

DIVERSIDAD Y ORIGINALIDAD DE LOS LÍQUENES TERRÍCOLAS QUE COLONIZAN LOS SABINARES (*Juniperus thurifera* L.) DEL SISTEMA IBÉRICO MERIDIONAL (CUENCA, ESPAÑA)

Prieto, M.^{1*}, Belinchón, R.¹, Aragón, G.¹ & Martínez, I.¹.

1. Universidad Rey Juan Carlos, ESCET, Área de Biodiversidad y Conservación, c/ Tulipán s/n, 28933-Móstoles. Madrid. *e-mail: maria.prieto@urjc.es

Resumen Se ha estudiado el efecto que ejerce el dosel arbóreo de las sabinas sobre la composición y diversidad de líquenes terrícolas en la Serranía de Cuenca. La forma y tamaño de la copa del árbol afecta a los niveles de insolación, distribución de las lluvias, temperatura, viento, y en última instancia a los organismos que se sitúan bajo su influencia. Se han diferenciado tres ambientes: bajo el dosel, borde del dosel y fuera de la influencia del mismo. Usamos modelos lineales mixtos generalizados (GLMMs) y ordenaciones mediante CCA para examinar las relaciones entre las variables ambientales y la distribución de los líquenes en tres formaciones de sabina albar. Los líquenes se relacionan con la posición respecto al tronco, la orientación, la humedad y materia orgánica del suelo y el diámetro de la copa. Se demuestra la existencia de una mayor riqueza y cobertura de líquenes en zonas expuestas fuera de la influencia de las sabinas. La cobertura de briófitos, sin embargo, aumenta en los inventarios tomados en orientaciones norte y bajo el dosel arbóreo.

Palabras clave: parameras, diversidad, dosel arbóreo, GLMMs, CCA.

DIVERSITY AND ORIGINALITY OF TERRICOLOUS LICHENS WHICH COLONIZE JUNIPERUS THURIFERA L.'S WOODLANDS IN THE SOUTHERN SISTEMA IBÉRICO (CUENTA, SPAIN)

Abstract The effects of *Juniperus thurifera* canopy on terricolous lichens were studied in Central-Eastern Spain (Cuenca province). The form and size of the canopy influences the insolation levels, distribution of rains, temperature, wind, and the organisms located under their influence. The samples were classified into tree crown-influences entities: understory, crown border and open grassland. We used General Mixed Linear Models (GLMMs) and constrained ordination techniques (CCAs) to examine the relations between the environmental variables and the distribution of lichens. As distance to the tree increases, bryophyte cover decreases and both richness and lichen cover rise up. The orientation, humidity, organic matter and canopy diameter also influence on lichens occurrence.

Keywords: parameras, diversity, canopy, GLMMs, CCA.

DIVERSITE ET ORIGINALITE DES ESPECES TERRICOLES QUI COLONISENT LES PEUPLEMENTS DE GENEVRIERS THURIFERE (*JUNIPERUS THURIFERA* L.) DU SYSTEME IBERIQUE MERIDIONAL (CUENCA, ESPAGNE).

Résumé On a étudié l'effet du couvert des arbres des genévriers sur la composition et la diversité des lichens terricoles sur la Serranía de Cuenca. La forme et la taille de la cime de l'arbre influencent sur les niveaux d'insolation, la distribution des pluies, la température, le vent et, dans une dernière partie, sur les organismes qui se trouvent sous son influence. On a différencié trois ambiances : sous le couvert, à la limite du couvert et hors de son influence. On a utilisé des modèles linéaires généralisés mixtes (GLMMs) et des mises en ordre moyennement CCA afin d'examiner les relations entre les variables environnementales et la distribution des lichens dans trois formations de genévrier thurifère. Les lichens sont liés à la position en ce qui concerne le tronc, l'orientation, l'humidité et la matière organique du sol et le diamètre de la cime. L'existence d'une plus large richesse et d'une couverture de lichens dans les zones exposées hors de l'influence des genévriers est démontrée. Néanmoins, la couverture de bryophytes augmente dans les inventaires pris aux orientations nord et sous le couvert des arbres.

