, el número de ciclos de congelación y descongelación (Carter y Viles 2004). En última instancia, estos efectos determinados por las características desempeñarán un papel fundamental en la formación y calidad del suelo, de forma acumulativa durante largos períodos de tiempo.

La contribución a la formación del suelo puede verse facilitada por la fijación de nitrógeno de los líquenes con un simbionte de cianobacterias. Por el contrario, la erosión de los líquenes de los monumentos históricos se ha visto como un perjuicio, aunque existe cierta controversia sobre si la colonización de líquenes se compensa

con el aislamiento térmico y la impermeabilidad, proporcionando así protección a la piedra (Favero-Longo y Viles 2020).

El carbono y los nutrientes fijados por los líquenes finalmente se liberan al ecosistema a través de la descomposición de la hojarasca o el consumo por parte de varios grupos de animales. Ha habido un interés creciente en cómo los rasgos de los líquenes impulsan la velocidad de estos procesos (según lo revisado por Asplund & Wardle y van Zuijlen et al. (2020)).

Como consideraciones finales, se muestra que la reducción de la cobertura y la diversidad en biocrusts dominadas por líquenes reduce la capacidad de secuestrar CO₂ (Ladrón de Guevara et al. 2018) mientras que los líquenes pueden afectar los procesos de sucesión, incluido el establecimiento y el rendimiento de las plantas vasculares (Escudero et al. 2007), y la forma de crecimiento también influye en la capacidad de los líquenes para prevenir la erosión, al retener las partículas del suelo (Chamizo et al. 2009).

4.2. Combinaciones e interacciones de rasgos

Aunque los estudios para explicar la distribución de líquenes o la estructura de la comunidad a menudo consideran más de un tipo de rasgo funcional, muchos de estos estudios tratan estos rasgos como efectos explicativos individuales separados. Este enfoque aditivo puede ser completamente apropiado si el estudio se centra en uno (o varios) gradientes fuertes, pero existen ventajas potenciales para 'agrupar rasgos', considerando su efecto combinado e interactivo, para lograr un equilibrio evolutivo y ecológico integrado perspectiva.

4.2.1. ¿Por qué agrupar rasgos?

Al agrupar rasgos, nos referimos a considerar más explícitamente cómo los rasgos funcionales definidos por separado (p. ej., masa de talo específica, metabolitos, modo reproductivo) se interrelacionan a lo largo de su historia evolutiva e interactúan a escalas ecológicas. Las especies de líquenes son estructuralmente

complejas y, si bien la causa anterior de un fenotipo de líquen puede ser difícil de explicar, la evolución habrá operado en todo el fenotipo, ya que la selección natural moldeó la capacidad de adaptación de los individuos hacia el establecimiento, la supervivencia y la reproducción efectivos.

Los rasgos individuales tienen historias evolutivas codependientes y beneficios o limitaciones ecológicas compartidas, que en conjunto determinan la respuesta de los líquenes al medio ambiente y explican las distribuciones, la ocurrencia, la abundancia y/o la estructura de la comunidad de los líquenes. La integración de rasgos funcionales, al determinar la respuesta de los líquenes al medio ambiente, puede reflejar vínculos clave entre la historia evolutiva y el proceso ecológico, aumentando potencialmente el poder explicativo del análisis de rasgos.

4.2.2. Un modelo de nicho evolutivo

De importancia crítica para motivar el análisis de rasgos combinados e interactivos es la forma en que este conjunto de rasgos mantiene nuestros estudios consistentes con los modelos del proceso evolutivo. El modelo clásico de plantilla de hábitat del nicho (Southwood 1977) describe un proceso en el que el hábitat, la amalgama de condiciones ambientales bióticas y abióticas, es una plantilla en la que la evolución por selección natural da forma al fenotipo del organismo a través de la adaptación que maximiza la aptitud (establecimiento), supervivencia, reproducción).

Esta región de aptitud es el nicho de la especie. Aquí, en una lógica que es internamente consistente, el nicho vincula el medio ambiente con el proceso evolutivo de adaptación, explicando el fenotipo consiguiente y, por lo tanto, proporciona una explicación fenotípica de la respuesta de las especies al medio ambiente (medida por ecologistas, usando rasgos de respuesta funcional). Este modelo es consistente y está respaldado por evidencia de evolución convergente, en la que especies no relacionadas evolucionan/adquieren fenotipos similares, ya que se adaptan de forma independiente a entornos equivalentes.

En un sentido muy amplio, la morfología colectora de humedad de ciertos líquenes colgantes como *Usnea longissima* o *U. dasopoga* parece notablemente similar a la de taxones no relacionados como *Tillandsia usneoides* (musgo español), mientras que el hipotalo de retención de agua de líquenes como *Pectenaria* spp. es similar a la raíz velamen radicum de las orquídeas epífitas (Zotz y Winkler 2013); estos pueden ser casos de adaptación homoplásica al hábitat epífito limitado por el agua.

Sin embargo, entre los hongos-líquenes no relacionados también ha habido una sorprendente evolución convergente, incluso en la morfología y las estructuras reproductivas (Prieto et al. 2013). Además, debido a que estamos lidiando con la evolución de un organismo compuesto, la especificidad del fotobionte compartido también podría considerarse como un rasgo funcional que es potencialmente convergente entre taxones no relacionados, y estas relaciones simbióticas se han extendido recientemente a la consideración de todo el microbioma (Hodkinson et al. 2012).

¿Cómo podría el modelo de plantilla de hábitat beneficiar la comprensión de las distribuciones de líquenes o la estructura de la comunidad? Dado que el hábitat presenta la complejidad de las condiciones ambientales en las que todo el fenotipo ha evolucionado y se ha adaptado, uno debería esperar que múltiples rasgos de respuesta funcional hayan coevolucionado (y coexistido) de una manera que refleje su valor adaptativo combinado. En otras palabras, el modelo de un 'filtro ambiental' no opera tan efectivamente en rasgos únicos, sino en organismos que están contruidos con múltiples rasgos, cuya combinación dicta el desempeño de la especie. Esta explicación se vuelve cada vez más importante a medida que los parámetros ambientales investigados por el ecólogo se vuelven multivariantes y los rasgos funcionales requeridos para comprender las respuestas se vuelven multidimensionales.

Por ejemplo, existen patrones de ocurrencia/abundancia ampliamente diferentes para los cianolíquenes y los clorolíquenes en relación con la distribución de la humedad (Sillett y Rambo 2000), lo que se explica por la diferencia ampliamente citada en el requerimiento de cianolíquenes para el agua líquida en la fotosíntesis,

en comparación con la capacidad para recuperar la actividad fotosintética a través de la absorción de vapor de agua para los clorolíquenes (Lange, Green y Ziegler 1988).

Sin embargo, es probable que un gradiente ambiental espacial en la humedad covaríe con el régimen de luz; hábitats secos abiertos en comparación con los hábitats húmedos con sombra. En consecuencia, junto con el fotobionte y potencialmente interactuando con él, habrá diferencias relevantes en la respuesta de las especies de líquenes a la densidad de flujo de fotones fotosintéticamente activa (PPFD, por sus siglas en inglés) o a los mecanismos fotoprotectores pigmentados por color que comienzan a formar un conjunto de características (Management y Science 2014).

Extendiendo el papel del fenotipo más allá del entorno físico (humedad o luz), también hay que considerar interacciones bióticas. Los líquenes con cianobacterias tienden a tener una masa de talo específica (STM) relativamente alta y una mayor capacidad de retención de agua por unidad de STM, lo que facilita el tiempo que pasan hidratados y fisiológicamente activos, pero que también puede estar relacionado con las interacciones biológicas y su capacidad competitiva. en superar a los competidores por el espacio (John 2011).

Además, la aparición o abundancia de líquenes que contribuyen a una cronosecuencia de la estructura de la comunidad puede explicarse en parte por el modo reproductivo y el régimen de dispersión de una especie (Nascimbene et al. 2017), mientras que el modo reproductivo que facilita la colonización temprana o tardía puede asociarse con una inversión en la longevidad, como a través de la síntesis de metabolitos (Ellis y Coppins 2007). A medida que esta consideración de los rasgos agrupados comienza a volverse más rica y potencialmente más compleja, las estrategias de historia de vida emergen como un medio para resumir los rasgos de respuesta funcional multivariante a través de la referencia a las compensaciones evolutivas.

4.2.3. Estrategias de historia de vida

En general, el conjunto de rasgos descrito anteriormente, como relevante para una respuesta espaciotemporal, resuena hasta cierto punto con el rK de estrategias de historia de vida, que describe una compensación entre tiempos de generación cortos y colonización rápida, y tiempos de generación más largos y capacidad competitiva. De manera similar, una respuesta aparentemente paralela a los gradientes de luz/humedad y el régimen de contaminación podría verse como parcialmente análoga al gradiente de estrés derivado del modelo CSR de estrategias de historia de vida (Grime 1997). Por lo tanto, es tentador reducir el espacio de alta dimensión ocupado por combinaciones de rasgos que interactúan en menos estrategias de historia de vida que reflejen compensaciones clave en la adaptación ambiental (Southwood 1977).

Sin embargo, esto plantea un desafío adicional. Primero, los modelos primarios de la estrategia de historia de vida se han desarrollado con sesgo taxonómico hacia, por ejemplo, animales y plantas, y su relevancia para un grupo con una historia evolutiva tan compleja como los líquenes (Lutzoni, Pagel y Reeb 2001), queda por probar completamente.

En segundo lugar, el enfoque de la estrategia de historia de vida es tan general que podría decirse que es una herramienta demasiado contundente, y la búsqueda flexible de combinaciones de rasgos específicos que son relevantes para una pregunta en particular, permitiendo un contexto específico de escala y gradientes ambientales, puede ser más perspicaz (Di Nuzzo et al. 2021). Sin embargo, esta flexibilidad plantea sus propios desafíos.

4.2.4. Avances conceptuales y desafíos

De acuerdo con nuestro argumento de que los rasgos de respuesta funcional pueden estar fuertemente vinculados a través de su historia evolutiva compartida, los métodos en el análisis de rasgos también defienden claramente que esta falta

de independencia de los rasgos, compartidos entre especies relacionadas filogenéticamente, debe tenerse en cuenta (de Bello et al. 2015). Por ejemplo:

- Es necesario tener en cuenta las relaciones filogenéticas, basadas en la suposición de que las especies estrechamente relacionadas comparten similitudes subyacentes (no son evolutivamente independientes), con esta falta de independencia incorporada en las pruebas de relaciones entre rasgos y medio ambiente para evitar errores estadísticos, es decir, erróneamente altos grados de libertad, error tipo I (Li y Ives 2016);
- También se podrían incluir relaciones filogenéticas para dar cuenta de las similitudes entre las especies que existen debido al conservadurismo de nicho, pero que no se miden por los rasgos que se utilizan; utilizando efectivamente el agrupamiento filogenético como un representante de los rasgos funcionales no medidos, y provocando una búsqueda de nuevos rasgos funcionales (Li, Ives y Waller 2017);
- Además, se podrían incluir relaciones filogenéticas para fortalecer la comprensión de la asamblea comunitaria, como agrupaciones filogenéticas sobredispersas y subdispersas (Goberna et al. 2014), aunque interpretadas en el contexto de procesos macroevolutivos como la evolución convergente o la radiación adaptativa.

Esta integración de la filogenia, los rasgos y la estructura de la comunidad ahora se puede implementar mediante varios métodos, por ejemplo, modelos lineales de mínimos cuadrados generalizados filogenéticos (PGLS) y modelos mixtos lineales generalizados filogenéticos (PGLMM) (Ives 2019), y estos se han aplicado dentro de estudios recientes de líquenes que integran de manera innovadora la filogenia y los análisis de rasgos (Prieto et al. 2016).

