

Líquenes epífitos de los Tepuyes de la cuenca alta del río Nangaritza, cordillera del Cóndor (Ecuador)

Epiphytic lichens in the Tepuyes of the upper basin of the Nangaritza river, Condor range (Ecuador)

Noelia Fernández-Prado ^{1*}, María Prieto ¹, Isabel Martínez ¹, Gregorio Aragón ¹

- Recibido: 22/Abr/2020
- Aceptado: 25/Ene/2021
- Publicación en línea: 1/Feb/2021.

Citación: Fernández-Prado N, Prieto M, Martínez I, Aragón G. 2022. Líquenes epífitos de los Tepuyes de la cuenca alta del río Nangaritza, cordillera del Cóndor (Ecuador). *Caldasia* 44(1):108-118. doi: <https://doi.org/10.15446/caldasia.v44n1.86522>

ABSTRACT

Tropics harbour the greatest biodiversity in the planet but are still largely unknown. Among these remote areas, there are the Tepuyes of Nangaritza Valley, in the Zamora Chinchipe province, south-eastern Ecuador. They constitute isolated mountainous systems with great biological importance and high levels of endemism. Therefore, the main objective of this study was the elaboration of the first catalogue of epiphytic lichens from several Tepuyes in the Nangaritza Valley. Two expeditions were carried out in two Tepuyes, between 900 and 2000 m of altitude, approximately 1,000 samples of lichens were collected at different habitats: piemontane wet forest, lower montane wet forest, dwarf forest, and paramillo. We identified 174 lichen species, belonging to 57 genera and 26 families. We found thirteen new records for South America, 64 for Ecuador, and 132 for the Zamora Chinchipe province. New chemotypes for species belonging to the Cladoniaceae family were found. Lichens with a crustose growth-form were the most abundant with around 40 % of the total richness, being Graphidaceae the richest family (27 species). Lichen species with green algae as photobiont were dominant, and especially those with *Trentepohlia* (66 species). This catalogue is a first approximation to the knowledge of the diversity of lichens from the Tepuyes of the Nangaritza Valley, and the high number of new records indicates a lack of knowledge of the biodiversity from these tropical forests.

Keywords. Diversity, lichenized fungi, new chemotypes, South America.

¹ Área de Biodiversidad y Conservación, Universidad Rey Juan Carlos, Calle Tulipán, s/n, 28933 Móstoles, Madrid (España).
noelia.fernandezp@urjc.es, maria.prieto@urjc.es, isabel.martinez@urjc.es, gregorio.aragon@urjc.es.

* Autor para correspondencia



RESUMEN

Los trópicos albergan la mayor biodiversidad del planeta, pero todavía son zonas inexploradas. Entre estas áreas remotas se encuentran los Tepuyes del Valle de Nangaritza, en la provincia de Zamora Chinchipe, al sureste de Ecuador. Constituyen sistemas montañosos aislados de gran importancia biológica y con altos niveles de endemividad. Debido a estas características, el objetivo principal del estudio es elaborar el primer catálogo de líquenes epífitos de varios Tepuyes del Valle de Nangaritza. Como resultado de dos expediciones realizadas en los Tepuyes, entre 900 y 2000 m de altitud, se recolectaron aproximadamente 1.000 muestras de líquenes en diferentes hábitats: bosque denso piemontano, bosque denso montano bajo, bosque chaparro y páramo arbustivo atípico. Se identificaron 174 especies, pertenecientes a 57 géneros y 26 familias. De ellas, trece especies son nuevos registros para Sudamérica, 64 para Ecuador y 132 para la provincia de Zamora Chinchipe. Se encontraron nuevos quimiótipos para especies de la familia Cladoniaceae. La forma de crecimiento crustácea fue dominante, con alrededor del 40 % de la riqueza total, siendo Graphidaceae la familia con mayor riqueza (27 especies). Predominaron las especies de líquenes con alga verde como fotobionte, presentando *Trentepohlia* un gran número de especies (66 especies). Este catálogo es una primera aproximación al conocimiento de la diversidad de líquenes de los Tepuyes del Valle de Nangaritza, donde el alto número de nuevos registros indican la falta de conocimiento de la diversidad asociada a estos bosques tropicales.

Palabras clave. Diversidad, hongos liquenizados, nuevos quimiótipos, Sudamérica.

INTRODUCCIÓN

Los bosques de los Andes tropicales son considerados zonas prioritarias para la conservación debido a las elevadas tasas de diversidad y de endemividad de numerosos grupos de organismos (Myers 2000, Brooks *et al.* 2002, Barthlott *et al.* 2005). Sin embargo, se sitúan en una de las ecorregiones más amenazadas del planeta (Garavito *et al.* 2012, Tapia-Armijos *et al.* 2015), y un claro ejemplo de ello es el sur de Ecuador, donde las tasas de deforestación son las más elevadas de Sudamérica (FAO 2011).

En esta región, una de las zonas más inexploradas es la Cordillera del Cóndor y sus Tepuyes (Guayasamin y Bonaccorso 2011). Los Tepuyes son un sistema de montañas aisladas, con paredes verticales de varios cientos de metros y cimas planas, que están compuestas por areniscas y cuarcitas (Guayasamin y Bonaccorso 2011). Estas características topográficas y geológicas, junto con unas condiciones climáticas muy variables, que incluyen intensas precipitaciones, elevada irradiación solar, fuertes vientos o bajas temperaturas, han propiciado la existencia de una flora y fauna endémica, hasta el punto de ser considerados centros de diversidad y endemividad (Sipman 1992, Jadán

y Mendoza 2011). No obstante, estos Tepuyes sufren algunos problemas de conservación relacionados con la deforestación provocada por el avance de las explotaciones agrícolas y mineras (Jadán y Mendoza 2011).

Recientes estudios se han centrado en la evaluación rápida de la diversidad de los Tepuyes del Alto Nangaritza en la Cordillera del Cóndor, con el objetivo de poder tomar decisiones sobre la conservación de estas zonas, susceptibles de englobar una elevada riqueza de especies endémicas o amenazadas (Guayasamin y Bonaccorso 2011). Hasta la fecha, estos estudios están enfocados en algunos grupos de organismos como anfibios y reptiles (Guayasamin *et al.* 2011), aves (Freile *et al.* 2011), mamíferos (Terán 2011), hormigas (Alonso y Davis 2011), insectos hoja y palo (Braun 2011) y algunos grupos de plantas, como árboles o arbustos (Jadán y Mendoza 2011). En cambio, no se han realizado estudios sobre hongos liquenizados (a partir de ahora, líquenes), a pesar del papel que juegan como indicadores de diversidad (Aragón *et al.* 2019), de contaminación ambiental (Nash 2008) o del estado de conservación de los ecosistemas forestales (Aragón *et al.* 2010, Nascimbene *et al.* 2013, Benítez *et al.* 2018).

En relación con estos organismos, se espera encontrar una elevada diversidad asociada a estas formaciones ya que, en trabajos realizados en países como Brasil o Venezuela, el número de especies encontradas sobrepasó las 200 (Sipman 1992, Sipman y Aptroot 1992). Así, el principal objetivo de este trabajo es elaborar un primer catálogo de las especies de líquenes que habitan en los Tepuyes del Alto Nangaritza.

