

Líquenes folícolas de la Estación Biológica La Selva, Costa Rica: Inventario, comunidades y comparación florística de tipos de vegetación

Robert Lücking¹

¹ Institut für Pflanzensystematik, Universität Bayreuth, D-95447 Bayreuth, Alemania. Fax: 0049-921-552786. Correo electrónico: rlucking@hotmail.com

Recibido 29-VI-1998. Corregido 11-I-1999. Aceptado 15-I-1999.

Abstract: A total of 280 foliicolous lichens and 12 lichenicolous fungi was found in an inventory made in the lowland rain forest at La Selva Biological Station, Costa Rica. The species composition reflects 50 % of the world's diversity of foliicolous lichens and is representative for neotropical lowland rain forests. The most common species are *Gyalectidium filicinum*, *Sporopodium leprieurii*, *Tricharia vainioi*, *Porina epiphylla*, *Phyllophiale alba*, *Trichothelium epiphyllum*, *Mazosia phyllosema*, *Tricharia urceolata*, and *Arthonia leptosperma*. Many species show distinct microsite preferences: (1) Characteristic of the shady understory, including Arthoniaceae, Opegraphaceae, Pilocarpaceae, and Trichotheliaceae; (2) characteristic of light gaps, including Gomphillaceae and Ectolechiaceae; (3) characteristic of the canopy, including Asterothyriaceae and Gomphillaceae. Only few species exhibit preferences towards certain leaf types, either dicotyledoneous or palm leaves. The microsite preferences agree with earlier established indices, except for a few species for which modified indices are proposed. Communities resulting from these preferences are illustrated by clustering of phorophytes and associations of foliicolous lichens. The three principal associations correspond to the shady understory, light gaps and the canopy, whereas two subassociations reflect subtle phorophyte preferences. Species diversity and composition are strongly affected by the degree of disturbance of vegetation types at La Selva. Diversity is highest in the primary forest and lowest in young successional stages. The foliicolous lichen flora of open, anthropogenic vegetation resembles that of light gaps or the canopy in the primary forest, while species characteristic of the forest understory disappear.

Key words: Folliicolous lichens, Costa Rica, La Selva, inventory, diversity, associations, anthropogenic influence.

La exuberante colonización de la superficie de hojas de plantas vasculares por líquenes y briófitas folícolas, los llamados "epífilos", es un fenómeno particular de bosques tropicales húmedos (Santesson 1952, Richards 1984, Gradstein y Pócs 1989, Sérusiaux 1989, Sipman y Harris 1989, Lücking 1995a). Con respecto a los líquenes, la mayor diversidad en el Neotrópico se encuentra en bosques húmedos de bajura, como en el Norte de Suramérica (Amazonas) o en Costa Rica en los bosques de

la vertiente caribeña (Caño Negro, Tortuguero, Hitoy Cerere) y Pacífica Central y Sur (Carara, Corcovado; Lücking 1992a, 1992b, 1995a, 1997a). En un sitio pueden coexistir más de 200 especies, y en una hoja se han encontrado 48-82 especies (Lücking 1995a, 1999a, Lücking y Matzer, in prep.).

Costa Rica es el país con el mayor número de especies de líquenes folícolas reportadas hasta la fecha, con alrededor de 350 de las 550 especies que se conocen mundialmente (Lücking

1995a, d). La alta diversidad de zonas de vida que se encuentra en el país ha permitido hacer estudios detallados sobre la distribución de especies con respecto a condiciones ambientales y tipos de vegetación (Lücking 1992a, 1992b, 1995a, 1997b). También ha sido investigada la distribución de especies dentro de un sitio, para establecer preferencias por determinados micrositios que se deben al microclima y a la composición de forófitos. Estos estudios, que se llevaron a cabo en el sendero Botarrama del Parque Nacional Braulio Carrillo, un bosque pluvial premontano, revelaron tres comunidades distintas de líquenes folícolos distribuidas en el sotobosque, en los claros y en el dosel (Lücking 1995b, 1998b, 1998d).

Con base en estos resultados e incluyendo datos de estudios semejantes realizados en otras regiones (Busse 1905, Fitting 1910, Allan 1928, Santesson 1952, Nowak y Winkler 1970, Pócs 1978, Sérusiaux y de Sloover 1986, Sérusiaux 1989, Barillas *et al.* 1993), se estableció una lista de índices para 270 especies de líquenes folícolos, que permite la bioindicación de zonas altitudinales, estacionalidad, perturbaciones antropogénicas y micrositios (Lücking 1997b).

En vista de lo hecho anteriormente, los objetivos del presente trabajo, realizado en la Estación Biológica La Selva, fueron los siguientes: (1) Hacer por primera vez un inventario completo, incluyendo el dosel, de líquenes folícolos en un bosque tropical muy húmedo de bajura. (2) Aumentar el conocimiento de la biodiversidad que existe en La Selva y establecer una base para un inventario más amplio de líquenes y briófitas. (3) Estudiar la distribución de líquenes folícolos en diferentes micrositios dentro del bosque primario, así como en tipos de vegetación con diferentes grados de perturbación. (4) Comparar los resultados actuales con los obtenidos anteriormente en el sendero Botarrama, para establecer similitudes y diferencias en la composición de especies y la formación de comunidades entre un bosque muy húmedo de bajura y un bosque pluvial premontano pertenecientes al mismo ecosistema, el Parque Nacional Braulio Carrillo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio: La Estación Biológica La Selva está localizada en la vertiente Atlántica, al Norte de la Cordillera Volcánica Central en la Provincia de Heredia, Sarapiquí (Fig. 1A). Está conectada con el Parque Nacional Braulio Carrillo por un corredor que incluye un transecto sin interrupción desde La Selva a la cima del volcán Barva. La precipitación excede 4.000 mm anuales, y la vegetación principal consiste en bosque tropical muy húmedo de bajura, con parches de bosque pantanoso. También incluye vegetación secundaria de diferentes edades y grados de perturbación, además de parcelas de sucesión que permiten estudios comparativos de la dinámica de un bosque tropical (McDade *et al.* 1994).

El árbol característico de La Selva es *Pentaclethra maculobata* (Willd.) Ktze (Mimosaceae). En el subdosel se destacan las palmas *Euterpe macrospadix* Oersted, *Iriartea deltoidea* Ruiz & Pavón, *Socratea exorrhiza* (C. Martius) Wendland y *Welfia georgii* Wendland ex Burret. Parches de bosque secundario son dominados por *Cecropia insignis* Liebm., *C. obtusifolia* Bertol., *Pourouma bicolor* Martius (Cecropiaceae), y *Rollinia microsepala* Standley (Annonaceae). Abundantes en el sotobosque son las palmas *Asterogyne martiniana* (H. Wendl.) H. Wendl., *Chamaedorea tepejilote* Liebm., *Geonoma congesta* Wendland ex Spruce y *G. cuneata* Wendl. ex Spruce. Entre las dicotiledoneas hay que mencionar *Ocotea atirrensis* Mez & J. D. Smith ex Mez (Lauraceae) y *Mabea occidentalis* Benth. (Euphorbiaceae). Aráceas como *Anthurium bakeri* Hook. f., *Dieffenbachia longispatha* Engler & K. Krause, *Monstera tenuis* K. Koch y *Rhodospatha wendlandii* Schott ex Engler crecen abundantemente en el suelo y como (hemi)epífitos (Hartshorn y Hammel 1994), todos como forófitos para los líquenes folícolos.

Trabajo de campo: El trabajo de campo se realizó de septiembre 1991 a enero 1992 y de enero a agosto de 1997. Fueron establecidos tres métodos de recolección: (1) Recolección

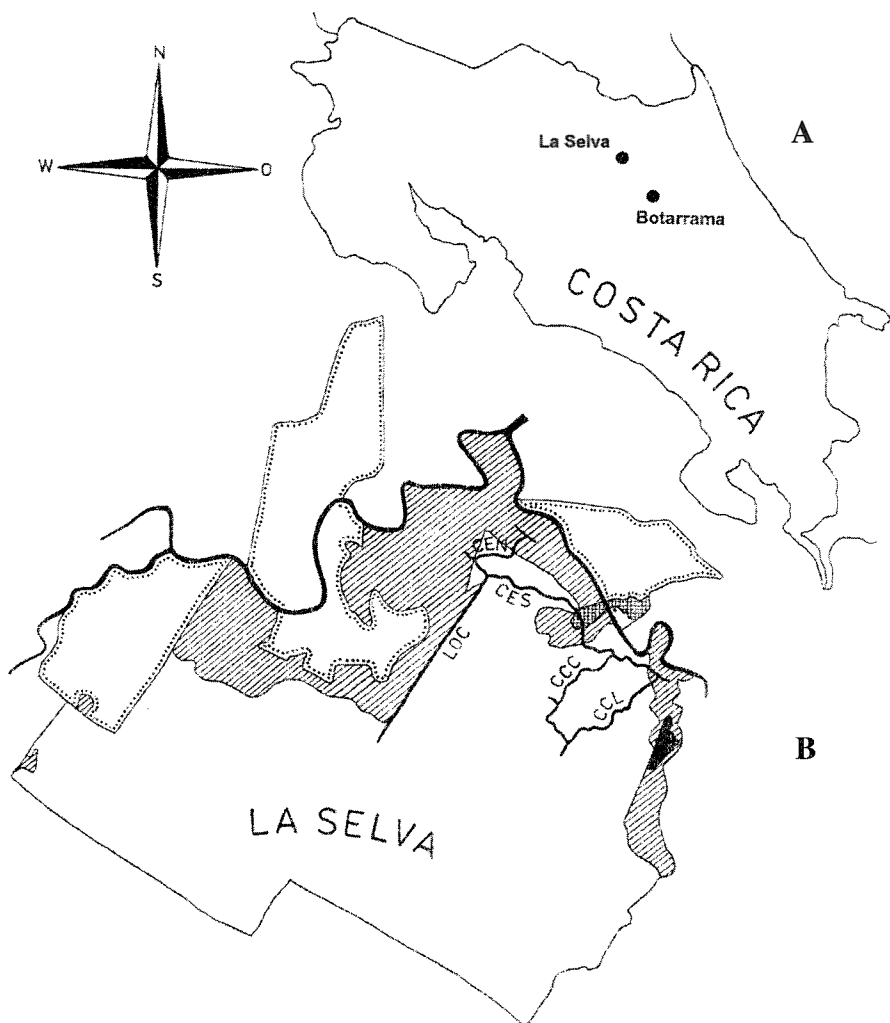


Fig. 1. Situación geográfica del área de estudio, con los tipos de vegetación recolectados y los transectos de los senderos CES, CEN, LOC, CCL y SHO en el bosque primario. Segmentos blancos: bosque primario; segmentos rayados: bosque secundario; segmentos cruzados: vegetación antropogénica; segmentos negros: parcelas de sucesión; segmentos marginalmente puntados: pastos.

general en todo el área de La Selva, con la finalidad de obtenerse el mayor número posible de especies, siguiendo las instrucciones sugeridas por Lücking y Lücking (1996). (2) Recolección en cinco tipos de vegetación, para establecer probables diferencias en la diversidad y composición de especies: bosque primario, bosque secundario, parcelas de sucesión, margen de bosque, y vegetación antropogénica (Fig. 1B). (3) Recolección sistemática dentro

del bosque primario, para establecer diferencias en la diversidad y composición de especies entre sotobosque, claros y el dosel, y sobre diversos tipos de forófitos. Para este objetivo, fueron seleccionados 100 forófitos, de los cuales 40 pertenecientes al sotobosque, 40 a claros, y 20 al dosel. Dentro del sotobosque y de los claros, cada 20 de los 40 forófitos representaron el tipo de hojas dicotiledoneas de tamaño mesófilo (hoja "normal" según Vareschi

1980), como se encuentra frecuentemente en la familias Annonaceae (*Guatteria*), Lauraceae (*Ocotea*), Meliaceae (*Guarea*), o Moraceae (*Naucleopsis*), entre otros, mientras que los otros 20 forófitos representaron el tipo de hoja palmera, típico para las familias Arecaceae y Cyclanthaceae. En el dosel, solamente se tomaron en cuenta hojas dicotiledoneas (*Cecropia*, *Pourouma*, *Brosimum*, *Rollinia*), ya que estas son mucho más frecuentes que palmas en este micrositio.

