

Riesgos de desaparición de líquenes por desplazamiento del hábitat en un escenario de calentamiento global en el suroeste de los Andes venezolanos

VICENTE MARCANO^{1,2} & LAURA CASTILLO^{2,3}

¹ Laboratorio de Biología Evolutiva y Organismos Extremos, Grupo de Ciencias Atmosféricas y el Espacio, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, VE-5101 Mérida, Venezuela

² Biological Station “Vicente Marcano”, Kailasha Organization, Sierra Nevada National Park, Raiz de Agua Road, VE-5106 Mérida, Venezuela

³ ETSUFOR, Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales, Universidad de Los Andes, VE-5101 Mérida, Venezuela

ORCID iD. V. MARCANO: <https://orcid.org/0000-0002-0068-6642>,

L. CASTILLO: <https://orcid.org/0000-0001-8495-8387>

Autor para correspondencia: V. Marcano (vicente.marcano@gmail.com)

Editor: J. López-Pujol

Recibido 28 agosto 2022; aceptado 30 noviembre 2022; publicado *on line* 12 abril 2023

Abstract

RISKS OF LICHEN LOSS DUE TO HABITAT DISPLACEMENT UNDER A SCENARIO OF GLOBAL WARMING IN SOUTHWESTERN VENEZUELAN ANDES.— In order to quantify the risks of habitats loss of the Andean lichens due to the global warming projected for the end of the century and the associated upward migration, we carried out lichenological collections at the National Park General Juan Pablo Peñaloza, southwestern Venezuelan Andes. We focus on an elevation gradient from the montane forest (2100–3000 m) to the páramo (3200–3660 m). A total of 104 species and 39 genera were registered, 44 species from the montane forest and 82 species from the páramo. Assuming a projected temperature increase of 2°C by the end of the century, lichen taxa would require an upward displacement of near 363 m a.s.l. If we select the maximum projected temperature increase of 4°C, the upward displacement would represent more than 725 m a.s.l. The results indicate that a total of 64% genera will be threatened by local habitat loss with an increase of $\leq 2^\circ\text{C}$, whereas 12.8% genera will conserve their habitat even with an increase in temperature of 4°C; 81.73% species would be threatened of local habitat loss due to an increase of $\leq 2^\circ\text{C}$, whereas 92.3% species will be threatened by local extinction with an increase in temperature of $\leq 4^\circ\text{C}$. Risk of massive disappearance in both scenarios would be expected.

Key words: climate change; cloud forests; habitat loss; macrolichens; paramos; tropical Andes.

Resumen

RIESGOS DE DESAPARICIÓN DE LÍQUENES POR DESPLAZAMIENTO DEL HÁBITAT EN UN ESCENARIO DE CALENTAMIENTO GLOBAL EN EL SUROESTE DE LOS ANDES VENEZOLANOS.— Con la finalidad de determinar los riesgos de pérdida local de hábitats de líquenes tomando en consideración la migración ascendente de las condiciones ambientales debido al calentamiento previsto para el presente siglo, se realizaron muestreos en el suroeste de los Andes venezolanos, Parque Nacional General Juan Pablo Peñaloza, en un rango de elevación entre los 2000 m (bosque montano) a 3660 m (páramo andino). Después de dos años de exploraciones se registraron 104 especies y 39 géneros, 44 especies en el bosque montano y 82 especies en el páramo. Ante un incremento de 2°C a fin de siglo, los taxones requerirían un desplazamiento ascendente de ~363 m, mientras si se escoge un incremento máximo de 4°C, el desplazamiento sería >725 m. Los resultados indican que el 64% de los géneros estarían amenazados de desaparición local por pérdida de hábitat ante un incremento de temperatura $\leq 2^\circ\text{C}$, mientras el 12,8% conservarían su hábitat a pesar de un incremento de 4°C; 81,73% de las especies estarían amenazadas de extinción local por pérdida de hábitat ante un incremento $\leq 2^\circ\text{C}$, mientras el 92,3% de las especies perderían su hábitat ante un incremento $\leq 4^\circ\text{C}$. En ambos escenarios existiría un riesgo de desaparición masiva.

Palabras clave: Andes tropicales; bosques nublados; cambio climático; macrolíquenes; páramos; pérdida de hábitat.

Cómo citar este artículo / Citation

Marcano, V. & Castillo, L. 2023. Riesgos de desaparición de líquenes por desplazamiento del hábitat en un escenario de calentamiento global en el suroeste de los Andes venezolanos. *Collectanea Botanica* 42: e003. <https://doi.org/10.3989/collectbot.2023.v42.003>

Copyright

© 2023 CSIC. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution 4.0 International (CC BY 4.0) License.

INTRODUCCIÓN

El incremento antropogénico en la concentración de los gases de efecto invernadero está conduciendo al calentamiento de la superficie de la tierra y a otros cambios climáticos (IPCC, 2018, 2022). Existe evidencia que particularmente los cambios en la temperatura están generando diferentes efectos en los hábitats en todo el planeta (Root *et al.*, 2003, Thomas *et al.*, 2004; Chen *et al.*, 2011). Especialmente en los Andes tropicales, la intensidad en el uso de la tierra incluye la tala de bosques primarios (Ruiz *et al.*, 2008), que ha incidido en la alteración del clima regional (Ferwerda, 1987; Azócar & Fariñas, 2003; Molau, 2004; Rangel-Ch., 2004). La pérdida y degradación de la cobertura gruesa del bosque a partir de la deforestación disminuyen la capacidad de secuestro de CO₂ y contribuyen con el aumento de las emisiones de gases invernadero (Herzog *et al.*, 2011; NYFD Assessment Partners, 2019). Tales eventos, aunque regionales, afectan sensiblemente el clima a escala global (IPCC, 2014). Esto trae como consecuencia, la modificación de la distribución de las especies y la eventual pérdida de biodiversidad por desaparición de hábitats (García-Mora, 2004; Cuesta-Camacho, 2007; Urrutia & Vuille, 2009; Marengo *et al.*, 2009; Chacón-Moreno *et al.*, 2021).

Escenarios de aumento global de las temperaturas medias predicen 2,6-4,8°C para finales de siglo (Stocker *et al.*, 2013; IPCC, 2018). Otros estudios más recientes, revelan escenarios con incrementos de temperaturas que podrían alcanzar los 6,5-7°C para esa fecha de no tomarse medidas contundentes para detener la emisión de gases de efecto invernadero (IPCC, 2022). Una evidencia amplia documenta un incremento de la temperatura del aire en la región andina tropical para los últimos 80 años (0,11°C por década), la cual se ha intensificado en los últimos 45 años (0,34°C por década), con una tendencia al aumento (Vuille &

Bradley, 2000; Herzog *et al.*, 2011; IPCC, 2018). No obstante, un aumento de tan solo 1,5°C de las temperaturas medias (IPCC, 2018), supone una afectación significativa de los hábitats naturales para las especies en los Andes (Herzog *et al.*, 2011). De tal manera, considerando el descenso adiabático actual del área, de -0.55°C por cada 100 m de elevación (Sarmiento, 1986; Marcano *et al.*, 2003, 2010; Rada *et al.*, 2019) y un aumento conservador de la temperatura global entre 2-4°C, la migración vertical ascendente de los pisos altitudinales en los Andes venezolanos sería estimada entre unos 300 a 700 m en dicho escenario futuro. Las consecuencias para la biota de las montañas andinas podrían ser catastróficas, debido a la dificultad de soportar tasas de cambio tan elevadas y a la desaparición y/o fragmentación del hábitat de especies adaptadas principalmente a los ecosistemas de bosques nublados (Foster, 2001; Herzog *et al.*, 2011; Rada *et al.*, 2019; Chacón-Moreno *et al.*, 2021).

Estudios previos muestran que los líquenes se encuentran entre los organismos más sensibles a los cambios en el clima, presentando una gran especificidad a condiciones microclimáticas (Aptroot & Herk, 2002; Ellis, 2013, 2019; Branquinho *et al.*, 2015; Chuquimarca *et al.*, 2019). Esta sensibilidad es mayor en el caso del fotobionte que el micobionte (Aptroot & Herk, 2007) y particularmente en cianolíquenes que en líquenes con algas verdes (Rubio-Salcedo *et al.*, 2017). Las variaciones de humedad y temperatura que experimentan los líquenes afectan sensiblemente su tasa de crecimiento, debido a sus limitaciones en regular el contenido de agua (Pisani *et al.*, 2007; Monge-Nájera, 2019). Además, dichas variaciones condicionan el rendimiento metabólico fotosintético y su tasa respiratoria (Lange *et al.*, 1986; Green *et al.*, 2011).

Los Andes de Venezuela presentan una diversidad biológica alta en lo que a especies de líquenes se refiere. Las exploraciones y estudios liquenológicos efectuados hasta la fecha en esta región,

reconocen cifras cercanas a los 160 géneros y 800 especies distribuidas entre los 200-4985 m de elevación (Vareschi, 1973; López-Figueiras, 1986; Marcano, 1994, 2003, 2021*a, b*, 2022; Marcano & Morales, 1994*a, b*; Marcano *et al.*, 1995, 1996, 1997, 2021; Neuwirth, 2007, 2008; Kalb & Ap-troot, 2018; Marcano & Castillo, 2020). De esta cifra, 65 géneros (40%) y 300 especies (37,5%) fueron reportados para el suroeste de los Andes venezolanos en el estado de Táchira, mientras 13 especies (1,75%) se conocen solo de esta región. Marcano y Castillo (2020) registraron un total de 104 especies y 40 géneros de líquenes en los sectores conocidos como Páramos de El Batallón y La Negra, al suroeste de los Andes venezolanos. No obstante, existen muchas zonas las cuales han sido alteradas en tiempos recientes debido a la extensión de la frontera agrícola y extracción de recursos forestales (Moncada *et al.*, 2013; Smith *et al.*, 2014; Llambí & Rada, 2019). Este hecho hace suponer una destrucción de los hábitats de muchas especies epífitas y terrícolas y una reducción de sus poblaciones, a parte del daño infringido por el efecto amenazador ocasionado por el calentamiento global (Allen & Lendemer, 2016). Por tanto, resulta de importancia el inventario de las especies en distintos pisos altitudinales y la evaluación de los cambios potenciales de sus hábitats (Lenoir & Svenning, 2015; Chacón-Moreno *et al.*, 2021; Llambí *et al.*, 2021), como consecuencia de los cambios de temperatura previstos en el presente siglo (IPCC, 2018, 2022).

El propósito del presente trabajo es lograr una estimación sobre la magnitud potencial de la desaparición local de especies de líquenes por pérdida de hábitat debido al calentamiento previsto para finales del presente siglo (IPCC, 2018, 2022) en una zona de los Andes venezolanos, correspondiente al Parque Nacional General Juan Pablo Peñaloza. Para tal fin, se realizaron muestreos detallados durante los años 2015 y 2016, a fin de reconocer las diferencias en la distribución altitudinal de taxones en distintos sectores representativos de todo el Parque, entre los 2100-3660 m (bosque montano-páramo andino). A partir de estos datos, se realizó un análisis del rango de desplazamiento de los hábitats y se determinaron los riesgos de extinción local de los taxones que los ocupan teniendo en cuenta la migración ascendente de las condiciones ambientales.

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio

Los Andes Venezolanos constituyen el ramal septentrional de la Cordillera Andina y se extienden desde el Nudo del Tama, localizado entre la frontera con Colombia y Venezuela en el estado Táchira, hasta el estado Lara, atravesando los estados Mérida y Trujillo, y cubriendo 36.120 km². El área de estudio se localiza al suroeste de la Cordillera Andina de Mérida, dentro de los límites del Parque Nacional General Juan Pablo Peñaloza, Venezuela (7° 59' N, 71° 57' O), con una superficie de 95.200 hectáreas de las cuales el 65% se encuentra en el estado de Táchira (Páramo El Batallón) y el 35% en el estado de Mérida (Páramo La Negra) (Armas *et al.* 2004) (Fig. 1). El relieve en los Páramos de El Batallón y La Negra es accidentado, con fuertes y pronunciadas pendientes, en un sistema de terrazas, conos, abanicos aluviales y morrenas, derrubios, circos, glaciares y lagunas (Gonzales de Juana *et al.*, 1980; Schubert & Vivas, 1993) que construyen acentuadas barreras geográficas para la dispersión de las poblaciones vegetales y animales. La altura se encuentra comprendida entre los 1400 a 3660 m, representando una excepción el páramo El Pulpito (*sensu* Vareschi, 1973), que se ubica hacia el noroeste del páramo El Batallón, representando la mayor altura (3912 m) en el Parque Nacional General Juan Pablo Peñaloza (Armas *et al.*, 2004). Aunque esta área se encuentra protegida por el Estado Venezolano como Área Bajo Régimen de Administración Especial (ABRAE) (Decreto n° 673), no se cumple con dicho propósito, encontrándose altamente amenazada por la acción antrópica.