Un desafío adicional lo plantean los rasgos que son diferentes en apariencia, pero que son funcionalmente similares, considerando la dificultad de reconocerlos y acomodarlos, como el papel de (pseudo) cyphellae (por ejemplo, *Pseudocyphellaria*, *Sticta*) o poros (por ejemplo, *Melanohalea*) en la hidratación del talo y el intercambio de gases. Esto podría extenderse a rasgos que tienen

varias funciones, pero bastante contrastantes, como la relevancia de las diásporas (isidia/soredia) tanto para la dispersión como para el intercambio de gases (Tretiach et al. 2005).

Además, es posible que los rasgos interactúen de tal manera que el papel y la relevancia de un rasgo puedan cambiar según el contexto ambiental. Un ejemplo razonable podría ser la presencia preferencial de cianolíquenes en ambientes relativamente más secos (sesgados de su nicho óptimo de humedad), si, por ejemplo, estos tienen una carga de nitrógeno de caída más baja que los ambientes más húmedos, de los cuales los cianolíquenes están excluidos por una sensibilidad fisiológica al aire. polución.

4.3. Escalas espaciotemporales

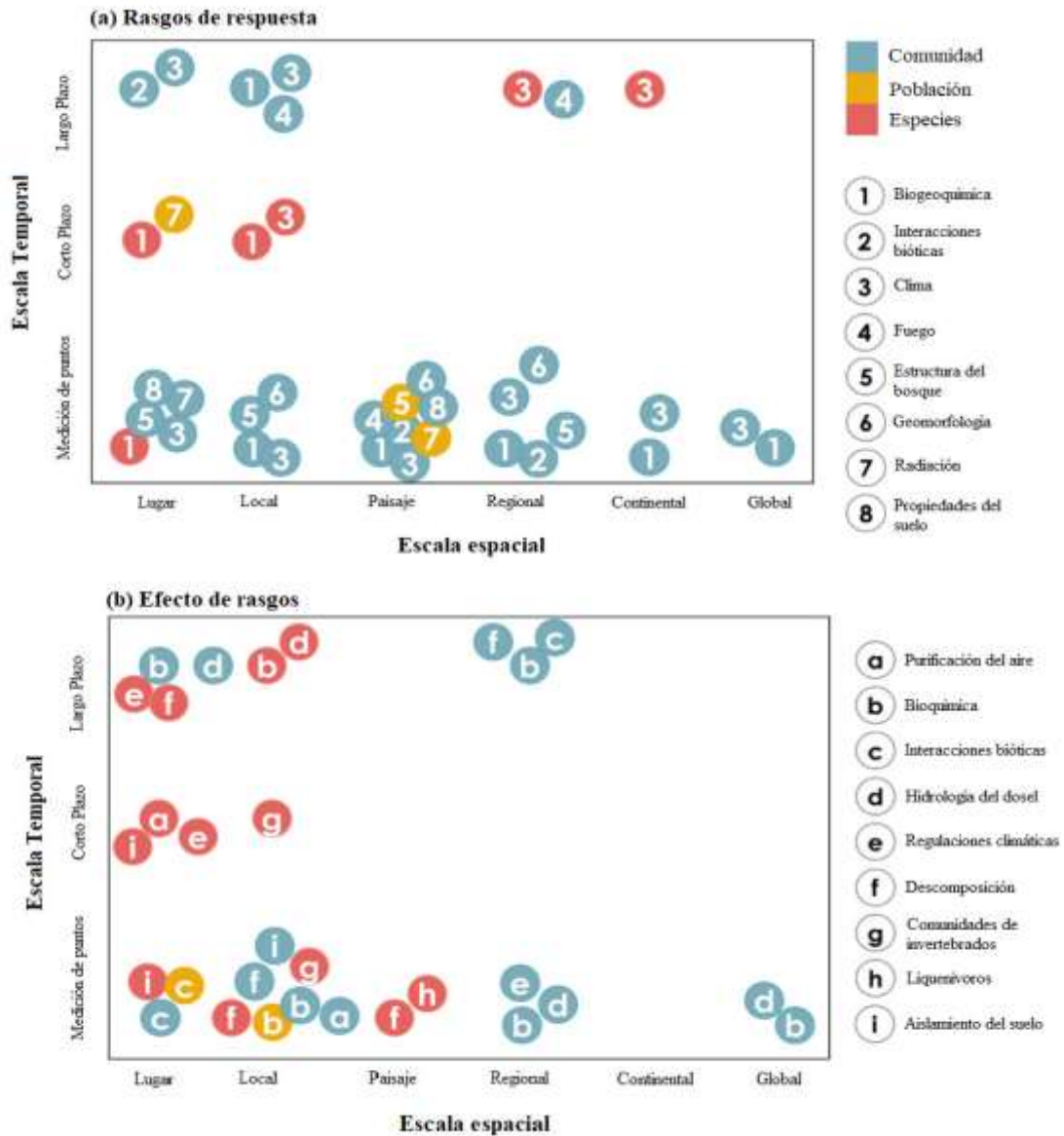
Una lección que surge de nuestra revisión es que la elección inicial de rasgos para la investigación ecológica debe abordar conscientemente la escala de la organización biológica, como la variabilidad de rasgos dentro de un solo individuo, la variabilidad entre poblaciones dentro de una especie, entre especies y entre comunidades. Dependiendo de la pregunta de investigación, los rasgos normalmente se evaluarán dentro de una cierta parte de este espectro, haciendo coincidir cuidadosamente la escala de organización biológica con la escala ambiental de interés.

Este emparejamiento es uno de los desafíos clave del análisis de rasgos (McGill 2008) ya que los rasgos pueden responder a factores ambientales en diferentes escalas. Por ejemplo, las variables climáticas pueden influir en las especies de líquenes a través de una respuesta de rasgo funcional que tiene firmas a escala regional, mientras que las mismas firmas también pueden encontrarse en una escala de microhábitat anidada, ya que las especies responden a microclimas localmente adecuados que pueden ser valores atípicos dentro de un subgrupo. - régimen climático óptimo, como se ha demostrado para los cianolíquenes y las comunidades de cianolíquenes (Ellis y Eaton 2021).

Por lo tanto, el diseño de la investigación debe considerar cómo el medio ambiente podría influir a través de las escalas para afectar las distribuciones de líquenes, al mismo tiempo que tiene en cuenta las escalas de organización biológica que informan el análisis de rasgos. Como punto de partida, cabría preguntarse, ¿cuáles son los factores ambientales que, para un determinado contexto espacial y temporal (siendo dependiente de la escala), están limitando el desempeño de los líquenes, su establecimiento, supervivencia, reproducción, tal como lo revela el análisis concurrente de rasgos apropiados para esa escala?

Se revisó la literatura reciente para comprender cómo los autores podrían haber abordado la escala temporal y espacial, al mismo tiempo que consideramos la escala de la organización biológica y el factor ambiental de interés (Figura 3). Aunque no es exhaustivo, es evidente que la mayor cantidad de estudios tanto para los rasgos de respuesta (Figura 3 a) como para los rasgos de efecto (Figura 3 b) han sido para puntos de tiempo individuales aplicados en todas las escalas espaciales (de local a global), independientemente del factor ambiental; y aunque la escala comunitaria ha sido el enfoque dominante para los rasgos de respuesta, esto se equilibra con un número similar de estudios a escala de especie cuando se consideran los rasgos de efecto.

Figura N° 3. Una muestra de estudios de líquenes basados en rasgos, comparando el uso de la escala temporal y espacial (ejes vertical y horizontal), al considerar la escala de organización biológica (color) y los factores ambientales de interés (numerados) para (a) rasgos de respuesta y (b) rasgos de efecto.



El gráfico está respaldado por la revisión de los estudios presentados en el Anexo 3.

4.3.1. Escala biológica

Las entidades de los niveles superiores se componen de partes de los niveles inferiores. En este sistema clásico, los niveles de organización biológica incluyen el atómico, molecular, celular, tejido, órgano, organismo, grupo, población, comunidad, ecosistema, paisaje y biosfera; componentes que se estructuran jerárquicamente en el espacio y el tiempo. Las condiciones abióticas de nivel superior, como la variabilidad macroclimática y la biogeoquímica regional, pueden imponer restricciones a los procesos biológicos de nivel inferior (Levin 1992).

Sin embargo, siguiendo el principio de las propiedades emergentes, cada nivel sucesivo de organización biológica puede adquirir atributos que no son simplemente la suma de las observaciones realizadas en un nivel anterior inferior (Odum 1971); en consecuencia, es importante elegir rasgos a un nivel de organización biológica que refleje la capacidad de respuesta a la escala ambiental apropiada. Esta elección no siempre es fácil. Por ejemplo, para comprender las curvas de desecación de un solo talo, son importantes su anatomía, morfología y, en particular, las características de la superficie superior, como la presencia de una corteza (Pardow, Hartard y Lakatos 2010).

Sin embargo, cuando múltiples talos de la misma especie coexisten como una población, la complejidad morfológica compartida puede conducir a un fenotipo extendido, lo que apunta a la necesidad de un análisis de rasgos más agregado y de mayor nivel. Como advertencia, otros organismos poiquilohídricos, como algunos briófitos acuáticos, incluido *Fontinalis antipyretica*, se han clasificado erróneamente como intolerantes a la desecación en base a experimentos aplicados a brotes individuales (Cruz de Carvalho et al. 2019). Aunque el nivel de humedad relativa al que se realizaron estos experimentos fue realista, la tasa de pérdida de agua no fue representativa de las condiciones naturales, porque las pruebas se realizaron en hojas o brotes aislados.

Por el contrario, en condiciones de campo, se sabe que este musgo acuático sobrevive a los períodos estivales de sequía mediterránea (2 a 3 meses) cuando

sobresale del agua debido a la disminución del caudal del río (de Carvalho, Branquinho y da Silva 2011). En consecuencia, al realizar el mismo experimento de desecación utilizando toda la colonia de musgo, en lugar de brotes individuales, el resultado fue diferente y el musgo se clasificó como tolerante a la desecación de acuerdo con el conocimiento de campo.

Las características simples de la morfología y la forma de vida de las briófitas, en lugar de las características individuales de las hojas, pueden capturar de manera más efectiva la adaptación ecológica de las briófitas a hábitats con diferente disponibilidad de agua.

Aunque ciertos niveles de organización biológica pueden ser más relevantes para responder una pregunta de investigación específica que otros, es importante no pasar por alto el potencial de la variabilidad de rasgos en un nivel de organización biológica para afectar las respuestas en diferentes escalas de análisis. Un estudio que evaluó la variación de los rasgos relacionados con el rendimiento fotosintético, el ciclo de nutrientes y el uso del agua en líquenes epífitos en toda Europa mostró que la variación interespecífica (contrastes de orden y nivel de especie) explicaba una proporción de la respuesta general de los líquenes (Hurtado, P., Prieto, et al. 2020).

Sin embargo, cuando se analizó la variación de rasgos a nivel de la estructura de la comunidad, la variabilidad de rasgos intraespecíficos contribuyó más que las diferencias interespecíficas, incluso a esta escala continental (Hurtado, Pilar, Prieto, et al. 2020).