Mots clés : région désertique, diversité, couvert des arbres, GLMMs, CCA

INTRODUCCIÓN

La mayoría de los bosques de sabina albar (*Juniperus thurifera*) se caracterizan por presentar una estructura muy aclarada, adaptada al pastoreo y sometida a una intensa actividad ganadera. En general, se sitúan en zonas de paramera o en laderas expuestas, sobre suelos calizos poco desarrollados, con escasez de nutrientes y bajo unas condiciones climáticas definidas por una acusada continentalidad (COSTA et al. 1998).

Al igual que el resto de organismos, los líquenes terrícolas no son ajenos a estas condiciones ambientales. Una de las adaptaciones a estos ambientes es el desarrollo de talos crustáceo-escumulosos formando costras muy adheridas al sustrato. Son numerosos los autores que indican la importancia de estas costras como protección del suelo frente de la erosión (JONES et al. 1997), proporcionando además, un sustrato estable para niveles tróficos superiores (CAMPBELL & al. 1989) y sirviendo de refugio y recurso alimenticio para microfauna (WESSELS et al. 1979; TUBA et al. 1998). Por otro lado, los líquenes pueden incrementar la microtopografía del sustrato y mejorar así, la capacidad de retención del agua (WEST 1990).

Otra de las adaptaciones a estas duras condiciones ambientales es el desarrollo de talos que se desprenden parcial o totalmente del sustrato por efecto de la crioturbación, lo que permite a muchas de estas especies ser desplazadas por viento u otros agentes mecánicos (e.g. CRESPO & BARRENO 1978; HEINKEN 1999). *Aspicilia fruticulosa*, *A. hispida*, *Cetraria steppae*, *Cladonia rubrangiformis*, *Neofuscelia ryssolea* o *Xanthoparmelia vagans* son algunos ejemplos.

Muchas de estas especies presentan un gran interés ecológico y biogeográfico debido al ambiente sobre el que se desarrollan. Su área de distribución mundial es muy restringida y, desde el punto de vista de la conservación, son especies muy sensibles al manejo humano que presentan los sabinares. En este sentido, el principal objetivo de este estudio es conocer los patrones de distribución de los líquenes terrícolas y como varían a lo largo de gradientes ambientales. De esta forma, trataremos de responder a las siguientes cuestiones: - ¿Cómo se comporta la diversidad de líquenes terrícolas, en términos de riqueza y cobertura de especies, frente a las variables ambientales seleccionadas?. - ¿Cuál es el efecto de los factores ambientales sobre la composición y distribución de las especies?.

MATERIAL Y MÉTODOS

Zona de estudio. El estudio se ha llevado a cabo en la Serranía de Cuenca, en zona de parameras, con sabina albar como forófito dominante. El área de muestreo coincide en su totalidad con la expuesta en BELINCHÓN et al. (2006).

Muestreo. En cada una de las tres zonas de muestreo se seleccionaron 20 sabinas de diferente porte, sobre las cuales se tomaron medidas del diámetro del árbol a la altura del pecho, altura de la primera rama, diámetro de la copa y distancia a los cuatro árboles más cercanos en las cuatro exposiciones. El muestreo se realizó a lo largo de transectos orientados desde la base del tronco, en ambas exposiciones (norte y sur) y sobre un total de 60 forófitos. El área de muestreo consistió en una malla 30 x 30 cm, dividida en 9 sectores de 10 x 10 cm, que situamos a lo largo de cada transecto en tres ambientes diferentes: a 10 cm del tronco, en el borde de la copa y a 5 m del tronco, fuera del área de influencia del árbol. Las medidas de cobertura de las especies se tomaron en tantos por ciento. Se incluyeron también, la cobertura de briófitos, de roca, restos vegetales y suelo desnudo. Se recogieron muestras de suelo para su posterior análisis en laboratorio, donde se evaluaron la textura del suelo (gruesa= >5mm; media= 2-5 mm y fina= <2mm), humedad y materia orgánica (PORTA et al. 1994). Los valores de la inclinación del suelo fueron tomados en grados con un clinómetro (Silva Clino Master).