La selección de los 100 forófitos fue realizada a lo largo de los senderos CES, CEN, LOC, CCL y SHO, con cuatro transectos puestos en parches de bosque primario (Fig. 1B). Para diferenciar entre sotobosque y claros con respecto a la intensidad de luz relativa ("diffuse site factor"; Anderson 1964), fue utilizada una cámara fotográfica con lente "ojo de pez" y fue medido el tiempo de exposición en comparación con un punto fijado fuera del bosque. Usando una apertura que resulta en un tiempo de exposición de 1/1000 segundos fuera del bosque, del sotobosque fueron considerados forófitos con un tiempo de exposición de 1/8 a 1/15 segundos, lo que corresponde a una intensidad relativa de luz de 1-2 %. En los claros se tomaron en cuenta forófitos con un tiempo de exposición de 1/60 a 1/125 segundos (= 5-10 % de intensidad relativa de luz). En el dosel, fueron seleccionados forófitos con hojas completamente expuestas, lo que corresponde a una intensidad relativa de luz de 70-100 %. La recolección de las hojas del dosel fue realizada escalándose los árboles con la técnica establecida por Perry y Williams (1981) y también mediante cuerdas puestas con una ballesta encima de los árboles. En cada forófito fueron seleccionadas tres hojas de diferentes ramas, y se tomaron en cuenta solamente hojas con una cobertura relativa de líquenes folícolas estimada a por lo menos 20 %.

Los 100 forófitos seleccionados de esta manera no representan la abundancia exacta de micrositios y tipos de forófitos en el área de estudio. Por eso, a lo largo de los transectos se estimó también la abundancia actual de micro-

sitios y tipos de forófitos: sotobosque vs. claros, forófitos con hojas de tipo dicotiledoneas vs. palmas vs. otros, y el porcentaje de forófitos con cobertura relativa de líquenes folícolas de al menos 20 % en hojas particulares. También se estimó la relación de área entre sotobosque, subdosel y dosel, tomando en cuenta la estratificación del bosque en tres estratos idealizados. Estas estimaciones se tomó como base para proyectar la abundancia actual de líquenes folícolas.

Determinación de líquenes folícolas: Para la determinación de líquenes folícolas, fueron utilizadas las claves de Santesson (1952), Kalb & Vězda (1988) y Lücking (1992c, 1997c), además de otras referencias recientes (Farkas & Sipman 1997). Colecciones representativas de especímenes fueron depositadas en el Herbario Nacional de Costa Rica (CR), en el Instituto de Biodiversidad (INBio), en el herbario de la Escuela de Biología de la Universidad de Costa Rica (USJ), en el herbario de la Estación Biológica La Selva (hb. La Selva), en el herbario del autor (hb. Lücking) y en la exsicata "Lichenes Foliicoli Exsiccati" (Lücking 1997d).

Evaluación de datos: La composición de especies de líquenes folícolas encontradas en cada uno de los 100 forófitos recolectados fue determinada. Para obtenerse la frecuencia de cada especie, se tomó en cuenta el número de forófitos en los cuales esta especie fue encontrada, también considerando la abundancia actual de diferentes micrositios y tipos de forófitos.

Para establecer similitudes en la composición de especies entre forófitos, fue realizado un análisis cluster, usando el método de agrupación de Ward y el índice de similitud de Sørensen (1948): $S = 2 n_{a+b} / (n_a + n_b)$, donde S = índice de similitud (con valores entre 0 y 1), n_{a+b} = número de especies de líquenes folícolas en común entre dos forófitos a y b, y n_a / n_b = número de especies de líquenes folícolas presentes en los forófitos a y b, respectivamente. Para verificarse la existencia de patrones repetitivos, los 100 forófitos fueron separados en dos grupos de 50 individuos cada uno.

Diferencias significativas en la frecuencia de líquenes folícolas de diferentes microsítios o forófitos fueron comprobadas mediante una prueba de Chi-Cuadrado. Para ilustrar comunidades que resultan de estas diferencias, fue utilizado un análisis de asociaciones (Goodall 1978, Greig-Smith 1983), usando un valor de Chi-Cuadrado estandarizado según Lücking (1999d) para cada pareja de especies posible: $\chi_{\text{stand.}} = (\chi_2 / 100)^{1/2}$. Este valor tiene variación entre los valores de -1 y +1 y indica la co-ocurrencia de especies que están significativamente arriba o abajo de lo esperado por su frecuencia. Los datos relacionados con las asociaciones múltiples fueron procesadas en un programa de escala multidimensional para crear un diagrama bidimensional de estas especies.

Utilizando la frecuencia de especies en diferentes microsítios, se estableció un código de preferencia para cada especie, con base en el promedio relativo ("weighted average"; Gauch 1982, Jongman *et al.* 1995), dando a los microsítios los códigos 1 (sotobosque), 3 (claros), y 5 (dosel; véase Lücking 1997b): $CP = (h_{\text{sotobosque}} \cdot 1 + h_{\text{claros}} \cdot 3 + h_{\text{dosel}} \cdot 5) / (h_{\text{sotobosque}} + h_{\text{claros}} + h_{\text{dosel}})$, donde CP = código de preferencia y h = frecuencia absoluta de la espe-

cie en un microsítio dado. Estos códigos también fueron utilizados para la comparación con los índices de microsítio propuestos por Lücking (1997b).

Mediante un análisis de componentes principales ("principal component analysis"; Gauch 1982, Jongman *et al.* 1995), basado en la composición y frecuencia de líquenes folícolas, se hizo una ordenación de los cinco diversos tipos de vegetación, adicionalmente separando el bosque primario en sotobosque, claros y dosel. Todos los cálculos estadísticos fueron hechos con el programa STATISTICA 5.0, con excepción de los índices de Sørensen y el análisis de asociaciones que fueron calculados usando programas en Q-BASIC escritos por el autor.

RESULTADOS

Diversidad y composición de especies: El inventario reveló 280 especies de líquenes folícolas en 54 géneros, 19 familias y 10 órdenes, además de 12 especies de hongos liquenícolas en 7 géneros y 7 familias (Cuadro 1). Sobre los 100 forófitos recolectados en el bosque

CUADRO 1

*Lista de especies de líquenes folícolas y hongos liquenícolas encontrados en la Estación Biológica La Selva, arreglado en orden alfabético por órdenes, familias, géneros y especies. La nomenclatura sigue la monografías de Santesson (1952) y Matzer (1996) y la lista de Farkas & Sipman (1997), complementado por los trabajos de Lücking y Matzer (1996), Lücking y Sérusiaux (1997), Lücking (1995c, 1997c, e, 1998c), Lücking y Vězda (1998), y Lücking *et al.* (1994, 1997, 1998a-b). Especies en proceso de publicación: "ined"*

*List of species of foliicolous lichens and lichenicolous fungi found at La Selva Biological Station, arranged alphabetically with orders, families, genera, and species. Nomenclature follows the monographs of Santesson (1952) and Matzer (1996) and the checklist provided by Farkas & Sipman (1997), complemented by the papers of Lücking and Matzer (1996), Lücking and Sérusiaux (1996), Lücking (1995c, 1997c, e, 1998c), Lücking and Vězda (1998), and Lücking *et al.* (1994, 1997, 1998a-b). Species in the process of publication are marked ined*

Líquenes folícolas autónomos:

ARTHONIALES: ARTHONIACEAE

Amazonomyces farkasiae (R. Lücking) R. Lücking & Sérus.
Arthonia accolens Stirt.
Arthonia aciniformis Stirt.
Arthonia cyanea Müll. Arg.
Arthonia leptosperma (Müll. Arg.) R. Sant.
Arthonia mira R. Sant.
Arthonia orbygniae (H. B. P. Upadhyay) Matzer
Arthonia palmulacea (Müll. Arg.) R. Sant.

Arthonia trilocularis Müll. Arg.
Cryptothecia candida (Kremp.) R. Sant.
Cryptothecia sp. A
Cryptothecia sp. B
Cryptothecia sp. C
Cryptothecia sp. D
Eremothecella calamicola Syd.

ARTHONIALES: OPEGRAPHACEAE

Mazosia bambusae (Vain.) R. Sant.
Mazosia dispersa (Hedr.) R. Sant.

Mazosia longispora R. Lücking & Matzer
Mazosia melanophthalma (Müll. Arg.) R. Sant.
Mazosia paupercula (Müll. Arg.) R. Sant.
Mazosia phyllosema (Nyl.) Zahlbr.
Mazosia pilosa Kalb & Vězda
Mazosia praemorsa (Stirt.) R. Sant.
Mazosia pseudobambusae Kalb & Vězda
Mazosia rotula (Mont.) A. Massal.
Mazosia rubropunctata R. Sant.
Mazosia tenuissima R. Lücking & Matzer
Opegrapha lambinonii Sérus.

DOTHIDEALES: MICROTHELIOPSIDACEAE

Microtheliopsis uleana Müll. Arg.

DOTHIDEALES: Genera incertae sedis

Caprettia nyssaeogenoides Sérus. *ined.*
Lyromma nectandrae Bat. & H. Maia
Lyromma palmae (Cavalc. & Silva) R. Lücking & Serus.

GRAPHIDALES: THELOTREMATAACEAE

Chroodiscus australiensis Lumbsch & Vězda
Chroodiscus coccineus (Leight.) Müll. Arg.
Chroodiscus neotropicus Kalb & Vězda

GYALECTALES: GYALECTACEAE

Coenogonium interplexum Nyl.
Coenogonium interpositum Nyl.
Coenogonium linkii Ehrenb.
Coenogonium ciliatum Kalb & R. Lücking
Dimerella dilucida (Kremp.) R. Sant.
Dimerella epiphylla (Müll. Arg.) Malme
Dimerella fallaciosa (Müll. Arg.) Vězda
Dimerella flavicans Vězda & Farkas
Dimerella hypophylla Vězda
Dimerella isidiifera R. Lücking
Dimerella lisowskii Vězda
Dimerella cf. lutea (Dicks.) Trevis.
Dimerella minima (Müll. Arg.) R. Sant.
Dimerella siquirrensis R. Lücking
Dimerella vezdana R. Lücking

LECANORALES: BACIDIACEAE

Bacidia corallifera R. Lücking
Bacidia nigrescens (Müll. Arg.) Vain.
Bacidia psychotriae (Müll. Arg.) Zahlbr.
Bacidina apiahica (Müll. Arg.) Vězda
Bacidina defecta Vězda
Bacidina hypophylla R. Lücking & Kalb
Bacidina mirabilis (Vězda) Vězda
Bacidina pallidocarpa (Müll. Arg.) Vězda
Bacidina scutellifera (Vězda) Vězda
Bapalmua lineata R. Lücking *ined.*
Bapalmua palmularis (Müll. Arg.) Sérus.
Bapalmua aff. palmularis (Müll. Arg.) Sérus.
Woessia pseudohyphophorifera R. Lücking & Sérus.

LECANORALES: COCCOCARPIACEAE

Coccocarpia domingensis Vain.
Coccocarpia palmicola (Spreng.) L. Arvidss. & D. Gall.
Coccocarpia pellita (Ach.) Müll. Arg.
Coccocarpia stellata Tuck..

LECANORALES: COLLEMATAACEAE

Leptogium sp.

LECANORALES: ECTOLECHIAACEAE

Calopadia foliicola (Fée) Vězda
Calopadia fusca (Müll. Arg.) Vězda
Calopadia phyllogena (Müll. Arg.) Vězda
Calopadia puiggarii (Müll. Arg.) Vězda
Lasioloma arachnoideum (Kremp.) R. Sant.
Loflammia flammea (Müll. Arg.) Vězda
Loflammia gabrielis (Müll. Arg.) Vězda
Pseudocalopadia mira R. Lücking *ined.*
Sporopodium antonianum Elix, Lumbsch & R. Lücking.
Sporopodium citrinum (Zahlbr.) Elix, Lumbsch & Lücking
Sporopodium leprieurii Mont.
Sporopodium phyllocharis (Mont.) Massal.
Tapellaria epiphylla (Müll. Arg.) R. Sant.
Tapellaria phyllophila (Stirt.) R. Sant.
Tapellariopsis octomera R. Lücking

LECANORALES: PANNARIACEAE

Pannaria sp.