Para ayudar a guiar a los investigadores a través del tema de la escala y con respecto al impacto de los impulsores antropogénicos (como la contaminación del aire y el cambio climático), Branquinho et al. (2019) propusieron diferentes medidas de escala biológica dependiendo de la intensidad del impulsor: (i) métricas basadas en la ecofisiología para impulsores de baja intensidad que afectan el desempeño individual de los organismos; (ii) Las métricas basadas en características se reservan para los impulsores de intensidad media que diferencian el desempeño

ecológico de las especies sensibles en comparación con las tolerantes, lo que provoca cambios en la abundancia y da como resultado propiedades funcionales a nivel comunitario; y (iii) Métricas basadas en la taxonomía para impactos a mayor escala que pueden culminar en la pérdida de especies (Reydon 2019).

4.3.2. Escala espacial

Las dos características principales de la escala espacial son: (i) Granularidad, definida como la resolución espacial mínima de los datos y (ii) Extensión, definida como el alcance o dominio de los datos. La escala espacial es una consideración central ya que forma una perspectiva que gobierna tanto el patrón observado de diversidad como sus procesos ecológicos dominantes.

Especialmente teniendo en cuenta la longevidad potencial de los líquenes, que los vincula a escalas temporales profundas (a lo largo de décadas o siglos), su distribución, ocurrencia o abundancia y estructura de la comunidad, puede ser el resultado de múltiples impulsores ambientales que operan en múltiples escalas. Dado que los líquenes se han utilizado ampliamente como bioindicadores ambientales, se pueden extraer lecciones relacionadas con la escala espacial del rico canon de trabajo que aborda el cambio global.

Se han investigado los rasgos con respecto al entorno a gran escala (macroescala) (Giordani et al. 2014); y para el funcionamiento del ecosistema (Porada et al. 2013); por ejemplo, en relación con la sensibilidad climática, Matos et al. (2015) sugirió que el tipo de fotobionte era particularmente sensible a la aridez, destacando su papel en la comprensión de la respuesta de los líquenes y su potencial como indicadores del cambio climático. Esta macroescala prepara el escenario para los efectos anidados y regionales (mesoescala), como las clases de cobertura del suelo que podrían explicar las diferencias entre los grupos funcionales de líquenes, deducidas de sus preferencias ecológicas para la disponibilidad de nutrientes (Pinho et al. 2008).

Por lo tanto, la distancia sobre la cual los regímenes de nutrientes pueden influir en los grupos funcionales de los líquenes puede depender del tipo de cobertura del suelo: (i) los 'cultivos anuales' tuvieron su máxima influencia a distancias de 600 m; (ii) 'Tierras desnudas' a 3400 m; (iii) 'Áreas artificiales' a 1800 m; (iv) 'Océano', que puede explicar factores como la niebla salina, la altitud y la humedad, tuvo la mayor escala de influencia sobre los líquenes, que van desde distancias de 1800 m a más de 6600 m (Pinho et al. 2008). Esta anidación de efectos dentro de una escala más amplia dada nuevamente destaca la importancia de considerar cómo la respuesta de los líquenes se ve afectada por diferentes variables ambientales en todas las escalas.

Para ilustrar más este punto, a una mesoescala similar, Prieto et al. (2016), en un análisis de los bosques de hayas en la Península Ibérica, encontraron que el filtrado ambiental y las interacciones de las especies locales regulaban las comunidades de líquenes de manera diferente en condiciones ambientales contrastantes. Asimismo, Hurtado et al. (2019) encontraron factores contrastantes que controlan la composición funcional de las comunidades de líquenes medidas a escala local, para diferentes regiones biogeográficas, lo que nuevamente sugiere que los impulsores ambientales tienen una interacción espacial entre escalas.

Estos estudios también nos recuerdan que la biodiversidad es el resultado de procesos que operan a través de lugares (a través de su granularidad, hasta cierto punto). Los patrones de diversidad beta para las comunidades Lobarion en los bosques italianos fueron determinados significativamente por factores relacionados con la estructura del bosque (Nascimbene et al. 2013), pero con la importancia relativa de las diferentes características estructurales dependiendo de la escala espacial de observación.

La microescala está representada por su amalgama de características químico-físicas locales, como las que se pueden encontrar en un árbol o en una mampostería, que representan el hábitat fundamental para un líquen epífito o epilítico, respectivamente. En esta escala más pequeña, varios trabajos han ido más allá de los patrones de ocurrencia/abundancia, para investigar la demografía,

incluida la estructura de la población y la fecundidad de las especies (Merinero et al. 2014). Por ejemplo, Rubio-Salcedo et al. (2015) mostró que la especie arbórea era el factor más importante en la generación de diferentes patrones de establecimiento, revelados a través de la variabilidad intraespecífica en rasgos como el tamaño del talo y la capacidad reproductiva de *Lobaria pulmonaria*.

Sin embargo, al igual que con los efectos anidados a escala regional, las interacciones pueden desempeñar un papel fundamental a microescala, como lo demuestra un estudio que analiza la estructura de las poblaciones de *Lobaria pulmonaria* en diferentes tipos de bosques en Italia (Benesperi et al. 2018). La probabilidad de ocurrencia a nivel de árbol estuvo influenciada por la interacción entre el tipo de hábitat del bosque y los factores abióticos y bióticos cuyos efectos interactivos variaron durante el ciclo de vida del líquen, nuevamente revelados a través de la variabilidad de rasgos intraespecíficos, como el tamaño del talo.

Por lo tanto, el efecto del tipo de hábitat forestal fue significativo solo para los talos adultos, mientras que las etapas tempranas de la vida fueron independientes del hábitat y estuvieron estrictamente asociadas con factores a nivel de los árboles. Si bien las pruebas experimentales han estudiado las relaciones entre la disponibilidad de agua y la respuesta ecofisiológica de los líquenes, con el tamaño (\approx etapa de vida) como un rasgo clave (Merinero et al. 2014), el conocimiento del papel de los rasgos intraespecíficos y las interacciones a microescala es generalmente limitado.

Esto se debe principalmente a la dificultad de evaluar, de manera rentable, las características del microhábitat que caracterizan el microambiente. En algunos estudios, se cuantifica el microambiente; Giordani et al. (2014) modelaron la aparición de líquenes epilíticos en respuesta a la luz y la disponibilidad de agua, para revelar una clara alternancia entre formas de crecimiento foliáceas y fruticasas y crustosas, con luz decreciente, lo que sugiere que una disponibilidad excesiva de agua reduce la presencia de líquenes foliáceos.

Uno de los métodos clave del ecólogo para comprender los procesos espaciales es utilizar el paisaje como un experimento natural y centrarse en situaciones en las

que se pueden aislar los gradientes ambientales. En un estudio sobre las laderas norte y sur de topografía limitada (300 m de altitud), los rasgos de líquenes relacionados con los requisitos de agua se modelaron en condiciones microclimáticas contrastantes (controladas por contrastes topográficos) a pesar de la estrecha distancia espacial entre los sitios (Príncipe et al. 2019). En las laderas del norte, los rasgos de los líquenes reflejaron una mayor disponibilidad de agua, lo que explica un cambio del 13 % en la composición de la comunidad en comparación con las laderas del sur (Príncipe et al. 2019).

Hay situaciones en las que los conocimientos de sistemas de estudio cuidadosamente elegidos se han traducido a escalas más grandes. El efecto de la contaminación atmosférica en los líquenes, que conduce a cargas críticas ampliamente aplicadas para la deposición de nitrógeno, se ha basado en las tendencias locales en la composición de la comunidad de líquenes (Pinho et al. 2012). Con el objetivo de integrar diferentes grupos funcionales, diferentes escalas y diferentes rangos temporales, Bowker et al. (2006) propuso un modelo conceptual jerárquico de múltiples escalas que podría predecir la aparición y composición de líquenes y musgos en función de las variables climáticas y del suelo en cinco escalas espaciales en la meseta de Colorado.

4.3.3. Escalas Temporales

La escala temporal (con su propia resolución de grano y extensión) puede referirse no solo al ritmo del cambio ambiental, sino también al lapso entre el impulsor y la respuesta. De esta manera, diferentes aspectos del contexto temporal pueden parecer más o menos importantes para explicar la distribución, ocurrencia o abundancia de líquenes y la estructura de la comunidad. La detección de la variación temporal puede ser una de las consideraciones más exigentes en la investigación ecológica debido a la dificultad de recopilar series temporales suficientemente largas que sean sistemáticas y puedan analizarse de forma fiable.

Las cronosecuencias brindan una solución popular, y varios estudios han evaluado la importancia del contexto temporal en los rasgos funcionales del líquen y la

respuesta a la perturbación. Por ejemplo, Giordani et al. (2016) analizó la riqueza funcional de las comunidades de líquenes epilíticos en pastizales secos sometidos a incendios, mostrando que si bien la función de la comunidad solo se alteraba levemente en relación con el tiempo transcurrido, se reducía considerablemente a medida que aumentaba la frecuencia de los incendios. De la misma forma, Concostrina-Zubiri et al. (2014) examinó el efecto del pastoreo en las comunidades biológicas de la corteza del suelo y la recuperación después de la exclusión del ganado en los pastizales semiáridos del centro de México, así como en los bosques mediterráneos de alcornoques.

Descubrieron que las diferencias en el impacto del pastoreo y el tiempo de recuperación del pastoreo dieron como resultado ligeros cambios en la riqueza de especies (Concostrina-Zubiri et al. 2017), pero con cambios importantes en la composición de especies y la cobertura que pueden afectar la función del ecosistema. Resultados adicionales indicaron que los grupos funcionales de la biocorteza podrían usarse como indicadores de los procesos de recuperación de perturbaciones (Concostrina-Zubiri et al. 2017). Los autores también notaron que los cambios en la composición funcional a lo largo de estos gradientes influyen en diferentes procesos del ecosistema (ver Características del efecto, arriba).

Aparte del trabajo de cronosecuencia, los datos de monitoreo directo son limitados, pero se han aplicado notablemente en los estudios de impacto del cambio climático. Van Herk et al. (2002) encontraron pruebas de que el cambio reciente en la flora de líquenes de los Países Bajos se podía atribuir a un aumento de la temperatura. Se consideraron los cambios de composición que habían ocurrido durante los últimos 22 años en relación con la biogeografía de las especies, para mostrar que los líquenes ártico-alpino/boreo-montano parecían estar disminuyendo, mientras que los líquenes (sub)tropicales estaban aumentando. Vinculándose a los rasgos, Aptroot & van Herk (2007) demostraron que los líquenes que respondían al cambio climático en Europa Occidental, en particular las especies epífitas que aumentaban en los bosques, tendían a contener *Trentepohlia* como fotobionte, además de tener una distribución en el sur.

En otro estudio de cambio global, las comunidades de líquenes epífitos se evaluaron durante quince años en una región semiárida de Portugal (Matos 2016), con diversidad funcional incluida como una de varias métricas probadas. Se demostró que los cambios en la composición están mediados por la respuesta de la diversidad funcional de los líquenes, sin relación con la riqueza de especies, y se observan principalmente como la sensibilidad del fotobionte, la forma y el tamaño de crecimiento, al número de días con una humedad relativa superior al 95 %.

4.3.4. Interacciones a través de escalas

Se concluye esta sección con el énfasis en que las variables actúan simultáneamente en diferentes escalas espaciales y temporales para afectar los líquenes. Con respecto al cambio global, las respuestas de fuentes puntuales, como la presencia de líquenes nitróxicos en respuesta al pastoreo de ganado, podrían ser relativamente locales, mientras que el cambio climático, aunque tiene efectos locales, es en última instancia un impulsor global. Puede haber casos excepcionales en los que los impulsores locales puedan dar lugar a respuestas globales, como en el caso de la bioacumulación de radionúclidos (Saniewski et al. 2020) después de accidentes nucleares, mientras que, por el contrario, los impulsores a gran escala podrían causar efectos locales, como las consecuencias del aislamiento en poblaciones individuales. después de la deforestación masiva.