Análisis de los datos. La posible relación entre pares de variables ambientales se exploró mediante tests de correlación de Spearman, con el programa estadístico SPSS v. 12.0. Para testar las diferencias en el número de especies y su cobertura con respecto a la posición en el árbol (1: exterior de la copa, 2: borde de la copa, 3: bajo el dosel) y exposición (norte, sur) se realizaron Modelos Lineales Mixtos Generalizados (GLMMs) (McCULLAG & NELDER 1989). Todas las variables predictoras (orientación, posición, diámetro de la copa,...) fueron incluidas como factores fijos. La significación de cada factor fue estimada por medias en un análisis de varianza (GUISAN et al. 2002). Para dichos análisis se utilizó el programa SAS Macro program GLIMMIX.

Las relaciones entre las variables ambientales seleccionadas y la distribución de briófitos y líquenes fueron analizadas mediante ordenaciones constreñidas. DCA en primera instancia y, posteriormente, dada la longitud del primer eje, superior a 3 SD (unidades de desviación estándar), se llevó a cabo un análisis de correspondencias canónicas (CCA, TER BRAAK 1986; LEGENDRE & ANDERSON 1999). Se construyeron dos matrices ambientales: macroambiental (diámetro de la copa, altura de la primera rama, aislamiento, orientación y posición de los inventarios) y microambiental (textura, humedad y materia orgánica). Los datos fueron sometidos a transformaciones logarítmicas y, se optó por disminuir la incidencia de las especies más raras. Con el fin de conocer las variables que mejor explicaban la distribución de especies se realizó un proceso de selección de factores paso a paso y hacia delante (*forward stepwise selection*) y para conocer la variación explicada por ambas matrices en conjunto se realizó un CCA parcial. El nivel de significación de los modelos se evaluó mediante el test de Montecarlo (1000 permutaciones) (TER BRAAK 1990; LEGENDRE & ANDERSON 1999). Los análisis se realizaron con el programa estadístico CANOCO para Windows v. 4.5 (TER BRAAK & SMILAUER 1997)

RESULTADOS

En total, fueron identificados 27 especies de líquenes y 2 de briófitos (Tabla 1). La cobertura total de líquenes varió significativamente respecto a la orientación, siendo más elevada en exposición norte. También se vio afectada por la posición respecto al tronco, encontrándose las mayores coberturas de líquenes en los inventarios situados fuera de la influencia del árbol. Otros factores ambientales que influyeron en la cobertura de líquenes, aunque de forma negativa, fueron el diámetro de la copa y la humedad (Tabla 2). La cobertura de briófitos se vio afectada tanto por la orientación, de signo positivo en exposición norte, como por la distancia al árbol, de signo negativo según aumenta la distancia al tronco (Tabla 2). Para la cobertura total la relación es positiva tanto en la orientación como en la posición (Tabla 2).

Las variables ambientales que influyeron sobre la riqueza de líquenes fueron la posición, con un mayor número de especies en los inventarios situados fuera del dosel, la humedad y la materia orgánica ambas de signo negativo, por lo que encontramos mayor riqueza de líquenes en las zonas con valores de humedad más bajos y menor cantidad de materia orgánica (Tabla 2). De los tres hábitats muestreados, son las zonas más expuestas las que presentan una mayor número de especies.

Los modelos CCA fueron significativos ($p < 0.05$), lo que sugiere que ambas matrices (macro- y microambiental) explican la distribución de las especies a lo largo de gradientes ambientales. En el primer modelo, realizado con la variables macroambientales, posición, orientación, aislamiento, altura de la primera rama y cobertura de la copa, la variación total explicada (TVE) fue de un 14.90% (tabla 3). Para el modelo basado en la matriz microambiental la variación total explicada fue de 7.68% (Tabla 3). El resultado del CCA parcial realizado para conocer la variación explicada por ambas matrices a la vez muestra un

solapamiento del 5.42%, lo que implica que las relaciones entre el variables macro- y microambientales son complejas, reflejando cambios simultáneos en factores como la humedad del suelo y el diámetro de la copa.