LECANORALES: PILOCARPACEAE

Badimia dimidiata (Babingt. ex Leight.) Vězda
Badimia cf. galbinea (Krempelh.) Vězda
Byssolecania deplanata (Müll. Arg.) R. Sant.
Byssolecania fumosonigricans (Müll. Arg.) R. Sant.
Byssolecania imenocarpa (Vain) Kalb, Vězda & R. Lücking
Byssolecania variabilis Vězda, Kalb & R. Lücking
Byssoloma absconditum Farkas & Vězda
Byssoloma aurantiacum Kalb & Vězda
Byssoloma chlorinum (Vain.) Zahlbr.
Byssoloma fadenii Vězda
Byssoloma leucoblepharum (Nyl.) Vain.
Byssoloma minutissimum Kalb & Vězda
Byssoloma subdiscordans (Nyl.) P. James
Byssoloma tricholomum (Mont.) Zahlbr.
Byssoloma vanderystii Sérus.
Byssoloma wettsteinii (Zahlbr.) Zahlbr.
Fellhanera angustispora R. Lücking
Fellhanera aff. angustispora R. Lücking
Fellhanera badimioides R. Lücking, Lumbsch & Elix
Fellhanera bouteillei (Desm.) Vězda
Fellhanera dictyospora R. Lücking
Fellhanera fuscata (Müll. Arg.) Vězda
Fellhanera lisowskii (Vězda) Vězda
Fellhanera longispora R. Lücking
Fellhanera cf. misionensis Ferraro & Lücking *ined.*
Fellhanera muhlei R. Lücking
Fellhanera paradoxa (Vězda) Vězda
Fellhanera pilomarginata R. Lücking
Fellhanera rhapidophylli (Rehm) Vězda

Fellhanera rubida (Müll. Arg.) R. Lücking
Fellhanera santessonii Barillas & Lücking
Fellhanera stanhopeae (Müll. Arg.) Lücking *et al.*
Fellhanera subternella (Nyl.) Vězda
Fellhanera tricharioides R. Lücking *ined.*
Fellhanera verrucifera R. Lücking

MELANOMMATALES: ASPIDOTHELIACEAE

Aspidothelium arachnoideum R. Lücking *ined.*
Aspidothelium fugiens (Müll. Arg.) R. Sant.
Aspidothelium geminiparum (Malme) R. Sant.
Aspidothelium papillicarpum R. Lücking *ined.*

MELANOMMATALES: MONOBLASTIACEAE

Anisomeridium foliicola R. Sant. & Tibell
Anisomeridium sp. A
Anisomeridium sp. B
Musaespora kalbii R. Lücking & Sérus.

MELANOMMATALES: STRIGULACEAE

Flavobathelium epiphyllum R. Lücking, Aptroot & Thor
Phyllobathelium anomalum R. Lücking *ined.*
Phyllobathelium epiphyllum (Müll. Arg.) Müll. Arg.
Phyllobathelium leguminosae (Cavalc. & Silva) Lücking
 & Sérus.
Strigula antillarum (Fée) Müll. Arg.
Strigula concreta (Fée) R. Sant.
Strigula janeirensis (Müll. Arg.) R. Lücking
Strigula macrocarpa Vain.
Strigula maculata (Cooke & Masee) R. Sant.
Strigula microspora R. Lücking
Strigula nemathora Mont.
Strigula nigrocarpa R. Lücking
Strigula nitidula Mont.
Strigula obducta (Müll. Arg.) R. C. Harris
Strigula phyllogena (Müll. Arg.) R. C. Harris
Strigula platypoda (Müll. Arg.) R. C. Harris
Strigula prasina Müll. Arg.
Strigula schizospora R. Sant.
Strigula smaragdula Fr.
Strigula subelegans Vain.
Strigula subtilissima (Fée) Müll. Arg.
Strigula viridis (R. Lücking) R. C. Harris

OSTROPALES: ASTEROTHYRIACEAE

Asterothyrium cf. *anomalum* Kalb & Vězda
Asterothyrium argenteum Müll. Arg.
Asterothyrium aulaxinoides R. Lücking
Asterothyrium chroodisciforme R. Lücking
Asterothyrium hedbergii Kalb & Vězda
Asterothyrium leucophthalmum (Müll. Arg.) R. Sant.
Asterothyrium microsporum R. Sant.
Asterothyrium monosporum Müll. Arg.
Asterothyrium pittieri Müll. Arg.
Asterothyrium rondoniense Bat. & Maia ex Henssen & R.
 Lücking
Asterothyrium tetrasporum R. Lücking
Asterothyrium uniseptatum R. Lücking
Gyalidea epiphylla Vězda

Psorotheciopsis philippinensis (Rehm) R. Lücking
Psorotheciopsis albomaculans (Rehm) R. Sant.
Psorotheciopsis patellarioides (Rehm) R. Sant.
Psorotheciopsis premneella (Müll. Arg.) R. Sant.

OSTROPALES: GOMPHLLACEAE

Actinoplaca strigulacea Müll. Arg.
Aulaxina dictyospora R. Sant.
Aulaxina intermedia R. Lücking
Aulaxina microphana (Vain.) R. Sant.
Aulaxina minuta R. Sant.
Aulaxina opegraphina Fée
Aulaxina quadrangula (Stirt.) R. Sant.
Aulaxina calentopsidoides R. Lücking & Cáceres *ined.*
Bullatina aspidota (Vain.) Vězda & Poelt
Calenia chroodisciformis R. Lücking
Calenia conspersa (Stirt.) R. Sant.
Calenia echinoplacoides R. Lücking & Cáceres *ined.*
Calenia graphidea Vain.
Calenia lobulata R. Lücking
Calenia monospora Vězda
Calenia phyllogena (Müll. Arg.) R. Sant.
Calenia rolandiana Hartmann
Calenia solorinoides R. Lücking
Calenia thelotremella Vain.
Calenia triseptata Zahlbr.
Caleniopsis laevigata (Müll. Arg.) Vězda
Echinoplaca cf. *atrofusca* R. Sant.
Echinoplaca bispora Kalb & Vězda
Echinoplaca campanulata Kalb & Vězda *ined.*
Echinoplaca diffluens (Müll. Arg.) R. Sant.
Echinoplaca epiphylla Fée
Echinoplaca furcata Sérus.
Echinoplaca gemmifera R. Lücking
Echinoplaca hymenocarpoides (Vain.) R. Lücking
Echinoplaca cf. *intercedens* Vězda
Echinoplaca leucotrichoides (Vain.) R. Sant.
Echinoplaca marginata R. Lücking
Echinoplaca melanotrix R. Lücking
Echinoplaca pellicula (Müll. Arg.) R. Sant.
Echinoplaca tricharioides Kalb & Vězda
Echinoplaca triseptata R. Lücking
Gyalectidium uncatenulatum (Cavalc. & Silva) Ferraro *et al.*
Gyalectidium eskucheii Sérus.
Gyalectidium filicinum Müll. Arg.
Gyalectidium imperfectum Vězda
Gyalideopsis intermedia R. Lücking
Gyalideopsis rubescens Vězda
Gyalideopsis vulgaris (Müll. Arg.) R. Lücking
Gyalideopsis sp.
Paratracharia paradoxa (R. Lücking) R. Lücking
Tricharia albostrigosa R. Sant.
Tricharia amazonum Zahlbr.
Tricharia carnea (Müll. Arg.) R. Sant.
Tricharia heterella (Stirt.) R. Lücking
Tricharia hyalina Kalb & Vězda
Tricharia lancicarpa Kalb & Vězda
Tricharia longispora Kalb & Vězda
Tricharia planicarpa R. Lücking
Tricharia helminthospora R. Sant.
Tricharia urceolata (Müll. Arg.) R. Sant.
Tricharia vainioi R. Sant.

TRICHOTHELIALES: TRICHOTHELIACEAE

Porina andreana R. Lücking & Vězda
Porina annulata Schubert, Greber & R. Lücking *ined.*
Porina aff. *aspera* Vězda
Porina atriceps (Vain.) Vain.
Porina atrocoerulea Müll. Arg.
Porina atropunctata R. Lücking & Vězda
Porina conspersa Malme
Porina curtula Malme
Porina epiphylla (Fée) Fée
Porina fusca R. Lücking
Porina guianensis R. Lücking & Vězda
Porina imitatrix Müll. Arg.
Porina leptosperma Müll. Arg.
Porina leptospermoides Müll. Arg.
Porina limbulata (Kremp.) Vain.
Porina lucida R. Sant.
Porina mirabilis R. Lücking & Vězda
Porina nitidula Müll. Arg.
Porina octomera (Müll. Arg.) F. Schill.
Porina papillifera (Stirt.) F. Schill.
Porina pseudoapplanata R. Lücking & Cáceres
Porina radiata R. Lücking, Kalb & Vězda
Porina repanda (Stirt.) R. Lücking & R. Sant *ined.*
Porina rubentior (Stirt.) Müll. Arg.
Porina rubescens (R. Lücking) Hafellner & Kalb
Porina rubrosphaera R. Sant.
Porina rufula (Kremp.) Vain.
Porina subepiphylla R. Lücking & Vězda
Porina tetramera (Malme) R. Sant.
Porina triseptata (Vězda) R. Lücking
Porina vezdae R. Lücking
Trichothelium alboatrum Vain.
Trichothelium annulatum (Karst.) R. Sant.
Trichothelium bipindense F. Schill.
Trichothelium epiphyllum Müll. Arg.
Trichothelium juruense (P. Henn.) F. Schill.
Trichothelium longisporum R. Lücking
Trichothelium minus Vain.
Trichothelium minutum (R. Lücking) R. Lücking
Trichothelium mirum R. Lücking
Trichothelium pallescens (Müll. Arg.) F. Schill.
Trichothelium pallidesetum R. Lücking
Trichothelium porinoides Vězda
Trichothelium sipmanii R. Lücking
Trichothelium ulei (P. Henn.) Höhnlel

VERRUCARIALES: VERRUCARIACEAE

Mazentina cererensis R. Lücking *ined.*
Mazentina perminuta Vězda

primario fueron encontradas 221 especies. Los diez taxones más abundantes presentes en los 100 forófitos del bosque primario son *Gyalectidium filicinum*, *Sporopodium leprieurii*, *Tricharia vainio*, *T. urceolata*, *Dimerella epiphylla*, *Porina epiphylla*, *Phyllobathelium epiphyllum*, y *Anisomeridium foliicola*, los

Mazentina sp.

Phylloblastia amazonica Kalb & Vězda
Pocsia septemseptata Vězda

BASIDIOLICHENES

Dictyonema phylogena (Müll. Arg.) Zahlbr.

LICHENES IMPERFECTI

Phyllophiale alba R. Sant.
Phyllophiale fusca R. Sant.
Phyllophiale viridis R. Lücking & Cáceres

Hongos lichenícolas:

ARTHONIALES: ARTHONIACEAE

Arthonia cinnabarinula Müll. Arg.
Arthonia cryptotheciae R. Sant. ex Matzer & R. Sant.

ARTHONIALES: OPEGRAFACEAE

Opegrapha sipmanii Matzer

DOTHIDEALES: DACAMPIACEAE

Pyrenidium santessonii R. Lücking
Pyrenidium sporopodiorum Matzer
Pyrenidium zamiae Matzer

DOTHIDEALES: HYSTERIACEAE

Hemigrapha tenellula (Müll. Arg.) R. Sant. ex Matzer
Hemigrapha strigulae Matzer

DOTHIDEALES: MYCOSPHAERELLACEAE

Stigmidium porinae Matzer

OSTROPALES: GOMPHILLACEAE

Gyalideopsis cochlearifer Sérus. & R. Lücking
Gyalideopsis parvula Hafellner & Vězda

SPHAERIALES: NECTRIACEAE

Nectria sp.

isidios de tipo *Phyllophiale alba*, y los campilidios de tipo *Calopadia* (Cuadro 2A). Si se considera la frecuencia relativa de los diversos tipos de forófitos, así como la proporción de área cubierta por sotobosque, claros y dosel (Cuadro 3), el resultado es diferente (Cuadro 2B). Aunque *Gyalectidium filicinum*,

Sporopodium lepreurii y *Tricharia vainioi* se mantienen como especies más comunes, aparecen con maior frecuencia *Porina epiphylla*, *P. rubentior*, *P. mirabilis*, *P. fusca*, *P. radiata*, *Trichothelium epiphyllum*, *Mazosia phyllosema*, *Arthonia leptosperma*, y *Strigula phyllogena*, ya que son las especies más frecuentes en el sotobosque.