Materiales y Métodos

Área de estudio

El área de estudio son varios Tepuyes localizados en la Cuenca Alta del río Nangaritza, situada en la Cordillera del Cóndor (SE Ecuador), entre los 900 y 2000 m de altitud (Fig. 1). El clima es subtropical, con una temperatura media anual cercana a los 20 °C y una precipitación anual entre 2000 y 3000 mm (INAMHI 2011).

Las principales formaciones que colonizan los Tepuyes son bosque denso piemontano, entre los 600 y 1600 m, en

una transición entre la vegetación de tierras bajas y la de la cordillera; bosque denso montano bajo, situado entre 1500 y 2000 m de altitud y con una cobertura arbolada superior al 80 %; bosque chaparro, con especies de bosque montano, pero con porte bajo, debido a las condiciones climáticas desfavorables; y páramo arbustivo atípico, entre los 1700 y 2000 m de altitud, dominado por un matorral arbustivo como resultado de la acción del viento, elevada pendiente y suelos poco profundos (Sierra 1999, Jadán y Mendoza 2011).

Muestreo e identificación

Se muestrearon líquenes en árboles y arbustos, desde la base hasta los 2 m de altura, incluyendo también las ramas del suelo y las hojas. El muestreo se llevó a cabo a lo largo de tres intervalos de altitud teniendo en cuenta los tipos de vegetación: zona alta (> 1700 m, páramo arbustivo), zona media (1000-1700 m, bosque piemontano y montano bajo) y zona baja (< 1000 m, bosque piemontano en el entorno del río Nangaritza). Se recolectaron cerca de 1.000 ejemplares de líquenes epífitos.

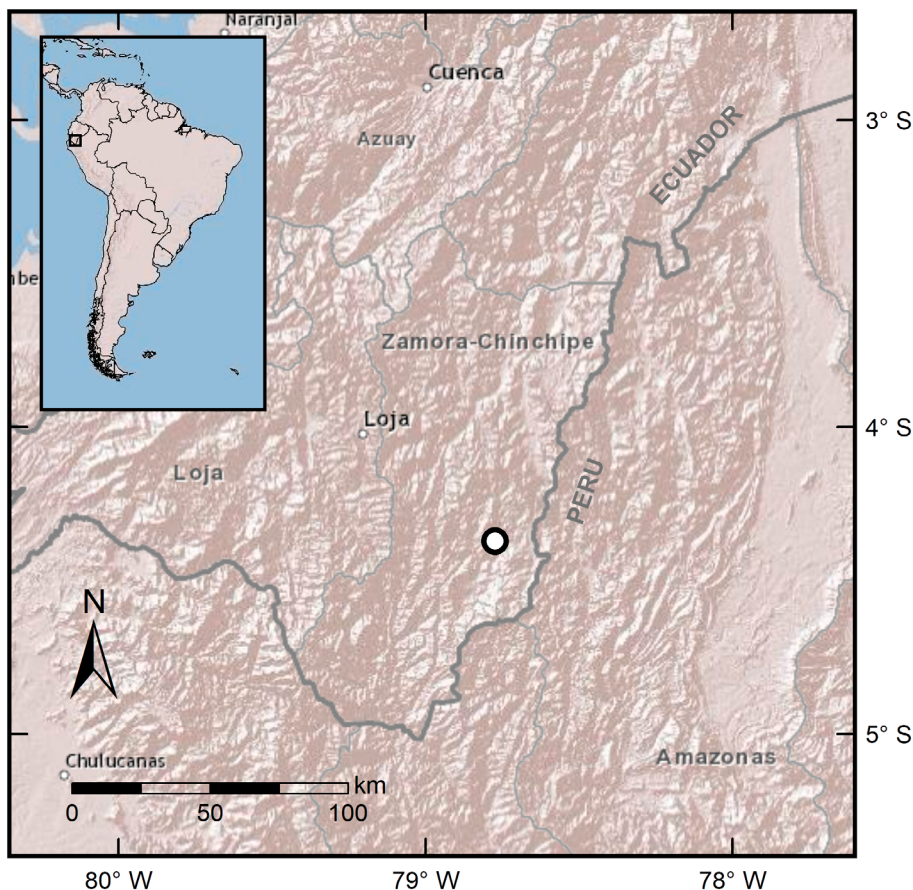


Figura 1. Localización del área de estudio (○), cuenca del Valle Nangaritza, en la Cordillera del Cóndor, sur-este de Ecuador.

Para la identificación de las especies se utilizaron claves de carácter general y algunas más específicas para determinados géneros (Hale 1975, Sipman 1983, 2004, Thor, 1990, Brako 1991, Ekman 1996, Jorgensen 1997, Ahti 2000, Timdall y Krog 2001, Cunha 2007, Aptroot *et al.* 2007, Bungartz 2008, Timdal 2008, Coca y Sanín 2010, Aptroot 2012, Moncada 2012, Benati 2013, Truong y Clerc 2013, Kitaura y Marcelli 2019). Para las especies de los géneros *Cladonia*, *Ramalina* y *Usnea* se identificaron los metabolitos secundarios mediante la técnica de cromatografía en capa fina (TLC, Thin Layer Chromatography), con el uso del disolvente B (Orange *et al.* 2001). El material identificado se encuentra depositado en el Herbario del Real Jardín Botánico de Madrid (MA) y en el herbario de la Universidad Técnica Particular de Loja (HUTPL) (Material suplementario).

Para cada especie se incluye información sobre sus rasgos funcionales, donde se especifica la forma de crecimiento (talo compuesto, crustáceo, escumoso, filamentoso, foliáceo, folicola, fruticuloso, leprarioide) y el tipo de fotobionte (Cianobionte y Ficobionte; *Trebouxia* y *Trentepohlia*), para lo cual se consultó la base de datos LIAS light (<http://www.lias.net>), que contiene información para la identificación de líquenes, como claves o descripciones. El catálogo de líquenes se presenta en orden alfabético (Material suplementario). Se ha utilizado Index Fungorum y Mycobank para la nomenclatura de las especies. Se indica además si la especie es nuevo registro para la provincia de Zamora Chinchipe (*), para Ecuador (**) o para Sudamérica (***)). Para determinar los nuevos registros se consultaron la distribución de las especies. Se han empleado diferentes fuentes de información tales como catálogos florísticos, claves de identificación, descripción de especies, base de datos LIAS light (<http://www.lias.net>), base de datos GBIF (www.gbif.org) y diferentes checklists (e.g. Noske *et al.* 2007, Bungartz *et al.* 2016).

Resultados y discusión

Se han identificado un total de 174 especies incluidas en 57 géneros y 26 familias. De ellas, 13 especies se citan por primera vez en Sudamérica, 64 son nuevas para Ecuador, y 132 constituyen nuevos registros para la provincia de Zamora Chinchipe (Material suplementario).