La representación gráfica del modelo basado en la matriz macroambiental distingue grupos bien definidos: por un lado, se observa que la mayoría de los líquenes muestran preferencia por posiciones alejadas de la influencia del dosel arbóreo y orientadas al norte: *Aspicilia fruticulosa*, *A. hispida*, *Catapyrenium daedaleum*, *C. squamulosum*, *C. lacinulatum*, *Diploschistes muscorum*, *Collema crispum*, *Cetraria steppae*, *Fulgensia fulgida*, *Lecidea lurida*, *Neofuscelia ryssolea*, *Placidiopsis cinerascens* y *Psora decipiens*.

Un grupo muy reducido de especies se distribuyen en zonas bajo el dosel arbóreo, se trata de los briófitos *Homalothecium aureum* y *Syntrichia ruralis*, los cuales aparecen junto con restos vegetales y gran cantidad de deposiciones, en orientación norte principalmente y con valores altos de cobertura arbórea (figura 1). Otro grupo de especies muestra preferencias por exposiciones sur, entre los que destacamos *Catapyrenium cinereum*, *Cladonia convoluta*, *Cladonia furcata*, *Xanthoparmelia vagans*, *Toninia albilabra* y *Toninia sedifolia*. En estas localizaciones también encontramos una mayor cantidad de suelo desnudo (figura 1).

La representación gráfica del modelo de CCA con las variables microambientales (humedad, materia orgánica y textura del suelo) mostró que la humedad y la materia orgánica fueron variables sobre el primer eje, mientras que la textura gruesa e intermedia del suelo aparecen como variables en el segundo eje (figura 2).

Se observa la existencia de un grupo de especies, que incluye ambos briófitos, relacionado con niveles más altos de humedad de suelo y mayores valores de materia orgánica. En estas situaciones, existe también una mayor cobertura de restos vegetales, vegetación y deposiciones. Otro grupo de especies mostró preferencia por texturas gruesas (y con valores bajos de humedad y materia orgánica). Esta son *Aspicilia fruticulosa*, *A. hispida*, *Diploschistes muscorum*, *Squamarina lentigera*, *Psora decipiens*, *Toninia sedifolia*, *Collema crispum*, *Xanthoparmelia vagans*, *Catapyrenium squamulosum* y *Catapyrenium lacinulatum*. Por otro lado aparecen especies relacionadas con textura fina o suelos más arcillosos como *Cetraria aculeata*, *C. steppae*, *Cladonia rangiformis*, *Cl. subrangiformis*, *Cl. convoluta*, *Peltigera canina*, *Toninia albilabra*, *Lecidea lurida*, *Neofuscelia ryssolea* y *Placidiopsis cinerascens*.

DISCUSIÓN

El análisis muestra que la riqueza y cobertura de líquenes varía en función de distintas variables ambientales, como son la posición respecto al forófito, encontrando valores superiores en exposiciones norte y en los inventarios más alejados de la influencia del árbol. Asimismo, la cobertura y riqueza de los mismos disminuye a medida que aumenta la humedad y el diámetro de la copa del árbol. Esto demuestra que la mayoría de los líquenes identificados aparentemente presentan comportamientos heliófilos, xerófilos y prefieren situarse en zonas con una mayor intensidad lumínica y con menor humedad en el sustrato. Sin embargo, la cobertura de los taxones más esciófilos, como son los briófitos disminuye a medida que nos alejamos del tronco.

Valores más bajos de riqueza en las zonas influenciadas por la copa pueden estar relacionados con varios factores: la copa reduce la radiación solar (CANTERS et al. 1991), situación que se alarga durante todo el año, dado el carácter perennifolio de la sabina albar. A la vez, el dosel arbóreo retiene parte del agua de lluvia (TÁRREGA & LUIS 1989), existiendo una mayor humedad debajo de la copa y en el borde de la misma, lo que beneficia el establecimiento de briófitos en detrimento de las comunidades líquénicas.

Además encontramos una mayor cantidad de materia orgánica debajo del dosel arbóreo lo que influye de forma negativa en el establecimiento de líquenes. Esto es debido a que la mayoría de los líquenes encontrados tienen preferencias por los suelos básicos (NIMIS 1993).