Algunas características de los líquenes que actualmente se usan ampliamente en estudios ecológicos, como la forma de crecimiento, el tipo de fotobionte, el modo reproductivo y la producción de metabolitos, se han identificado como relevantes para los impulsores a gran escala, como las condiciones macroclimáticas, la contaminación y los gradientes de perturbación, etc. (Giordani 2012). Sin embargo, se necesita trabajo adicional para comprender el valor agregado de los rasgos fisiológicos más costosos de medir (p. ej., contenido de clorofila a, capacidad de retención de agua, contenido de nutrientes e isótopos) y cómo estos podrían correlacionarse con rasgos más amplios o surgir de ellos, al tiempo que responden a controladores de escala fina (por ejemplo, condiciones microclimáticas) o, por el contrario, siendo más relevantes como rasgos de efecto y útiles para evaluar el

impacto de la estructura de la comunidad en la función y los servicios del ecosistema (Hurtado, Matos, et al. 2020).

Aunque es necesaria una identificación explícita de la escala (es decir, biológica, espacial o temporal) en el análisis de los rasgos de respuesta, las consecuencias interrelacionadas para el funcionamiento del ecosistema siguen siendo un vacío de conocimiento. Puede haber interacciones entre la respuesta y el efecto a través de las escalas. Estas interacciones entre escalas se han observado, por ejemplo, al estudiar el exceso de redundancia funcional y la vulnerabilidad de las comunidades de líquenes en el entorno mediterráneo (Giordani et al. 2019).

El exceso de redundancia funcional aumentó con la escala espacial (creando resiliencia del ecosistema) y la vulnerabilidad funcional disminuyó con las interacciones entre escalas; el aumento del calentamiento y los extremos climáticos provocaron la agrupación de rasgos en un pequeño número de entidades funcionales resistentes (tolerantes al estrés). La variación de rasgos que opera a través de los niveles de organización biológica puede ser especialmente relevante para la dinámica ecológica de los sistemas tróficos. Por ejemplo, la variabilidad de los rasgos de los líquenes puede mediar en los procesos del ecosistema relacionados con la descomposición y el ciclo de nutrientes a través de un efecto sobre los invertebrados.

En este contexto, los estudios han destacado los efectos entre escalas de los metabolitos secundarios de los líquenes y las formas de crecimiento vinculadas a la fisiología del talo, que afectan la composición de la comunidad de invertebrados (Boch, Fischer y Prati 2014). Además, los cambios en la composición de la comunidad de invertebrados pueden operar como un efecto de retroalimentación en la dispersión, el establecimiento y la supervivencia de algunas especies de líquenes a través de procesos endozoocoria o exozoocoria (Asplund et al. 2010).

V. CONCLUSIONES

Las conclusiones de la investigación fueron las siguientes:

1. Primero, se destaca la velocidad de los desarrollos recientes en los estudios basados en rasgos. Aunque puede que no haya una solución analítica correcta para resolver una hipótesis dada, es importante tener claro la elección del método y sus advertencias.
2. Es importante que los métodos estadísticos, sin importar cuán poderosos sean, todavía se basen en la selección de rasgos que son defendiblemente funcionales, con el peligro de que la adición de rasgos espurios, funcionalmente sin importancia, en el análisis multivariante pueda permanecer oculto mientras se confunde la interpretación.
3. Es importante que los análisis de rasgos a través de varias escalas (Figura 3) permanezcan tan respaldados como sea posible por la evidencia de la biología experimental. La evidencia experimental de la funcionalidad de los rasgos permite incluirlos con confianza dentro modelos estadísticos que luego pueden probar de manera más confiable el valor de estos rasgos en el entorno más amplio y con respecto a la filogenia.
4. Las conclusiones sobre los rasgos son sólidas si se sustentan en varios pilares de apoyo: (i) son consistentes con la observación de campo, (ii) se alinean con los resultados de la experimentación, como los rasgos que muestran tener consecuencias fisiológicas, y (iii) Muestran consistencia con estudios analíticos publicados previamente. Los líquenes están involucrados en algunos procesos clave del ecosistema, aunque se sabe menos acerca de cómo estos procesos se ven afectados por los rasgos individuales.

VI. RECOMENDACIONES

Las recomendaciones para futuras investigaciones son las siguientes:

1. Las elecciones metodológicas deben reflejar una tendencia hacia los estudios basados en rasgos que se vuelvan más integradores, por ejemplo, unir rasgos con filogenia para fusionar procesos evolutivos y ecológicos.
2. Considerando el problema de la combinación de rasgos y las interacciones. En el nivel más simple, se podría usar la ordenación multivariada, como el análisis de componentes principales para resumir los fenotipos como la covariación a través de un conjunto de rasgos, y para analizar fenotipos complejos como eje de ordenación, aunque este ejemplo supondría una relación lineal correlativa en la variación de rasgos. Esto podría generalizarse mediante el uso de métodos multivariados no lineales, como el agrupamiento aglomerativo jerárquico o el escalado multidimensional no métrico (Legendre y Murthag 2014), mientras que los enfoques estadísticos novedosos como el refuerzo de árboles multivariados (Miller et al. 2016) puede manejar las interacciones entre la respuesta multivariante y las variables predictoras, aunque en el último caso se limita a considerar un pequeño número de interacciones en cada etapa de la construcción del modelo.
3. Los métodos que permiten una mayor flexibilidad en las relaciones entre rasgos (p. ej., escalamiento multidimensional no métrico) se han combinado con una interpretación no lineal del espacio de ordenación (p. ej., regresión multiplicativa no paramétrica), para comprender cómo encajan los fenotipos complejos en diferentes porciones del espacio ambiental (Nelson, McCune y Swanson 2015). De manera similar, se han utilizado Fourth Corner y RLQ Analysis (ter Braak 2019) para evaluar la relación entre la estructura de la comunidad, los rasgos funcionales y el medio ambiente, y las extensiones ahora permiten dar cuenta de la señal filogenética en este tipo de enfoque (Braga et al. 2018).

4. Pocos artículos ecológicos incluyen características como la presencia o la densidad y la longitud de, por ejemplo, pelos, los tipos y el grosor de la corteza y la médula, los subtipos y la densidad de las pseudocifelas o la textura del talo, por ejemplo, la textura subgelatinosa en líquenes acuáticos y subacuáticos, ancho y densidad de grietas en el talo, etc. (María et al. 2012). Por lo tanto, se necesitan estudios que exploren la covariación entre rasgos morfoanatómicos (p. ej., forma de crecimiento, tamaño, número de lacinias, relación superficie/volumen, cortical característica, estructura anatómica del talo) y datos fisiológicos cuantitativos (p. ej., FV/FM, contenido de clorofila a, MDA, actividad antioxidante, almacenamiento de agua), para dilucidar mejor la interacción de los líquenes con factores ecológicos específicos como la luz, el agua, las sales o presión de herbívoros (Bianchi et al. 2019).

5. Se podrían generar conocimientos novedosos al aplicar nuevas tecnologías a los estudios basados en los rasgos de los líquenes. Los procesos de alto rendimiento para la caracterización de metabolitos de líquenes y las bibliotecas de referencia resultantes basadas en espectros de MS/MS están ampliando rápidamente el recurso para la identificación y cuantificación de metabolitos, pero también indican que los catálogos más antiguos y las referencias bibliográficas generalizadas estaban omitiendo metabolitos importantes incluso en líquenes aparentemente bien conocidos como *Hypogymnia physodes* (Olivier-Jimenez et al. 2019). Además, el enfoque en el perfil de metabolitos permanece principalmente en las sustancias solubles en acetona. Los metabolitos solubles en agua (p. ej., micosporinas) podrían ser rasgos importantes para el rendimiento ecológico inexplicable de otro modo de los líquenes que carecen de las "sustancias liquénicas" más conocidas y típicas (Nguyen et al. 2015). Estos desarrollos necesitan el apoyo de una infraestructura compartida para vincular datos morfoanatómicos y fisiológicos para una amplia gama de líquenes de diferentes regiones geográficas y climáticas. Incluso para los rasgos morfoanatómicos, los depósitos de datos actuales para líquenes-hongos carecen de acceso directo a las publicaciones originales de las que se agregaron los datos y, por lo tanto, aún no brindan un

recurso centralizado que incluya un desglose regional y una comparación de la variación de rasgos en diferentes áreas geográficas. y escalas.

6. Por lo tanto, se puede recomendar experimentos de detección en un gran número de líquenes con rasgos contrastantes para comprender sus efectos en el ecosistema (Lang et al. 2009). Los líquenes son fáciles de trasplantar y, por lo tanto, es factible manipular las comunidades de líquenes. Los estudios de trasplante se han utilizado y deberían utilizarse para evaluar cómo las características afectan el funcionamiento del ecosistema, como el equilibrio energético de la superficie del suelo y los invertebrados asociados a líquenes en todos los niveles tróficos (Asplund et al. 2015). Los experimentos de eliminación con plantas también han demostrado ser una vía eficaz para explorar las relaciones entre los grupos funcionales y los procesos de los ecosistemas (Wardle et al. 2020). Sin embargo, a pesar de que los líquenes son un fuerte candidato para tales experimentos, esta sigue siendo una oportunidad inexplorada que debe desarrollarse. Estudios recientes de plantas han demostrado que los marcos combinados de rasgos de respuesta y efecto pueden ser poderosos predictores de la función del ecosistema, y se han llevado a cabo pruebas empíricas para evaluar las relaciones y roles de respuesta y efecto. (Mensens et al. 2017). Sin embargo, este marco de respuesta-efecto apenas se ha utilizado en líquenes y representaría un desarrollo analítico considerable.

REFERENCIAS

1. AARTSMA, P., ASPLUND, J., ODLAND, A., REINHARDT, S. y RENSSSEN, H., 2020. Surface albedo of alpine lichen heaths and shrub vegetation. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* [en línea], vol. 52, no. 1, pp. 312-322. ISSN 19384246. DOI 10.1080/15230430.2020.1778890. Disponible en: <https://doi.org/10.1080/15230430.2020.1778890>.
2. ADAMO, P. y VIOLANTE, P., 2000. Weathering of rocks and neogenesis of minerals associated with lichen activity. *Applied Clay Science* [en línea], vol. 16, no. 5-6, pp. 229-256. ISSN 01691317. DOI 10.1016/S0169-1317(99)00056-3. Disponible en: [https://doi.org/10.1016/S0169-1317\(99\)00056-3](https://doi.org/10.1016/S0169-1317(99)00056-3).
3. APTROOT, A. y VAN HERK, C.M., 2007. Further evidence of the effects of global warming on lichens, particularly those with Trentepohlia phycobionts. *Environmental Pollution* [en línea], vol. 146, no. 2, pp. 293-298. ISSN 02697491. DOI 10.1016/j.envpol.2006.03.018. Disponible en: <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2006.03.018>.
4. ARAGÓN, G., BELINCHÓN, R., MARTÍNEZ, I. y PRIETO, M., 2016. A survey method for assessing the richness of epiphytic lichens using growth forms. *Ecological Indicators* [en línea], vol. 62, pp. 101-105. ISSN 1470160X. DOI 10.1016/j.ecolind.2015.11.034. Disponible en: <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.11.034>.
5. ARMSTRONG, R.A., 2016. Lichenometric Dating (Lichenometry) and the Biology of the Lichen Genus Rhizocarpon: Challenges and Future Directions. *Geografiska Annaler, Series A: Physical Geography* [en línea], vol. 98, no. 3, pp. 183-206. ISSN 14680459. DOI 10.1111/geoa.12130. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/geoa.12130>.
6. ASPLUND, J., BOKHORST, S., KARDOL, P. y WARDLE, D.A., 2015. Removal of secondary compounds increases invertebrate abundance in lichens. *Fungal Ecology* [en línea], vol. 18, pp. 18-25. ISSN 17545048. DOI 10.1016/j.funeco.2015.07.009. Disponible en: <http://dx.doi.org/10.1016/j.funeco.2015.07.009>.