El número de especies identificadas en este estudio es destacable y muy similar a las encontradas en otros Tepuyes como el Cerro Guaiquina en Venezuela (Sipman 1992) o el

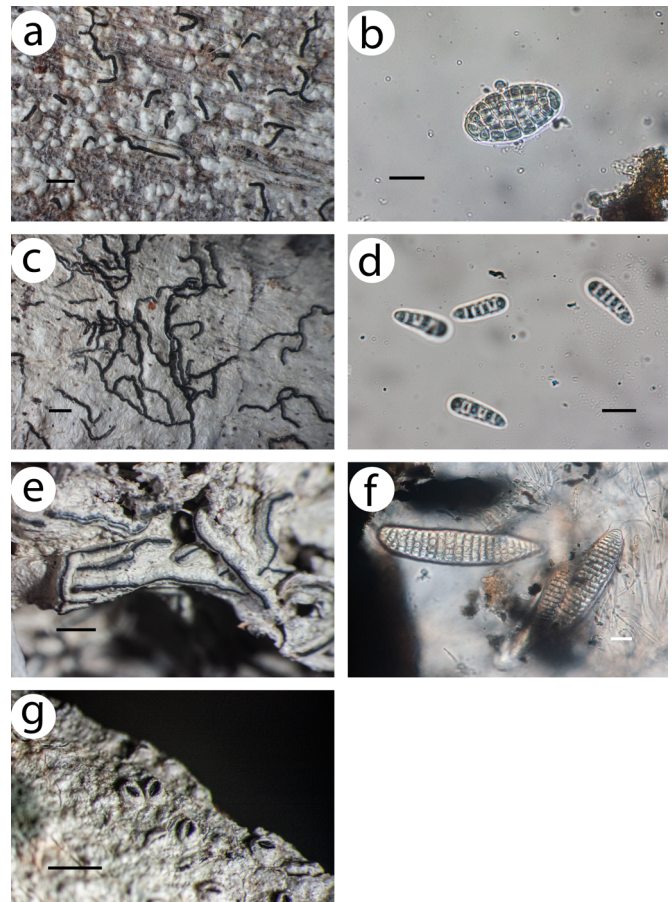


Figura 2. Nuevos registros de líquenes para Sudamérica. **a.** *Graphis antillarum* Vain., hábito del talo. **b.** *Graphis antillarum* Vain., espora. **c.** *Graphis arbusculiformis* (Vain.) Lücking, hábito del talo. **d.** *Graphis arbusculiformis* (Vain.) Lücking, espora. **e.** *Graphis insulana* (Müll.Arg.) Lücking, hábito del talo. **f.** *Graphis insulana* (Müll.Arg.) Lücking, espora. **g.** *Graphis* cf. *cleistoblephara* (Nyl.) Lücking & Kalb, hábito del talo. Escala del hábito del talo = 1mm. Escala de esporas = 10 µm.

Monte Roraima en Brasil (Sipman y Aptroot 1992). Además, las especies de géneros como *Cladonia*, *Coenogonium* o *Sticta*, y las pertenecientes a los nuevos registros, como *Thelotrema*, corresponden con las mencionadas en estos trabajos (Sipman 1992, Sipman y Aptroot 1992). También cabe destacar que se observaron diferencias entre intervalos de altitud como sucede en los Tepuyes del Cerro Guaiquina en Venezuela (Sipman 1992). El elevado número de especies epífitas puede estar relacionado con la gran heterogeneidad que presentan los bosques tropicales, con la gran diversidad de especies arbóreas, y de ambientes diferentes, propiciados por la forma y tamaño de los árboles (Gradstein *et al.* 1996, Soto Medina *et al.* 2012).

Se han identificado nuevos quimiotipos para *Cladia aggregata* (Swartz) Nylander (ác. divaricático), *Cladina arbuscula* (Wallr.) Flot. (ác. hipotamnólico), *Cladonia*

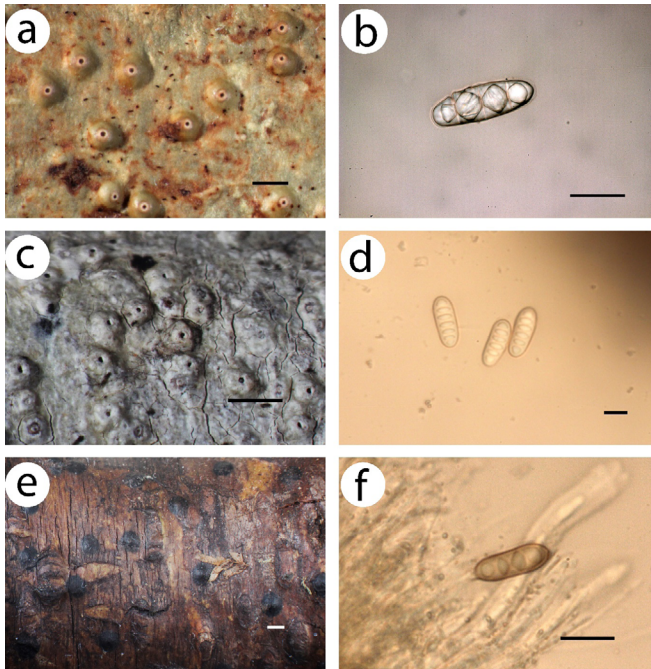


Figura 3. Nuevos registros para Sudamérica. **a.** *Ocellularia chonestoma* (Leight.) Zahlbr., hábito del talo. **b.** *Ocellularia chonestoma* (Leight.) Zahlbr., espóra. **c.** *Ocellularia diplostroma* (Nyl.) Zahlbr., hábito del talo. **d.** *Ocellularia diplostroma* (Nyl.) Zahlbr., espóra. **e.** *Pyrenula scutata* (Stirt.) Zahlbr., hábito del talo. **f.** *Pyrenula scutata* (Stirt.) Zahlbr., espóra. Escala del hábito del talo = 1mm. Escala de esporas = 10 μ m.

corymbites Nyl. (ác. hipotamnólico-quimiótipo I, ác. estictico y divaricático-quimiótipo II), *Cladonia didyma* (Fee) Vainio (ác. hipotamnólico y meroclorofoeico-quimiótipo I, ác. norestictico-quimiótipo II, ác. fumarprotocetrárico-quimiótipo III), *Cladonia furcata* (Huds.) Schrad. (ác. hipotamnólico) y *Cladonia halei* Ahti (ác. hipotamnólico). En gran parte de los ejemplares analizados de los géneros *Cladia* y *Cladonia* se ha detectado ácido hipotamnólico. Este compuesto está muy extendido entre las especies de Cladoniaceae y, según un estudio realizado en Europa, favorece la tolerancia a ambientes ácidos, permitiéndoles crecer en sustratos con pH bajos (Hauck *et al.* 2009), como son los sustratos de los Tepuyes inventariados.

En relación con las especies folícolas, en el área de estudio se han identificado especies creciendo exclusivamente en este sustrato tales como *Coccocarpia tenuissima* Müll. Arg., *Glyphis scyphulifera* (Ach.) Staiger y *Tricharia carnea* (Müll. Arg.) R. Sant.

En algunos casos, no fue posible la identificación exacta debido a diferencias morfológicas con las especies previamente descritas. Así, por ejemplo, en la especie identificada como *Graphis* aff. *cervina* Müll. Arg., encontramos que las

características morfológicas de su talo y apotecios son similares, pero el tamaño de las esporas es mayor (hasta 40 μ m) respecto a *G. cervina* la cual se conoce con esporas de 15 a 25 μ m (Lücking *et al.* 2009a). Algo similar ocurre con la especie identificada como *Megalospora* aff. *albescens* Sipman, donde se encontró que las características morfológicas de su talo y apotecios son similares, pero el tamaño de las esporas es menor (hasta 30 μ m) respecto a *M. albescens* con esporas de 150-180 μ m (Sipman 1983). En cuanto a las especies *Sticta* aff. *cyphellulata* (Müll. Arg.) Hue y *S. aff. cordillerana* Gyeln., esta nomenclatura está basada en la descripción de Moncada *et al.* (2013). Además, incluimos especies por confirmar como *Allographa* cf. *cleistoblephara* (Nyl.) Lücking & Kalb., *Bacidia* cf. *insularis* Zahlbr. y *Bacidina* cf. *medialis* (Tuck. ex Nyl.) Kistenich, Timdal, Bendiksby & S. Ekman en las que no hemos encontrado esporas maduras para su identificación precisa.