La textura del suelo también influye en la colonización de las especies, encontrando un menor número de especies en las zonas más arcillosas. Algunos autores (ELDRIDGE & TOZER 1997; ELDRIDGE & KOEN 1998) proponen que el tamaño del clasto parece estar relacionado con el crecimiento de líquenes, incrementando la superficie para el crecimiento de los mismos. Conclusiones similares podrían obtenerse de nuestros análisis, ya que en las zonas más arcillosas identificamos una menor cantidad de especies liquénicas.

Asimismo, la mayor cobertura y riqueza de especies observada en exposición norte parece relacionarse con el hecho de que el efecto de sombra protege a las criptógamas del sol (CASAS-GARCÍA et al. 2005). Por el contrario, las exposiciones sur reciben una mayor insolación a lo largo del año, en estas zonas encontramos especies de líquenes más tolerantes a la iluminación como son, *Catapyrenium cinereum*, *Cladonia convoluta*, *Cladonia furcata*, *Xanthoparmelia vagans*, *Toninia albilabra* y *Toninia sedifolia*. En estas localizaciones también encontramos una mayor cantidad de suelo desnudo.

CONCLUSIONES

Aunque los análisis (GLMM y CCA) muestran una elevada correlación entre la distribución de especies y las variables ambientales, otros factores pueden ser importantes. Medidas de pH, nutrientes, intensidad de luz, fertilidad del suelo, u otros factores podrían tenerse en cuenta para la variación no explicada en la distribución de líquenes y briófitos.

A pesar de todo, los resultados obtenidos pueden ser importantes para el manejo de éstos hábitats teniendo en cuenta que los impactos sobre determinados factores pueden modificar la distribución en estas especies.

Agradecimientos: A Chele, Bárbara y Yolanda, por todo el trabajo y apoyo técnico que han aportado a esta investigación. A Katia por su ayuda en la determinación de briófitos. Este trabajo se engloba dentro del “Programa de conservación de líquenes amenazados y bioindicadores” promovido y financiados por la Junta de Castilla-La Mancha, Consejería de Medio Ambiente, Dirección General del Medio Natural.

BIBLIOGRAFÍA

- BELINCHÓN, R.; PRIETO, M.; ARAGÓN, G. & MARTÍNEZ, I. 2006. Edad y porte de la sabina albar (*Juniperus thurifera* L.) como condicionantes para la colonización liquénica: estudio comparativo en la Serranía de Cuenca. Actas III Coloquio Internacional sobre los sabinas y enebrales. Soria (España).
- CAMPBELL, S.E., SEELER, J.S. & GOLUBIC, S. 1989. Desert crusts formation and soil stabilization. *Arid Soil Research and Rehabilitation* 3: 217-228.
- CANTERS, K.J.; SCHÖLLER, H.; OTT, S. & JAHNS, H.M. 1991. Microclimatic influences on lichen distribution and community development. *Lichenologist* 23: 237-252.
- CASAS-GARCÍA, S.; BURGAS, A.R. & ESCUDERO, A. 2005. Effects of the holo-oak Canopo on the distribution of terricolous bryophytes and lichens. *Cryptogam. Mycol.* 26 (1): 67-77.
- COSTA, M.; MORLA, C. & SAINZ, H. 1998. *Los Bosques Ibéricos. Una interpretación geobotánica*. Editorial Planeta. Barcelona.
- CRESPO, A. & BARRENO, E. 1978. Sobre las comunidades terrícolas de los líquenes vagantes (*Sphaerothallo- Xanthoparmelion vagantis* al. Nova). *Acta Bot. Malac.* 4: 55-62.