Basándose en la frecuencia proyectada a partir de los 100 forófitos investigados, la distribución de frecuencias sigue un patrón exponencial: la mitad de las especies son escasas, creciendo en 3 % o menos de los forófitos (Fig. 2). A esto hay que agregar las 59 especies que no fueron encontradas en los 100 forófitos y que supuestamente son aún más raras.

CUADRO 2

(A) Frecuencia relativa de especies de líquenes folicolas sobre los 100 forófitos recolectados, y (B) frecuencia relativa proyectada tomando en cuenta la abundancia relativa de forófitos y la relación de área entre sotobosque, claros y dosel (vea cuadro 2). Se indica las 25 especies más frecuentes en cada caso

(A) Relative frequency of foliicolous lichens species on the 100 selected phorophytes, and (B) projected relative frequency considering the relative abundance of phorophytes and the area relation between understory, light gaps, and canopy (see Table 2). The 25 most frequent species in both cases are indicated

(A) Frecuencia relativa sobre los 100 forófitos seleccionados		(B) Frecuencia relativa proyectada sobre todos los forófitos del área de estudio	
<i>Gyalectidium filicinum</i>	80 %	<i>Gyalectidium filicinum</i>	29 %
<i>Sporopodium lepreurii</i>	75 %	<i>Sporopodium lepreurii</i>	23 %
<i>Tricharia vainioi</i>	71 %	<i>Tricharia vainioi</i>	22 %
<i>Phyllophiale alba</i>	66 %	<i>Calopadia</i> sp. (campylidia)	21 %
<i>Calopadia</i> sp. (campylidia)	64 %	<i>Porina epiphylla</i>	19 %
<i>Tricharia urceolata</i>	61 %	<i>Phyllophiale alba</i>	18 %
<i>Dimerella epiphylla</i>	45 %	<i>Trichothelium epiphyllum</i>	17 %
<i>Phyllobathelium epiphyllum</i>	43 %	<i>Mazosia phyllosema</i>	16 %
<i>Porina epiphylla</i>	43 %	<i>Tricharia urceolata</i>	16 %
<i>Anisomeridium foliicola</i>	42 %	<i>Arthonia leptosperma</i>	15 %
<i>Aulaxina minuta</i>	41 %	<i>Anisomeridium foliicola</i>	15 %
<i>Phylloblastia amazonica</i>	39 %	<i>Phylloblastia amazonica</i>	14 %
<i>Echinoplaca leucotrichoides</i>	36 %	<i>Porina rubentior</i>	14 %
<i>Echinoplaca verrucifera</i>	36 %	<i>Strigula phyllogena</i>	14 %
<i>Aspidothelium fugiens</i>	35 %	<i>Porina mirabilis</i>	13 %
<i>Porina subepiphylla</i>	35 %	<i>Porina fusca</i>	13 %
<i>Trichothelium epiphyllum</i>	35 %	<i>Porina radiata</i>	13 %
<i>Strigula phyllogena</i>	34 %	<i>Phyllobathelium epiphyllum</i>	12 %
<i>Actinoplaca strigulacea</i>	33 %	<i>Bepalmuia lineata</i>	12 %
<i>Echinoplaca epiphylla</i>	33 %	<i>Dimerella siquirrensis</i>	12 %
<i>Mazosia phyllosema</i>	33 %	<i>Phyllophiale fusca</i>	11 %
<i>Porina mirabilis</i>	33 %	<i>Porina lmbulata</i>	11 %
<i>Strigula smaragdula</i>	33 %	<i>Aulaxina minuta</i>	11 %
<i>Mazosia rotula</i>	32 %	<i>Dimerella epiphylla</i>	11 %
<i>Calopadia puiggarii</i>	31 %	<i>Calopadia puiggarii</i>	11 %

CUADRO 3

Abundancia relativa de diversos tipos de forófitos en transectos hechos en los senderos CES, CCL, y SHO, y relación de área entre sotobosque, claros y dosel
Relative abundance of different phorophyte types in transects placed along the trails CES, CCL, and SHO, and relative area covered by understory, light gap, and canopy phorophytes

Micrositio:	Sotobosque			Claros			dosel		
Relación de área:	62 %			5 %			33 %		
Tipo de forófito:	Dicot.	Palmas	Otros	Dicot.	Palmas	Otros	Dicot.	Palmas	Otros
Abundancia relativa:	25 %	40 %	35 %	52 %	25 %	23 %	95 %	4 %	1 %
Porcentaje de forófitos con cobertura de líquenes folícolas de más de 20 %	65 %	73 %	70 %	76 %	75 %	80 %	26 %	—	—

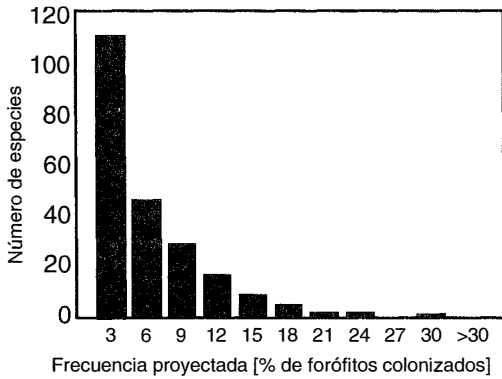


Fig. 2. Distribución de frecuencias de las 221 especies de líquenes folícolas encontradas sobre los 100 forófitos del bosque primario.

Patrones de diversidad α , β , γ : La diversidad promedio de especies por forófito, o diversidad α , varía significativamente entre los tres tipos de micrositios (test de Kruskal & Wallis: $H = 35.1$, $p < 0.001$): es más alta en el sotobosque (35 especies/forófito) que en los claros (30), y relativamente baja en el dosel (18; Fig. 3). El número total de especies por tipo de micrositio, o diversidad γ , se comporta parcialmente diferente: es más alta en los claros (169 especies/micrositio) que en el sotobosque (157), pero también baja en el dosel (65). Esto indica una diversidad β más alta en los claros en comparación con el sotobosque, lo que significa que los forófitos en los claros son menos homogéneos en su composición de

líquenes folícolas que los forófitos en el sotobosque.

La diversidad es mayor en las palmas del sotobosque (37.2 ± 10.2) en comparación con las dicotiledóneas (33.4 ± 6.7) pero menor en las palmas de los claros (27.9 ± 10.7) vs. las dicotiledóneas (32.4 ± 6.8). Sin embargo, estas diferencias no son significativas (test de Mann-Whitney: $U = 157$, $p = 0.244$ para el sotobosque; $U = 143.5$, $p = 0.126$ para los claros). En ambos casos, la variabilidad en la diversidad α (desviación estándar) es más grande en palmas que en dicotiledóneas (10.2-10.7 vs. 6.7-6.8). No hay una diferencia entre las dicotiledóneas del sotobosque y los claros mientras que la diferencia en relación con las palmas es

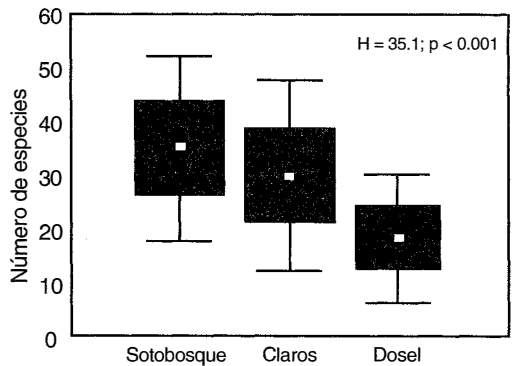


Fig. 3. Comparación del número de especies por forófito (:diversidad α) en el sotobosque, en los claros y en el dosel, indicando los promedios (puntos) y los intervalos de 65 % (cajas) y 95 % (líneas).

significativa (test de Mann-Whitney: $U = 103$, $p = 0.009$), así que la diferencia entre sotobosque y claros en la diversidad se debe principalmente a las palmas.

Agrupación de forófitos: Los dos dendrogramas muestran un patrón muy semejante (Fig. 4A-B). Los forófitos forman 3 grupos separados que corresponden a los tres tipos de micrositios: sotobosque, claros y del dosel, indicando diferencias significativas en la composición de especies de líquenes folícolas en cada tipo de micrositio. En cuanto a los

tipos de forófitos (dicotiledoneas vs. palmas), sólo se forman algunos grupos pequeños: se notan seis grupos de dicotiledóneas de 3-5 miembros cada uno, mientras que las palmas forman dos grupos de 4 y 6 miembros. Los dos forófitos del sotobosque que se encuentran en el grupo de los claros (Fig. 4B) son palmas. Apparently, entre dicotiledóneas hay más semejanzas en la composición de especies que entre palmas, y en algunas palmas el tipo de forófito es más importante que el microclima.

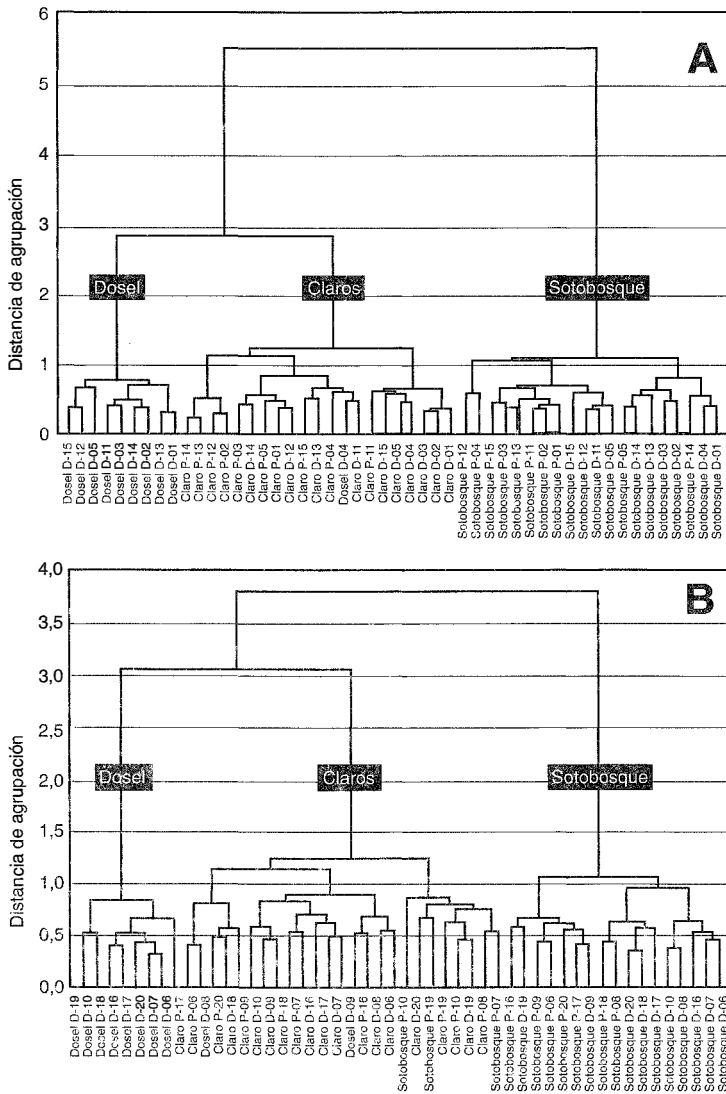


Fig. 4. Dendrogramas del análisis cluster de los 100 forófitos del bosque primario, basados en la composición de especies de líquenes folícolas, separados en dos grupos de 50 forófitos cada uno (A, B). D = dicotiledónea; P = palma (con los números individuales indicados).

Preferencias de micrositios: En cuanto a sus preferencias por micrositios, las especies pueden ser divididas en seis grupos (Cuadro 4). El grupo 1 consiste en especies que crecen con alta frecuencia sobre forófitos del sotobosque pero son raras en los otros micrositios, mientras que las especies del grupo 2 son intermedias entre sotobosque y claros. Estos dos grupos son dominados por las familias Arthoniaceae, Opegraphaceae, Pilocarpaceae, Strigulaceae (especies supracuticulares), y Trichotheliaceae. El grupo 3 está formado por es-

pecies con alta frecuencia en claros, y en el grupo 4 se encuentran especies con transición al dosel. Ambos grupos tienen en común especies de las familias Ectoléchiaceae, Gomphillaceae, y Strigulaceae (especies subcuticulares). Finalmente, el grupo 5 está formado por especies con alta frecuencia en o restringidas al dosel. Destácanse en este último grupo las familias Asterothyriaceae y Gomphillaceae.