Algunas especies que se reportan por primera vez en Ecuador fueron descritas recientemente tales como *Dictyonema applanatum* Lücking, Dal-Forno & Wilk y *D. discocarpum* Lücking, Dal-Forno & Wilk que solo se conocen de la localidad tipo en Bolivia, y *D. hapteriferum* Lücking, Dal-Forno & Wilk de Bolivia y Perú (Lücking *et al.* 2012). Algo similar ocurre con *Herpothallon cinereum* G. Thor (Colombia, Venezuela) (Aptroot *et al.* 2009), *H. nigroisidiatum* G. Thor (Brasil, Perú) (Aptroot *et al.* 2009), *Parallopsora brakoae* (Timdal.) Kistenich, Timdal & Bendiksby (Perú) (Timdal 2008), o algunas especies del género *Sticta* (*S. macrocyphellata* Moncada & Coca, *S. parahumboldtii* Moncada & Lücking, *S. plumbeociliata* Moncada & Lücking) (Moncada *et al.* 2013, 2015).

Para algunas especies este hallazgo amplía el conocimiento de sus áreas de distribución y su ecología. Así, las referencias más cercanas de *Bacidia laurocerasi* (Delise ex Duby) Zahlbr. son de Chile, en bosque valdiviano degradado (Gatica *et al.* 2011), las de *Biatora rufidula* (Graewe) S. Ekman & Printzen son de Argentina y Chile, donde habita en zonas muy húmedas y frías (Rodríguez-Flakus y Printzen 2014), y las de *Leptogium brebisonii* Mont. en Brasil, registrada en zonas con clima subtropical húmedo (Kitaura *et al.* 2019). Destacamos la presencia de *Bulbothrix confoederata* (Culberson) Hale, conocido únicamente en Estados Unidos en ambientes de bosques subtropicales (DeBolt *et al.* 2007), *Graphis arbusculiformis* (Vain.) Lücking, conocido de Tailandia (Lücking *et al.* 2012) o *Dolichousnea trichodeoides* (Vain. ex Motyka) Articus, que se distribuye por Australia,

Sudáfrica, Asia, Papua Nueva Guinea y Taiwán en zonas boscosas de montaña (Ohmura 2012) (Figs. 2-4).

Otras especies, aunque se citan por primera vez para Ecuador, están referenciadas en países cercanos, en ambientes parecidos. Esto denota el escaso conocimiento que todavía se tiene de estos organismos en Ecuador. Aquí podemos incluir algunas especies de los géneros *Chaenotheca* (*C. olivaceorufa* (Vain.) Zahlbr.), *Coenogonium* (*C. barbatum* Lücking, Aptroot & Umaña, *C. moliniforme* Tuck.), *Graphis* (*G. assimilis* Nyl., *G. emersa* Müll. Arg., *G. neolongata* Lücking, *G. palmicola* A.W. Archer & Lücking), *Phyllopsora* (*P. subcrustacea* (Malme) Brako), *Sticta* (*S. cordillerana* Gyeln., *S. dioica* Moncada & Lücking, *S. laciniosa* D.J. Galloway) o *Allographa nuda* (H. Magn.) Lücking & Kalb, géneros que han sido ampliamente estudiados en el Neotrópico (Brako 1991, Tibell 1996, Rivas-Plata *et al.* 2006, Lücking *et al.* 2009b, Moncada 2012). Algunas especies, aunque son nuevas para Sudamérica, han sido referenciadas con anterioridad en algunos puntos de Centroamérica como Costa Rica. Es el caso de *Graphis antillarum* Vain., *G. insulana* (Müll. Arg.) Lücking (Lücking *et al.* 2008), *Allographa cleistoblephara* (Nyl.) Lücking & Kalb (Vargas 2016), *Ocellularia diplotrema* (Nyl.) Zahlbr. (Grant y Konrat 2019) o *Phyllopsora albicans* Müll. Arg. (Vargas 2016).

Se han detectado algunas diferencias en la riqueza de especies entre los tres intervalos altitudinales. El mayor número de especies se registra en zonas más bajas y luego disminuye considerablemente conforme aumenta la altitud. Al tratarse de especies epífitas, esto podría estar relacionado con la presencia de una mayor diversidad de especies arbóreas en las zonas más bajas (Jadán y Mendoza 2011). Tamaño y edad de los árboles, rugosidad de la corteza o pH, son factores que afectan al establecimiento de los líquenes epífitos y, por tanto, pueden modular la composición de las comunidades (Cáceres *et al.* 2007, Fritz *et al.* 2009, Rosabal *et al.* 2010, Benítez *et al.* 2015). Además, se han encontrado especies exclusivas en los intervalos altitudinales estudiados: cinco especies para la zona de mayor altitud, 28 especies en la zona media y 88 especies en la zona más baja (Material suplementario).

Las formas de crecimiento dominantes, especialmente en las zonas bajas y medias, fueron las crustáceas (77 especies), seguidas de las foliáceas (56 especies), (Material suplementario). En bosques tropicales de baja altitud las

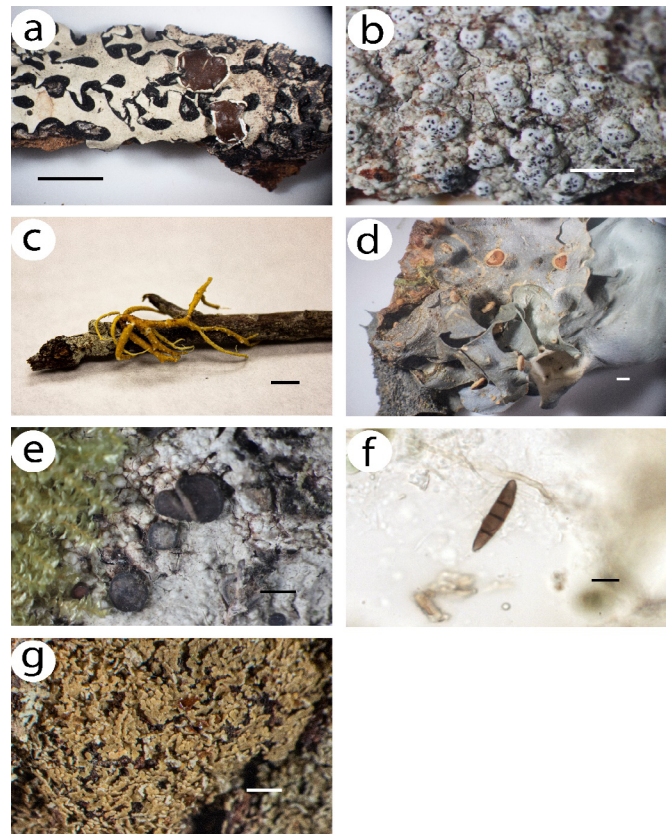


Figura 4. Nuevos registros para Sudamérica. **a.** *Bulbothrix confoederata* (Culberson) Hale, hábito del talo. **b.** *Chiodecton leptosporum* Müll. Arg., hábito del talo. **c.** *Dolichousnea trichodeoides* (Vain. ex Motyka) Articus, hábito del talo. **d.** *Leptogium cyanescens* (Rabenhorst) Körber, hábito del talo. **e.** *Megalospora* aff. *albescens* Sipman., hábito del talo. **f.** *Megalospora* aff. *albescens* Sipman., espora. **g.** *Phyllopsora albicans* Müll. Arg., hábito del talo. Escala del hábito del talo = 1mm, en A y C= 5mm. Escala de esporas = 10 μ m.