- ELDRIDGE, D.J. & TOZER M. E. 1997. Environmental Factors Relating to the Distribution of Terricolous Bryophytes and Lichens in Semi-arid Eastern Australia. *The Bryologist* 100 (1): 28-39.
- ELDRIDGE, D.J. & KOEN, T.B. 1998. Cover and floristics of microphytic soil crusts in relation to indices of landscape health. *Plant Ecol.* 137: 101-104.
- GUISAN, A.; EDWARDS, T. C. & HASTIE, T., 2002. Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecol. Model.* 157, 89-100.
- HEINKEN, T. 1999. Dispersal patterns of terricolous lichens by thallus fragments. *Lichenologist* 31 (6): 603-612.
- JONES, C.G.; LAWTON, J.H. & SHACHAK, M. 1997. Positive and negative effects of organism as physical ecosystems engineers. *Ecology* 78: 1946-1957.
- LEGENDRE, P. & ANDERSON, M.J. 1999. Distance-based redundancy analysis: testing multispecies responses in multifactorial ecological experiments. *Ecol. Monogr.* 69:1-24.
- McCULLAGH, P. & NELDER, J.A. 1989. Generalized Linear Models, 2nd edn. Monographs on Statistics and Applied Probability 37. Chapman and Hall/CRC, USA.
- NIMIS, P.L. 1993. *The Lichens of Italy. An annotated catalogue.* Museo Regionale di Scienze Naturali Torino.
- PORTA, J.; LÓPEZ-ACEVEDO, M. Y ROQUERO, C. 1994. *Edafología para la Agricultura y el Medio Ambiente.* Ed. Mundi-Prensa. Madrid. 807 pp.
- TÁRREGA, R. & LUIS, E. 1989. Influencia de la sabina (*Juniperus thurifera*) sobre el sustrato en función de la orientación. *Anales Biol. (Murcia), Sec. Espec.* 15: 179-189.
- TER BRAAK, C.J.F., 1986. Canonical correspondence analysis, a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67, 1167-1179.
- TER BRAAK, C.J.F. 1990. Update notes: CANOCO version 3.1. Microcomputer Power. Ithaca, New York.
- TER BRAAK, C. J. F. & SMILAUER, P. 1997. CANOCO. *Reference manual and user's guide to CANOCO for Windows: software for canonical community ordinations. Version 4.* Centre for Biometry, Wageningen, The Netherlands and Microcomputer Power, Ithaca, New York.
- TUBA, Z.; CSINTALAN, Z.; SZENTE, K.; NAGY, Z.; GRACE, J. 1998. Carbon gains by desiccation-tolerant plants at elevated CO₂. *Funct. Ecol.* 12: 39-44.
- WESSELS, D.C.J.; WESSELS, L.A. & HOLZAPFEL, W.H. 1979. Preliminary report on lichen-feeding Coleoptera occurring on *Teloschistes capensis* in the Namib Desert, South West Africa. *The Bryologist* 82: 270-273.
- WEST, N. E. 1990. Structure and function of microphytic soil crust in wildland ecosystems of arid and semiarid regions. *Adv. Ecol. Res.* 20: 179-223.

Abreviatura	Especies líquenes
Ac	<i>Aspicilia contorta</i> (Hoffm.) Kremp.
Af	<i>Aspicilia fruticulosa</i> (Eversm.) Flagey
Ah	<i>Aspicilia hispida</i> Mereschk.
Cc	<i>Catapyrenium cinereum</i> (Pers.) Körb.
Cd	<i>Catapyrenium daedaleum</i> (Kremp.) Stein
Cl	<i>Catapyrenium lacinulatum</i> (Ach.) Breuss
Cs	<i>Catapyrenium squamulosum</i> (Ach.) Breuss
Ca	<i>Cetraria aculeata</i> (Schreb.) Fr.
Ces	<i>Cetraria steppae</i> Savicz
Clc	<i>Cladonia convoluta</i> (Lam.) Cout.
Clf	<i>Cladonia furcata</i> (Huds.) Schrad.
Clr	<i>Cladonia rangiformis</i> Hoffm.
ClS	<i>Cladonia subrangiformis</i> Sandst.
Coc	<i>Collema crispum</i> (Huds.) Weber ex F.H. Wigg.
Dm	<i>Diploschistes muscorum</i> (Scop.) R. Sant.
Ff	<i>Fulgensia fulgida</i> (Nyl.) Szatala
Pl	<i>Lecidea lurida</i> Ach.
Nos	<i>Nostoc sp.</i>
Pr	<i>Neofuscelia ryssolea</i> (Ach.) Essl.
Pc	<i>Peltigera canina</i> (L.) Willd.
Per	<i>Peltigera rufescens</i> (Weiss) Humb.
P	<i>Placidiopsis cinerascens</i> (Nyl.) Breuss
Pd	<i>Psora decipiens</i> (Hedw.) Hoffm.
Sl	<i>Squamarina lentigera</i> (Weber) Poelt
Pa	<i>Toninia albilabra</i> (Dufour) H. Olivier
Ts	<i>Toninia sedifolia</i> (Scop.) Timdal
Pv	<i>Xanthoparmelia vagans</i> (Nyl.) Hale
	Especies briófitos
Ha	<i>Homalothecium aureum</i> (Spruce) Robins.
Sr	<i>Syntrichia ruralis</i> (Hedw.) F. Weber & D. Mohr.