Las cinco especies del grupo 6 son indiferentes, entre ellas cuatro de la familia Gomphillaceae: *Actinoplaca strigulacea*, *Gyalectidium*

CUADRO 4

Especies de líquenes folícolas con preferencias significativas por diferentes micrositios, comprobados por una prueba de Chi-Cuadrado.

Folicolous lichen species with significant preferences towards different microsities (Chi-Square-test).

Grupo 1:

Características del sotobosque

Amazonomyces farkasiae
Arthonia accolens
Arthonia leptosperma
Arthonia palmulacea
Aspidothelium papillicarpum
Bapalmuia lineata
Bapalmuia palmularis
Badimia dimidiata
Byssolecania deplanata
Byssolecania fumosonigrans
Byssoloma minutissimum
Cryptothecia candida
Dimerella flavicans
Dimerella siquirrensis
Fellhanera badimoides
Fellhanera rhapsidophylli
Fellhanera santessonii
Flavobathelium epiphyllum
Gyalidea epiphylla
Mazosia melanophthalma
Mazosia phyllosema
Mazosia pilosa
Mazosia tenuissima
Microtheliopsis uleana
Paratracharia paradoxa
Porina atropunctata
Phylloblastia amazonica
Phyllophiale fusca
Porina epiphylla
Porina fusca
Porina imitatrix
Porina limbulata
Porina lucida
Porina mirabilis
Porina radiata
Porina rubentior

Porina rufula

Strigula maculata
Strigula phyllogena
Strigula platypoda
Tricharia heterella
Tricharia hyalina
Trichothelium annulatum
Trichothelium epiphyllum
Trichothelium pallescens
Trichothelium ulei

Grupo 2:

Intermedias entre sotobosque y claros

Anisomeridium foliicola
Arthonia aciniformis
Aulaxina minuta
Byssoloma leucoblepharum
Calenia graphidea
Calenia phyllogena
Calopadia phyllogena
Chroodiscus coccineus
Chroodiscus australiensis
Eremothecella calamicola
Fellhanera lisowskii
Gyalideopsis vulgaris
Mazosia rotula
Phyllophiale alba
Phyllobathelium epiphyllum
Porina leptosperma
Porina subepiphylla
Porina tetramera
Sporopodium antonianum
Sporopodium leprieurii
Strigula nemathora
Trichothelium bipindense
Trichothelium minutum

Grupo 3:

Características para claros

Bacidina scutellifera
Byssoloma chlorinum
Calenia depressa
Calopadia foliicola
Calopadia fusca
Echinoplaca epiphylla
Echinoplaca leucotrichoides
Echinoplaca pellicula
Gyalectidium imperfectum
Loflammia flammea
Tapellaria epiphylla
Phyllobathelium leguminosae
Porina atrocoerulea
Porina nitidula
Sporopodium citrinum
Strigula schizospora
Tricharia carnea
Tricharia planicarpa
Trichothelium sipmanii

Grupo 4:

Intermedias entre claros y dosel

Asterothyrium microsporum
Aulaxina opegraphina
Aulaxina quadrangula
Bacidina apiahica
Calopadia puiggarii
Dimerella epiphylla
Echinoplaca hymenocarpoidea
Echinoplaca verrucifera
Fellhanera bouteillei
Lasioloma arachnoideum
Strigula antillarum
Strigula nitidula
Strigula smaragdula
Tapellaria nana

Grupo 5:	<i>Asterothyrium uniseptatum</i>	Grupo 6:
Características para dosel	<i>Bullatina aspidota</i>	Especies Indiferentes
	<i>Calenia solorinoides</i>	
<i>Asterothyrium argenteum</i>	<i>Echinoplaca triseptata</i>	<i>Aspidothelium fugiens</i>
<i>Asterothyrium leucophthalmum</i>	<i>Gyalectidium catenulatum</i>	<i>Actinoplaca strigulacea</i>
<i>Asterothyrium monosporum</i>	<i>Pseudocalopadia mira</i>	<i>Gyalectidium filicinum</i>
<i>Asterothyrium pittieri</i>	<i>Psorotheciopsis patellarioides</i>	<i>Tricharia urceolata</i>
<i>Asterothyrium rondoniense</i>	<i>Psorotheciopsis philippinensis</i>	<i>Tricharia vainioi</i>
<i>Asterothyrium tetrasporum</i>	<i>Psorotheciopsis premeella</i>	

filicinum, *Tricharia urceolata*, y *T. vainioi*. Estas especies se pueden considerar como generalistas. El resto de las especies, que conforman más de la mitad de la diversidad total, no demuestran preferencias significativas porque son demasiado raras.

Preferencias de forófitos: De los 221 táxones encontrados en los 100 forófitos, solamente 26 muestran diferencias significativas en sus frecuencias sobre dicotiledóneas o palmas (Cuadro 5), así confirmando el bajo grado de preferencias forofíticas obvio en los

CUADRO 5

Especies de líquenes folícolas con preferencias por dicotiledóneas o palmas, dependiendo de su presencia en el sotobosque y en claros. Especies sin paréntesis tienen preferencias significativas, especies en paréntesis tienen tendencias claras pero no significativas
Foliicolous lichen species with preferences towards palms or dicots, depending on their occurrence in the understory and in light gaps. Species without brackets show significant preferences, species in brackets exhibit clear tendencies which are not significant

Sotobosque	Claros
Dicotiledóneas:	Dicotiledóneas:
[<i>Flavobathelium epiphyllum</i>]	<i>Asterothyrium microsporum</i>
<i>Strigula janeirensis</i>	<i>Bacidina scutellifera</i>
[<i>Strigula maculata</i>]	<i>Byssoloma leucoblepharum</i>
<i>Trichothelium annulatum</i>	[<i>Dimerella isidiifera</i>]
<i>Trichothelium juruense</i>	<i>Echinoplaca furcata</i>
Palmas:	<i>Loflammia flammea</i>
<i>Arthonia palmulacea</i>	<i>Mazentina cererensis</i>
[<i>Byssolecania hymenocarpa</i>]	[<i>Porina limbulata</i>]
[<i>Byssoloma aurantiacum</i>]	<i>Porina nitidula</i>
[<i>Byssoloma minutissimum</i>]	[<i>Strigula nemathora</i>]
<i>Byssoloma wettsteinii</i>	[<i>Strigula nitidula</i>]
<i>Calenia triseptata</i>	[<i>Strigula phyllogena</i>]
<i>Chroodiscus coccineus</i>	<i>Strigula smaragdula</i>
<i>Eremothecella calamicola</i>	Palmas:
<i>Fellhanera badimioides</i>	<i>Actinoplaca strigulacea</i>
<i>Fellhanera lisowskii</i>	<i>Aulaxina microphana</i>
[<i>Fellhanera pilomarginata</i>]	[<i>Byssoloma chlorinum</i>]
[<i>Fellhanera rhapsidophylli</i>]	[<i>Gyalectidium imperfectum</i>]
<i>Fellhanera santessonii</i>	<i>Tapellariopsis octomera</i>
[<i>Mazosia dispersa</i>]	[<i>Tricharia planicarpa</i>]
[<i>Paratracharia paradoxa</i>]	[<i>Trichothelium bipindense</i>]
[<i>Sporopodium antonianum</i>]	
<i>Tricharia heterella</i>	
<i>Tricharia hyalina</i>	
<i>Tricharia helminthospora</i>	
<i>Tricharia urceolata</i>	
[<i>Trichothelium minutum</i>]	

dendrogramas. De estas 26 especies, 15 prefieren forófitos del sotobosque y 11 forófitos de claros. Mientras especies que suelen preferir dicotiledóneas en el sotobosque son escasas, 12 especies prefieren palmas en el sotobosque: *Arthonia palmulacea*, *Byssoloma wettsteinii*, *Calenia triseptata*, *Chroodiscus coccineus*, *Eremothecella calamicola*, *Fellhanera badimoioides*, *F. lisowskii*, *F. santessonii*, *Tricharia helminthospora*, *T. heterella*, *T. hyalina*, y *T. urceolata*. Nueve especies muestran tendencias no significativas en relación con estos micrositios. Puede ser destacada la frecuencia de especies de *Fellhanera*, del grupo de *Byssoloma minutissimum*, y de *Tricharia* en este grupo.

En los claros, ocho especies muestran preferencias significativas por dicotiledóneas, mientras ocho tienen tendencias no significativas. Aquí se destaca la frecuencia de especies de *Bacidina* y *Strigula*. Sólo tres especies suelen preferir palmas, y cinco más tienen tendencias no significativas en los claros. Por lo tanto, se puede concluir que, aparentemente, las preferencias por diferentes forófitos son más pronunciadas en el sotobosque que en los claros, y en el sotobosque hay más preferencias por palmas mientras que en los claros hay más preferencias por dicotiledóneas.

Asociaciones de especies y comunidades: El diagrama de asociaciones muestra tres asociaciones principales y dos subasociaciones (Fig. 5). Los tres asociaciones principales corresponden a los grupos de especies 1, 3, y 5, respectivamente (véase Cuadro 4), o sea a los diferentes micrositios: sotobosque, claros, y dosel. Las dos subasociaciones están formadas por especies que prefieren hojas de palmas o dicotiledóneas en el sotobosque (véase Cuadro 5), con la asociación sobre palmas siendo relativamente grande. El género *Porina* [números 92-100, 102-104 en Fig. 5] se destaca como grupo característico en el sotobosque, el género *Echinoplaca* [79-82] en los claros y el género *Asterothyrium* [62-67] en el dosel. Dentro de un género, las especies con cuerpos fructíferos más oscuros crecen en micrositios más abiertos, como se puede observar comparando *Calenia depressa* [75; apote-

cios oscuros] con *C. phyllogena* [77] y *C. graphidea* [76; apotecios claros], o *Calopadia puiggarii* [29; apotecios oscuros] con *C. fusca* [28; apotecios claros]. Sólo dos especies de *Porina*, *P. atrocoerulea* [91] y *P. nitidula* [101], crecen en los claros; ambos tienen peritecios negros.

Las tres especies de *Gyalectidium* demuestran una diferenciación interesante: *G. filicinum* es generalista, pero más común en sotobosque y claros, mientras que *G. imperfectum* es más abundante en claros y *G. catenulatum* está restringida al dosel. En el caso de *Trichothelium sipmanii*, la forma con esporas 7-septadas es más común en los claros, mientras la forma con esporas 8-11-septadas es más común en el sotobosque.

Índices de micrositios: Las variables microclimáticas tienen gran correlación con los índices de micrositios propuestos por Lücking (1997b), con excepción del sotobosque y el grupo intermedio entre sotobosque y claros que no parecen bien separados (Fig. 6). Con base en estos resultados y considerando especies con una frecuencia alta, se propone una modificación del índice de micrositios para 53 de las 270 especies incluidas en la lista original (Lücking 1997b), mientras que para otras 19 especies se propone por primera vez un índice (Cuadro 6).

Comparación florística de cinco diversos tipos de vegetación: Comparando el sotobosque primario, el margen del bosque primario y el sotobosque secundario, no hay diferencias significativas en la diversidad de especies; incluso, la diversidad parece más alta en el bosque secundario (Fig. 7). En la vegetación antropogénica y especialmente en las parcelas de sucesión la diversidad es drásticamente menor (Fig. 7).

La composición por especies de los diversos tipos de vegetación puede ser proyectada en una línea mediante una ordenación por componentes principales, con el sotobosque primario y el dosel del bosque primario como los extremos (Fig. 8). En esta comparación, el margen del bosque se asemeja a los claros dentro del bosque primario, mientras que la vegetación antropogénica y las parcelas de sucesión se encuentran entre los claros y el dosel.