La franja altitudinal seleccionada para la realización del presente estudio, se ubica entre los 2100 y 3650 m de altitud e incluyó dos tipos de vegetación, reconocidos para los Andes venezolanos (Huber & Alarcón, 1988; Azócar & Fariñas, 2003; Ataroff & García-Núñez, 2013; Llambí & Rada, 2019), a saber: (A) Bosque Montano (Bajo, 2100-2450 m y Alto, 2850-3100 m) y (B) Páramo Andino (>3200 m) (Tabla 1). En el caso de los pisos ubicados por debajo de los 2000 m, están representados por áreas que se encuentran fuera del límite de Parque Nacional o se hallan destinadas estrictamente a prácticas agrícolas y pastoreo de ganado vacuno (Armas *et al.*, 2004).

A. Bosque Montano Andino

El Bosque Montano Andino incluye bosques bajos y altos ubicados entre los 1500-3000 m (Ataroff, 2003; Ataroff & García-Núñez, 2013). La vegetación característica es siempreverde, micrófila a mesófila, con árboles cubiertos densamente por musgos, helechos-film, piperáceas, orquídeas y bromelias. Los forófitos más representativos albergando especies de líquenes, son *Decussocarpus rospigliosii* (Pilg.) de Laub., *Prumnopitys montana* (Humb. & Bonpl. ex Willd.) de Laub., *Podocarpus oleifolius* D. Don, *Oreopanax moritzii* Harms, *Weinmannia* spp., *Tetrorchidium rubrivenium* Poepp., *Ruagea glabra* Triana & Planch. y *Cyathea* spp. Esta zona es excepcionalmente rica en líquenes con aproximadamente 530 especies reconocidas hasta ahora en 120 géneros en todos los Andes venezolanos (López-Figueiras, 1986, Marcano *et al.*, 1996; Marcano, 2003; Neuwirth, 2007, 2008; Kalb & Aptroot, 2018; Marcano & Castillo, 2020).

B. Páramo Andino

Los herbazales de páramo se encuentran entre los 3000-4980 m. En la zona de transición con el bosque montano o treeline y en ocasiones a mayor altura, se encuentran arbustos de porte alto representados por *Polylepis sericea* Wedd. y *Gynoxis* Cass., y otras formas arbustivas esclerófilas de porte pequeño, tales como *Hypericum* L., *Vaccinium* L., *Draba* L. y *Hesperomeles* Lindl. (Azócar & Fariñas, 2003), los cuales sirven de sustratos para muchas especies de líquenes. Esta zona presenta un alto número de taxones liquenizados en los Andes venezolanos, con 435 especies y

107 géneros (López-Figueiras, 1986; Marcano *et al.*, 1996; Marcano, 2003; Neuwirth, 2007, 2008; Kalb & Aptroot, 2018; Marcano & Castillo, 2020).

Datos climáticos regionales

Los datos de temperatura, humedad y precipitación promedio anual, así como la variación adiabática de temperatura conforme a la altura ($-0.55^{\circ}\text{C}/100$ m altitud) (Tabla 1), corresponden a registros climáticos periódicos obtenidos a partir de diez estaciones climáticas ubicadas entre 2000-4990 m en la Cordillera de Mérida, procedentes del Programa Científico Bioclimático iniciado en el 2001 y soportado durante más de diez años por la Universidad de Los Andes, Venezuela, Instituto de Ciencias Nucleares de la UNAM, México y NASA Ames Research Center, USA (Marcano *et al.*, 2003, 2009) (Tabla 1).

Muestreo

Un total de 420 líquenes se recolectaron en 299 muestras, entre los años 2015 y 2016 en 4 localidades y 10 sub-localidades separadas entre sí por 1-10 km de distancia y ubicadas en los sitios más representativos de Parque Nacional General Juan Pablo Peñaloza, entre los 2000-3660 m. El muestreo por aleatoriedad, incluyó todos los forófitos y sustratos existentes en los sitios seleccionados siguiendo técnicas normalizadas (p. ej. transectos) (Mostacedo & Fredericksen, 2000) y tratando de afectar en lo más mínimo la densidad de las poblaciones (ver Marcano & Castillo, 2020).

Las localidades en las que se colectaron los líquenes incluidos en el presente estudio fueron (Fig. 1):

Tabla 1. Datos climáticos regionales para distintos pisos altitudinales en los Andes Venezolanos, con frecuencia de taxones de líquenes en el Parque Nacional General Juan Pablo Peñaloza.

Intervalo altitudinal (m) *	Temperatura (°C) **	Precipitación (mm) **	Humedad (%) **	Géneros	Especies
Bosque Montano		1400-2000	81-92		
Bajo: 2100-2450 m	18-17			11	14
Alto: 2850-3100 m	12-13			21	37
Páramo		1100-1800	<80		
3200-3300 m	11-12			24	43
3400-3660 m	8-9			28	63

* Según datos de Huber & Alarcón (1988), Veillon (1989), Ataroff (2003) y Azócar & Fariñas (2003).

** Según datos promedios anuales de García-Mora (2004), Marcano *et al.* (2003, 2009).

L1, Bosque Montano Bajo (con signos de impacto antrópico por extracción de madera y uso de agroquímicos), páramo La China (2100-2450 m elev., sub-localidades no. 1 y 2), 45 muestras correspondientes a 14 especies.

L2, Bosque Montano Alto (selva nublada andina, húmeda; con impacto ambiental por ganadería y cultivos), El Portachuelo, sectores Páramo El Batallón y Páramo La Negra (2850-3100 m elev., sub-localidades no. 3 y 4), 56 muestras correspondientes a 37 especies.

L3, Páramo Andino (húmedo; con zonas dedicadas a la ganadería y agricultura al igual que la línea de transición con el Bosque Montano Alto), sector Páramo El Batallón: laguna El Cienagón, (3196-3222 m elev., sub-localidades no. 5 y 6), 41

muestras correspondientes a 22 especies; laguna La Verdosa (3200-3300 m elev., sub-localidades no. 7 y 8), 61 muestras correspondientes a 29 especies.

L4, Páramo Andino (alto), lagunas La Ciénaga y La Grande (3417-3660 m elev., sub-localidades no. 9 y 10), 96 muestras correspondientes a 63 especies.

En cada sub-localidad, 10 parcelas (50 × 50 m) fueron seleccionadas (cuidando en lo posible de no presentar signos de actividad humana) y referenciadas con GPS (proyección UTM 19, HN, PSA 56, La Canoa). Las colecciones de líquenes fueron depositadas en el herbario de la Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales de la Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela (MER) y duplicados en un herbario privado (V. Marcano).

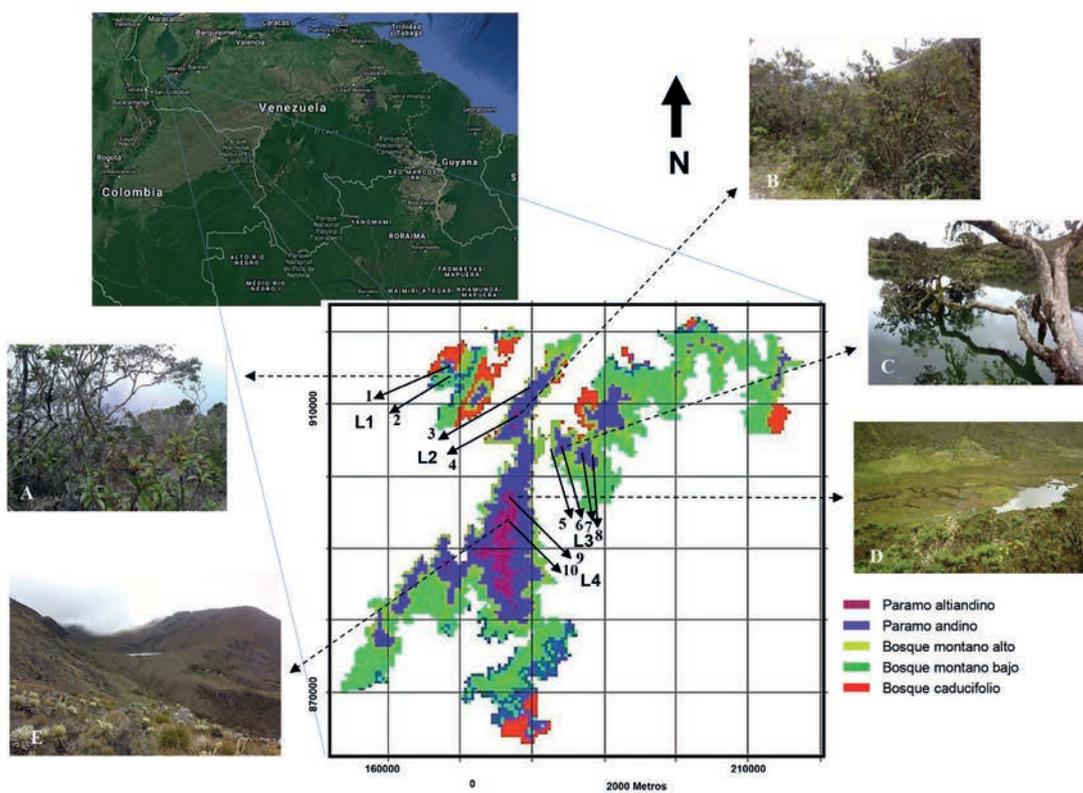


Figura 1. Ubicación del Parque Nacional General Juan Pablo Peñalosa en los Páramos de El Batallón y La Negra (Andes Venezolanos) y de las localidades y sitios (con detalles del hábitat) donde se realizó el muestreo. Proyección: UTM 19, HN, PSA 56 (La Canoa) (elaboración propia). (A), Bosque Montano Bajo, páramo La China (2100-2450 m elev.). (B), Zona de transición superior del bosque Montano Alto (selva nublada andina), El Portachuelo, (2850-3100 m elev.). (C), Páramo Andino (húmedo), laguna La Verdosa (3200-3300 m elev.). (D), Páramo Andino (alto), laguna La Ciénaga (3417 m elev.). (E), Páramo Andino (alto), laguna La Grande (3660 m elev.).

Con el fin de demostrar la representatividad del muestreo obtenido (Walther & Morand 1998; Moreno, 2001) y asegurar que cualquier respuesta que se detectara no fuese producto de sesgos del muestreo (Krebs, 1989), se evaluó el desempeño de los estimadores no paramétricos de riqueza de especies Chao2 y Jackknife2 en cada uno de los sitios estudiados, los que se compararon con la riqueza observada (S_{obs}). También para estimar el número de especies basado en el número de especies raras se empleó el estimador Chao1 (Colwell & Coddington, 1994; Colwell, 2019). Para tales fines se utilizó el programa EstimateS v9.1 (Colwell, 2019). Además, dichos estimadores fueron de utilidad debido a la similitud en el tamaño de las muestras y para aprovechar los datos extra de muestras obtenidas con mayor esfuerzo (Ludwig & Reynolds, 1988; Colwell, 2019).

Análisis del riesgo de pérdida local de hábitat por desplazamiento altitudinal

Para estimar la desaparición potencial de hábitat se utilizó un análisis simple de desplazamiento de rango altitudinal, siguiendo a Rull *et al.* (2005), bajo un escenario de incremento de temperatura global de 2-4°C a fin de siglo (IPCC, 2018, 2022). Este análisis consistió en estimar el aumento de temperatura (ΔT) necesario utilizando el descenso adiabático de temperatura de $-0.55^\circ\text{C}/100$ m altitud, para que el límite altitudinal inferior (LAI) del rango de altitud donde una determinada especie está presente, iguale o supere la altitud máxima de la localidad montañosa o hábitat potencial máximo (HPM), lo que resultaría en la alteración o desaparición total del hábitat altitudinal potencial de la especie en la localidad estudiada. De tal manera, $DPH = HPM - LAI$, donde DPH es el desplazamiento altitudinal requerido para que la pérdida del hábitat tenga lugar como consecuencia de ΔT . Especies con reducidos rangos de distribución altitudinal y por tanto con mayores requerimientos ambientales específicos, pueden presentar una menor habilidad para expandir sus límites espaciales o hábitats y así ellas podrían ser menos resistentes a los cambios de temperatura que aquellas especies con más amplios rangos de distribución y menores requerimientos ambientales (Angert *et al.*, 2011; Sipman, 2011; Kharouba *et al.*, 2013). Los datos sobre ΔT requerido para la

pérdida total del hábitat local, HPM y LAI para las especies estudiadas, fueron analizados utilizando softwares computacionales adecuados (MATLAB v5.3 y Graphpad InStat v3.10).

Identificación de especies

Los especímenes fueron examinados utilizando microtécnicas normalizadas y microscopia de luz y de fluorescencia (FM) y teñidos con lacto-fenol y fuchsina ácida y azul de algodón (Marcano, 1994).