Tabla 1. Lista de especies y abreviaturas.

	COEF	SE	F STA	P
COBERTURA LIQUENES				
Orientación	0.1654	0.0649	6.49	0.0113
Posición	2.2104	0.187	87.34	<.0001
Diam. Árbol	0.007291	0.002713	7.22	0.0076
Diam. Copa	-0.09097	0.03378	7.25	0.0074
Humedad	-0.198	0.06423	9.5	0.0022
COBERTURA BRIÓFITOS				
Orientación	1.0105	0.1216	69.01	<.0001
Posición	-0.8651	0.1883	14.69	<.0001
COBERTURA TOTAL				
Orientación	0.4589	0.06249	53.92	<.0001
Posición	0.6902	0.1109	32.03	<.0001
RIQUEZA LÍQUENES				
Posición	1.8192	0.1304	129.62	<.0001
Humedad	-0.1998	0.0494	16.36	<.0001
Mat. Orgánica	-0.01455	0.006516	4.99	0.0262
RIQUEZA TOTAL				
Posición	1.3986	0.09262	160.51	<.0001
Humedad	-0.1654	0.04083	16.41	<.0001

Tabla 2. Resultados de Modelo lineal Generalizado. Coef: coeficiente de la variable en el modelo. SE: error estándar. F: estadístico F.

Variables ambientales					Variables microambientales				
		λ	F	P			λ	F	p
Paso 1	posición (pos)	0.23	428.21	0.001	Paso 1	Humedad	0.12	205.8	0.001
Paso 2	orientación (N,S)	0.02	46.36	0.001	Paso 2	Tex. gruesa	0.02	28.22	0.001
Paso 3	cobertura copa (Cc)	0.01	24.01	0.001	Paso 3	Tex. media	0.01	14.07	0.001
Paso 4	aislamiento (ais)	0.01	16.07	0.001	Paso 4	M. org.	0.01	10.81	0.001
Paso 5	alt. 1ª rama (apr)	0.01	10.53	0.001					
Paso 6	Inclinación (inc)	0.00	9.34	0.001					
Matriz		λ_1	λ_2	λ_3	λ_4	Σ cons	ICA	TVE	Monte Carlo test
Variables macroambientales		0.239	0.027	0.014	0.005	0.291	1.953	14.90	437.57
Variables microambientales		0.13	0.01	0.008	0.002	0.15	1.953	7.68	223.99
								F	p
									0.001
									0.001

Tabla 3.- Modelo de CCA utilizando la cobertura de especies como matriz principal y las variables ambientales como matriz de restricción. El proceso de selección de variables paso a paso sólo incluye el conjunto de variables significativas. $\lambda_1, \lambda_2, \lambda_3, \lambda_4$ son los valores propios de los correspondientes ejes extraídos. λ es el valor principal de la variable extraída. Σ cons es la suma de todos los ejes constreñidos. ICA = suma de todos los ejes extraídos. VTE es la Variación Total Explicada (%). F-ratio fue calculado mediante la suma de los ejes principales. P es el nivel de significación del modelo según el método de Holm ($p < 0.05$) (con 1000 permutaciones).