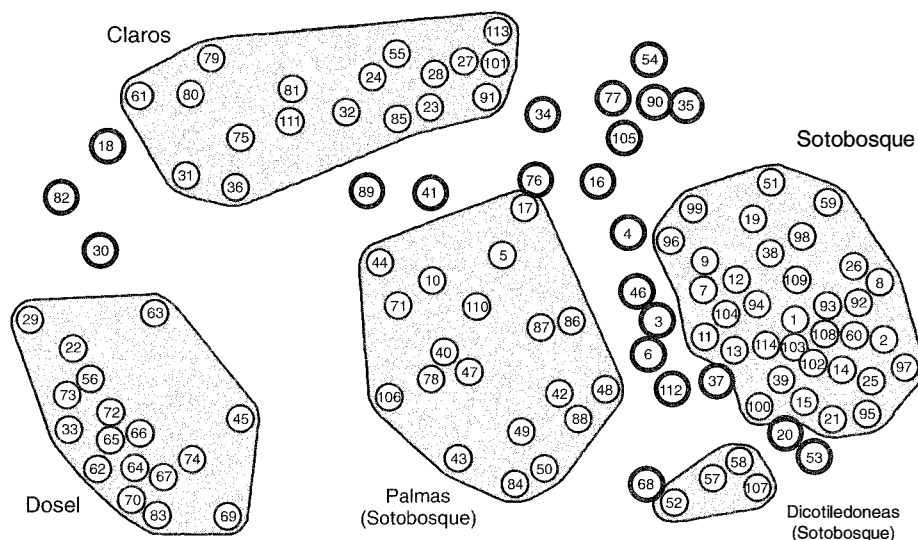


Fig. 5. Diagrama de asociaciones de líquenes folícolas en el bosque primario de La Selva. Las asociaciones y subasociaciones principales que resultan de valores de χ^2 stand. > 0.4 (Lücking 1998d) son marcados por áreas rayadas, las especies intermedias por círculos gruesos.

- | | | |
|--|--|---|
| [1] <i>Arthonia accolens</i> | [39] <i>Byssolecania variabilis</i> | [77] <i>Calenia phyllogena</i> |
| [2] <i>Arthonia leptosperma</i> | [40] <i>Byssoloma aurantiacum</i> | [78] <i>Calenia triseptata</i> |
| [3] <i>Arthonia palmulacea</i> | [41] <i>Byssoloma chlorinum</i> | [79] <i>Echinoplaca epiphylla</i> |
| [4] <i>Cryptothecia candida</i> | [42] <i>Byssoloma minutissimum</i> | [80] <i>Echinoplaca leucotrichoides</i> |
| [5] <i>Eremothecella calamicola</i> | [43] <i>Byssoloma wettsteinii</i> | [81] <i>Echinoplaca pellicula</i> |
| [6] <i>Mazosia dispersa</i> | [44] <i>Fellhanera angustispora</i> | [82] <i>Echinoplaca verrucifera</i> |
| [7] <i>Mazosia melanophthalma</i> | [45] <i>Fellhanera bouteillei</i> | [83] <i>Gyalectidium laevigatum</i> |
| [8] <i>Mazosia phyllosema</i> | [46] <i>Fellhanera fuscata</i> | [84] <i>Paratracharia paradoxa</i> |
| [9] <i>Mazosia pilosa</i> | [47] <i>Fellhanera lisowskii</i> | [85] <i>Tricharia carnea</i> |
| [10] <i>Mazosia pseudobambusae</i> | [48] <i>Fellhanera pilomarginata</i> | [86] <i>Tricharia helminthospora</i> |
| [11] <i>Mazosia rotula</i> | [49] <i>Fellhanera rhapidophylli</i> | [87] <i>Tricharia heterella</i> |
| [12] <i>Mazosia rubropunctata</i> | [50] <i>Fellhanera santessonii</i> | [88] <i>Tricharia hyalina</i> |
| [13] <i>Mazosia tenuissima</i> | [51] <i>Anisomeridium foliicola</i> | [89] <i>Tricharia planicarpa</i> |
| [14] <i>Microtheliopsis uleana</i> | [52] <i>Flavobathelium epiphyllum</i> | [90] <i>Tricharia urceolata</i> |
| [15] <i>Phylloblastia amazonica</i> | [53] <i>Phyllobathelium anomalum</i> | [91] <i>Porina atroconerulea</i> |
| [16] <i>Chroodiscus australiensis</i> | [54] <i>Phyllobathelium epiphyllum</i> | [92] <i>Porina atropunctata</i> |
| [17] <i>Chroodiscus coccineus</i> | [55] <i>Phyllobathelium leguminosae</i> | [93] <i>Porina epiphylla</i> |
| [18] <i>Dimerella epiphylla</i> | [56] <i>Strigula antillarum</i> | [94] <i>Porina guianensis</i> |
| [19] <i>Dimerella flavicans</i> | [57] <i>Strigula janeirensis</i> | [95] <i>Porina imitatrix</i> |
| [20] <i>Dimerella lisowskii</i> | [58] <i>Strigula maculata</i> | [96] <i>Porina leptosperma</i> |
| [21] <i>Dimerella siquirrensis</i> | [59] <i>Strigula phyllogena</i> | [97] <i>Porina leptospermoides</i> |
| [22] <i>Bacidina apiahica</i> | [60] <i>Strigula platypoda</i> | [98] <i>Porina limbulata</i> |
| [23] <i>Bacidina defecta</i> | [61] <i>Strigula schizospora</i> | [99] <i>Porina lucida</i> |
| [24] <i>Bacidina scutellifera</i> | [62] <i>Asterothyrium argenteum</i> | [100] <i>Porina mirabilis</i> |
| [25] <i>Bapalmuia lineata</i> | [63] <i>Asterothyrium microsporum</i> | [101] <i>Porina nitidula</i> |
| [26] <i>Bapalmuia palmularis</i> | [64] <i>Asterothyrium monosporum</i> | [102] <i>Porina radiata</i> |
| [27] <i>Calopadia foliicola</i> | [65] <i>Asterothyrium pittieri</i> | [103] <i>Porina rubentior</i> |
| [28] <i>Calopadia fusca</i> | [66] <i>Asterothyrium tetrasporum</i> | [104] <i>Porina rufula</i> |
| [29] <i>Calopadia puggarii</i> | [67] <i>Asterothyrium uniseptatum</i> | [105] <i>Porina subepiphylla</i> |
| [30] <i>Calopadia sp.</i> | [68] <i>Gyalidea epiphylla</i> | [106] <i>Porina vezdae</i> |
| [31] <i>Lasioloma arachnoideum</i> | [69] <i>Psorotheciopsis patellarioides</i> | [107] <i>Trichothelium annulatum</i> |
| [32] <i>Loflamia flammea</i> | [70] <i>Psorotheciopsis premneella</i> | [108] <i>Trichothelium epiphyllum</i> |
| [33] <i>Pseudocalopadia mira</i> | [71] <i>Aulaxina microphana</i> | [109] <i>Trichothelium minus</i> |
| [34] <i>Sporopodium antonianum</i> | [72] <i>Aulaxina opegraphina</i> | [110] <i>Trichothelium minutum</i> |
| [35] <i>Sporopodium leprieurii</i> | [73] <i>Aulaxina quadrangula</i> | [111] <i>Trichothelium sipmanii</i> |
| [36] <i>Tapellaria epiphylla</i> | [74] <i>Bullatina aspidota</i> | [112] <i>Trichothelium ulei</i> |
| [37] <i>Badimia dimidiata</i> | [75] <i>Calenia depressa</i> | [113] <i>Phyllophiale alba</i> |
| [38] <i>Byssolecania fumosonigrans</i> | [76] <i>Calenia graphidea</i> | [114] <i>Phyllophiale fusca</i> |

CUADRO 6

(A) Especies de líquenes folícolas con diferencias significativas entre el código de preferencia establecido con base en su distribución en La Selva y el índice de microsítio propuesto por Lücking (1997b), con sugerencias de modificar el índice respectivo. (B) Índices propuestos por primera vez para especies, con base en su distribución en La Selva y observaciones no publicadas. IA = índice propuesto por Lücking (1997b), CP = código de preferencia en La Selva, IM = índice modificado sugerido, IP = índice propuesto por primera vez

(A) Follicolous lichen species with significant differences between their code of preference, established on base of their distribution at La Selva, and microsite indices as proposed by Lücking (1997b), with suggestions for modifications.

(B) Indices proposed for the first time for species, based on their distribution at La Selva and unpublished observations.

IA = index proposed by Lücking (1997b), CP = code of preference at La Selva, IM = suggested modified index, IP = index proposed for the first time

(A) Indices a modificar	IA	CP	IM				
				<i>Porina nitidula</i>	4	2.7	3
				<i>Porina radiata</i>	2	1.1	1
<i>Arthonia palmulacea</i>	2	1.0	1	<i>Porina vezdae</i>	2	2.6	3
<i>Asterothyrium monosporum</i>	4	5.0	5	<i>Sporopodium citrinum</i>	4	3.0	3
<i>Asterothyrium pittieri</i>	4	4.7	5	<i>Strigula janeirensis</i>	2	1.3	1
<i>Asterothyrium uniseptatum</i>	4	4.8	5	<i>Tapellariopsis octomera</i>	4	3.0	3
<i>Bacidina scutellifera</i>	2	3.0	3	<i>Tricharia hyalina</i>	2	1.2	1
<i>Badimia dimidiata</i>	2	1.1	1	<i>Trichothelium annulatum</i>	2	1.0	1
<i>Bapalmua palmularis</i>	2	1.3	1	<i>Trichothelium bipindense</i>	3	1.9	2
<i>Byssolecania fumosonigrans</i>	2	1.2	1				
<i>Byssolecania aff. fumosonigrans</i>	2	1.2	1				
<i>Byssoloma chlorinum</i>	4	2.6	3	(B) Indices nuevos	IA	CP	IP
<i>Calenia graphidea</i>	3	2.1	2				
<i>Calenia phyllogena</i>	3	2.2	2	<i>Aspidothelium papillicarpum</i>	—	1.6	2
<i>Calopadia phyllogena</i>	3	2.1	2	<i>Asterothyrium chroodisciforme</i>	—	5.0	5
<i>Cryptothecia candida</i>	3	1.7	2	<i>Asterothyrium rondoniense</i>	—	5.0	5
<i>Dimerella dilucida</i>	2	1.4	1	<i>Asterothyrium tetrasporum</i>	—	4.7	5
<i>Dimerella epiphylla</i>	2	3.3	3	<i>Bacidina defecta</i>	—	3.0	3
<i>Dimerella siquirrensis</i>	2	1.1	1	<i>Bapalmua lineata</i>	—	1.3	1
<i>Echinoplaca triseptata</i>	4	5.0	5	<i>Byssoloma aurantiacum</i>	—	1.8	2
<i>Echinoplaca verrucifera</i>	3	3.8	4	<i>Dimerella isidiifera</i>	—	2.4	2
<i>Fellhanera badimioides</i>	2	1.0	1	<i>Dimerella lisowskii</i>	—	1.2	1
<i>Fellhanera bouteillei</i>	3	4.3	4	<i>Fellhanera rhapsidophylli</i>	—	1.6	2
<i>Fellhanera fuscata</i>	1	1.8	2	<i>Flavobathelium epiphyllum</i>	—	1.5	2
<i>Fellhanera santessonii</i>	2	1.0	1	<i>Gyalectidium catenulatum</i>	—	5.0	5
<i>Gyalideopsis rubescens</i>	2	3.7	3	<i>Gyalectidium imperfectum</i>	—	3.5	3
<i>Gyalideopsis vulgaris</i>	3	2.2	2	<i>Psorotheciopsis philippinensis</i>	—	5.0	5
<i>Mazosia phyllosema</i>	2	1.2	1	<i>Lyromma palmae</i>	—	1.4	1
<i>Mazosia pilosa</i>	2	1.4	1	<i>Mazosia longispora</i>	—	2.3	2
<i>Mazosia tenuissima</i>	2	1.3	1	<i>Phyllobathelium leguminosae</i>	—	2.7	3
<i>Phylloblastia amazonica</i>	1	1.7	2	<i>Porina curtula</i>	—	1.3	1
<i>Phyllophiale fusca</i>	1	1.6	2	<i>Porina subepiphylla</i>	—	2.1	2
<i>Paratracharia paradoxa</i>	2	1.0	1	<i>Tricharia planicarpa</i>	—	2.5	2
<i>Porina atropunctata</i>	2	1.2	1	<i>Trichothelium juruense</i>	—	1.0	1

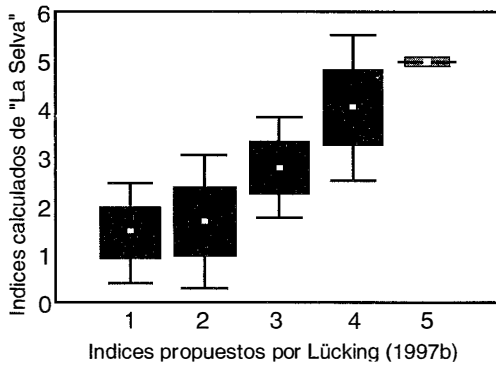


Fig. 6. Comparación de índices de micrositios de especies de líquenes folícolas establecidas en La Selva con los índices propuestos por Lücking (1997b).