7. ASPLUND, J., LARSSON, P., VATNE, S. y GAUSLAA, Y., 2010. Gastropod grazing shapes the vertical distribution of epiphytic lichens in forest canopies. *Journal of Ecology* [en línea], vol. 98, no. 1, pp. 218-225. ISSN 00220477. DOI 10.1111/j.1365-2745.2009.01584.x. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01584.x>.
8. ASPLUND, J. y WARDLE, D.A., 2013. The impact of secondary compounds and functional characteristics on lichen palatability and decomposition. *Journal of Ecology* [en línea], vol. 101, no. 3, pp. 689-700. ISSN 00220477. DOI 10.1111/1365-2745.12075. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12075>.
9. BENESPERI, R., NASCIMBENE, J., LAZZARO, L., BIANCHI, E., TEPSICH, A., LONGINOTTI, S. y GIORDANI, P., 2018. Successful conservation of the endangered forest lichen *Lobaria pulmonaria* requires knowledge of fine-scale population structure. *Fungal Ecology* [en línea], vol. 33, pp. 65-71. ISSN 17545048. DOI 10.1016/j.funeco.2018.01.006. Disponible en: <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2018.01.006>.
10. BENÍTEZ, A., ARAGÓN, G., GONZÁLEZ, Y. y PRIETO, M., 2018. Functional traits of epiphytic lichens in response to forest disturbance and as predictors of total richness and diversity. *Ecological Indicators* [en línea], vol. 86, no. September 2016, pp. 18-26. ISSN 1470160X. DOI 10.1016/j.ecolind.2017.12.021. Disponible en: <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.12.021>.
11. BIANCHI, E., PAOLI, L., COLZI, I., COPPI, A., GONNELLI, C., LAZZARO, L., LOPPI, S., PAPINI, A., VANNINI, A. y BENESPERI, R., 2019. High-light stress in wet and dry thalli of the endangered Mediterranean lichen *Seiophora villosa* (Ach.) Frödén: does size matter? *Mycol Progress* [en línea], vol. 18, pp. 463-470. DOI 10.1007/s11557-018-1451-0. Disponible en: <https://doi.org/10.1007/s11557-018-1451-0>.
12. BOCH, S., FISCHER, M. y PRATI, D., 2014. To eat or not to eat - Relationship of lichen herbivory by snails with secondary compounds and field frequency of lichens. *Journal of Plant Ecology* [en línea], vol. 8, no. 6, pp. 642-650. ISSN 1752993X. DOI 10.1093/jpe/rtv005. Disponible en: <https://doi.org/10.1093/jpe/rtv005>.

13. BOWKER, M.A., BELNAP, J., DAVIDSON, D.W. y GOLDSTEIN, H., 2006. Correlates of biological soil crust abundance across a continuum of spatial scales: Support for a hierarchical conceptual model. *Journal of Applied Ecology* [en línea], vol. 43, no. 1, pp. 152-163. ISSN 00218901. DOI 10.1111/j.1365-2664.2006.01122.x. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01122.x>.
14. BRAGA, J., TER BRAAK, C.J.F., THUILLER, W. y DRAY, S., 2018. Integrating spatial and phylogenetic information in the fourth-corner analysis to test trait–environment relationships. *Ecology* [en línea], vol. 99, no. 12, pp. 2667-2674. ISSN 00129658. DOI 10.1002/ecy.2530. Disponible en: <https://doi.org/10.1002/ecy.2530>.
15. CARTER, N.E.A. y VILES, H.A., 2004. Lichen hotspots: Raised rock temperatures beneath *Verrucaria nigrescens* on limestone. *Geomorphology* [en línea], vol. 62, no. 1-2, pp. 1-16. ISSN 0169555X. DOI 10.1016/j.geomorph.2004.02.001 Disponible en: <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2004.02.001>.
16. CHAMIZO, S., CANTÓN, Y., AFANA, A., LÁZARO, R., DOMINGO, F. y SOLÉ-BENET, A., 2009. How development and disturbance of biological soil crust do affect runoff and erosion in drylands? *Congreso Internacional sobre Desertificación*, pp. 203-206.
17. CONCOSTRINA-ZUBIRI, L., MOLLA, I., VELIZAROVA, E. y BRANQUINHO, C., 2017. Grazing or Not Grazing: Implications for Ecosystem Services Provided by Biocrusts in Mediterranean Cork Oak Woodlands. *Land Degradation and Development* [en línea], vol. 28, no. 4, pp. 1345-1353. ISSN 1099145X. DOI 10.1002/ldr.2573. Disponible en: <https://doi.org/10.1002/ldr.2573>.
18. CONCOSTRINA-ZUBIRI, L., PESCADOR, D.S., MARTÍNEZ, I. y ESCUDERO, A., 2014. Climate and small scale factors determine functional diversity shifts of biological soil crusts in Iberian drylands. *Biodiversity and Conservation* [en línea], vol. 23, no. 7, pp. 1757-1770. ISSN 15729710. DOI 10.1007/s10531-014-0683-9. Disponible en: <https://doi.org/10.1007/s10531-014-0683-9>.

19. COPPINS, A.M. y COPPINS, B.J., 2002. *Indices of Ecological Continuity for woodland epiphytic lichen habitats in the British Isles* [en línea]. London: British Lichen Society. ISBN 0 9540418 44. Disponible en: <http://www.thebls.org.uk>.
20. CORNELISSEN, J.H.C., LANG, S.I., SOUDZILOVSKAIA, N.A. y DURING, H.J., 2007. Comparative cryptogam ecology: A review of bryophyte and lichen traits that drive biogeochemistry. *Annals of Botany* [en línea], vol. 99, no. 5, pp. 987-1001. ISSN 03057364. DOI 10.1093/aob/mcm030. Disponible en: <https://doi.org/10.1093/aob/mcm030>.
21. CORSIE, E.I., HARROLD, P. y YAHR, R., 2019. No combination of morphological, ecological or chemical characters can reliably diagnose species in the *Parmelia saxatilis* aggregate in Scotland. *Lichenologist* [en línea], vol. 51, no. 2, pp. 107-121. ISSN 10961135. DOI 10.1017/S0024282919000069. Disponible en: <https://doi.org/10.1017/S0024282919000069>.
22. CRUZ DE CARVALHO, R., VARELA, Z., DO PAÇO, T.A. y BRANQUINHO, C., 2019. Selecting Potential Moss Species for Green Roofs in the Mediterranean Basin. *Urban Science* [en línea], vol. 3, no. 2, pp. 57. DOI 10.3390/urbansci3020057. Disponible en: <https://doi.org/10.3390/urbansci3020057>.
23. DE BELLO, F., BERG, M.P., DIAS, A.T.C., DINIZ-FILHO, J.A.F., GÖTZENBERGER, L., HORTAL, J., LADLE, R.J. y LEPŠ, J., 2015. On the need for phylogenetic 'corrections' in functional trait-based approaches. *Folia Geobotanica* [en línea], vol. 50, no. 4, pp. 349-357. ISSN 18749348. DOI 10.1007/s12224-015-9228-6. Disponible en: <https://doi.org/10.1007/s12224-015-9228-6>.
24. DE CARVALHO, R.C., BRANQUINHO, C. y DA SILVA, J.M., 2011. Physiological consequences of desiccation in the aquatic bryophyte *Fontinalis antipyretica*. *Planta* [en línea], vol. 234, no. 1, pp. 195-205. ISSN 00320935. DOI 10.1007/s00425-011-1388-x. Disponible en: <https://doi.org/10.1007/s00425-011-1388-x>.

25. DEVKOTA, S., CHAUDHARY, R.P., WERTH, S. y SCHEIDEGGER, C., 2017. Indigenous knowledge and use of lichens by the lichenophilic communities of the Nepal Himalaya. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine* [en línea], vol. 13, no. 1, pp. 1-10. ISSN 17464269. DOI 10.1186/s13002-017-0142-2. Disponible en: <https://doi.org/10.1186/s13002-017-0142-2>.
26. DI NUZZO, L., VALLESE, C., BENESPERI, R., GIORDANI, P., CHIARUCCI, A., DI CECCO, V., DI MARTINO, L., DI MUSCIANO, M., GHEZA, G., LELLI, C., SPITALE, D. y NASCIMBENE, J., 2021. Contrasting multitaxon responses to climate change in Mediterranean mountains. *Scientific Reports* [en línea], vol. 11, no. 1, pp. 1-12. ISSN 20452322. DOI 10.1038/s41598-021-83866-x. Disponible en: <https://doi.org/10.1038/s41598-021-83866-x>.
27. ELLIS, C.J. y COPPINS, B.J., 2007. Reproductive strategy and the compositional dynamics of crustose lichen communities on aspen (*Populus tremula* L.) in Scotland. *Lichenologist* [en línea], vol. 39, no. 4, pp. 377-391. ISSN 00242829. DOI 10.1017/S0024282907006937. Disponible en: <https://doi.org/10.1017/S0024282907006937>.
28. ELLIS, C.J. y EATON, S., 2021. Microclimates hold the key to spatial forest planning under climate change: Cyanolichens in temperate rainforest. *Global Change Biology* [en línea], vol. 27, no. 9, pp. 1915-1926. ISSN 13652486. DOI 10.1111/gcb.15514. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/gcb.15514>.
29. ESCUDERO, A., MARTÍNEZ, I., DE LA CRUZ, A., OTÁLORA, M.A.G. y MAESTRE, F.T., 2007. Soil lichens have species-specific effects on the seedling emergence of three gypsophile plant species. *Journal of Arid Environments* [en línea], vol. 70, no. 1, pp. 18-28. ISSN 01401963. DOI 10.1016/j.jaridenv.2006.12.019. Disponible en: <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2006.12.019>.
30. FAVERO-LONGO, S.E. y VILES, H.A., 2020. A review of the nature, role and control of lithobionts on stone cultural heritage: weighing-up and managing biodeterioration and bioprotection. *World Journal of Microbiology and Biotechnology* [en línea], vol. 36, no. 7, pp. 1-18. ISSN 15730972. DOI 10.1007/s11274-020-02878-3. Disponible en: <https://doi.org/10.1007/s11274-020-02878-3>.