Se analizó la composición de sustancias secundarias empleando técnicas normalizadas de cromatografía de capa fina de alta resolución (HPTLC) (White y James, 1985; Arup *et al.* 1993; Orange *et al.*, 2001). Sustancias empleadas como controles extraídas de algunas especies de líquenes fueron verificadas a partir de técnicas de espectroscopía de infrarrojo (FTIR), masa (MS) y resonancia magnética nuclear (RMN) (Marcano & Morales, 1994a, b; Marcano *et al.*, 1999, 2010, 2021).

Para la determinación de las especies, se emplearon trabajos monográficos, claves de internet y distintos artículos taxonómicos, los cuales se citan en el tratamiento de las especies en Marcano & Castillo (2020).

RESULTADOS

Composición

Un total de 104 especies, 39 géneros y 21 familias pertenecientes a 10 órdenes de líquenes (*sensu* Lücking *et al.*, 2016) fueron registrados. Los ascomicetes liquenizados presentan el mayor número de especies (102) y géneros (37). Los basidiomicetes liquenizados están representados solo por dos especies y dos géneros (*Cora pavonia* y *Corella brasiliensis*). Las Parmeliaceae presentaron el mayor número de especies (38), seguida por las Cladoniaceae (13), Lobariaceae (9), Collemataceae y Stereocaulaceae (6). La importancia de las Parmeliaceae se refleja por la abundancia de especies de los géneros *Alectoria*, *Hypotrachyna*, *Oropogon*, *Parmotrema*, *Remototrachyna*, *Usnea* y *Xanthoparmelia*. Los géneros mejor representados fueron *Hypotrachyna sensu lato* (14 spp.; Divakar *et al.*, 2006, 2013), *Cladonia sensu lato* (12 spp.; Stenroos *et al.*, 2002), *Parmotrema* (7 spp.), *Sticta* (6

spp.), *Stereocaulon* y *Usnea* (5 spp.), *Coccocarpia* y *Oropogon* (4 spp.) (ver catálogo en Marcano & Castillo, 2020).

Distribución altitudinal y riqueza de especies

La zona de páramo presentó la mayor riqueza y abundancia de especies ($S_{\text{obs}} = 82$, $N = 265$) y el mayor número de géneros (35), en comparación al bosque montano ($S_{\text{obs}} = 44$, $N = 155$; 22 géneros). Individuos de las mismas especies, pueden estar presentes simultáneamente tanto en el bosque montano alto como en el páramo andino debido a su más amplia distribución. Se apreció un incremento del número de especies y géneros en la medida que aumentó la altura desde los 2100 hasta los 3660 m (Tabla 2). La mayor concentración de taxones se halló en el páramo (Tabla 1). Entre los 3400 y 3660 m (paramo altiandino), se registraron 63 especies y 28 géneros, descendiendo su número entre los 2100-2450 m (bosque montano bajo) a 14 especies y 11 géneros (para más detalle ver Marcano & Castillo, 2020).

Los inventarios obtenidos en cada ambiente superaron en todos los casos el 90% de los valores esperados mediante los estimadores Chao2 y Jackknife2. Se evidenció que el inventario del bosque montano alto (BMA) fue el más completo, donde el estimador Chao2 calculó un 0,44% de especies más que las observadas y el Jackknife2 un 2,49% de especies menos a las observadas. En el caso del bosque montano bajo (BMB) los estimadores Chao2 y Jackknife2 calcularon un 5,1-7,4% de especies más que las observadas, mientras en el páramo (PA) los

valores fueron del 2,68-9,2% (Tabla 2). De igual manera, pudo determinarse que PA fue el ambiente más rico en especies ($S_{\text{esp}} > 84$) y que la riqueza esperada en este ambiente fue significativamente mayor que la riqueza de especies de los otros dos (BM $S_{\text{esp}} < 38$). El ambiente con la menor riqueza de especies esperada fue BMB (Chao2 = 14,66; Jackknife2 = 15,06). La estimación de especies en base al número especies raras (Chao1) fue muy similar con respecto a la riqueza de especies observada en los tres tipos de vegetación (Tabla 2).

El porcentaje de “especies únicas” fue relativamente bajo, llegando a un poco menos del 8,7%, mientras que el de “especies duplicadas” algo superior (13,5%). El porcentaje de “especies únicas” en PA fue bastante bajo, con un 7,31% y el de “especies duplicadas” fue también bajo con 9,75%. En BMB las “especies únicas” llegaron al 14,28% y las “especies duplicadas” a un 21,42%, mientras que en BMA ellos presentaron los valores más bajos, el 2,7% y 8,1% respectivamente (Tabla 2).

Pérdida de hábitats por incremento de temperatura

El incremento de temperatura (ΔT) requerido para la pérdida total del hábitat local, es diferente entre cada una de las especies, presentando valores que pueden oscilar en cada género entre 0,05-6,43°C (*Hypotrachyna physcioides*-*H. vexans*), 0,16-7,5°C (*Usnea inermis*-*U. fruticans*), y 0,24-1,98°C (*Oropogon parietinus*-*O. bicolor*) (Fig. 2a y Tabla 2). Por ejemplo, en el género *Hypotrachyna* el 71%

Tabla 2. Riqueza de especies de líquenes observada (S_{obs}) y esperada en el Bosque Montano Bajo (BMB), Bosque Montano Alto (BMA) y Páramo Andino (PA) en el Parque Nacional General Juan Pablo Peñaloza, Andes Venezolanos, acorde a los estimadores Chao1, Chao2, Jackknife2 y “singletones” y “doubletones”.

Estimadores	Total	BMB	BMA	PA
Riqueza (S_{obs})	104	14	37	82
Abundancia (N)	420	74	81	265
Chao1	104,9	14,5	37	82,6
Chao2	106,89	14,66	37,16	84,25
Jack2	107,09	15,06	36,1	90,03
Singletones (<i>a</i>)	3	1	0	2
Doubletones (<i>b</i>)	5	1	1	3
Únicas (<i>L</i>)	9	2	1	6
Duplicadas (<i>M</i>)	14	3	3	8

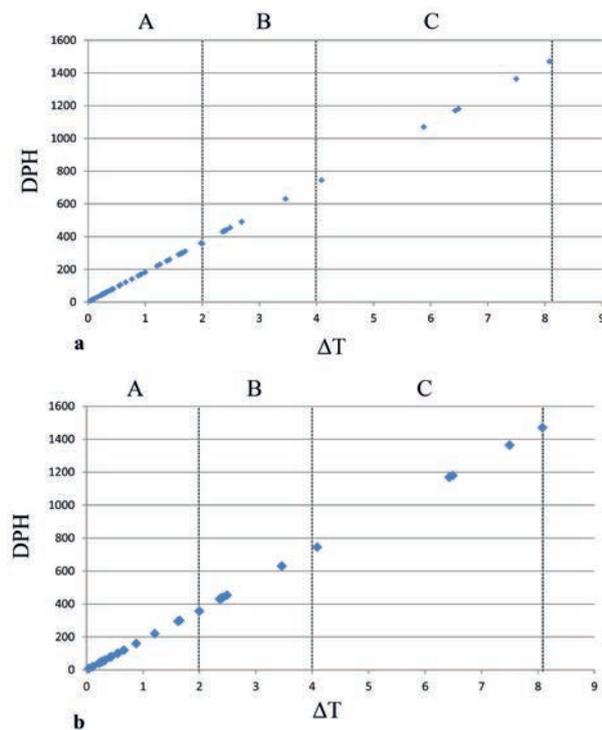


Figura 2. Análisis gráfico del riesgo de pérdida local de hábitat por desplazamiento altitudinal (DPH) correspondiente a 104 especies (a) y 39 géneros (b) de líquenes presentes en el Parque Nacional General Juan Pablo Peñaloza, Andes Venezolanos. El escenario de incremento de temperatura (ΔT) está representado por las líneas de trazos verticales. En la columna A, se encuentran los taxones con riesgo inminente de perder su hábitat durante el transcurso del presente siglo; B, los taxones con riesgo de perder el hábitat al finalizar el siglo, y C, los taxones que potencialmente conservarían parcialmente su hábitat después de finalizar el siglo (incrementos de temperatura según el IPCC, 2018, 2022).

de las especies están amenazadas de perder su hábitat local con un $\Delta T < 1^\circ\text{C}$. En *Cladonia* el 75% de las especies estarían amenazadas de perder su hábitat local con un incremento $< 1^\circ\text{C}$. En *Phyllobaeis*, todas sus especies perderían el hábitat local con un $\Delta T < 1^\circ\text{C}$: *P. erythrellus*, con $0,27^\circ\text{C}$ y *P. imbricatus*, con $0,55^\circ\text{C}$; de igual modo ocurriría con las especies de *Parmeliella*: *P. pannosa*, con $0,3^\circ\text{C}$ y *P. nigrocincta*, con $0,33^\circ\text{C}$. Las especies más vulnerables para la pérdida de su hábitat local por incremento de temperatura son: *Bunodophoron portachuelense*, una especie endémica al Páramo El Batallón (Marcano & Castillo, 2020), la cual perdería su hábitat con un ΔT de tan solo

$0,04^\circ\text{C}$, *Hypotrachyna physcioides* ($0,05^\circ\text{C}$), *Stereocaulon ramulosum* ($0,05^\circ\text{C}$), *Pertusaria culbersonii* ($0,05^\circ\text{C}$), *Sticta orbicularis* ($0,05^\circ\text{C}$) y *S. filix* ($0,08^\circ\text{C}$).

El 81,73% de las especies estarían amenazadas de desaparición local por pérdida de hábitat ante un $\Delta T \leq 2^\circ\text{C}$, mientras el 92% perderían su hábitat ante un $\Delta T \leq 4^\circ\text{C}$ (Figs. 3-5). Un total de 25 (64,1%) géneros estarían amenazados de desaparición local por pérdida de hábitat ante un incremento de temperatura $\leq 2^\circ\text{C}$ (p. ej. *Alectoria*, *Baeomyces*, *Bulbothrix*, *Bunodophoron*, *Oropogon*, *Pertusaria*, *Remototrachyna* y *Tephromela*), mientras cinco géneros (12,8%) conservarían su hábitat a pesar de un incremento de temperatura de 4°C , a saber: *Cora*, *Hypotrachyna*, *Lobariella*, *Ramalina* y *Usnea* (Fig. 2b y Tabla 3). En este caso, para que un género conserve su hábitat se toma en cuenta el incremento de temperatura máximo (ΔT^{max}) que toleraría al menos una de sus especies, mientras la desaparición de los géneros es el resultado de la pérdida total de los hábitats de todas las especies correspondientes al género en cuestión en la localidad en estudio (Tabla 4).

Las diferencias en el número de hábitats desaparecidos en los escenarios de incremento de temperatura de $1\text{-}5^\circ\text{C}$ para las especies de líquenes, están reflejadas por las dominancias numéricas inmensas en los valores obtenidos a partir del test chi-cuadrado ($P < 0,0001$) (Tabla 5). Una observación interesante es que en todos los escenarios con un incremento de temperatura $\leq 4^\circ\text{C}$ el radio especies/géneros es > 1 , con una caída desde 2,6 hasta 1,1 (Fig. 6). En el caso de las especies, el coeficiente de correlación (r) es de $-0,8454$, $r^2 = 0,7148$, el intervalo de confianza del 95% se encuentra entre $-0,9714$ y $-0,3480$, con un valor $P = 0,0082$, considerado muy significativo, mientras $Sy.x = 22,38$, lo cual resulta que por cada 1 grado de incremento de temperatura se estima un promedio de 22-23 especies amenazadas de desaparición local por pérdida de hábitat. En el caso de los géneros, el coeficiente de correlación (r) es igual a $-0,9280$, $r^2 = 0,8612$, el intervalo de confianza del 95% se encuentra entre $-0,9871$ y $-0,6452$, con un valor $P = 0,0009$, considerado extremadamente significativo, mientras $Sy.x = 4,747$, lo cual resulta que por cada 1 grado de incremento de temperatura se estima un promedio de 4-5 géneros amenazados de desaparición local por pérdida de hábitat (Fig. 7).



Figura 3. Taxones de líquenes más vulnerables para la pérdida de su hábitat local por incremento de temperatura $<1^{\circ}\text{C}$: (A), *Bunodophoron portachuelense* ($\Delta T 0,04^{\circ}\text{C}$); (B), *Hypotrachyna densirhizinata* ($\Delta T 0,27^{\circ}\text{C}$); (C), *Hypotrachyna sorocheila* ($\Delta T 0,27^{\circ}\text{C}$); (D), *Cladonia arcuata* ($\Delta T 0,55^{\circ}\text{C}$); (E), *Phyllobaeis erythrellus* ($\Delta T 0,55^{\circ}\text{C}$); (F), *Thamnolia vermicularis* ($\Delta T 0,88^{\circ}\text{C}$).