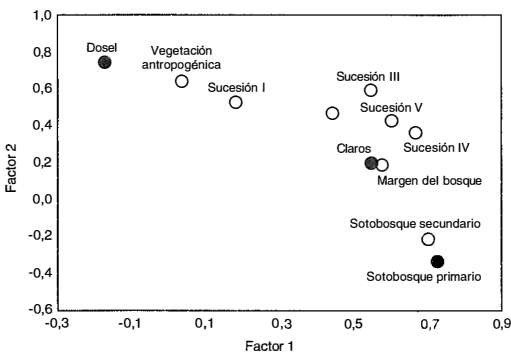


Fig. 8. Ordenación de tipos de vegetación (círculos blancos) y micrositios del bosque primario (círculos negros) basado en un análisis de componentes principales (= factores).

DISCUSIÓN

El número de 280 especies de líquenes folícolas es el más alto de todos los sitios investigados hasta la fecha, incluso el sendero Botarrama en el parque nacional Braulio Carrillo, donde se encontró 217 especies (Lücking 1999a). Esta diversidad se debe parcialmente a la consideración de especies facultativamente folícolas en los géneros *Coccocarpia* (2), *Coenogonium* (3), *Cryptothecia* (4), *Leptogium* (1) y *Pannaria* (1). Sin embargo, aún sin estas especies la diversidad en La Selva sigue siendo excepcionalmente alta, confirmando la hipótesis de que líquenes folícolas son generalmente más diversos en bosques de bajura (Lücking 1995a, 1997b).

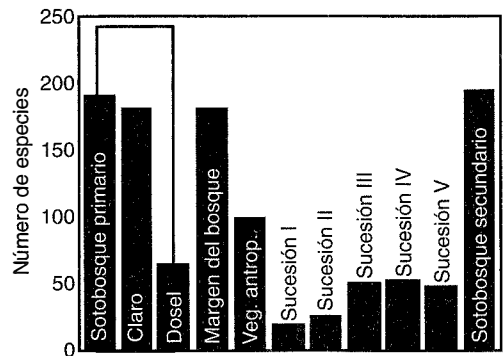


Fig. 7. Diversidad de especies de líquenes folícolas en diversos tipos de vegetación y micrositios en La Selva. La barra blanca sobre los micrositios sotobosque, claros y dosel indica el número total de especies en ellos (= bosque primario).

Las especies encontradas en La Selva significan 80-85 % de todas las especies comunicadas para Costa Rica (Lücking 1995a) y aproximadamente 50 % de las especies conocidas mundialmente (Farkas & Sipman 1997), así que se destaca como un sitio representativo a nivel mundial para líquenes folícolas. La distribución de frecuencias demuestra la importancia de especies raras para la diversidad, ya que suman más que la mitad del número total.

La Selva probablemente es el sitio mejor estudiado en el Neotrópico en cuanto a la diversidad de especies (McDade *et al.* 1994). Hasta la fecha se han encontrado alrededor de 1700 especies de plantas vasculares y 705 vertebrados. Para briófitas se puede estimar un número de 200-250 especies, entre ellas 60-80 epífilas (Lücking 1997). Estudios preliminares en líquenes cortícolas en otras regiones (Sipman 1995, Aptroot 1997) sugieren 250-300 especies para un bosque muy húmedo de bajura como La Selva. La presente lista de líquenes folícolas aumenta considerablemente el conocimiento de la diversidad de La Selva. La densidad de especies con 50 % de los taxones conocidos mundialmente es particularmente impresionante cuando se compara con plantas vasculares y vertebrados, donde estos porcentajes alcanzan 0.7 % y 1.6 %, respectivamente. Este fenómeno se debe al hecho de que criptógamas no vasculares

tienen una distribución muy amplia (Grolle 1968, Lücking 1995a).

Una comparación entre La Selva y el sendero Botarrama (Lücking 1999a) muestra un alto grado de similaridad con 80 %. La gran mayoría de especies discriminantes entre los dos sitios prefiere zonas bajas o zonas más altas. Especies típicas para el bosque de bajura (Lücking 1997b) y solamente presentes en La Selva incluyen *Bacidia nigrescens*, *Bapalmuia* spp., *Byssolecania* spp., *Calenia conspersa*, *Cryptothecia* spp., *Dimerella hypophylla*, *Fellhanera badmioides*, *F. lisowskii*, *Loflammia gabrielis*, *Mazosia praemorsa*, *Porina guianensis*, *P. imitatrix*, *P. papillifera*, *P. radiata*, *P. repanda*, *Strigula janeirensis*, *Tricharia amazonum*, *T. carnea*, y *Trichothelium pallescens*. Especies frecuentes en zonas más altas y solamente presentes en el sendero Botarrama son *Aspidothelium cinerascens*, *Byssoloma multipunctata*, *Calenia subdepressa*, *Echinoplaca lucernifera*, *E. serusiauxii*, *Fellhanera emarginata*, *Gyalideopsis* spp., *Tricharia farinosa*, *T. pseudosantessonii*, *Trichothelium album*, *T. echinocarpum*, y *T. poeltii*. Esto confirma que el sendero Botarrama en cuanto a su composición de líquenes folícolas es intermedio entre un bosque de bajura y un bosque montano (Lücking 1999a), mientras que la composición de especies en La Selva es típica para un bosque de bajura.

Los patrones de diversidad (α , β , γ) son comparables con los encontrados en el sendero Botarrama. En particular, la diversidad β entre forófitos siempre parece más alta en los claros que en el sotobosque, lo que se explica por el hecho de que la dispersión de líquenes folícolas es más estocástico en los claros y más determinístico en el sotobosque (Lücking 1998a). La principal importancia del microclima para la composición de especies de líquenes folícolas también es consistente con los resultados encontrados en el sendero Botarrama (Lücking 1998b). En general, preferencias por forófitos parecen ser muy sutiles; los patrones más distintos encontrados en La Selva se deben al hecho de que en el presente caso fueron seleccionados solamente dos tipos principales de forófitos, mientras que en el Botarrama se investiga-

ron un gran número de forófitos diferentes (Lücking 1998a, 1999a). Obviamente, en el caso de palmas el forófito es más importante que el micrositio, lo que se podría explicar por el hecho de que palmas tienen hojas relativamente grandes que forman un microclima particular menos influenciado por el micrositio. Por eso, en palmas situadas en micrositios más abiertos también pueden establecer líquenes folícolas que normalmente prefieren sitios sombreados. Un fenómeno similar se ha observado en palmas del (sub)dosel, donde la composición de especies es más semejante al sotobosque que a otros forófitos del dosel (Lücking 1995b, Sipman 1997).

Las asociaciones de líquenes folícolas y su composición corresponden en muchos detalles a los encontrados en el sendero Botarrama y en otras investigaciones (Lücking 1995b, 1999b; Lücking et al. 1998b). Generalmente, se puede observar tres asociaciones principales: (1) en el sotobosque, dominadas por Arthoniaceae, Opegraphaceae, Trichotheliaceae y especies supracuticulares del género *Strigula*; (2) en los claros, dominadas por Gomphillaceae y Ectolechiaceae; (3) en el dosel, dominadas por Asterothyriaceae. Además se forman dos subasociaciones en hojas de palmas del sotobosque (con transición a claros), dominados por Pilocarpaceae y algunas especies de Arthoniaceae, Opegraphaceae y Gomphillaceae, y en hojas dicotiledoneas de claros, dominados por especies subcuticulares del género *Strigula*. Las especies de las diferentes asociaciones demuestran diferentes características que se puede interpretar como adaptaciones. Por ejemplo, el color de los cuerpos fructíferos es considerado como una adaptación a la intensidad de luz, como protección contra la irradiación, siendo generalmente pálido a transparente en el sotobosque y oscuro en sitios abiertos (Lücking 1999b). La preferencia de especies subcuticulares del género *Strigula* por hojas dicotiledoneas es un fenómeno conocido (Santesson 1952, Nowak y Winkler 1970, Barillas et al. 1993, Lücking 1998b), y su crecimiento subcuticular también explica su abundancia en claros, por la protección que tienen estas espe-

cies por su cobertura con la cutícula de la hoja (Lücking 1992a, 1999b).

Las asociaciones del sotobosque y del dosel son más densas que la de los claros. Esto se debe a la distribución de micrositios, que es continuo en el sotobosque y el dosel y necesariamente discontinuo entre los claros. Por eso, la dispersión de especies es más estocástica entre los claros y más determinística dentro del sotobosque y dosel, lo que reduce la probabilidad de encontrar una especie en un claro determinado y así resulta en valores de $\chi_{\text{stand.}}$ más bajas y en asociaciones menos densas (Lücking 1999b).

La observación de que la diversidad de especies parece más alta en el bosque secundario es un fenómeno que se puede observar en muchos organismos y se debe al hecho de que en el bosque secundario la diversidad es concentrada en el tiempo y espacio. Por ser más abierto y más variado en su estructura, en el sotobosque secundario se puede encontrar especies que en el bosque primario sólo crecen en claros o en el dosel. Tomando en consideración todos los micrositios (sotobosque, claros y dosel), la diversidad de especies es significativamente más alta en el bosque primario; sin embargo, esta diversidad es más difícil de reconocer y necesita más esfuerzos en cuanto al tiempo y las técnicas de recolección. La baja diversidad en la vegetación antropogénica y especialmente en las parcelas de sucesión se debe al hecho de que las especies del sotobosque que no soportan una alta intensidad de luz relativa desaparecen en vegetación abierta. La clasificación de los diversos tipos de vegetación secundaria entre la vegetación primaria demuestra que actualmente no existen especies típicas para vegetación secundaria, muchas veces llamadas especies "ruderales". Aunque en muchos casos son más fáciles de observar en la vegetación secundaria, su hábitat natural suele ser el dosel del bosque primario, donde son difíciles de observar.

La diversidad de líquenes folícolas en un bosque tropical es más alta que lo anteriormente esperado y hasta puede sobrepasar las 300 especies. Junto con briófitas y líquenes cortícolas, el número de especies de criptógamas

no vasculares en un bosque muy húmedo de bajura como La Selva puede alcanzar 700-800 especies. Además de esta diversidad, destaca la densidad de especies que representa hasta 50 % de la diversidad mundial. Esto significa que sitios como La Selva son representativos para la flora de criptógamas no vasculares tropicales y presentan condiciones ideales para estudiar la ecología de estos organismos.

Las preferencias por micrositios y forófitos de líquenes folícolas son iguales a las encontradas en otros sitios y confirman que estos resultados pueden ser generalizados y representan patrones universales de la ecología de comunidades de líquenes folícolas, particularmente en bosques de bajura. Entre estos, destacan la formación de tres asociaciones microclimáticas correspondientes al sotobosque, claros y el dosel, y la presencia de una subasociación forofítica en palmas intermedia entre el sotobosque y claros. Para cada asociación se puede identificar géneros característicos: *Porina* para el sotobosque, *Echinoplaca* para los claros, *Asterothyrium* para el dosel, y *Fellhanera* para las palmas. Estas asociaciones se puede considerar como modelos cuya realización depende de la estructura y dinámica actual de un bosque y de esta manera demuestran ciertas variaciones según el sitio.

El estudio inclusivo de todos los micrositios, junto con el dosel, confirma que el bosque primario soporta la más alta diversidad de especies. Indicaciones de alta diversidad en bosques secundarios que también se conoce de otros organismos se deben al hecho de que en este tipo de vegetación la diversidad se puede observar más fácilmente. En el caso de líquenes folícolas, la estructura más abierta de un bosque secundario resulta en la presencia de especies del sotobosque, de claros y del dosel en un área reducida, a veces en una única hoja. Generalmente, la diversidad disminuye en vegetación secundaria y está drásticamente reducida en vegetación abierta. Las especies presentes en este tipo de vegetación no son especies "ruderales" como usualmente se definen, sino que tienen su origen en el dosel del bosque primario.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Servicio de Parques Nacionales y a la Dirección de Vida Silvestre por el permiso para estudiar líquenes folícolas en Costa Rica. Bruce Young amablemente permitió las investigaciones en la Estación Biológica La Selva y se interesó mucho por el presente trabajo. Este estudio fue financiado por la DFG (Deutsche Forschungsgemeinschaft) y el DAAD (Deutscher Akademischer Austauschdienst). También quiero expresar mis gracias a María Isabel Morales, Julieta Carranza y Julián Monge-Nájera y al personal del herbario Nacional, y a Andrea por su apoyo, compañía y paciencia. Dos revisores anónimos hicieron sugerencias valiosas sobre una versión anterior de este trabajo.