31. GAUSLAA, Y., 2014. Rain, dew, and humid air as drivers of morphology, function and spatial distribution in epiphytic lichens. *Lichenologist* [en línea], vol. 46, no. 1, pp. 1-16. ISSN 10961135. DOI 10.1017/S0024282913000753. Disponible en: <https://doi.org/10.1017/S0024282913000753>.
32. GAUSLAA, Y. y COXSON, D., 2011. Interspecific and intraspecific variations in water storage in epiphytic old forest foliose lichens. *Botany* [en línea], vol. 89, no. 11, pp. 787-798. ISSN 19162804. DOI 10.1139/b11-070. Disponible en: <https://doi.org/10.1139/b11-070>.
33. GEISER, L.H., NELSON, P.R., JOVAN, S.E., ROOT, H.T. y CLARK, C.M., 2019. Assessing ecological risks from atmospheric deposition of nitrogen and sulfur to US forests using epiphytic macrolichens. *Diversity* [en línea], vol. 11, no. 6. ISSN 14242818. DOI 10.3390/d11060087. Disponible en: <https://doi.org/10.3390/d11060087>.
34. GIORDANI, P., 2012. Assessing the effects of forest management on epiphytic lichens in coppiced forests using different indicators. *Plant Biosystems* [en línea], vol. 146, no. 3, pp. 628-637. ISSN 11263504. DOI 10.1080/11263504.2011.654136. Disponible en: <https://doi.org/10.1080/11263504.2011.654136>.
35. GIORDANI, P., INCERTI, G., RIZZI, G., RELLINI, I., NIMIS, P.L. y MODENESI, P., 2014. Functional traits of cryptogams in Mediterranean ecosystems are driven by water, light and substrate interactions. *Journal of Vegetation Science* [en línea], vol. 25, no. 3, pp. 778-792. ISSN 16541103. DOI 10.1111/jvs.12119. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/jvs.12119>.
36. GIORDANI, P., MALASPINA, P., BENESPERI, R., INCERTI, G. y NASCIMBENE, J., 2019. Functional over-redundancy and vulnerability of lichen communities decouple across spatial scales and environmental severity. *Science of the Total Environment* [en línea], vol. 666, pp. 22-30. ISSN 18791026. DOI 10.1016/j.scitotenv.2019.02.187. Disponible en: <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.02.187>.
37. GIORDANI, P., RIZZI, G., CASELLI, A., MODENESI, P., MALASPINA, P. y MARIOTTI, M.G., 2016. Fire affects the functional diversity of epilithic lichen communities. *Fungal Ecology* [en línea], vol. 20, pp. 49-55. ISSN 17545048. DOI 10.1016/j.funeco.2015.11.003. Disponible en: <http://dx.doi.org/10.1016/j.funeco.2015.11.003>.

38. GOBERNA, M., NAVARRO-CANO, J.A., VALIENTE-BANUET, A., GARCÍA, C. y VERDÚ, M., 2014. Abiotic stress tolerance and competition-related traits underlie phylogenetic clustering in soil bacterial communities. *Ecology Letters* [en línea], vol. 17, no. 10, pp. 1191-1201. ISSN 14610248. DOI 10.1111/ele.12341. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/ele.12341>.
39. GREEN, T.G.A., HORSTMANN, J., BONNETT, H., WILKINS, A. y SILVESTER, W.B., 1980. Nitrogen Fixation By Members of the Stictaceae (Lichenes) of New Zealand. *New Phytologist* [en línea], vol. 84, no. 2, pp. 339-348. ISSN 14698137. DOI 10.1111/j.1469-8137.1980.tb04434.x. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1980.tb04434.x>.
40. GRIME, J., 1997. Evidence for the Existence of Three Primary Strategies in Plants and Its Relevance to Ecological and Evolutionary Theory. *The American Society of Naturalists* [en línea], vol. 111, no. 4, pp. 1169-1194. ISSN 15502376. DOI doi.org/10.1086/283244. Disponible en: <https://doi.org/10.1086/283244>.
41. HAINES-YOUNG, R. y POTSCHIN, M., 2018. CICES V5. 1. Guidance on the Application of the Revised Structure. *Common International Classification of Ecosystem Services (CICES)* [en línea], no. January, pp. 53. ISSN 00359351. Disponible en: <https://cices.eu/resources/>.
42. HERK, C.M.V., APTROOT, A. y DOBBEN, H.F.V., 2002. Long-Term Monitoring in the Netherlands Suggests that Lichens Respond to Global Warming. *Lichenologist* [en línea], vol. 34, no. 2, pp. 141-154. ISSN 10961135. DOI 10.1006/lich.2002.0378. Disponible en: <https://doi.org/10.1006/lich.2002.0378>.
43. HIGGINS, N.F., CONNAN, S. y STENGEL, D.B., 2015. Factors influencing the distribution of coastal lichens *Hydropunctaria maura* and *Wahlenbergiella mucosa*. *Marine Ecology* [en línea], vol. 36, no. 4, pp. 1400-1414. ISSN 14390485. DOI 10.1111/maec.12239. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/maec.12239>.

44. HODKINSON, B.P., GOTTEL, N.R., SCHADT, C.W. y LUTZONI, F., 2012. Photoautotrophic symbiont and geography are major factors affecting highly structured and diverse bacterial communities in the lichen microbiome. *Environmental Microbiology* [en línea], vol. 14, no. 1, pp. 147-161. ISSN 14622912. DOI 10.1111/j.1462-2920.2011.02560.x. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2011.02560.x>.
45. HURTADO, P., MATOS, P., ARAGÓN, G., BRANQUINHO, C., PRIETO, M. y MARTÍNEZ, I., 2020. How much matching there is in functional, phylogenetic and taxonomic optima of epiphytic macrolichen communities along a European climatic gradient? *Science of the Total Environment* [en línea], vol. 712, pp. 136533. ISSN 18791026. DOI 10.1016/j.scitotenv.2020.136533. Disponible en: <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.136533>.
46. HURTADO, Pilar, PRIETO, M., ARAGÓN, G., DE BELLO, F. y MARTÍNEZ, I., 2020. Intraspecific variability drives functional changes in lichen epiphytic communities across Europe. *Ecology* [en línea], vol. 101, no. 6, pp. 1-10. ISSN 19399170. DOI 10.1002/ecy.3017. Disponible en: <https://doi.org/10.1002/ecy.3017>.
47. HURTADO, P., PRIETO, M., ARAGÓN, G., ESCUDERO, A. y MARTÍNEZ, I., 2019. Critical predictors of functional, phylogenetic and taxonomic diversity are geographically structured in lichen epiphytic communities. *Journal of Ecology* [en línea], vol. 107, no. 5, pp. 2303-2316. ISSN 13652745. DOI 10.1111/1365-2745.13189. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13189>.
48. HURTADO, P., PRIETO, M., MARTÍNEZ-VILALTA, J., GIORDANI, P., ARAGÓN, G., LÓPEZ-ANGULO, J., KOŠUTHOVÁ, A., MERINERO, S., DÍAZ-PEÑA, E.M., ROSAS, T., BENESPERI, R., BIANCHI, E., GRUBE, M., MAYRHOFER, H., NASCIMBENE, J., WEDIN, M., WESTBERG, M. y MARTÍNEZ, I., 2020. Disentangling functional trait variation and covariation in epiphytic lichens along a continent-wide latitudinal gradient. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* [en línea], vol. 287, no. 1922. ISSN 14712954. DOI 10.1098/rspb.2019.2862. Disponible en: <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.2862>.

49. IVES, A., 2019. R^2 s for Correlated Data: Phylogenetic Models, LMMs, and GLMMs. *Syst Biol* [en línea], vol. 68, no. 2, pp. 234-251. DOI 10.1093/sysbio/syy060. Disponible en: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/30239975/>.
50. JOHN, E., 2011. Distribution patterns and interthalline interactions of epiphytic foliose lichens. *Canadian Journal of Botany* [en línea], vol. 70, no. 4, pp. 818-823. ISSN 00084026. DOI 10.1139/b92-104. Disponible en: <https://doi.org/10.1139/b92-104>.
51. KERSHAW, K.A., 1975. Studies on lichen-dominated systems. XII. The ecological significance of thallus color. *Canadian Journal of Botany* [en línea], vol. 53, no. 7, pp. 660-667. ISSN 0008-4026. DOI 10.1139/b75-081. Disponible en: <https://doi.org/10.1139/b75-081>.
52. KNOPS, J.M.H., NASH, T.H., BOUCHER, V.L. y SCHLESINGER, W.H., 1991. Mineral cycling and epiphytic lichens: Implications at the ecosystem level. *The Lichenologist* [en línea], vol. 23, no. 3, pp. 309-321. ISSN 10961135. DOI 10.1017/S0024282991000452. Disponible en: <https://doi.org/10.1017/S0024282991000452>.
53. KOCH, N.M., MATOS, P., BRANQUINHO, C., PINHO, P., LUCHETA, F., MARTINS, S.M. de A. y VARGAS, V.M.F., 2019. Selecting lichen functional traits as ecological indicators of the effects of urban environment. *Science of the Total Environment* [en línea], vol. 654, pp. 705-713. ISSN 18791026. DOI 10.1016/j.scitotenv.2018.11.107. Disponible en: <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.11.107>.
54. KRAFT, N. y ACKERLY, D., 2010. Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest. *Ecological Monographs* [en línea], vol. 80, no. 3, pp. 100318220649095. ISSN 0012-9615. DOI 10.1890/09-1672. Disponible en: <https://doi.org/10.1890/09-1672.1>.
55. LADRÓN DE GUEVARA, M., GOZALO, B., RAGGIO, J., LAFUENTE, A., PRIETO, M. y MAESTRE, F.T., 2018. Warming reduces the cover, richness and evenness of lichen-dominated biocrusts but promotes moss growth: insights from an 8 yr experiment. *New Phytologist* [en línea], vol. 220, no. 3, pp. 811-823. ISSN 14698137. DOI 10.1111/nph.15000. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/nph.15000>.

56. LANG, S.I., CORNELISSEN, J.H.C., KLAHN, T., VAN LOGTESTIJN, R.S.P., BROEKMAN, R., SCHWEIKERT, W. y AERTS, R., 2009. An experimental comparison of chemical traits and litter decomposition rates in a diverse range of subarctic bryophyte, lichen and vascular plant species. *Journal of Ecology* [en línea], vol. 97, no. 5, pp. 886-900. ISSN 00220477. DOI 10.1111/j.1365-2745.2009.01538.x. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01538.x>.
57. LANGE, O.L., BÜDEL, B., MEYER, A. y KILIAN, E., 2007. Further Evidence that Activation of Net Photosynthesis by dry Cyanobacterial Lichens Requires Liquid Water. *Cambridge University Press* [en línea], vol. 25, no. 2, pp. 175-189. DOI 10.1006/lich.1993.1025. Disponible en: <https://doi.org/10.1006/lich.1993.1025>.
58. LANGE, O.L., GREEN, T.G.A. y ZIEGLER, H., 1988. Water status related photosynthesis and carbon isotope discrimination in species of the lichen genus *Pseudocyphellaria* with green or blue-green photobionts and in photosymbiodemes. *Oecologia* [en línea], vol. 75, no. 4, pp. 494-501. ISSN 14321939. DOI 10.1007/BF00776410. Disponible en: <https://doi.org/10.1007/BF00776410>.
59. LAVOREL, S. y GARNIER, E., 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: Revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* [en línea], vol. 16, no. 5, pp. 545-556. ISSN 02698463. DOI 10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x. Disponible en: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x>.
60. LEGENDRE, P. y MURTHAG, F., 2014. Ward's Hierarchical Agglomerative Clustering Method: Which Algorithms Implement Ward's Criterion? *Journal of Bacteriology* [en línea], vol. 31, no. 1, pp. 233-238. ISSN 00219193. DOI 10.1007/s00357-014-9161-z. Disponible en: <https://doi.org/10.1007/s00357-014-9161-z>.
61. LEVIN, S.A., 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* [en línea], vol. 73, no. 6, pp. 1943-1967. ISSN 00129658. DOI 10.2307/1941447. Disponible en: <https://doi.org/10.2307/1941447>.