formas crustáceas suelen ser dominantes (Sipman 1989, Holz 2003, Komposch y Hafellner 2003, Normann *et al.* 2010, Koch *et al.* 2013, Cáceres y Aptroot 2017). Las especies crustáceas presentan diferentes tipos de organización del talo (Lakatos *et al.* 2006, Aragón *et al.* 2019) que les permite tener estrategias ecológicas diferentes, adaptadas a óptimos fotosintéticos con baja intensidad de luz o a liberar exceso de agua en estas zonas tan húmedas (Lakatos *et al.* 2006). Ejemplo de ello son las especies de *Herpothallon*, que carecen de córtex superior, exponen al exterior la médula hidrófoba y desarrollan un hipotalo con hifas paralelas que facilitan la liberación de agua (Lakatos *et al.* 2006, Nash 2008, Benítez *et al.* 2018). Por el contrario, y coincidiendo con otros estudios realizados en el sur de Ecuador, existe una mayor proporción de especies fruticulosas en zonas más elevadas, debido a que están bien adaptadas a rehidratarse muy rápidamente en zonas muy expuestas (González *et al.* 2017). Además, muchas de estas

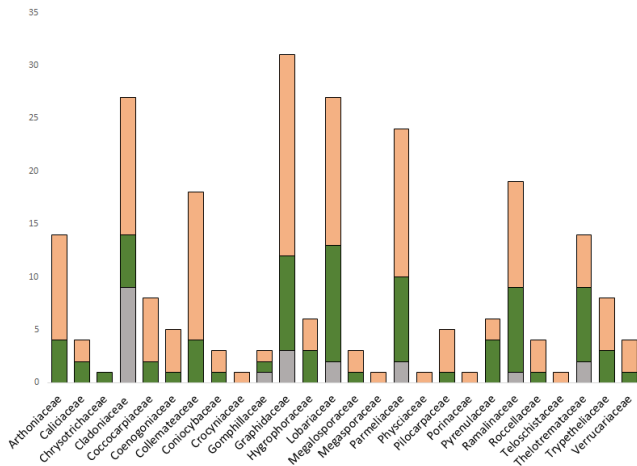


Figura 5. Riqueza de especies por familia para cada intervalo de altitud estudiado. Gris: zona alta (> 1700 m), verde: zona media (1000-1700 m) y naranja: zona baja (< 1000 m).

especies, como las pertenecientes al género *Cladonia*, sintetizan ácido úsnico, que les protege de la excesiva irradiación (Rundel 1969, Huneck 1999, Molnár y Farkas 2010).

En relación con el fotobionte, dominan las especies con alga verde (135 especies), 66 de ellas con *Trentepohlia*. Un total de 39 especies contienen cianobacteria como principal fotobionte, y además aparecieron con mayor frecuencia en zonas más bajas (Material suplementario). Los resultados son muy similares a los obtenidos por otros autores en ambientes tropicales (e.g. Benítez *et al.* 2018) y muy diferentes a ambientes como el mediterráneo o templado, donde el número de especies con *Trentepohlia* es considerablemente menor, y apenas representa el 5 % o 10 % del total de las especies (Marini *et al.* 2011, Matos *et al.* 2015). Esto está relacionado con las preferencias ambientales de la citada alga verde, que vive de forma libre, muchas veces como epífita, en ambientes muy húmedos, como son estos bosques tropicales (Friedl y Büdel 2008). Fuera de los trópicos aparece en zonas cálidas y húmedas, cercanas a la costa, evitando áreas más continentales y elevadas y las zonas más áridas y secas (Marini *et al.* 2011, Matos *et al.* 2015). El número de especies con cianobacteria también fue elevado, especialmente del género *Leptogium* (14 especies), muchas de ellas exclusivas de las zonas más bajas. Estas especies están adaptadas a ambientes tropicales con temperaturas elevadas y humedad ambiental por encima

del 80 % (Green *et al.* 2008). Estas condiciones facilitan la hidratación del talo de estos cianolíquenes (por encima de un 80 %) para realizar una fotosíntesis neta positiva (Green *et al.* 2008).

La familia mejor representada es Graphidaceae con 27 especies, seguida de Lobariaceae (20 spp) y Cladoniaceae (16 spp) (Fig. 5). Esta dominancia de la familia Graphidaceae, coincide con otros trabajos realizados en bosques tropicales (Soto Medina *et al.* 2012, Benítez *et al.* 2015). Graphidaceae, con más de 2500 especies, es una de las familias mejor representadas en los trópicos (Cáceres *et al.* 2014), y probablemente se vea favorecida por el tipo de fotobionte (*Trentepohlia*) y su forma de crecimiento crustácea. Thelotremataceae es otra familia muy bien representada en este estudio. Su presencia suele estar asociada a bosques naturales (Rivas-Plata *et al.* 2008, Soto Medina y Rojas Bolaños 2010), constituyendo un excelente indicador del estado de conservación de estas áreas.

En conclusión, este catálogo constituye una primera aproximación al conocimiento de la diversidad de líquenes en los Tepuyes del Valle Nangaritza, en Ecuador. Los resultados muestran que, al igual que otros grupos de organismos, la elevada riqueza de líquenes en estas áreas constituye puntos calientes de diversidad para estos organismos epífitos. Los estudios de la biota líquénica en las áreas tropicales ecuatorianas contribuyen de manera importante al conocimiento de estos organismos donde todavía son poco conocidos. Los nuevos registros ayudan en gran medida al conocimiento de su distribución y ecología. Asimismo, es importante resaltar la importancia de los estudios de inventariado y los trabajos taxonómicos. Pese a que son trabajos que han ido en descenso en los últimos años y en ocasiones son complejos, aportan información necesaria sobre zonas o grupos de organismos poco estudiados de los que se necesita información para, por ejemplo, analizar el estado de conservación.

PARTICIPACIÓN DE AUTORES

MP, IM y GA concepción, diseño y recolección de muestras. NF, MP y GA identificación y revisión de muestras. NF, MP, IM y GA escritura y revisión del documento.

CONFLICTO DE INTERESES

Los autores declaran que no tienen conflicto de intereses.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo ha sido parcialmente financiado por la Universidad Técnica Particular de Loja (Ecuador) y los proyectos AECID AP/040523/11 y NOTHODIVERSITY (CGL2016-80562-P), financiado por el Ministerio de Economía y Competitividad (España).