REFERENCIAS

- Allan, H. H. 1928. Ecological. *In* A. Zahlbruckner, K. Keissler & H. H. Allan. The epiphyllous lichens of Kitchener Park, Feilding, New Zealand. *Trans. New Zeal. Inst.* 59: 304-314.
- Anderson, M. C. 1964. Light relations of terrestrial plant communities. *Biol. Rev.* 39: 425-486.
- Aptroot, A. 1997. Lichen biodiversity in Papua New Guinea, with the report of 173 species on one tree. *Bibl. Lichenol.* 68: 203-213.
- Barillas, R., R. Lücking & S. Winkler. 1993. Vergesellschaftungen foliikoler Flechten im Biotopo del Quetzal, Guatemala. *Cryptogamie Bryol. Lichénol.* 14: 49-68.
- Busse, W. 1905. Über das Auftreten epiphyllischer Kryptogamen im Regenwaldgebiet von Kamerun. *Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch.* 23: 164-172.
- Farkas, E. & H. J. M. Sipman. 1997. Checklist of foliicolous lichenized fungi. *In* E. Farkas & T. Pócs (eds). *Cryptogams in the phyllosphere: Systematics, distribution, ecology, and use.* *Abstr. Bot.* 21: 173-206.
- Fitting, H. 1910. Über die Beziehungen zwischen den epiphyllen Flechten und den von ihnen bewohnten Blättern. *Ann. Jard. Bot. Buitenzorg, ser. 2, suppl.* 3: 505-518.
- Gauch, H. G. jr. 1982. *Multivariate analysis in community ecology.* Cambridge University, Cambridge.
- Goodall, D. W. 1978. Sample similarity and species correlation. Pp. 99-149, *In* R. H. Whittaker (ed.). *Ordination of plant communities.* Junk, The Hague.
- Gradstein, S. R. & T. Pócs. 1989. Bryophytes. Pp. 311-325, *In* H. Lieth & M. J. A. Werger (eds). *Tropical rain forest ecosystems – Biogeographical and ecological studies (Ecosystems of the world 14B).* Elsevier, Amsterdam.
- Greig-Smith, P. 1983. *Quantitative Plant Ecology (Studies in ecology vol. 9).* University of California, California.
- Grolle, R. 1968. Grossdisjunktionen in Artarealen lateinamerikanischer Lebermoose. Pp. 562-582 *In* E. J. Fittkau, J. Illies, H. Klinge, G. H. Schwabe & H. Sioli (eds). *Biogeography and ecology in South America.* Junk, The Hague.
- Hartshorn, G. S. & B. E. Hammel. 1994. Vegetation types and floristic patterns. Pp. 73-89, *In* L. A. McDade, K. S. Bawa, H. A. Hespenheide & G. S. Hartshorn (eds). *La Selva.* University of Chicago, Chicago.
- Jongman, R. H. G., C. J. F. ter Braak & O. F. R. van Tongeren. 1995. *Data analysis in community and landscape ecology.* Cambridge University, Cambridge.
- Kalb, K. & A. Vězda. 1988. Neue oder bemerkenswerte Arten der Flechtenfamilie Gomphillaceae in der Neotropis. *Bibl. Lichenol.* 29: 1-80, 39 pl.
- Lücking, R. 1992a. Zur Verbreitungsökologie foliikoler Flechten in Costa Rica, Zentralamerika. Teil I. *Nova Hedwigia* 54: 309-353.
- Lücking, R. 1992b. Zur Verbreitungsökologie foliikoler Flechten in Costa Rica, Zentralamerika. Teil II. *Herzogia* 9: 81-112.
- Lücking, R. 1992c. Foliicolous lichen – A contribution to the knowledge of the lichen flora of Costa Rica, Central America. *Beih. Nova Hedwigia* 104: 1-179.
- Lücking, R. 1995a. Biodiversity and conservation of foliicolous lichens in Costa Rica. *In* C. Scheidegger, P. A. Wolseley & G. Thor (eds). *Conservation biology of lichenised fungi.* *Mitteil. Eidgenöss. Forsch.anstalt Wald, Schnee Landsch.* 70: 63-92.
- Lücking, R. 1995b. Foliikole Flechten auf Cecropiaceen im Kronendach eines tropischen Regenwaldes. *Bibl. Lichenol.* 58: 261-274.

- Lücking, R. 1995c. Additions and corrections to the foliicolous lichen flora of Costa Rica. The family Arthoniaceae, with notes on the genus *Stirtonia*. *Lichenologist* 27: 127-153.
- Lücking, R. 1995d. Lista preliminar de líquenes folícolas de las principales áreas protegidas de Costa Rica. *Brenesia* 43-44: 39-46.
- Lücking, R. 1997a. Estado actual de investigaciones sobre líquenes folícolas en la región neotropical, con un análisis biogeográfico preliminar. *Trop. Bryol.* 13: 87-114.
- Lücking, R. 1997b. The use of foliicolous lichens as bioindicators in the tropics, with special reference to the microclimate. In E. Farkas & T. Pócs (eds). *Cryptogams in the phyllosphere: Systematics, distribution, ecology, and use*. *Abstr. Bot.* 21: 99-116.
- Lücking, R. 1997c. Additions and corrections to the knowledge of the foliicolous lichen flora of Costa Rica. The family Gomphillaceae. *Bibl. Lichenol.* 65: 1-109.
- Lücking, R. 1997d. Notes on "Lichenes Foliicoli Exsiccati", Fasc. I-VI. In E. Farkas & T. Pócs (eds). *Cryptogams in the phyllosphere: Systematics, distribution, ecology, and use*. *Abstr. Bot.* 21: 89-98.
- Lücking, R. 1997e. Additions and corrections to the knowledge of the foliicolous lichen flora of Costa Rica. The genus *Fellhanera*, with notes on *Bacidia pauciseptata*. *Trop. Bryol.* 13: 141-173.
- Lücking, R. 1998a. Ecology of foliicolous lichens at the "Botarrama" trail (Costa Rica), a neotropical rain forest. II. Patterns of diversity and area cover and their dependence on microclimate and phorophyte species. *Ecotropica* 4: 1-24.
- Lücking, R. 1998b. Ecology of foliicolous lichens at the "Botarrama" trail (Costa Rica), a neotropical rain forest. III. Phorophyte range and patterns of phorophyte specificity. *Phyton (Horn)* 38: 195-219.
- Lücking, R. 1998c. Additions and corrections to the knowledge of the foliicolous lichen flora of Costa Rica. The genus *Trichothelium*. *Nova Hedwigia* 66: 375-417.
- Lücking, R. 1999a. Ecology of foliicolous lichens at the "Botarrama" trail (Costa Rica), a neotropical rain forest. I. Species composition and its ecogeographical implications. *Biotropica* (en prensa).
- Lücking, R. 1999b. Ecology of foliicolous lichens at the "Botarrama" trail (Costa Rica), a neotropical rain forest. IV. Species associations, their salient features, and their dependence on environmental parameters. *Lichenologist* 31: 269-289.
- Lücking, R., A. Aptroot & G. Thor. 1997. New species or interesting registros of foliicolous lichens. II. *Flavobathelium epiphyllum* (Lichenized Ascomycetes: Melanommatales). *Lichenologist* 29: 221-228.
- Lücking, R., U. Becker & G. Follmann. 1998b. Foliikole Flechten aus dem Tai-Nationalpark, Elfenbeinküste (Tropisches Afrika). II. Ökologie und Biogeografie. *Herzogia* 13: 207-228.
- Lücking, R. & A. Lücking. 1996. Follicolous lichens and bryophytes. In P. Hietz, R. Lücking, A. Lücking, H. J. M. Sipman, H. F. M. Vester, H. F. M., J. H. D. Wolf & E. Gardette. *How to sample the epiphytic diversity of tropical rain forests*. *Ecotropica* 2: 59-72.
- Lücking, R., T. H. Lumbsch & J. A. Elix. 1994. Chemistry, anatomy and morphology of foliicolous species of the genera *Fellhanera* and *Badimia* (Lichenized Ascomycotina: Lecanorales). *Bot. Acta* 107: 393-401.
- Lücking, R. & M. Matzer. 1996. Ergänzungen und Verbesserungen zur Kenntnis der foliikolen Flechtenflora Costa Ricas. Die Familie Opegraphaceae (einschließlich der Gattung *Mazosia*). *Nova Hedwigia* 63: 109-144.
- Lücking, R. & E. Sérusiaux. 1997. *Musaespora kalbii* sp. nov. (Lichenized Ascomycetes: Melanommatales), a new foliicolous lichen with pantropical distribution. *Nord. J. Bot.* 16: 661-668.
- Lücking, R., E. Sérusiaux, L. C. Maia & E. C. G. Pereira. 1998a. A revision of names of foliicolous, lichenized fungi published by Batista and co-workers between 1960 and 1975. *Lichenologist* 30: 121-191.
- Lücking, R. & A. Vězda. 1998. Taxonomic studies in foliicolous species of the genus *Porina*. II. The *Porina epiphylla* aggregate. *Willdenowia* 28: 181-225.
- Matzer, M. 1996. Lichenicolous Ascomycetes with fissitunicate asci on foliicolous lichens. *Myc. Pap.* 171: i-x, 1-202.
- McDade, L. A., K. S. Bawa, H. A. Hespeneide & G. S. Hartshorn (eds). 1994. *La Selva*. University of Chicago Press, Chicago.
- Nowak, R. & Winkler, S. 1970. Foliikole Flechten der Sierra Nevada de Santa Marta (Kolumbien) und ihre gegenseitigen Beziehungen. *Österr. Bot. Zeitsch.* 118: 456-485.
- Perry, D.R. & J. Williams. 1981. The tropical rain forest canopy: a method providing total access. *Biotropica* 13: 283-285.
- Pócs, T. 1978. Epiphyllous communities and their distribution in East Africa. *Bryophyt. Bibl.* 13: 681-713.

- Richards, P. W. 1984. The ecology of tropical forest bryophytes. Pp. 1233-1270 *In* R. M. Schuster (ed.). New manual of bryology, vol. 2. Hattori Botanical Laboratory, Nichinan.
- Santesson, R. 1952. Foliicolous lichens. I. A revision of the taxonomy of the obligately foliicolous lichenized fungi. *Symb. Bot. Ups.* 12(1): 1-590.
- Sérusiaux, E. 1989. Foliicolous lichens: ecological and chorological data. *Bot. J. Linn. Soc.* 100: 87-96.
- Sérusiaux, E. & J. R. De Sloover 1986. Taxonomical and ecological observations on foliicolous lichens in northern Argentina, with notes on the hyphophores of Asterothyriaceae. *Veröff. Geobot. Inst., Zürich* 91: 260-292.
- Sipman, H. J. M., 1995. Preliminary review of the lichen biodiversity of the Colombian montane forests. Pp. 313-320 *In* S. P. Churchill et al. (eds). Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests. New York Botanical Garden, New York.
- Sipman, H. J. M. 1997. Observations on the foliicolous lichen and bryophyte flora in the canopy of a semi-deciduous tropical forest. *In* E. Farkas & T. Pócs (eds). *Cryptogams in the phyllosphere: Systematics, distribution, ecology, and use.* *Abstr. Bot.* 21: 153-161.
- Sipman, H. J. M. & R. C. Harris. 1989. Lichens. Pp. 303-309 *In* H. Lieth & M. J. A. Werger (eds). *Tropical rain forest ecosystems – Biogeographical and ecological studies (Ecosystems of the world 14B)*. Elsevier, Amsterdam.
- Sørensen, T. 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content. *Biol. Skrift. K. Danske Vidensk. Selsk.* 5: 1-34.
- Vareschi, V. 1980. *Vegetationsökologie der Tropen*. Ulmer, Stuttgart.
- Wilbur, R. L. *et al.* 1994. Vascular plants: An interim checklist. Pp. 350-378, *In* L. A. McDade, K. S. Bawa, H. A. Hespenheide & G. S. Hartshorn (eds). *La Selva*. University of Chicago, Chicago.