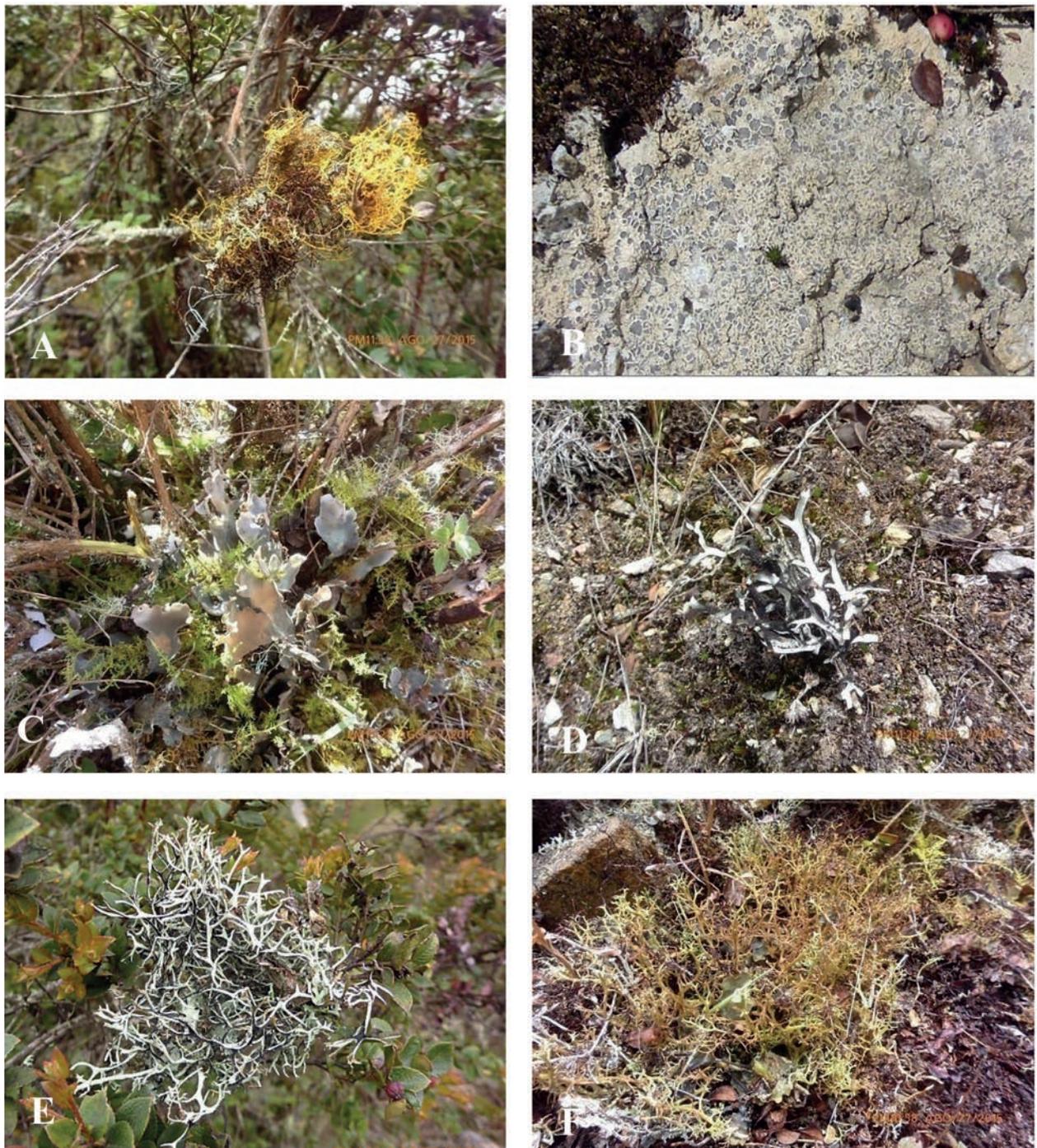


Figura 4. Taxones de líquenes que resistirían un incremento de temperatura entre 2-4°C: (A), *Teloschistes flavicans* (ΔT 2,36°C); (B), *Diploschistes cinereo-caesius* (ΔT 2,38°C); (C), *Peltigera dolichorhiza* (ΔT 2,39°C); (D), *Hypotrachyna lopezii* (ΔT 2,42°C); (E), *Hypotrachyna nigrociliata* (ΔT 2,69°C); (F), *Cladia aggregata* (ΔT 3,46°C).



Figura 5. Taxones de líquenes que resistirían un incremento de temperatura $>4^{\circ}\text{C}$: (A), *Lobariella crenulata* (ΔT $4,09^{\circ}\text{C}$); (B), *Usnea columbiana* (ΔT $5,88^{\circ}\text{C}$); (C), *Ramalina cumanensis* (ΔT $6,49^{\circ}\text{C}$); (D), *Cora pavonia* (ΔT $8,08^{\circ}\text{C}$).

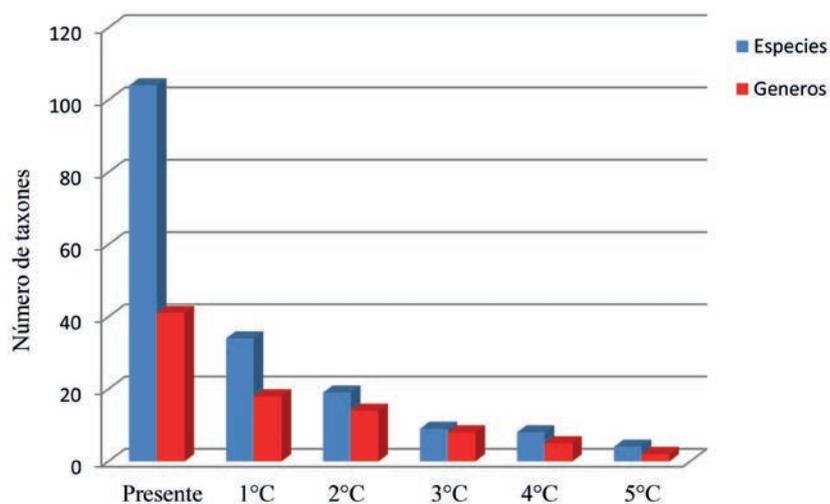


Figura 6. Escenarios comparados de incremento de temperatura y reducción local de taxones de líquenes por pérdida de hábitat, en el Parque Nacional General Juan Pablo Peñalosa, Andes Venezolanos.

Tabla 3. Especies de líquenes con riesgo de desaparición debido a la migración ascendente de sus condiciones ambientales por incremento de temperatura en el Parque Nacional General Juan Pablo Peñaloza, Andes Venezolanos.

Especie	LAI	HPM	DPH	ΔT
<i>Alectoria imshaugii</i>	3450	3500	50	0,28
<i>Alectoria ochroleuca</i>	3450	3500	50	0,28
<i>Baeomyces rufus</i>	3400	3420	20	0,11
<i>Bulbothrix imshaugii</i>	3450	3500	50	0,28
<i>Bunodophoron portachuelense</i>	3242	3250	8	0,04
<i>Cladia aggregata</i>	2800	3430	630	3,46
<i>Cladonia arcuata</i>	3000	3100	100	0,55
<i>Cladonia calycantha</i>	3400	3500	100	0,55
<i>Cladonia chlorophaea</i>	3400	3450	50	0,28
<i>Cladonia coccifera</i>	3000	3100	100	0,55
<i>Cladonia confusa</i>	3200	3500	300	1,65
<i>Cladonia corniculata</i>	3400	3500	100	0,55
<i>Cladonia furcata</i>	3060	3495	435	2,39
<i>Cladonia macilenta</i>	3450	3500	50	0,28
<i>Cladonia miniata</i>	3000	3100	100	0,55
<i>Cladonia pleurota</i>	3242	3494	252	1,38
<i>Cladonia rangiferina</i>	3400	3500	100	0,55
<i>Cladonia rappii</i>	2100	2150	50	0,28
<i>Coccocarpia culatensis</i>	2100	2150	50	0,28
<i>Coccocarpia domingensis</i>	2120	2180	60	0,33
<i>Coccocarpia erythrocardia</i>	2100	2150	50	0,28
<i>Coccocarpia erythroxyli</i>	3400	3450	50	0,28
<i>Collema glaucophthalmum</i>	3150	3200	50	0,28
<i>Cora pavonia</i>	2130	3600	1470	8,08
<i>Corella brasiliensis</i>	3200	3500	300	1,65
<i>Dibaeis baeomyces</i>	3100	3200	100	0,55
<i>Dibaeis columbina</i>	3400	3500	100	0,55
<i>Diploschistes cinereocaesius</i>	3060	3494	434	2,38
<i>Erioderma soledatum</i>	3000	3100	100	0,55
<i>Flavoparmelia soledians</i>	3450	3500	50	0,27
<i>Heterodermia casarettiana</i>	3050	3150	100	0,55
<i>Heterodermia microphylla</i>	2130	3200	70	0,38
<i>Hypotrachyna cirrhata</i>	3417	3494	77	0,42
<i>Hypotrachyna columbiensis</i>	3200	3300	100	0,55
<i>Hypotrachyna densirhizinata</i>	3050	3100	50	0,27
<i>Hypotrachyna gigas</i>	3190	3250	60	0,33
<i>Hypotrachyna isiodicera</i>	3200	3490	290	1,59
<i>Hypotrachyna lineariloba</i>	3420	3490	70	0,38
<i>Hypotrachyna lopezii</i>	3050	3490	440	2,42
<i>Hypotrachyna minima</i>	3400	3500	100	0,55
<i>Hypotrachyna nigrociliata</i>	3060	3550	490	2,69
<i>Hypotrachyna physcioides</i>	3500	3510	10	0,05
<i>Hypotrachyna revoluta</i>	3195	3300	105	0,57
<i>Hypotrachyna sinuosa</i>	3450	3490	40	0,22
<i>Hypotrachyna sorocheila</i>	3050	3100	50	0,27
<i>Hypotrachyna vexans</i>	2130	3300	1170	6,43
<i>Lecidella stigmatea</i>	3000	3080	80	0,44
<i>Lepraria neglecta</i>	3417	3495	78	0,43
<i>Lepraria arbuscula</i>	3200	3494	295	1,62
<i>Leptogium andinum</i>	2950	3250	300	1,65
<i>Leptogium burgessii</i>	3190	3500	298	1,63
<i>Leptogium menziesii</i>	3190	3500	310	1,7

Especie	LAI	HPM	DPH	ΔT
<i>Leptogium isidiosellum</i>	3060	3500	440	2,42
<i>Lobariella crenulata</i>	2450	3195	745	4,09
<i>Lobariella pallida</i>	3060	3242	182	1
<i>Oropogon barbaticus</i>	3417	3494	77	0,42
<i>Oropogon bicolor</i>	3060	3420	360	1,98
<i>Oropogon loxensis</i>	3417	3494	77	0,42
<i>Oropogon parietinus</i>	3455	3500	45	0,24
<i>Parmeliella nigrocincta</i>	3195	3255	60	0,33
<i>Parmeliella pannosa</i>	3494	3550	56	0,3
<i>Parmotrema cetratum</i>	3494	3545	51	0,28
<i>Parmotrema delicatulum</i>	3490	3550	60	0,33
<i>Parmotrema eciliatum</i>	3060	3100	40	0,22
<i>Parmotrema flavomedullosum</i>	3490	3520	30	0,16
<i>Parmotrema grayanum</i>	3086	3100	14	0,07
<i>Parmotrema pachydermum</i>	3450	3500	50	0,27
<i>Parmotrema tinctorum</i>	3060	3494	434	2,38
<i>Peltigera dolichorhiza</i>	3060	3495	435	2,39
<i>Peltigera polydactyla</i>	3250	3310	60	0,33
<i>Peltigera spuria</i>	3240	3500	260	1,43
<i>Pertusaria culbersonii</i>	3490	3500	10	0,05
<i>Pertusaria tuberculifera</i>	3490	3550	60	0,33
<i>Phyllobaeis erythrellus</i>	3200	3300	100	0,55
<i>Phyllobaeis imbricatus</i>	3050	3100	50	0,27
<i>Physcia lopezii</i>	3417	3460	43	0,23
<i>Pseudocyphellaria aurata</i>	2100	2140	40	0,22
<i>Ramalina cumanaensis</i>	2120	3300	1180	6,49
<i>Remototrachyna costaricensis</i>	3450	3500	50	0,27
<i>Scytinium kauaiense</i>	3200	3300	100	0,55
<i>Stereocaulon microcarpum</i>	3200	3490	290	1,59
<i>Stereocaulon novogranatense</i>	3400	3500	100	0,55
<i>Stereocaulon pachycephallum</i>	3060	3420	360	1,98
<i>Stereocaulon ramulosum</i>	3190	3200	10	0,05
<i>Stereocaulon strictum</i>	3060	3417	357	2
<i>Sticta filicina</i>	3200	3420	220	1,21
<i>Sticta filix</i>	3410	3425	15	0,08
<i>Sticta fuliginosa</i>	3060	3200	140	0,77
<i>Sticta limbata</i>	3130	3200	70	0,38
<i>Sticta orbicularis</i>	3490	3660	170	0,93
<i>Sticta weigeli</i>	3450	3530	80	0,44
<i>Teloschistes flavicans</i>	3060	3490	430	2,36
<i>Tephromela atra</i>	2130	2180	50	0,27
<i>Thamnolia vermicularis</i>	3490	3650	160	0,88
<i>Umbilicaria polyphylla</i>	3490	3610	120	0,66
<i>Umbilicaria calvescens</i>	3420	3480	60	0,33
<i>Usnea bogotensis</i>	2450	3500	50	0,27
<i>Usnea columbiana</i>	2130	3200	1070	5,88
<i>Usnea duriuscula</i>	3186	3416	230	1,26
<i>Usnea fruticans</i>	2130	3494	1364	7,5
<i>Usnea inermis</i>	2100	2130	30	0,16
<i>Xanthoparmelia microspora</i>	3040	3494	454	2,49
<i>Xanthoparmelia standaertii</i>	3490	3520	30	0,16
<i>Xanthoparmelia ulcerosa</i>	3240	3250	10	0,05

* LAI = límite altitudinal inferior, HPM = hábitat potencial máximo, DPH = desplazamiento necesario para la pérdida total del hábitat ($HPM - LAI$), ΔT = incremento de temperatura requerido para la pérdida total del hábitat, utilizando el descenso adiabático de temperatura de $-0.55^{\circ}C/100$ m altitud (Sarmiento, 1986; Marcano *et al.*, 2003, 2009; Rada *et al.*, 2019).