62. LI, D. y IVES, A., 2016. The statistical need to include phylogeny in trait-based analyses of community composition. *Methods Ecol. Evol.* [en línea], vol. 38, no. 1, pp. 42-49. ISSN 1751553X. DOI 10.1111/ijlh.12426. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12767>.
63. LI, D., IVES, A.R. y WALLER, D.M., 2017. Can functional traits account for phylogenetic signal in community composition? *New Phytologist* [en línea], vol. 214, no. 2, pp. 607-618. ISSN 14698137. DOI 10.1111/nph.14397. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/nph.14397>.
64. LUTZONI, F., PAGEL, M. y REEB, V., 2001. Major fungal lineages are derived from lichen ancestors. *Nature* [en línea], vol. 411, no. June, pp. 937-940. DOI 10.1038/35082053. Disponible en: <https://www.nature.com/articles/35082053.pdf>.
65. MAGAIN, N., MIADLIKOWSKA, J., GOFFINET, B., SERUSIAUX, E. y LUTZONI, F., 2017. Macroevolution of specificity in cyanolichens of the genus *Peltigera* section *Polydactylon* (Lecanoromycetes, Ascomycota). *Systematic Biology* [en línea], vol. 66, no. 1, pp. 74-99. ISSN 1076836X. DOI 10.1093/sysbio/syw065. Disponible en: <https://doi.org/10.1093/sysbio/syw065>.
66. MANAGEMENT, N.R. y SCIENCE, E., 2014. Los pigmentos fúngicos protectores solares influyen en el gradie of pendulous lichens in boreal forest canopies R eports. *Ecology* [en línea], vol. 95, no. 6, pp. 1464-1471. DOI 10.1890/13-2319.1. Disponible en: <https://doi.org/10.1890/13-2319.1>.
67. MARÍA, P., ISABEL, M., GREGORIO, A., CÉCILE, G. y FRAN, Ç., 2012. Molecular phylogeny of heteroplacidium, placidium, and related catapyrenioid genera (verrucariaceae, lichen-forming ascomycota). *American Journal of Botany* [en línea], vol. 99, no. 1, pp. 23-35. ISSN 00029122. DOI 10.3732/ajb.1100239. Disponible en: <https://doi.org/10.3732/ajb.1100239>.
68. MATOS, P., 2016. *Development of ecological indicators of climate change based on lichen functional diversity* [en línea]. S.l.: Universidade de Aveiro. Disponible en: <https://www.proquest.com/openview/96e8d49e2a5046ceaf136ad529504222/1?pq-origsite=gscholar&cbl=2026366>.

69. MATOS, P., PINHO, P., ARAGÓN, G., MARTÍNEZ, I., NUNES, A., SOARES, A.M.V.M. y BRANQUINHO, C., 2015. Lichen traits responding to aridity. *Journal of Ecology* [en línea], vol. 103, no. 2, pp. 451-458. ISSN 13652745. DOI 10.1111/1365-2745.12364. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12364>.
70. MCGILL, B.J., 2008. Exploring predictions of abundance from body mass using hierarchical comparative approaches. *American Naturalist* [en línea], vol. 172, no. 1, pp. 88-101. ISSN 00030147. DOI 10.1086/588044. Disponible en: <https://doi.org/10.1086/588044>.
71. MENSENS, C., DE LAENDER, F., JANSSEN, C.R., SABBE, K. y DE TROCH, M., 2017. Different response–effect trait relationships underlie contrasting responses to two chemical stressors. *Journal of Ecology* [en línea], vol. 105, no. 6, pp. 1598-1609. ISSN 13652745. DOI 10.1111/1365-2745.12777. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12777>.
72. MERINERO, S., ARAGÓN, G. y MARTÍNEZ, I., 2017. Intraspecific life history variation in contrasting habitats: Insights from an obligate symbiotic organism. *American Journal of Botany* [en línea], vol. 104, no. 7, pp. 1099-1107. ISSN 00029122. DOI 10.3732/ajb.1700017. Disponible en: <https://doi.org/10.3732/ajb.1700017>.
73. MERINERO, S., RUBIO-SALCEDO, M., ARAGÓN, G. y MARTÍNEZ, I., 2014. Environmental factors that drive the distribution and abundance of a threatened cyanolichen in Southern Europe: A multi-scale approach. *American Journal of Botany* [en línea], vol. 101, no. 11, pp. 1876-1885. ISSN 00029122. DOI 10.3732/ajb.1400077. Disponible en: <https://doi.org/10.3732/ajb.1400077>.
74. MILLER, P.J., LUBKE, G.H., MCARTOR, D.B. y BERGEMAN, C.S., 2016. Finding structure in data using multivariate tree boosting. *Psychological Methods* [en línea], vol. 21, no. 4, pp. 583-602. ISSN 1082989X. DOI 10.1037/met0000087. Disponible en: <https://doi.apa.org/doi/10.1037/met0000087>.

75. MUGGIA, L., PÉREZ-ORTEGA, S., KOPUN, T., ZELLNIG, G. y GRUBE, M., 2014. Photobiont selectivity leads to ecological tolerance and evolutionary divergence in a polymorphic complex of lichenized fungi. *Annals of Botany* [en línea], vol. 114, no. 3, pp. 463-475. ISSN 10958290. DOI 10.1093/aob/mcu146. Disponible en: <https://doi.org/10.1093/aob/mcu146>.
76. NASCIMBENE, J., BENESPERI, R., BRUNIALTI, G., CATALANO, I., VEDOVE, M.D., GRILLO, M., ISOCRONO, D., MATTEUCCI, E., POTENZA, G., PUNTILLO, D., PUNTILLO, M., RAVERA, S., RIZZI, G. y GIORDANI, P., 2013. Patterns and drivers of β -diversity and similarity of *Lobaria pulmonaria* communities in Italian forests. *Journal of Ecology* [en línea], vol. 101, no. 2, pp. 493-505. ISSN 13652745. DOI 10.1111/1365-2745.12050. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12050>.
77. NASCIMBENE, J., MAYRHOFER, H., DAINESE, M. y BILOVITZ, P.O., 2017. Assembly patterns of soil-dwelling lichens after glacier retreat in the European Alps. *Journal of Biogeography* [en línea], vol. 44, no. 6, pp. 1393-1404. ISSN 13652699. DOI 10.1111/jbi.12970. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/jbi.12970>.
78. NELSON, P.R., MCCUNE, B. y SWANSON, D.K., 2015. Lichen traits and species as indicators of vegetation and environment. *Bryologist* [en línea], vol. 118, no. 3, pp. 252-263. ISSN 00072745. DOI 10.1639/0007-2745-118.3.252. Disponible en: <https://doi.org/10.1639/0007-2745-118.3.252>.
79. NGUYEN, T., CHOLLET-KRUGLER, M., LOHÉZIC-LE DÉVÉHAT, F., ROUAUD, I. y BOUSTIE, J., 2015. Mycosporine-Like Compounds in Chlorolichens: Isolation from *Dermatocarpon luridum* and *Dermatocarpon miniatum*, and their Photoprotective Properties. *Planta Medica Letters* [en línea], vol. 2, no. 01, pp. e1-e5. DOI 10.1055/s-0034-1396321. Disponible en: [10.1055 / s-0034-1396321](https://doi.org/10.1055/s-0034-1396321).
80. NYSTUEN, K.O., SUNDSDAL, K., OPEDAL, Ø.H., HOLIEN, H., STRIMBECK, G.R. y GRAAE, B.J., 2019. Lichens facilitate seedling recruitment in alpine heath. *Journal of Vegetation Science* [en línea], vol. 30, no. 5, pp. 868-880. ISSN 16541103. DOI 10.1111/jvs.12773. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/jvs.12773>.

81. ODUM, 1971. Fundamental of ecology. *Journal of animal ecology* [en línea], vol. 3, no. 2, pp. 78-79. Disponible en: https://www.academia.edu/download/30234225/odum_barrett-ch1-sections1-4.pdf.
82. OLIVEIRA, M.A., LLOP, E., ANDRADE, C., BRANQUINHO, C., GOBLE, R., QUEIROZ, S., FREITAS, M.C. y PINHO, P., 2020. Estimating the age and mechanism of boulder transport related with extreme waves using lichenometry. *Progress in Physical Geography* [en línea], vol. 44, no. 6, pp. 870-897. ISSN 03091333. DOI 10.1177/0309133320927629. Disponible en: <https://doi.org/10.1177%2F0309133320927629>.
83. OLIVIER-JIMENEZ, D., CHOLLET-KRUGLER, M., RONDEAU, D., BENIDDIR, M.A., FERRON, S., DELHAYE, T., ALLARD, P.M., WOLFENDER, J.L., SIPMAN, H.J.M., LÜCKING, R., BOUSTIE, J. y LE POGAM, P., 2019. A database of high-resolution MS/MS spectra for lichen metabolites. *Scientific Data* [en línea], vol. 6, no. 1, pp. 1-11. ISSN 20524463. DOI 10.1038/s41597-019-0305-1. Disponible en: <https://doi.org/10.1038/s41597-019-0305-1>.
84. PARDOW, A., HARTARD, B. y 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* [en línea], vol. 2010, pp. 1-12. DOI 10.1093/aobpla/plq004. Disponible en: <https://doi.org/10.1093/aobpla/plq004>.
85. PHINNEY, N.H., SOLHAUG, K.A. y GAUSLAA, Y., 2018. Rapid resurrection of chlorolichens in humid air: specific thallus mass drives rehydration and reactivation kinetics. *Environmental and Experimental Botany* [en línea], vol. 148, no. January, pp. 184-191. ISSN 00988472. DOI 10.1016/j.envexpbot.2018.01.009. Disponible en: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.01.009>.
86. PHINNEY, N.H., SOLHAUG, K.A. y GAUSLAA, Y., 2019. Photobiont-dependent humidity threshold for chlorolichen photosystem II activation. *Planta* [en línea], vol. 250, no. 6, pp. 2023-2031. ISSN 14322048. DOI 10.1007/s00425-019-03282-4. Disponible en: <https://doi.org/10.1007/s00425-019-03282-4>.

87. PINHO, P., AUGUSTO, S., MÁGUAS, C., PEREIRA, M.J., SOARES, A. y BRANQUINHO, C., 2008. Impact of neighbourhood land-cover in epiphytic lichen diversity: Analysis of multiple factors working at different spatial scales. *Environmental Pollution* [en línea], vol. 151, no. 2, pp. 414-422. ISSN 02697491. DOI 10.1016/j.envpol.2007.06.015. Disponible en: <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2007.06.015>.
88. PINHO, P., THEOBALD, M.R., DIAS, T., TANG, Y.S., CRUZ, C., MARTINS-LOUÇÃO, M.A., MÁGUAS, C., SUTTON, M. y BRANQUINHO, C., 2012. Critical loads of nitrogen deposition and critical levels of atmospheric ammonia for semi-natural Mediterranean evergreen woodlands. *Biogeosciences* [en línea], vol. 9, no. 3, pp. 1205-1215. ISSN 17264170. DOI 10.5194/bg-9-1205-2012. Disponible en: <https://doi.org/10.5194/bg-9-1205-2012>.
89. PORADA, P., VAN STAN, J.T. y KLEIDON, A., 2018. Significant contribution of non-vascular vegetation to global rainfall interception. *Nature Geoscience* [en línea], vol. 11, no. 8, pp. 563-567. ISSN 17520908. DOI 10.1038/s41561-018-0176-7. Disponible en: <http://dx.doi.org/10.1038/s41561-018-0176-7>.
90. PORADA, P., WEBER, B., ELBERT, W., PÖSCHL, U. y KLEIDON, A., 2013. Estimating global carbon uptake by lichens and bryophytes with a process-based model. *Biogeosciences* [en línea], vol. 10, no. 11, pp. 6989-7033. ISSN 17264189. DOI 10.5194/bg-10-6989-2013. Disponible en: <https://doi.org/10.5194/bg-10-6989-2013>.
91. PORADA, P., WEBER, B., ELBERT, W., PÖSCHL, U. y KLEIDON, A., 2014. Estimating impacts of lichens and bryophytes on global biogeochemical cycles. *Global Biogeochemical Cycles* [en línea], vol. 28, no. 2, pp. 71-85. ISSN 19449224. DOI 10.1002/2013GB004705. Disponible en: <https://doi.org/10.1002/2013GB004705>.
92. PRIETO, M., BALOCH, E., TEHLER, A. y WEDIN, M., 2013. Mazaedium evolution in the Ascomycota (Fungi) and the classification of mazaediate groups of formerly unclear relationship. *Cladistics* [en línea], vol. 29, no. 3, pp. 296-308. ISSN 07483007. DOI 10.1111/j.1096-0031.2012.00429.x. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2012.00429.x>.