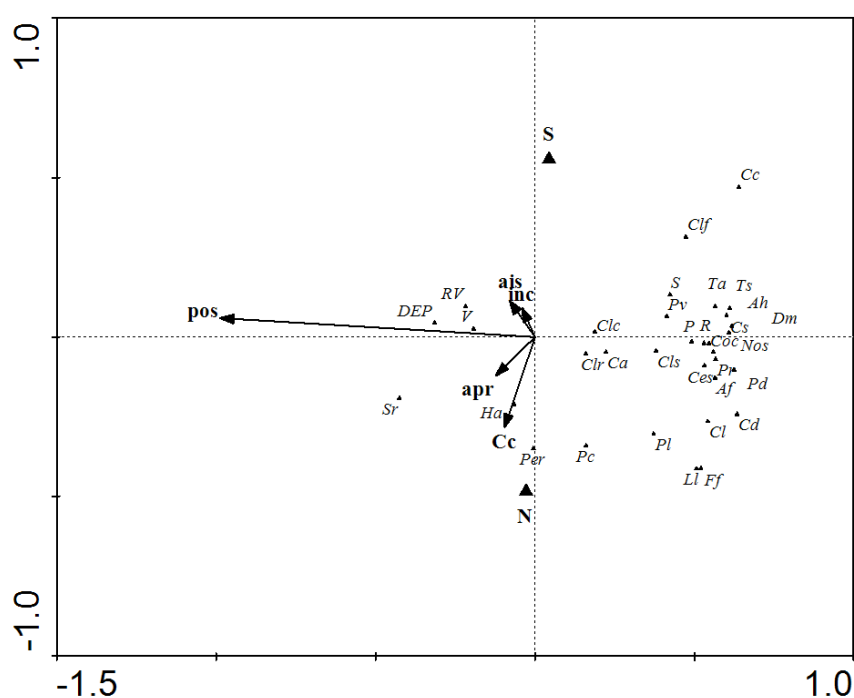


Figura 1. Gráfico especies-variables macroambientales. Las variables ambientales significativas se mostraron como vectores o centroides (variable dummy). pos= posición respecto al tronco (1=fuera; 2=medio, 3=dentro); ais= distancia a los 4 árboles más cercanos; apr= altura de la primera rama; inc: inclinación; Cc: cobertura de la copa; N= orientación norte (dummy); S= orientación sur (dummy). DEP= deposiciones. V= vegetación. S= suelo desnudo. Rv= restos vegetales. Las abreviaturas de las especies se muestran en la tabla 1.

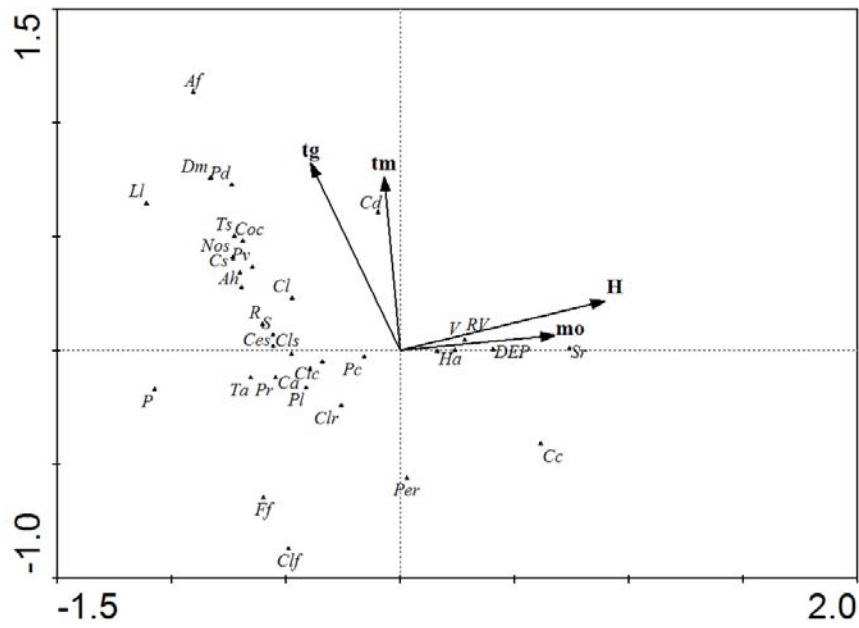


Figura 2. Gráfico especies-variables microambientales. Las variables ambientales significativas se mostraron como vectores. Tg= textura gruesa del suelo; tm= textura media; H= humedad; mo= materia orgánica. DEP= deposiciones. V= vegetación. S= suelo desnudo. Rv= restos vegetales. Las abreviaturas de las especies se muestran en la tabla 1.