Tabla 4. Riesgo de desaparición de géneros de líquenes por pérdida local del hábitat debido al incremento de temperatura máxima (ΔT^{\max}) tolerado por una de sus especies en el Parque Nacional General Juan Pablo Peñaloza, Andes Venezolanos.

Géneros	LAI	HPM	DPH	ΔT^{\max}	Especies
<i>Alectoria</i>	3450	3500	50	0,28	2
<i>Baeomyces</i>	3400	3420	20	0,11	1
<i>Bulbothrix</i>	3450	3500	50	0,28	1
<i>Bunodophoron</i>	3242	3250	8	0,04	1
<i>Cladia</i>	2800	3430	630	3,46	1
<i>Cladonia</i>	3060	3495	435	2,39	12
<i>Coccocarpia</i>	2120	2180	60	0,33	4
<i>Collema</i>	3150	3200	50	0,27	1
<i>Cora</i>	2130	3600	1470	8,08	1
<i>Corella</i>	3200	3500	300	1,65	1
<i>Dibaeis</i>	3400	3500	100	0,55	2
<i>Diploschistes</i>	3060	3494	434	2,38	1
<i>Erioderma</i>	3000	3100	100	0,55	1
<i>Flavoparmelia</i>	3450	3500	50	0,27	1
<i>Heterodermia</i>	3050	3150	100	0,55	2
<i>Hypotrachyna</i>	2130	3300	1170	6,43	14
<i>Lecidella</i>	3000	3080	80	0,44	1
<i>Lepraria</i>	3200	3494	295	1,62	2
<i>Leptogium</i>	3060	3500	440	2,42	4
<i>Lobariella</i>	2450	3195	745	4,09	2
<i>Oropogon</i>	3417	3494	360	1,98	4
<i>Parmeliella</i>	3195	3255	60	0,33	2
<i>Parmotrema</i>	3494	3545	51	0,28	7
<i>Peltigera</i>	3060	3495	435	2,39	3
<i>Physcia</i>	3417	3460	43	0,23	1
<i>Pertusaria</i>	3490	3550	60	0,33	2
<i>Phyllobaeis</i>	3200	3300	100	0,55	2
<i>Pseudocyphellaria</i>	2100	2140	40	0,22	1
<i>Ramalina</i>	2120	3300	1180	6,49	1
<i>Remototrachyna</i>	3450	3500	50	0,27	1
<i>Scytinium</i>	3200	3300	100	0,55	1
<i>Stereocaulon</i>	3060	3417	357	2	5
<i>Sticta</i>	3200	3420	220	1,21	6
<i>Tephromela</i>	2130	2180	50	0,27	1
<i>Teloschistes</i>	3060	3490	430	2,36	1
<i>Thamnolia</i>	3490	3650	160	0,88	1
<i>Umbilicaria</i>	3420	3610	120	0,66	2
<i>Usnea</i>	2130	3494	1364	7,5	5
<i>Xanthoparmelia</i>	3040	3494	454	2,49	3

LAI = límite altitudinal inferior, HPM = hábitat potencial máximo, DPH = desplazamiento necesario para la pérdida total del hábitat (HPM – LAI), ΔT = incremento de temperatura requerido para la pérdida total del hábitat, utilizando el descenso adiabático de temperatura de $-0.55^{\circ}\text{C}/100$ m altitud (Sarmiento, 1986; Marcano *et al.*, 2003, 2009; Rada *et al.*, 2019).

Tabla 5. Taxones de líquenes amenazados por pérdida local de hábitat ante un escenario de aumento global de temperatura (ΔT) $\leq 5^\circ\text{C}$, en el Parque Nacional General Juan Pablo Peñaloza, Andes Venezolanos.

Escenario (ΔT)	No. especies ($n = 104$) TC (TD)*	No. géneros ($n = 39$) TC (TD)*	Total taxones ($n = 143$) TC (TD)*
$\leq 0,25^\circ\text{C}$	91 (13)	35 (4)	126 (17)
$\leq 0,5^\circ\text{C}$	49 (55)	25 (14)	74 (69)
$\leq 1^\circ\text{C}$	34 (70)	18 (21)	52 (91)
$\leq 2^\circ\text{C}$	19 (85)	14 (25)	33 (110)
$\leq 3^\circ\text{C}$	9 (95)	8 (31)	17 (126)
$\leq 4^\circ\text{C}$	8 (96)	5 (34)	13 (130)
$\leq 5^\circ\text{C}$	4 (100)	2 (37)	6 (137)

* TC (TD) = taxones conservados (taxones con riesgo de desaparecer)

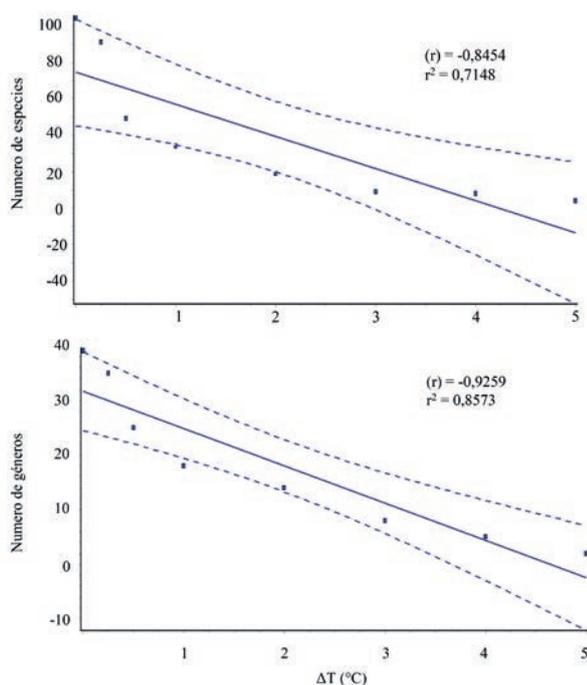


Figura 7. Análisis de correlación entre la reducción de los hábitats de taxones líquénicos (especies, $P < 0,01$; géneros, $P < 0,001$) y escenarios de aumento global de temperatura (ΔT) $\leq 5^\circ\text{C}$ en el Parque Nacional General Juan Pablo Peñaloza, Andes Venezolanos. Líneas segmentadas, intervalo de confianza del 95%.

DISCUSIÓN

A partir de las técnicas de muestreo aplicadas, se logró un inventario satisfactorio con valores de riqueza superiores al 90% de las especies estimadas por estimadores no paramétricos; los valores esperados fueron muy próximos a la riqueza observada en el

área de estudio. La proporción de especies representadas por una sola muestra y dos muestras (“únicas” y “duplicadas”) ($L = 8,65\%$ y $M = 13,46\%$), así como también de “singletones” y “doubletones” (especies que están representadas solamente por un “único” individuo o “dos” individuos en una sola muestra) ($a = 2,88\%$ y $b = 4,81\%$) (Tabla 2), coinciden con la diversidad neotropical de líquenes, caracterizada por presentar un alto número de especies, las cuales en su mayoría exhiben altas densidades poblacionales, no obstante algunas de ellas son raras (Wolf, 1993a, b; Sipman, 1995, 2012).

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

distribución de las especies en una particular zona de vida (Sipman & Harris, 1989; Wolf, 1993a, b; McCune *et al.*, 1997; Marcano, 2003; Cáceres *et al.*, 2007; Soto-Medina *et al.*, 2012; Sipman, 2012; Armstrong, 2013).

Como consecuencia de inventarios realizados a finales del siglo pasado, se demostró la existencia de una relación entre la diversidad de líquenes y la elevación en los Andes Venezolanos, con una mayor diversidad ubicada entre los 2000-3000 metros (bosque montano), la cual disminuye entre los 3000-4980 metros (páramo), lo mismo que por debajo de los 800 metros (López-Figueiras, 1986; Marcano, 1994, 2003; Marcano *et al.*, 1996, 2010). Estos resultados fueron similares a los reportados por Wolf (1993a, b) y Sipman (1995, 2012) en Colombia, donde una más alta diversidad líquénica se aprecia en los bosques montanos en comparación con el páramo. Sorpresivamente en el caso del Parque Nacional General Juan Pablo Peñalosa se observó lo contrario. Como se registró anteriormente en esta localidad (Marcano & Castillo, 2020), las especies creciendo en sustratos corticícolas fueron prevalecientes en la zona de páramo (40,4%), mientras en el bosque montano se observó una menor cantidad (22,1%). En el páramo, las especies que crecieron en los sustratos húmicos, muscícolos y saxícolas, también presentaron una mayor frecuencia que en el bosque montano. El número de especies terrícolas fue ligeramente mayor en el páramo con respecto al bosque montano (Marcano & Castillo, 2020).

Curiosamente, a pesar de registrarse los mayores niveles de humedad y precipitación en el bosque montano, la mayor concentración de taxones se halló en el páramo (Tabla 1). Es probable que tanto la mayor diversidad de especies como el mayor número de epífitas halladas en la zona de páramo en comparación con el bosque montano (Marcano & Castillo, 2020), sean una consecuencia del desplazamiento ascendente de las especies en procura de garantizarse condiciones ambientales óptimas para su crecimiento (Pisani *et al.*, 2007; Chen *et al.*, 2011; Rubio-Salcedo *et al.*, 2017). El aumento de la presión antrópica directa, descrita anteriormente, que ha experimentado y continúa experimentando el bosque montano durante las últimas décadas, ha alterado el microclima y disminuido significativamente los forófitos y los humedales en esta región (Moncada *et al.*, 2013; Chacón-Moreno *et al.*, 2021).

Los resultados obtenidos a partir del análisis del riesgo de pérdida local de hábitat por desplazamiento altitudinal, sugieren la vulnerabilidad de las especies de líquenes ante los cambios de temperatura que puedan modificar localmente sus respectivos hábitats, especialmente en latitudes entre los 7-8° N. Un incremento de tan solo 2°C previsto en el presente siglo (IPCC, 2018, 2022), podría dar lugar a la desaparición local del 81,73% de las especies y del 64,10% de los géneros de líquenes, los cuales presentan una distribución altitudinal y hábitats con diferencias de temperatura <2°C. Entre los géneros más sensibles a estos cambios se encuentran: *Alectoria*, *Baeomyces*, *Bulbothrix*, *Bunodoporon*, *Dibaeis*, *Flavoparmelia*, *Lepraria*, *Oropogon*, *Phyllobaeis*, *Pseudocyphellaria*, *Remototrachyna*, *Tephromela*, *Thamnia* y *Umbilicaria*, los cuales perderían su hábitat local con alteraciones incluso $\leq 1^\circ\text{C}$ (Tabla 2). Particularmente, *Alectoria*, *Baeomyces*, *Bunodoporon*, *Dibaeis*, *Lepraria*, *Oropogon*, *Phyllobaeis*, *Thamnia* y *Umbilicaria* están restringidos en el norte de Suramérica a la zona de páramo (Vries & Sipman, 1984; Sipman & Topham, 1992; Marcano, 1994; Marcano & Morales, 1994a, b; Marcano *et al.*, 1997; Sipman *et al.*, 2008; Sipman, 2011, 2012; Soto-Medina *et al.*, 2018; Marcano & Castillo, 2020). Al considerar un aumento de 4°C, los resultados son alarmantes: el 92,3% de las especies y el 87,17% de los géneros perderían su hábitat o tendrían el riesgo de desaparecer localmente o incluso en toda la región andina. Suponiendo un incremento de 2°C a fin de siglo (IPCC, 2018, 2022), los taxones requerirían un desplazamiento ascendente de alrededor de 363 m, mientras si se escoge un incremento de 4°C, el desplazamiento sería superior a los 727 m. En ambos escenarios un riesgo de desaparición masiva de taxones habría de ser esperado, debido a los límites de la elevación montañosa establecidos cerca de los 3700 m s. n. m. y su aislamiento geográfico (Fig. 2).