LITERATURA CITADA

- Ahti T. 2000. *Flora Neotropica Monograph 78: Cladoniaceae*. New York: The New York Botanical Garden.
- Alonso LE, Davis L. 2011. Capítulo 3: Hormigas de los Tepuyes de la Cuenca Alta del Río Nangaritza, Cordillera del Cóndor. En: Guayasamin JM, Bonaccorso E, editores. *Evaluación ecológica rápida de la biodiversidad de los Tepuyes de la Cuenca Alta del Río Nangaritza, Cordillera del Cóndor, Ecuador*. Ecuador: Conservación Internacional. p. 49-51.
- Aptroot A, Lücking R, Sipman M, Umaña L, Chaves JL. 2007. A First Assessment of the Ticolichen Biodiversity inventory in Costa Rica: Pyrenocarpous Lichens with Bitunicate Asci. *Bibl. Lichenol.* 97: 1-162. doi: <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.55.1.1>
- Aptroot A, Thor G, Lücking R, Elix J, Chaves JL. 2009. The lichen genus *Herpothallon* reinstated. *Bibl. Lichenol.* 99: 19-66.
- Aptroot A. 2012. A world key to the species of *Anthracothecium* and *Pyrenula*. *Lichenologist* 44 (1): 5-53. doi: <https://doi.org/10.1017/S0024282911000624>
- Aragón G, Martínez I, Izquierdo P, Belinchón R, Escudero A. 2010. Effects of forest management on epiphytic lichen diversity in Mediterranean forests. *Appl. Veg. Sci.* 13 (2): 183-194. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2009.01060.x>
- Aragón G, Martínez I, Hurtado P, Benítez Á, Rodríguez C, Prieto M. 2019. Using Growth Forms to Predict Epiphytic Lichen Abundance in a Wide Variety of Forest Types. *Diversity* 11 (4): 51. doi: <https://doi.org/10.3390/d11040051>
- Barthlott W, Mutke J, Rafiqpoor D, Kier G, Kreft H. 2005. Global centers of vascular plant diversity. *Nova Acta Leopold.* 92 (342): 61-83.
- Benatti, M. N. (2013). A review of the genus *Bulbothrix* Hale: the isidiate, sorediate, and pustulate species with medullary salazinic acid. *Mycosphere* 4, 1-30. doi: <http://doi.org/10.5943/mycosphere/4/1/1>
- Benítez Á, Prieto M, Aragón G. 2015. Large trees and dense canopies: key factors for maintaining high epiphytic diversity on trunk bases (bryophytes and lichens) in tropical montane forests. *Forestry* 88 (5): 521-527. doi: <https://doi.org/10.1093/forestry/cpv022>
- Benítez Á, Aragón G, González Y, Prieto M. 2018. Functional traits of epiphytic lichens in response to forest disturbance and as predictors of total richness and diversity. *Ecol. Indic.* 86: 18-26. doi: <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.12.021>
- Brako L. 1991. *Flora Neotropica Monograph 55: Phyllopsora* (Bacidiaceae). New York: The New York Botanical Garden.
- Braun H. 2011. Capítulo 4: Insectos Hoja (Orthoptera: Tettigoniidae) e Insectos Palo (Phasmatodea) de la Cuenca Alta del Río Nangaritza en el sureste de Ecuador. En: Guayasamin JM, Bonaccorso E, editores. *Evaluación ecológica rápida de la biodiversidad de los Tepuyes de la Cuenca Alta del Río Nangaritza, Cordillera del Cóndor, Ecuador*. Ecuador: Conservación Internacional. p. 52-55.
- Brooks TM, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Da Fonseca GAB, Rylands AB, Konstant WR, Flick P, Pilgrim J, Oldfield S, Magin G, Hilton-Taylor C. 2002. Habitat loss and extinction in the hotspots of biodiversity. *Conserv. Biol.* 16 (4): 909-923. doi: <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.00530.x>
- Bungartz F. 2008. Cyanolichens of the Galapagos Islands—the genera *Collema* and *Leptogium*. En: Türk R, John V, Hauck M, Wirth V. *Facetten der Flechtenforschung—Facets of lichenology*. Saunteria (Contributions in Honour of Volkmar Wirth)15: 139-158.
- Bungartz F, Ziemmeck F, Ayabaca AY, Nugra, F, Aptroot A. 2016. CDF checklist of Galapagos lichenized fungi. En: Bungartz F, Herrera H, Jaramillo P, Tirado N, Jimenez-Uzcategui G Ruíz D, Gruezou A, Ziemmeck F, editores. *Charles Darwin Foundation Galapagos*. [Revisada en: 20 Dic 2020]. (<https://www.darwinfoundation.org/en/datazone/checklist>)
- Cáceres MES, Lücking R, Rambold G. 2007. Phorophyte specificity and environmental parameters versus stochasticity as determinants for species composition of corticolous crustose lichen communities in the Atlantic rain forest of northeastern Brazil. *Mycol. Progress* 6(3): 117-136. doi: <https://doi.org/10.1007/s11557-007-0532-2>
- Cáceres MES, Aptroot A, Parnmen S, Lücking R. 2014. Remarkable diversity of the lichen family Graphidaceae in the Amazon rain forest of Rondônia, Brazil. *Phytotaxa* 189 (1): 87-136. doi: <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.189.1.8>
- Cáceres MES, Aptroot A. 2017. Lichens from the Brazilian Amazon, with special reference to the genus *Astrothelium*. *Bryologist* 120 (2): 166-182. doi: <https://doi.org/10.1639/0007-2745-120.2.166>
- Coca LF, Sanín D. 2010. *Coccocarpia* Pers. (Peltigerales Ascomycetes Liquezados) en Colombia. *Trop. Bryol.* 32(1): 19-38. doi: <https://doi.org/10.11646/bde.32.1.4>
- Cunha I. 2007. Fungos liquenizados do gênero *Leptogium* (Ascomycetes) no litoral sul do Estado de São Paulo [Tesis]. [Janeiro]: Instituto de Biociências de Botucatu, Universidade Estadual Paulista.
- DeBolt AM, Rosentreter R, Martin EP. 2007. Macrolichen diversity in subtropical forests of north-central