93. PRIETO, M., MARTINEZ, I., ARAGÓN, G. y VERDÚ, M., 2016. Phylogenetic and functional structure of lichen communities under contrasting environmental conditions. *International Journal of Laboratory Hematology* [en línea], vol. 38, no. 1, pp. 42-49. ISSN 1751553X. DOI 10.1111/jvs.12544. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/jvs.12544>.
94. PRÍNCIPE, A., MATOS, P., SARRIS, D., GAIOLA, G., DO ROSÁRIO, L., CORREIA, O. y BRANQUINHO, C., 2019. In Mediterranean drylands microclimate affects more tree seedlings than adult trees. *Ecological Indicators* [en línea], vol. 106, no. December 2018, pp. 105476. ISSN 1470160X. DOI 10.1016/j.ecolind.2019.105476. Disponible en: <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105476>.
95. PYPKER, T.G., UNSWORTH, M.H. y BOND, B.J., 2006. The role of epiphytes in rainfall interception by forests in the Pacific Northwest. I. Laboratory measurements of water storage. *Canadian Journal of Forest Research* [en línea], vol. 36, no. 4, pp. 809-818. ISSN 00455067. DOI 10.1139/X05-298. Disponible en: <https://doi.org/10.1139/x05-298>.
96. REYDON, T.A.C., 2019. *Are Species Good Units for Biodiversity Studies and Conservation Efforts?* [en línea]. S.l.: Springer Open. ISBN 9783030109905. Disponible en: <https://library.oapen.org/bitstream/handle/20.500.12657/23072/1007086.pdf?sequence=1#page=149>.
97. ROCA-VALIENTE, B., HAWKSWORTH, D.L., PÉREZ-ORTEGA, S., SANCHO, L.G. y CRESPO, A., 2016. Type studies in the Rhizocarpon geographicum group (Rhizocarpaceae, lichenized Ascomycota). *Lichenologist* [en línea], vol. 48, no. 2, pp. 97-110. ISSN 10961135. DOI 10.1017/S002428291500050X. Disponible en: <https://doi.org/10.1017/S002428291500050X>.
98. ROCHA, B., PINHO, P., BRANQUINHO, C., BOIEIRO, M. y MATOS, P., 2019. Bringing the concept of ammonia critical levels into managing cork-oak woodland for conservation. *Forest Ecology and Management* [en línea], vol. 453, no. August, pp. 117566. ISSN 03781127. DOI 10.1016/j.foreco.2019.117566. Disponible en: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117566>.

99. ROOS, R.E., VAN ZUIJLEN, K., BIRKEMOE, T., KLANDERUD, K., LANG, S.I., BOKHORST, S., WARDLE, D.A. y ASPLUND, J., 2019. Contrasting drivers of community-level trait variation for vascular plants, lichens and bryophytes across an elevational gradient. *Functional Ecology* [en línea], vol. 33, no. 12, pp. 2430-2446. ISSN 13652435. DOI 10.1111/1365-2435.13454. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13454>.
100. RUBIO-SALCEDO, M., MERINERO, S. y MARTÍNEZ, I., 2015. Tree species and microhabitat influence the population structure of the epiphytic lichen *Lobaria pulmonaria*. *Fungal Ecology* [en línea], vol. 18, pp. 1-9. ISSN 17545048. DOI 10.1016/j.funeco.2015.08.002. Disponible en: <http://dx.doi.org/10.1016/j.funeco.2015.08.002>.
101. SANIEWSKI, M., WIETRZYK-PEŁKA, P., ZALEWSKA, T., OSYCZKA, P. y WEGRZYN, M.H., 2020. Impact of distance from the glacier on the content of ¹³⁷Cs and ⁹⁰Sr in the lichen *Cetrariella delisei*. *Chemosphere* [en línea], vol. 259. ISSN 18791298. DOI 10.1016/j.chemosphere.2020.127433. Disponible en: <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2020.127433>.
102. SHIVAROV, V. V., DENCHEV, C.M. y THÜS, H., 2018. Ecology and distribution of *Dermatocarpon* (Verrucariaceae, Ascomycota) in the catchment areas of two Bulgarian rivers. *Lichenologist* [en línea], vol. 50, no. 6, pp. 679-690. ISSN 10961135. DOI 10.1017/S0024282918000452. Disponible en: <https://doi.org/10.1017/S0024282918000452>.
103. SILLETT, S.C. y RAMBO, T.R., 2000. Vertical distribution of dominant epiphytes in Douglas-fir forests of the central Oregon Cascades. *Northwest Science*, vol. 74, no. 1, pp. 44-49. ISSN 0029344X.
104. SOUDZILOVSKAIA, N.A., VAN BODEGOM, P.M. y CORNELISSEN, J.H.C., 2013. Dominant bryophyte control over high-latitude soil temperature fluctuations predicted by heat transfer traits, field moisture regime and laws of thermal insulation. *Functional Ecology* [en línea], vol. 27, no. 6, pp. 1442-1454. ISSN 13652435. DOI 10.1111/1365-2435.12127. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12127>.
105. SOUTHWOOD, T.R.E., 1977. Habitat, the Templet for Ecological Strategies? *The Journal of Animal Ecology* [en línea], vol. 46, no. 2, pp. 336. ISSN 00218790. DOI 10.2307/3817. Disponible en: <https://doi.org/10.2307/3817>.

106. STANTON, D.E., HUALLPA CHÁVEZ, J., VILLEGAS, L., VILLASANTE, F., ARMESTO, J., HEDIN, L.O. y HORN, H., 2014. Epiphytes improve host plant water use by microenvironment modification. *Functional Ecology* [en línea], vol. 28, no. 5, pp. 1274-1283. ISSN 13652435. DOI 10.1111/1365-2435.12249. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12249>.
107. TER BRAAK, C.J.F., 2019. New robust weighted averaging- and model-based methods for assessing trait–environment relationships. *Methods in Ecology and Evolution* [en línea], vol. 10, no. 11, pp. 1962-1971. ISSN 2041210X. DOI 10.1111/2041-210X.13278. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13278>.
108. TRETACH, M., CRISAFULLI, P., PITTAO, E., RININO, S., ROCCOTIELLO, E. y MODENESI, P., 2005. Isidia ontogeny and its effect on the CO₂ gas exchanges of the epiphytic lichen *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf. *Lichenologist* [en línea], vol. 37, no. 5, pp. 445-462. ISSN 00242829. DOI 10.1017/S0024282905014982. Disponible en: <https://doi.org/10.1017/S0024282905014982>.
109. UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DL TRIESTE, 2021. ITALIC 6.0, the information system on italian lichens. *Dryades project* [en línea]. Disponible en: <http://italic.units.it/index.php>.
110. UPRETI, D.K., DIVAKAR, P.K., SHUKLA, V. y BAJPAI, R., 2015. Recent advances in lichenology: Modern methods and approaches in Lichen systematics and culture techniques, volume 2. *Recent Advances in Lichenology: Modern Methods and Approaches in Lichen Systematics and Culture Techniques, Volume 2* [en línea], pp. 1-232. DOI 10.1007/978-81-322-2235-4. Disponible en: https://doi.org/10.1007/978-81-322-2235-4_7.
111. URE, J. y STANTON, D., 2019. Co-dominant anatomically disparate lichens converge in hydrological functional traits. *The Bryologist* [en línea], vol. 122, no. 3, pp. 463-470. DOI 10.1639/0007-2745-122.3.463. Disponible en: <https://doi.org/10.1639/0007-2745-122.3.463>.

112. VAN STAN, J.T. y PYPKER, T.G., 2015. A review and evaluation of forest canopy epiphyte roles in the partitioning and chemical alteration of precipitation. *Science of the Total Environment* [en línea], vol. 536, pp. 813-824. ISSN 18791026. DOI 10.1016/j.scitotenv.2015.07.134. Disponible en: <http://dx.doi.org/10.1016/j.scitotenv.2015.07.134>.
113. VAN ZUIJLEN, K., ROOS, R., KLANDERUD, K., LANG, S., WARDLE, D. y ASPLUND, J., 2020. Decomposability of lichens and bryophytes from across an elevational gradient under standardized conditions. *Oikos* [en línea], vol. 129, no. 9, pp. 1358-1368. ISSN 16000706. DOI 10.1111/oik.07257. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/oik.07257>.
114. VAN ZUIJLEN, K., ROOS, R.E., KLANDERUD, K., LANG, S.I. y ASPLUND, J., 2020. Mat-forming lichens affect microclimate and litter decomposition by different mechanisms. *Fungal Ecology* [en línea], vol. 44, pp. 100905. ISSN 17545048. DOI 10.1016/j.funeco.2019.100905. Disponible en: <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2019.100905>.
115. VIOLLE, C., NAVAS, M.-L., VILE, D., KAZAKOU, E., FORTUNEL, C., HUMMEL, I. y GARNIER, E., 2007. Let the concept of trait be functional. *Oikos* [en línea], vol. 116, no. 5, pp. 882-892. ISSN 0030-1299. DOI 10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x. Disponible en: [10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x](https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x).
116. WAN, S. y ELLIS, C.J., 2020. Are lichen growth form categories supported by continuous functional traits: Water-holding capacity and specific thallus mass? *Edinburgh Journal of Botany* [en línea], vol. 77, no. 1, pp. 65-76. ISSN 14740036. DOI 10.1017/S0960428619000209. Disponible en: <https://doi.org/10.1017/S0960428619000209>.
117. WARDLE, D.A., GUNDALE, M.J., KARDOL, P., NILSSON, M.C. y FANIN, N., 2020. Impact of plant functional group and species removals on soil and plant nitrogen and phosphorus across a retrogressive chronosequence. *Journal of Ecology* [en línea], vol. 108, no. 2, pp. 561-573. ISSN 13652745. DOI 10.1111/1365-2745.13283. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13283>.

118. WEIHER, E., CLARKE, G.D.P. y KEDDY, P.A., 1998. Community Assembly Rules, Morphological Dispersion, and the Coexistence of Plant Species. *Oikos* [en línea], vol. 81, no. 2, pp. 309. ISSN 00301299. DOI 10.2307/3547051. Disponible en: <https://doi.org/10.2307/3547051>.
119. WHITTAKER, R., 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs* [en línea], vol. 30, no. 2, pp. 225-231. ISSN 13652141. DOI 10.2307/1943563. Disponible en: <https://doi.org/10.2307/1943563>.
120. WILLIAMS, L. y ELLIS, C.J., 2018. Ecological constraints to 'old-growth' lichen indicators: Niche specialism or dispersal limitation? *Fungal Ecology* [en línea], vol. 34, pp. 20-27. ISSN 17545048. DOI 10.1016/j.funeco.2018.03.007. Disponible en: <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2018.03.007>.
121. ZOTZ, G. y WINKLER, U., 2013. Aerial roots of epiphytic orchids: The velamen radicum and its role in water and nutrient uptake. *Oecologia* [en línea], vol. 171, no. 3, pp. 733-741. ISSN 00298549. DOI 10.1007/s00442-012-2575-6. Disponible en: <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2575-6>.