A nivel global, una de las posibles consecuencias del incremento de la temperatura es la pérdida generalizada de la biodiversidad (Pimm *et al.*, 1995; Woodruff, 2001; McCarthy *et al.*, 2001; Summers *et al.*, 2012; Bellard *et al.*, 2012). En las zonas montañosas, parte de la diversidad de líquenes se perdería por desaparición del hábitat favorable para las distintas especies, debido a la migración teórica ascendente de las especies con el fin de procurar su hábitat óptimo, lo cual habría de afectar su viabilidad (Rangel-Ch., 2000; Dirnböck *et al.*, 2003;

Körner, 2004; Rull *et al.*, 2005; Aguirre & Rangel-Ch., 2007; Chen *et al.*, 2011; Allen & Lendemer, 2016). Los bosques nublados andinos presentan una humedad entre el 80-90%. La vulnerabilidad de estos ecosistemas se relaciona con su dependencia a niveles de nubes bajas, las cuales serían alteradas con el cambio climático (Foster, 2001; Ruiz *et al.*, 2008, 2009; Ataroff & García-Núñez, 2013). El desplazamiento conforme a la altura de estas nubosidades y la reducción de la precipitación horizontal, podrían conducir a una humedad disminuida en el bosque (<80%). El incremento de humedad en el páramo podría ser aprovechado por las especies allí existentes. No obstante, cambios en los valores de humedad en el bosque traerían consecuencias severas para diversas especies epifitas de líquenes y el resto de las comunidades vegetales y animales que los bosques nublados sostienen (Root *et al.*, 2003; Herzog *et al.*, 2011; Ataroff & García-Núñez, 2013). Estas condiciones podrían introducir adicionalmente una presión competitiva por parte de aquellas especies invasoras de carácter secundario procedentes de pisos altitudinales inferiores (Clubbe, 1996).

El efecto fisiológico de las diferencias altitudinales de la irradiancia global efectiva UV (150 J m^{-2} por cada 100 m) y de la radiación UVB efectiva (18 mW m^{-2} por cada 100 m) sería otro problema encontrado en los desplazamientos ascendentes que podría infringir daños celulares en ambos simbiontes (Rundel, 1978; Bjerke *et al.*, 2002; Marcano *et al.*, 2010). El efecto de esta radiación podría ser mayor en las células de algunos taxones carentes de sustancias UV-escudantes, como por ejemplo, *Lobariella*, *Peltigera*, *Sticta* y *Leptogium*. Sin embargo, la producción de sustancias UV escudantes (p. ej. policétidos, antraquinonas, dibenzofuranos) en taxones de líquenes con mayor tolerancia al desplazamiento de su hábitat, como *Hypotrachyna*, *Ramalina* y *Usnea*, podría proteger a ambos simbiontes del efecto de dichas radiaciones a mayores alturas (Marcano *et al.*, 2010, 2021). De igual manera, la más alta densidad de vapor de agua prevista a mayores alturas con el desplazamiento ascendente de la nubosidad (Foster, 2001), podría atenuar el efecto nocivo de la irradiancia UV global efectiva sobre las especies desplazadas más vulnerables. No obstante, alguna evidencia sugiere una disminución en la nubosidad en general en el norte de los Andes, una situación que conduciría a una mayor

irradiancia UV global efectiva y a más horas de exposición solar (Ruiz *et al.*, 2008, 2009).

Aunque la reducción o desaparición de los hábitats advertida en el presente trabajo es “local”, ciertamente podría extenderse a todo el norte de los Andes debido al carácter de “isla” de esta región biogeográfica, lo cual afectaría y comprometería la extensión de su distribución y supervivencia de sus poblaciones de líquenes debido a las dificultades encontradas para su migración. Lo apreciamos, por ejemplo, cuando los taxones registrados en el Parque Nacional General Juan Pablo Peñaloza están restringidos o alcanzan su principal distribución en la región de los Andes venezolanos y de Colombia (p. ej. *Coccocarpia culatensis*, *Hypotrachyna lopezii*, *Lepraria arbuscula* var. *arbuscula*, *Stereocaulon novogranatense*, *Sticta limbata*, *Umbilicaria calvescens*, *Usnea bogotensis*) o en los casos de endemismo (*Bunodophoron portachuelense* V. Marcano & L. Castillo; Mycobank MB 837878) (Sipman *et al.*, 2008; Neuwirth, 2008; Moncada, 2012; Sipman, 2011, 2012; Marcano & Castillo, 2020). La reducción de la distribución o pérdida local del hábitat de los macrolíquenes con cianobacterias como fotobionte (*Leptogium*, *Peltigera*, *Scytinium*, *Sticta*), puede conducir a pérdidas importantes de biomasa en grandes extensiones de superficie en los bosques donde ellos crecen, afectando por tanto el ciclo de nutrientes, la provisión de alimentos, el hábitat de muchos animales (Edman *et al.*, 2008; Ellis, 2012) y la captura neta de carbono ($8-10 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$) (Porada *et al.*, 2013), con consecuencias para los forófitos y el resto de las poblaciones de líquenes.

Los riesgos de desaparición de especies por el calentamiento global son mayores en las regiones tropicales que en el subtropical o Europa. Esta afirmación está basada en estudios a largo plazo los cuales han mostrado que los líquenes de las regiones templadas-calientes europeas o del mediterráneo han incrementado sus rangos de distribución, mientras aquellas especies adaptadas a ambientes específicos fríos o húmedos han disminuido o desaparecido (Herk *et al.*, 2002; Rubio-Salcedo *et al.*, 2017). De allí que los modelos predictivos basados en el reconocimiento del comportamiento de especies expuestas a cambios estacionales podrían desestimar los verdaderos riesgos de desaparición de los hábitats a los que están expuestas las especies de las altas montañas tropicales.

CONCLUSIONES

Aunque estos estudios no son conclusivos, facilitan un modelo de entendimiento adecuado sobre la vulnerabilidad y susceptibilidad de los taxones líquénicos en los ambientes tropicales frente a las consecuencias del incremento de temperatura. De igual modo, sirve de referencia para otras regiones en los Andes tropicales, en vista a que el calentamiento con sus efectos sobre las especies del área de estudio no solo tiene un origen local sino global. De allí que el presente estudio constituye una advertencia sobre las graves consecuencias de este fenómeno en la biota líquénica de toda la región andina tropical, como también para el resto de las especies de otros grupos biológicos que allí alcanzan su principal distribución.

Debido a las alteraciones que ocasiona el aumento de temperatura en la diversidad de los líquenes de los bosques y páramos del Parque Nacional Juan Pablo Peñalosa como del resto de los Andes venezolanos y los problemas en materia de conservación que surgen de ello, constituye una urgencia adoptar medidas drásticas que aseguren la conservación de su diversidad, incluyendo todos los tipos de vegetación o hábitats. Entre ellas pudieran sugerirse: (1), la eliminación gradual de áreas sometidas a efectos antrópicos que representen barreras para la migración ascendente de las especies; (2), la protección de áreas pequeñas o montañas con especies endémicas o raras que estarían en peligro de desaparecer; (3), el monitoreo de las reacciones de las especies ante los cambios directos e indirectos introducidos por el hombre en sus respectivos hábitats, incluyendo el desplazamiento ascendente de ellos, y (4), el cabal cumplimiento de los decretos que le otorgan a los Parques Nacionales de la región andina venezolana y particularmente al Parque General Juan Pablo Peñalosa, la protección estricta de su biodiversidad y ambientes naturales.

AGRADECIMIENTOS

Los autores expresan su reconocimiento al Instituto Nacional de Parques del estado Táchira, Venezuela (INPARQUES) por su apoyo logístico y autorización para la realización de las colecciones durante varios años. De igual manera, al Dr. Rafael Navarro-González† del Instituto de Ciencias Nucleares de la UNAM, México y al Dr. Chris McKay de NASA Ames Research Center, USA por el uso de sensores climáticos, y al Dr. Harrie Sipman del Museo Botánico y Jardín Botánico de

Berlín por la lectura del manuscrito y sugerencias. Este trabajo fue realizado gracias al soporte técnico del Programa de Ciencias Atmosféricas y Espaciales de la Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela y Usha Marcano.

REFERENCIAS

- Aguirre, J. & Rangel-Ch., J. O. 2007. Amenazas a la conservación de las especies de musgos y líquenes en Colombia —una aproximación inicial—. *Caldasia* 29: 235–262.
- Allen, J. L. & Lendemer, J. C. 2016. Climate change impacts on endemic, high-elevation lichens in a biodiversity hotspot. *Biodiversity and Conservation* 25: 555–568. <https://doi.org/10.1007/s10531-016-1071-4>
- Angert, L. A., Crozier, L. G., Rissler, L. E., Gilman, S. E., Tewksbury, J. J. & Chunco, A. J. 2011. Do species' traits predict recent shifts at expanding range edges? *Ecology Letters* 14: 677–689. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01620.x>
- Aptroot, A. & Herk, C. M. van 2002. Lichens and global warming. *International Lichenological Newsletter* 35: 57–58.
- Aptroot, A. & Herk, C. M. van 2007. Further evidence of the effects of global warming on lichens, particularly those with *Trentepohlia* phycobionts. *Environmental Pollution* 146: 293–298. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2006.03.018>
- Armas, M., Ruiz, A., Lazo, R. & Kalinhoff, C. 2004. Parque Nacional General Juan Pablo Peñalosa en los Páramos del Batallón y La Negra. In: Rodríguez, J. P., Lazo, R., Solórzano, L. A. & Rojas-Suarez, F. (Eds.), *Cartografía Digital Básica de las Áreas Naturales Protegidas de Venezuela: Parques Nacionales, Monumentos Naturales, Refugios de Fauna, Reservas de Fauna, Reservas de Biosfera. Versión 1.0*. CIET, IVIC, UNESCO, MARNR, Caracas.
- Armstrong, R. 2013. The influence of environment on foliose lichen growth and its ecological significance. In: Daniels, J. A. (Eds.), *Advances in Environmental Research*. Nova Science, New York: 145–162.
- Arup, U., Ekman, S., Lindblom, L. & Mattson, J. E. 1993. High performance thin layer chromatography, HPTLC, an advised method for screening lichen substances. *The Lichenologist* 25: 61–71. <https://doi.org/10.1006/lich.1993.1018>
- Ataroff, M. 2003. Selvas y bosques de montaña. In: Aguilera, M., Azócar, A. & Jiménez, E. G. (Eds.), *Biodiversidad en Venezuela 2*. Fundación Polar-FONACIT & Editorial ExLibris, Caracas: 762–810.
- Ataroff, M. & García-Núñez, C. 2013. Selvas y bosques nublados de Venezuela. In: Medina, E., Huber, O., Nassar, J. M. & Navarro, P. (Eds.), *Recorriendo el paisaje vegetal de Venezuela*. Ediciones IVIC, Caracas: 125–155.
- Azócar, A. & Fariñas, M. 2003. Páramos. In: Aguilera, M., Azócar, A. & Jiménez, E. G. (Eds.), *Biodiversidad en Venezuela 2*. Fundación Polar-FONACIT & Editorial ExLibris, Caracas: 716–733.
- Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W. & Courchamp, F. 2012. Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters* 15: 365–377. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01736.x>
- Bjerke, J. W., Lerfall, K. & Elvebakk, A. 2002. Effects of ultraviolet radiation at high altitude on the physiology and the biochemistry of a terricolous lichen (*Cetraria islandica* L.). *Symbiosis* 23: 197–217.
- Branquinho, C., Matos, P. & Pinho, P. 2015. Lichens as ecological indicators to track atmospheric changes: future challenges. In:

- Lindenmayer, D., Barton, P. & Pierson, J. (Eds.), *Indicators and surrogates of biodiversity and environmental change*. CSIRO Publishing & CRC Press, Melbourne.
- Cáceres, M. S., Lücking, R. & Rambold, G. 2007. Phorophyte specificity and environmental parameters versus stochasticity as determinants for species composition of corticolous crustose lichen communities in the Atlantic rain forest of northeastern Brazil. *Mycological Progresses* 10: 190–210. <https://doi.org/10.1007/s11557-007-0532-2>
- Canziani, O. F. & Díaz, S. 1998. Latin America. In: Watson, R. T., Zinyowera, M. C., Moss, R. H. & Dokken, D. J. (Eds.), *The Regional Impacts of Climate Change*. IPCC & Cambridge University Press, Cambridge: 197–230.
- Chacón-Moreno, E., Rodríguez-Morales, M., Paredes, D., Suarez de Moral, P. & Albarrán, A. 2021. Impacts of global change on the spatial dynamics of treeline in Venezuelan Andes. *Frontiers in Ecology and Evolution* 9: 615223. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.615223>
- Chen, I., Hill, J. K., Ohlemuller, R., Roy, D. B. & Thomas, C. D. 2011. Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science* 333: 1024–1026. <https://doi.org/10.1126/science.1206432>
- Churchill, S. P. 2011. Diversity of mosses in the tropical Andes. In: Herzog, S. K., Martínez, R., Jörgensen, P. M. & Tiessen, H. (Eds.), *Climate change and biodiversity in the tropical Andes*. Inter-American Institute for Global Change Research (IAI) & Scientific Committee on Problems of the Environment (SCOPE): 224–227.
- Chuquimarca, L., Gaona, F. P., Iñiguez-Armijos, C. & Benítez, A. 2019. Lichen responses to disturbance: clues for biomonitoring land-use effects on riparian Andean ecosystems. *Diversity* 11: 73. <https://doi.org/10.3390/d11050073>
- Clubbe, C. 1996. Threats to biodiversity. In: Blackmore, R. & Reddish, A. (Eds.), *Global environmental issues*. Hodder & Stoughton, London: 67–89.
- Colwell, R. K. 2019. *EstimateS 9.1. Statistical estimation of species richness and shared species from samples*. Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Connecticut, Storrs. Consultado el 15 de septiembre de 2021, en <http://viceroy.eeb.uconn.edu/EstimateS>
- Colwell, R. K. & Coddington, J. A. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B* 345: 101–118. <https://doi.org/10.1098/rstb.1994.0091>
- Cuesta-Camacho, F. 2007. *Efectos del cambio climático en el rango de distribución de especies en los Andes del Norte*. Curso GLORIA, La Paz.
- Dirnböck, T., Dullinger, S. & Grabherr, G. 2003. A regional impact assessment of climate and land use change on alpine vegetation. *Journal of Biogeography* 30: 401–417. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2003.00839.x>
- Divakar, P. K., Crespo, A., Blanco, O. & Lumbsch, H. T. 2006. Phylogenetic significance of morphological characters in the tropical *Hypotrachyna* clade of parmelioid lichens (Parmeliaceae, Ascomycota). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 40: 448–458. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2006.03.024>
- Divakar, P. K., Crespo, A., Zapata, K., Flakus, A., Sipman, H. J. M., Elix J. & Lumbsch, H. T. 2013. A molecular perspective on generic concepts in the *Hypotrachyna* clade (Parmeliaceae, Ascomycota). *Phytotaxa* 132: 21–38. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.132.1.2>
- Edman, M., Eriksson, A. M. & Villard, M. A. 2008. Effects of selection cutting on the abundance and fertility of indicator lichens *Lobaria pulmonaria* and *Lobaria quercizans*. *Journal of Applied Ecology* 45: 26–33. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01354.x>
- Ellis, C. J. 2012. Lichen epiphyte diversity: a species, community and trait-based review. *Perspectives in Plant Ecology* 14: 131–152. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2011.10.001>
- Ellis, C. J. 2013. A risk-based model of climate change threat: hazard, exposure and vulnerability in the ecology of lichen epiphytes. *Botany* 91: 1–11. <https://doi.org/10.1139/cjb-2012-0171>
- Ellis, C. J. 2019. Climate change, bioclimatic models and the risk to lichen diversity. *Diversity* 11: 54. <https://doi.org/10.3390/d11040054>
- Ferwerda, F. 1987. *The influence of potato cultivation on the natural bunchgrass paramo in the Colombian Cordillera Oriental*. Informe 220, Laboratorio Hugo de Vries, Universidad de Amsterdam, Amsterdam.
- Flores-García, M. E., Balza-Quintero, A., Benítez, P. & Miranda-Contreras, L. 2011. Pesticide residues in drinking water of an agricultural community in the state of Mérida, Venezuela. *Revista de Investigacion Clinica* 52: 295–311.
- Foster, P. 2001. The potential negative impacts of global climate change on tropical montane cloud forests. *Earth-Science Reviews* 55: 73–106. [https://doi.org/10.1016/S0012-8252\(01\)00056-3](https://doi.org/10.1016/S0012-8252(01)00056-3)
- García-Mora, N. 2004. *Desarrollo e implementación de un sistema experto para la predicción del clima asociado a posibles escenarios ambientales en el Parque Sierra Nevada de Mérida*. Tesis de Maestría, Facultad de Ingeniería, Universidad de Los Andes, Mérida.
- Gonzales de Juana, C., Iturralde de Arozena, J. M. & Picard Cadillat, X. 1980. *Geología de Venezuela y de sus cuencas petrolíferas 1* (1° ed.). Editorial FONINVES, Caracas.
- Green, T. G. A., Sancho, L. G. & Pintado, A. 2011. Ecophysiology of desiccation/rehydration cycles in mosses and lichens. In: Lüttge, H., Beck, E. & Bartels, D. (Eds.), *Plant desiccation tolerance* (Ecological Studies, 215). Springer, Berlin: 89–120. https://doi.org/10.1007/978-3-642-19106-0_6
- Herk, C. M. van, Aptroot, A. & Dobben, H. F. van 2002. Long-term monitoring in the Netherlands suggests that lichens respond to global warming. *The Lichenologist* 34: 141–154. <https://doi.org/10.1006/lich.2002.0378>
- Herzog, S. K., Martínez, R., Jörgensen, P. M. & Tiessen, H. (Eds.) 2011. *Climate change and biodiversity in the tropical Andes*. Inter-American Institute for Global Change Research (IAI) & Scientific Committee on Problems of the Environment (SCOPE).
- Huber, O. & Alarcón, C. 1988. *Mapa de vegetación de Venezuela. Escala 1:2.000.000*. MARNR & The Nature Conservancy, Caracas.
- IPCC [Intergovernmental Panel on Climate Change] 2014. *Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Core Writing Team, Pachauri, R.K. & Meyer, L.A. (Eds.)]. IPCC, Geneva.
- IPCC [Intergovernmental Panel on Climate Change] 2018. *Global warming of 1.5°C. An IPCC Special Report on the Impacts of Global Warming of 1.5 °C Above Pre-Industrial Levels and Related Global Greenhouse Gas Emission Pathways, In the Context of Strengthening the Global Response to the Threat of Climate Change, Sustainable Development, and Efforts to Eradicate Poverty*. [Masson-Delmotte, V., Zhai, P., Pörtner, H.-O., Roberts, D., Skea, J., Shukla, P. R., Pirani, A., Moufouma-Okia, W., Péan, C., Pidcock, R.,

- Connors, S., Matthews, J. B. R., Chen, Y., Zhou, X., Gomis, M. I., Lonnoy, E., Maycock, T., Tignor, M. & Waterfield, T. (Eds.), IPCC, Geneva.
- IPCC [Intergovernmental Panel on Climate Change] 2022. *Climate Change 2022: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Pörtner, H.-O., Roberts, D.C., Tignor, M., Poloczanska, E.S., Mintenbeck, K., Alegría, A., Craig, M., Langsdorf, S., Löschke, S., Möller, V., Okem, A. & Rama, B. (Eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge & New York.
- Josse, C., Cuesta, F., Navarro, G., Barrena, V., Cabrera, E., Chacón-Moreno, E., Ferreira, W., Peralvo, M., Saito, J. & Tovar, A. 2009. *Ecosistemas de los Andes del norte y centro. Bolivia, Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela*. Secretaría General de la Comunidad Andina, Programa Regional ECOBONA-Intercooperation, CONDESAN Proyecto Páramo Andino, Programa BioAndes, EcoCiencia, NatureServe, IAvH, LTAUNALM, ICAE-ULA, CDC-UNALM & RUMBOL SRL, Lima.
- Kalb, K. & Aptroot, A. 2018. New lichen species from Brazil and Venezuela. *The Bryologist*, 121: 56–66. <https://doi.org/10.1639/0007-2745-121.1.056>
- Kharouba, H. M., McCune, J. L., Thuiller, W. & Huntley, B. 2013. Do ecological differences between taxonomic groups influence the relationship between species' distributions and climate? A global meta-analysis using species distribution models. *Ecography* 36: 657–664. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07683.x>
- Körner, C. 2004. Mountain biodiversity, its causes and function. *Ambio Species Reports* 13: 11–17. <https://doi.org/10.1007/0044-7447-33.sp13.11>
- Krebs, C. J. 1989. *Ecological methodology*. Harper Collins Publishing, New York, Cambridge, Philadelphia & San Francisco.
- Lange, O. L., Kilian, E. & Ziegler, H. 1986. Water vapor uptake and photosynthesis of lichens, performance differences in species with green and blue-green algae as photobionts. *Oecologia* 71: 104–110. <https://doi.org/10.1007/BF00377327>
- Lenoir, J. & Svenning, J. C. 2015. Climate-related range shifts – a global multidimensional synthesis and new research directions. *Ecography* 38: 15–28. <https://doi.org/10.1111/ecog.00967>
- Llambí, L. D. & Rada, F. 2019. Ecological research in the tropical alpine ecosystems of the Venezuelan páramo: past, present and future. *Plant Ecology & Diversity* 12: 519–538. <https://doi.org/10.1080/17550874.2019.1680762>
- Llambí, L. D., Melfo, A., Gámez, L. E., Pelayo, R. C., Cárdenas, M., Rojas, C., Torres, J. E., Ramírez, N., Huber, B. & Hernández, J. 2021. Vegetation assembly, adaptive strategies and positive interactions during primary succession in the forefield of the last Venezuelan glacier. *Frontiers in Ecology and Evolution* 9: 657755. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.657755>
- López-Figueiras, M. 1986. *Censo de Macrolíquenes de los estados Falcón, Lara, Mérida, Táchira y Trujillo*. Facultad de Farmacia, Universidad de Los Andes, Mérida.
- Ludwig, J. A. & Reynolds, J. F. 1988. *Statistical ecology*. John Wiley & Sons, New York.
- Lücking, R., Hodkinson, B. P. & Leavitt, S. D. 2016. The 2016 classification of lichenized fungi in the Ascomycota and Basidiomycota – Approaching one thousand genera. *The Bryologist* 119: 361–416. <https://doi.org/10.1639/0007-2745-119.4.361>
- Marcano, V. 1994. *Introduction to the study of the lichens from the Venezuelan Andes*. Koeltz Scientific Books, Stuttgart.
- Marcano, V. 2003. Líquenes. In: Aguilera, M., Azócar, A. & Jiménez, E. G. (Eds.), *Biodiversidad en Venezuela* 1. Fundación Polar-FONACIT, Editorial ExLibris, Caracas: 104–120.
- Marcano, V. 2021a. The genus *Siphula* Fr. (Icmadophilaceae, Lichenized Fungi) in Venezuela. *Phytotaxa*, 439: 10–26. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.489.1.2>
- Marcano, V. 2021b. *Siphula paramensis* V. Marcano & L. Castillo (Icmadophilaceae, Lichenized Fungi), a new species from the high paramo in Venezuela. *Phytotaxa*, 512: 169–178. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.512.3.4>
- Marcano, V. 2022. Eight new species of lichenized Basidiomycota in the genera *Acantholichen* P.M. Jørg., *Cyphe-llostereum* D.A. Reid and *Dictyonema* C. Agardh ex Kunth (Agaricales: Hygrophoraceae) from Northern South America. *Phytotaxa* 574: 199–225. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.574.3.1>
- Marcano, V., Balza, A., García, N., Navarro-González, R., McKay, C., Davis, W., Mendoza, R. & Palacios-Prü, E. 2003. Tropical Andean ecosystems as models for understanding of extrasolar and solar planetary habitats. *Origins of Life and Evolution of the Biosphere* 23: 502–507.
- Marcano, V., Balza, A., García, N., Navarro-González, R., McKay, C., Davis, W., Mendoza, R. & Palacios-Prü, E. 2009. Elevation effects on the nitrate and ammonium availability in the Sierra Nevada de Mérida, Venezuelan Andes. *Revista de Ecología Tropical* 14: 1–15.
- Marcano, V. & Castillo, L. 2020. Diversidad de líquenes de los páramos de El Batallón y La Negra, Parque Nacional General Juan Pablo Peñaloza, Andes venezolanos. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 77: 1: e096. <https://doi.org/10.3989/ajbm.2549>
- Marcano, V., Galiz, L., Mohali, S., Morales, A. & Palacios-Prü, E. 1997. Revisión del género *Leprocaulon* Nyl. ex Lamy (Lichenes Imperfecti) en Venezuela. *Tropical Bryology* 13: 47–56. <https://doi.org/10.11646/bde.13.1.6>
- Marcano, V. & Morales, A. 1994a. El género *Alectoria* Ach. (Ascomycetes liquenizados) en los Andes venezolanos. *Ernstia* 4: 89–100.
- Marcano, V. & Morales, A. 1994b. Revisión del género *Umbilicaria* (Ascomycetes Liqueenizados) en Venezuela. *Ernstia* 4: 21–35.
- Marcano, V., Morales, A., Mohali, S., Galiz, L., & Palacios-Prü, E. 1995. El género *Coccocarpia* (Ascomycetes liquenizados) en Venezuela. *Tropical Bryology*, 10: 215–227. <https://doi.org/10.11646/bde.10.1.18>
- Marcano, V., Morales, A. & Palacios-Prü, E. 2021. The genus *Ramalina* Ach. (Ascomycota, Lecanoromycetes, Ramalina-ceae) in northern South America. *Phytotaxa (Monographs)* 504: 1–77. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.504.1.1>
- Marcano, V., Morales, A. & Rodríguez, V. 1999. Occurrence of usnic acid in *Usnea laevis* Nylander (Lichenized Ascomycetes) from the Venezuelan Andes. *Journal of Ethnopharmacology* 66: 343–346. [https://doi.org/10.1016/S0378-8741\(98\)00181-0](https://doi.org/10.1016/S0378-8741(98)00181-0)
- Marcano, V., Morales, A., Sipman H. J. M. & Calderón L. 1996. A first checklist of the lichen forming fungi of the Venezuelan Andes. *Tropical Bryology* 12: 193–235. <https://doi.org/10.11646/bde.12.1.19>
- Marcano, V., Rojas, A., Balza, A., Díaz, R. & Pérez, R. 2010. Pigmentation as an UV-screening strategy of lichenized fungi from the tropical Andes and its possible role on