- Florida. *Bryologist* 110 (2): 254-265. doi: [https://doi.org/10.1639/0007-2745\(2007\)110\[254:MDISFO\]2.o.CO;2](https://doi.org/10.1639/0007-2745(2007)110[254:MDISFO]2.o.CO;2)
- Ekman S. 1996. The corticolous and lignicolous species of *Bacidia* and *Bacidina* in North America. *Opera Bot.* 127: 1-148.
- FAO. 2011. State of The World's Forests. Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). [Revisada en: 20 Dic 2020]. (<http://www.fao.org/state-of-forests/en/>)
- Freile JF, Piedrahita P, Buitrón-Jurado G, Rodríguez CA, Bonaccorso E. 2011. Capítulo 6: Aves de los Tepuyes de la cuenca alta del río Nangaritza, cordillera del Cóndor. En: Guayasamin JM, Bonaccorso E, editores. Evaluación ecológica rápida de la biodiversidad de los Tepuyes de la Cuenca Alta del Río Nangaritza, Cordillera del Cóndor, Ecuador. Ecuador: Conservación Internacional. p. 63-75.
- Friedl T, Büdel B. 2008. Chapter 2: Photobionts. En: Nash T III, editor. *Lichen Biology*. New York: Cambridge University Press. p. 9-26.
- Fritz Ö, Niklasson M, Churski M. 2009. Tree age is a key factor for the conservation of epiphytic lichens and bryophytes in beech forests. *Appl. Veg. Sci.* 12 (1): 93-106. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2009.01007.x>
- Garavito NT, Álvarez E, Caro SA, Murakami AA, Blundo C, Espinoza TB, Cuadros MLT, Gaviria J, Gutiérrez N, Jørgensen PM, León B. 2012. Evaluación del estado de conservación de los bosques montanos en los Andes tropicales. *Ecosistemas* 21 (1-2): 148-166.
- Gatica A, Pereira I, Vallejos O. 2011. Líquenes epífitos: una herramienta para estudiar la continuidad ecológica en Isla Mocha, Chile. *Botánica* 68(2): 226-235. doi: <http://dx.doi.org/10.4067/S0717-66432011000200014>
- González Y, Aragón G, Burgaz AR, Prieto M. 2017. Records of terricolous lichens from páramos of southern Ecuador. *Mycotaxon* 132(1): 153-175. doi: <https://doi.org/10.5248/132.153>
- Gradstein SR, Hietz P, Lücking R, Lücking A, Sipman HFM, Vester JHD, Gardette E. 1996. How to sample the epiphytic diversity of tropical rain forests. *Ecotropica* 2: 67-72.
- Grant S, Konrat M. 2019. Field Museum of Natural History (Botany) Fungi Collection. Version 2.9. Field Museum. [Revisada en: 05 Mar 2020]. (<https://www.gbif.org/dataset/aec6d756-3aa8-465e-83fd-4f6ee83e693e>)
- Green TGA, Nash TH, Lange OL. 2008. Chapter 9: Physiological ecology of carbon dioxide exchange. En: Nash T III, editor. *Lichen Biology*. New York: Cambridge University Press. p. 152-181.
- Guayasamin JM, Bonaccorso E. 2011. Evaluación ecológica rápida de la biodiversidad de los Tepuyes de la Cuenca Alta del Río Nangaritza, Cordillera del Cóndor, Ecuador. Ecuador: Conservación Internacional 58.
- Guayasamin JM, Tapia E, Aldás S, Deichmann J. 2011. Capítulo 5: Anfibios y Reptiles de los Tepuyes de la Cuenca Alta del Río Nangaritza, Cordillera del Cóndor. En: Guayasamin JM, Bonaccorso E, editor. Evaluación ecológica rápida de la biodiversidad de los Tepuyes de la Cuenca Alta del Río Nangaritza, Cordillera del Cóndor, Ecuador. Ecuador: Conservación Internacional. p. 56-61.
- Hale ME. 1975. A revision of the lichen genus *Hypotrachyna* (Parmeliaceae) in Tropical America. Washington: Smithsonian Contrib. Bot. 25. doi: <https://doi.org/10.5962/bhl.title.131619>
- Hauck M, Jürgens SR, Huneck S, Leuschner C. 2009. High acidity tolerance in lichens with fumarprotocetraric, perlatolic or thamnolic acids is correlated with low pKa1 values of these lichen substances. *Environ. Pollut.* 157 (10): 2776-2780. doi: <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2009.04.022>
- Holz I. 2003. Diversity and ecology of bryophytes and macrolichens in primary and secondary montane *Quercus* forests, Cordillera de Talamanca, Costa Rica. [Tesis]. [Göttingen]: Niedersächsische Staats-und Universitätsbibliothek.
- Huneck S. 1999. The significance of lichens and their metabolites. *Die Naturwissenschaften* 86 (12): 559-570. doi: <https://doi.org/10.1007/s001140050676>
- Instituto Nacional de Meteorología e Hidrología, 2011. [Revisada en: 05 Mar 2020]. (www.gob.ec/inamhi).
- Jadán O, Mendoza ZA. 2011. Capítulo 1: Descripción general de los Tepuyes de la Cuenca Alta del Río Nangaritza, Cordillera del Cóndor. En: Guayasamin JM, Bonaccorso E, editores. Evaluación ecológica rápida de la biodiversidad de los Tepuyes de la Cuenca Alta del Río Nangaritza, Cordillera del Cóndor, Ecuador. Ecuador: Conservación Internacional. p. 39-40.
- Jørgensen PM. 1997. Further notes on hairy *Leptogium* species. *Symb. Bot. Upsal.* 32: 113-130.
- Kitaura MJ, Bernardo CM, Koch NM, Rodrigues AS, Torres JM, Barbosa TD, Canez LDS, Spielmann AA, Honda NK, Fleig M, Lorenz AP. 2019. *Leptogium* (Collembataceae, Peltigerales) from Mato Grosso do Sul state, Brazil: nine new records, three new taxa and a key for the species. *Phytotaxa* 399(2): 127-146. doi: <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.399.2.3>
- Koch NM, Martins SMA, Lucheta F, Müller SC. 2013. Functional diversity and traits assembly patterns of lichens as indicators of sucesional stages in a tropical rainforest. *Ecol. Indic.* 34: 22-30. doi: <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2013.04.012>
- Komposch H, Hafellner J. 2003. Species composition of lichen dominated corticolous communities: a lowland rain forest canopy compared to an adjacent shrubland in Venezuela. *Bibl. Lichenol.* 86: 351-367.
- Lakatos M, Rascher U, Büdel B. 2006. Functional characteristics of corticolous lichens in the understory of a tropical lowland rain forest. *New Phytol.* 172 (4): 679-695. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01871.x>
- Lücking R, Chaves JL, Sipman HJM, Umaña L, Aptroot A. 2008. A first assessment of the Ticolichen biodiversity inventory in Costa Rica: The genus *Graphis*, with notes on the genus *Hemithecium* (Ascomycota: Ostropales: Graphidaceae). *Fieldiana Bot.* 46: 1-126. doi: [https://doi.org/10.3158/0015-0746\(2008\)46\[1:AFAOTT\]2.o.CO;2](https://doi.org/10.3158/0015-0746(2008)46[1:AFAOTT]2.o.CO;2)