- planetary surfaces. In: Columbus, F. (Eds.), *Photobiology: Principles, Effects and Applications*. Nova Science Publishers, New York: 159–178.
- Marengo, J. A., Jones, R. G., Alves, L. M. & Valverde, M. C. 2009. Future change of temperature and precipitation extremes in South America as derived from the PRECIS regional climate modeling system. *International Journal of Climatology* 29: 1–29. <https://doi.org/10.1002/joc.1863>
- McCarthy, J. J., Canziani, O. F., Leary, N. A., Dokken, D. J. & White, K. S. 2001. *Climate Change 2001: impacts, adaptation, and vulnerability*. Cambridge University Press, Cambridge.
- McCune, B., Dey, J., Peck, J., Cassell, D., Heiman, K., Will-Wolf, S. & Neitlich, P. 1997. Repeatability of community data: species richness versus gradient scores in large-scale lichen studies. *The Bryologist* 100: 40–46. <https://doi.org/10.2307/3244385>
- Molau, U. 2004. Mountain biodiversity patterns at low and high latitudes. *Ambio Species Reports* 13: 24–28. <https://doi.org/10.1007/0044-7447-33.sp13.24>
- Moncada, L. B. 2012. *El género Sticta (Schreb.) Ach. en Colombia: Taxonomía, Ecogeografía e Importancia*. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D.C.
- Moncada, J. A., Pellegrini, N. & Aranguren J. 2013. Los humedales altoandinos venezolanos como espacios naturales: significados para la comunidad local. *Multiciencias* 13: 345–354.
- Monge-Nájera, J. 2019. Relative humidity, temperature, substrate type, and height of terrestrial lichens in a tropical paramo. *Revista de Biología Tropical* 67: 206–212. <https://doi.org/10.15517/rbt.v67i1.33948>
- Moreno, C. E. 2001. *Métodos para medir la biodiversidad (M&T—Manuales y Tesis SEA 1)*. CYTED, ORCYT/UNESCO & Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza
- Mostacedo, B. & Fredericksen, T. S. 2000. *Manual de métodos básicos de muestreo y análisis en ecología vegetal*. BOLF-OR, Santa Cruz.
- Neuwirth, G. 2007. Follicolous lichens from Venezuela with new and remarkable records. *Herzogia* 20: 319–326.
- Neuwirth, G. 2008. Further studies on lichens from Venezuela with new and interesting records. *Herzogia* 21: 147–156.
- NYFD Assessment Partners 2019. *Protecting and restoring forests: a story of large commitments yet limited progress*. NYFD Assessment Partners. Consultado en noviembre de 2022, en <https://climatefocus.com/wp-content/uploads/2022/06/2019NYFDReport.pdf>
- Orange, A., James, P. W. & White, F. J. 2001. *Microchemical Methods for the Identification of Lichens*. British Lichen Society, London.
- Pimm, S. L., Russell, G. J., Gittleman, J. L. & Brooks, T. M. 1995. The future of biodiversity. *Science* 269: 347–350. <https://doi.org/10.1126/science.269.5222.347>
- Pisani, T., Paoli, L., Gaggi, C., Pirintsos, S. A. & Loppi, S. 2007. Effects of high temperature on epiphytic lichens: issues for consideration in a changing climate scenario. *Plant Biosystematics* 141: 164–169. <https://doi.org/10.1080/11263500701401356>
- Porada, P., Weber, B., Elbert, W., Pöschl, U. & Kleidon, A. 2013. Estimating global carbon uptake by lichens and bryophytes with a process-based model. *Biogeosciences* 10: 6989–7033. <https://doi.org/10.5194/bg-10-6989-2013>
- Rada, F., Azócar, A. & García, C. 2019. Plant functional diversity in tropical Andean paramos. *Plant Ecology and Diversity* 12: 1–15. <https://doi.org/10.1080/17550874.2019.1674396>
- Rangel-Ch., J. O. 2000. Flora y vegetación amenazada. In: Rangel-Ch., J. O. (Ed.). *Colombia Diversidad Biótica III: La Región de vida Paramuna*. Instituto de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá: 785–813.
- Rangel-Ch., J. O. 2004. Amenazas a la biota y a los ecosistemas del Chocó biogeográfico. In: O. Rangel-Ch., J. (Ed.). *Colombia Diversidad Biótica IV. El Chocó biogeográfico/Costa Pacífica*. Instituto de Ciencias Naturales, Bogotá: 841–866.
- Root, T. L., Price, J. T., Hall, K. R., Schneider, S. H., Rosenzweig, C. & Pounds, J. A. 2003. Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* 421: 57–60. <https://doi.org/10.1038/nature01333>
- Rubio-Salcedo, M., Psomas, A., Prieto, M., Zimmermann, N. E. & Martínez, I. 2017. Case study of the implications of climate change for lichen diversity and distributions. *Biodiversity and Conservation* 26: 1121–1141. <https://doi.org/10.1007/s10531-016-1289-1>
- Ruiz, D., Moreno, H. A., Gutiérrez, M. E. & Zapata, P. A. 2008. Changing climate and endangered high mountain ecosystems in Colombia. *Science of the Total Environment* 398: 122–132. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2008.02.038>
- Ruiz, D., Arroyave, M. P., Molina, A. M., Barros, J. F., Gutiérrez, M. E. & Zapata P. A. 2009. *Signals of climate variability/change in surface water supply of high-mountain watersheds - case study: Claro River high mountain basin, Los Nevados Natural Park, Andean Central Mountain Range, Colombia*. World Bank Group, Bogota.
- Rull, V., Vegas-Vilarrúbia, T. & Nogué, S. 2005. Cambio climático y diversidad de la flora vascular en las montañas tabulares de Guayana. *Orsis* 20: 61–71.
- Rundel. P.W. 1978. The ecological role of secondary lichen substances. *Biochemical Systematics and Ecology* 6: 157–170. [https://doi.org/10.1016/0305-1978\(78\)90002-9](https://doi.org/10.1016/0305-1978(78)90002-9)
- Sarmiento, G. 1986. Ecologically crucial features of climate in high tropical mountains. In: Vuilleumier, F. & Monasterio, M. (Eds.), *High Altitude Tropical Biogeography*. Oxford University Press, Oxford: 11–45.
- Schubert, C. & Vivas, L. 1993. *El Cuaternario de la Cordillera de Mérida*. Universidad de Los Andes, Fundación Polar & Talleres Gráficos Universitarios, Mérida.
- Sipman, H. J. M. 1995. Preliminary review of the lichen biodiversity of the Colombian montane forests. In: Churchill, S. P. (Ed.), *Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests*. The New York Botanical Garden, New York: 313–320.
- Sipman, H. J. M. 2011. Diversity of lichenized fungi in the tropical Andes. In: Herzog, S. K., Martínez, R., Jörgensen, P. M. & Tiessen, H. (Eds.), *Climate change and biodiversity in the tropical Andes*. Inter-American Institute for Global Change Research (IAI) & Scientific Committee on Problems of the Environment (SCOPE): 220–223.
- Sipman, H. J. M. 2012. The significance of the Northern Andes for lichens. *The Botanical Review* 68: 88–89. [https://doi.org/10.1663/0006-8101\(2002\)068\[0088:TSOTNA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1663/0006-8101(2002)068[0088:TSOTNA]2.0.CO;2)
- Sipman, H. J. M. & Harris, R. C. 1989. Lichens. In: Lieth, H. & Werger, M. J. A. (Eds.), *Tropical rain forest ecosystems*. Elsevier Science, Amsterdam: 303–309. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-42755-7.50021-3>
- Sipman, H. J. M., Hekking, W. & Aguirre, J. 2008. *Checklist of Lichenized and Lichenicolous Fungi from Colombia*. (Biblioteca José Jerónimo Triana, 20). Instituto de Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.

- Sipman, H. J. M. & Topham, P. 1992. The genus *Umbilicaria* (Lichenized Ascomycetes) in Colombia. *Nova Hedwigia* 54: 63–75.
- Smith, J. K., Cartaya, V., Llambí, L. D. & Toro, J. 2014. Análisis participativo del uso de la tierra y la calidad de vida en dos páramos de Venezuela: importancia para el diseño de estrategias de conservación. In: Cuesta, F., Sevink, J., Llambí, L.D., De Bievre, B. & Posner, J. (Eds.), *Avances en Investigación para la Conservación en los Páramos Andinos*. Proyecto Páramo Andino CONDESAN, Quito: 399–420.
- Soto-Medina, E., Lücking, R. & Bolaños-Rojas, A. 2012. Especificidad de forófito y preferencias microambientales de los líquenes cortícolas en cinco forófitos del bosque premontano de finca Zingara, Cali, Colombia. *Revista de Biología Tropical* 60: 843–856. <https://doi.org/10.15517/rbt.v60i2.4017>
- Soto-Medina, E., Prieto, M. & Wedin, M. 2018. A new *Bunodophoron* species (Sphaerophoraceae, Lecanorales) from the Neotropics. *Lichenologist* 50: 255–266. <https://doi.org/10.1017/S0024282917000743>
- Stenroos, S., Hyvönen, J., Myllys, L., Thell, A. & Ahti, T. 2002. Phylogeny of the genus *Cladonia* s. lat. (Cladoniaceae, Ascomycetes) inferred from molecular, morphological, and chemical data. *Cladistics* 18: 237–278. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2002.tb00151.x>
- Stocker, T. F., Qin, D., Plattner, G.-K., Tignor, M., Allen, S. K., Boschung, J., Nauels, A., Xia, Y., Bex, V. & Midgley, P. M. 2013. *Climate change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of working group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Summers, D. M., Bryan, B. A., Crossman, N. D. & Meyer, W. S. 2012. Species vulnerability to climate change, impacts on spatial conservation priorities and species representation. *Global Change and Biology* 18: 1365–2486. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2012.02771.x>
- Thomas, C. D., Cameron, A. & Green, R. E. 2004. Extinction risk from climate change. *Nature* 427: 145–148. <https://doi.org/10.1038/nature02121>
- Urrutia, R. & Vuille, M. 2009. Climate change projections for the tropical Andes using a regional climate model: temperature and precipitation simulations for the end of the 21st century. *Journal of Geophysical Research* 114: D02108. <https://doi.org/10.1029/2008JD011021>
- Vareschi, V. 1973. Resultados liquenológicos de excursiones efectuadas en Venezuela. Núm. 3. Catálogo de los líquenes de Venezuela. *Acta Botánica Venezuelica* 8: 177–245.
- Veillon, J. P. 1989. *Los bosques naturales de Venezuela. Parte I. El Medio Ambiente*. Oscar Todmann Editores, Caracas.
- Vries, B. G. de & Sipman, H. J. M. 1984. Studies on Colombian cryptogams XXI. The lichen genus *Baeomyces* in Colombia and Venezuela. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen C*, 87: 235–246.
- Vuille, M. & Bradley, R. S. 2000. Mean annual temperature trends and their vertical structure in the tropical Andes. *Geophysical Research Letters* 27: 3885–3888. <https://doi.org/10.1029/2000GL011871>
- Walther, B. A. & Morand, S. 1998. Comparative performance of species richness estimation methods. *Parasitology* 11: 395–405. <https://doi.org/10.1017/S0031182097002230>
- White, F. J. & James, P. W. 1985. A new guide to microchemical techniques for the identification of lichen substances. *British Lichen Society Bulletin* 57 (Suppl.): 1–41.
- Wolf, J. H. D. 1993a. *Ecology of epiphytes and epiphyte communities in montane rain forests, Colombia*. Tesis de Grado, Universidad of Amsterdam, Amsterdam.
- Wolf, J. H. D. 1993b. Diversity patterns and biomass of epiphytic bryophytes and lichens along an altitudinal gradient in the northern Andes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80: 923–960. <https://doi.org/10.2307/2399938>
- Woodruff, D. S. 2001. Declines of biomes and biotas and the future of evolution. *Proceedings of the Natural Academy of Sciences* 98: 5471–5476. <https://doi.org/10.1073/pnas.101093798>