- Lücking R, Archer AW, Aptroot A. 2009a. A world-wide key to the genus *Graphis* (Ostropales: Graphidaceae). *Lichenologist* 41 (4): 363-452. doi: <https://doi.org/10.1017/S0024282909008305>
- Lücking R, Rivas E, Chaves JL, Umaña L, Sipman M. 2009b. How many tropical lichens are there really? *Bibl. Lichenol.* 100: 399-418.
- Lücking R, Sutjaritturakan J, Kalb K. 2012. Validation of three species names and description of a new species in the genus *Graphis* (Ascomycota: Ostropales: Graphidaceae). *Lichenologist* 44(3): 391-394. doi: <https://doi.org/10.1017/S0024282911000855>
- Lücking R, Dal-Forno M, Wilk K, Lawrey JD. 2013. Three new species of *Dictyonema* (lichenized Basidiomycota: Hygrophoraceae) from Bolivia. *Acta Nova* 6 (1-2): 4-16.
- Marini L, Nascimbene J, Nimis PL. 2011. Large-scale patterns of epiphytic lichen species richness: photobiont-dependent response to climate and forest structure. *Sci. Total Environ.* 40 (20): 4381-4386. doi: <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2011.07.010>
- Matos P, Pinho P, Aragón, G, Martínez I, Nunes A, Soares AM, Branquinho C. 2015. Lichen traits responding to aridity. *J. Ecol.* 103 (2): 451-458. doi: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12364>
- Molnár K, Farkas E. 2010. Current results on biological activities of lichen secondary metabolites: a review. *Zeitschrift für Naturforschung* 65 (3-4): 157-173. doi: <https://doi.org/10.1515/znc-2010-3-401>
- Moncada B. 2012. El género *Sticta* (Schreb.) Ach. en Colombia: taxonomía, ecogeografía e importancia [Tesis]. [Colombia]: Universidad Nacional de Colombia.
- Moncada B, Lücking R, Coca LF. 2013. Six new apotheciate species of *Sticta* (lichenized Ascomycota: Lobariaceae) from the Colombian Andes. *Lichenologist* 45(5): 635-656. doi: <https://doi.org/10.1017/S0024282913000376>
- Moncada B, Suárez A, Lücking R. 2015. Nueve especies nuevas del género *Sticta* (Ascomycota liquenizados: Lobariaceae) del morfotipo fuliginosa sensu lato de Colombia. *Revista Acad. Colomb. Ci. Exact.* 39 (150): 50-66. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyn.110>
- Myers N, Mittermeier R, Mittermeier CG, Da Fonseca GA, Kent J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403 (6772): 853-858. doi: <https://doi.org/10.1038/35002501>
- Nascimbene J, Thor G, Nimis PL. 2013. Effects of forest management on epiphytic lichens in temperate deciduous forests of Europe-A review. *Forest Ecol. Manag.* 298: 27-38. doi: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.03.008>
- Nash TH. 2008. *Lichen biology*. New York: Cambridge University Press.
- Normann F, Weigelt P, Gehrig-Downie C, Gradstein SR, Sipman HJ, Obregón A, Bendix J. 2010. Diversity and vertical distribution of epiphytic macrolichens in lowland rain forest and lowland cloud forest of French Guiana. *Ecol. Indic.* 10 (6): 1111-1118. doi: <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2010.03.008>
- Noske N, Madl N, Sipman H. 2007. Checklist reserva biológica San Francisco (Prov. Zamora-Chinchipec, S. Ecuador). *Ecotropical Monographs* 4: 101-117.
- Ohmura Y. 2012. A synopsis of the lichen genus *Usnea* (Parmeliaceae, Ascomycota) in Taiwan. *Mem. Natn. Sc.* 48: 91-137.
- Orange A, James PW, White FJ. 2001. Microchemical methods for the identification of lichens. *Lichenologist* 34 (2): 181.
- Rivas-Plata E, Lücking R, Aptroot A, Sipman HJ, Chaves JL, Umaña L, Lizan D. 2006. A first assessment of the Ticolichen biodiversity inventory in Costa Rica: the genus *Coenogonium* (Ostropales: Coenogoniaceae), with a world-wide key and checklist and a phenotype-based cladistic analysis. *Fungal Divers.* 23: 255-321.
- Rivas-Plata E, Lücking R, Lumbsch HT. 2008. When family matters: an analysis of *Thelotremataceae* (lichenized Ascomycota: Ostropales) as bioindicators of ecological continuity in tropical forests. *Biodiver. Conserv.* 17 (6): 1319-1351. doi: <https://doi.org/10.1007/s10531-007-9289-9>
- Rivas-Plata E, Lücking R, Sipman HJ, Mangold A, Klaus KALB, Lumbsch HT. 2010. A world-wide key to the thelotremoid *Graphidaceae*, excluding the *Ocellularia-Myriotrema-Stegobolus* clade. *Lichenologist* 42 (2): 139-185. doi: <https://doi.org/10.1017/S0024282909990491>
- Rodríguez Flakus P, Printzen C. 2014. Molecular evidence for the occurrence of the lichen genus *Biatora* (Lecanorales, Ascomycota) in the Southern Hemisphere. *Phytotaxa* 172 (3): 271-279. doi: <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.172.3.8>
- Rosabal D, Burgaz AR, De la Masa R. 2010. Diversity and distribution of epiphytic macrolichens on tree trunks in two slopes of the montane rainforest of Gran Piedra, Santiago de Cuba. *Bryologist* 113(2): 313-321. doi: <https://doi.org/10.1639/0007-2745-113.2.313>
- Rundel PW. 1969. Clinal variation in the production of usnic acid in *Cladonia subtenuis* along light gradients. *Bryologist* 72(1): 40-44. doi: <https://doi.org/10.2307/3241354>
- Sierra R. 1999. Propuesta preliminar de un sistema de clasificación de vegetación para el Ecuador continental. Quito, Ecuador: Proyecto INEFAN/GEF-BIRF y EcoCiencia.
- Sipman HJ. 1983. A monograph of the lichen family Megalosporaceae. *Bibl. Lichenol.* 18.
- Sipman HJ, Harris RC. 1989. Lichens. En: Lieth H, Werger MJ, editor. *Tropical rain forest ecosystems: biogeographical and ecological studies*. Amsterdam, Holanda: Elsevier Science Publishers. p. 303-309.
- Sipman HJ. 1992. Results of a lichenological and bryological exploration of Cerro Guaiquinima (Guayana Highland, Venezuela). *Trop. Bryol.* 6(1): 1-31. doi: <https://doi.org/10.11646/bde.6.1.2>
- Sipman H, Aptroot A. 1992. Results of a botanical expedition to Mount Roraima, Guyana. II. Lichens. *Trop. Bryol.* 5(1): 79-107. doi: <https://doi.org/10.11646/bde.5.1.12>

- Sipman H. 2004. Mason Hale's key to *Parmotrema*, revised edition: key to wide-lobed parmelioid species occurring in Tropical America (genera *Canomaculina*, *Parmotrema*, *Rimelia*, *Rimeliella*). [Revisada en: 20 Feb 2018]. (<https://archive.bgbm.org/BGBM/STAFF/Wiss/Sipman/keys/neoparmo.htm>)
- Soto Medina E, Bolaños Rojas A. 2010. Diversidad de líquenes cortícolas en el bosque subandino de la finca Zingara (Cali, Valle del Cauca). *Rev. Cien.* 14: 37-44. doi: <https://doi.org/10.25100/rc.v14i0.652>
- Soto Medina E, Lücking R, Bolaños Rojas A. 2012. Especificidad de forófito y preferencias microambientales de los líquenes cortícolas en cinco forófitos del bosque premontano de finca Zingara, Cali, Colombia. *Rev. Biol. Trop.* 60 (2): 843-856. doi: <https://doi.org/10.15517/rbt.v60i2.4017>
- Tapia-Armijos MF, Homeier J, Espinosa CI, Leuschner C, de la Cruz M. 2015. Deforestation and Forest Fragmentation in South Ecuador since the 1970s - Losing a Hotspot of Biodiversity. *PLoS one.* 10(9): 1-18. doi: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0142359>
- Terán CB. 2011. Capítulo 7: Mamíferos de los Tepuyes de la Cuenca Alta del Río Nangaritza, Cordillera del Cóndor. En: Guayasamin JM, Bonaccorso E, editores. Evaluación ecológica rápida de la biodiversidad de los Tepuyes de la Cuenca Alta del Río Nangaritza, Cordillera del Cóndor, Ecuador. Ecuador: Conservación Internacional. p. 76-86.
- Thor G. 1990. The lichen genus *Chiodecton* and five allied genera. *Opera Bot.* 103: 1-92.
- Tibell L. 1996. Flora neotropica Monograph 69 Caliciales. New York: The New York Botanical Garden.
- Timdal E, Krog H. 2001. Further studies on African species of the lichen genus *Phyllopsora* (Lecanorales). *Mycotaxon* 77: 57-90.
- Timdal E. 2008. Studies on *Phyllopsora* (Ramalinaceae) in Peru. *Lichenologist* 40 (4): 337-362. doi: <https://doi.org/10.1017/S0024282908007846>
- Truong C, Clerc, P. 2013. Eumitrioid Usnea species (Parmeliaceae, lichenized Ascomycota) in tropical South America and the Galapagos. *Lichenologist* 45(3), 383-395. doi <https://doi.org/10.1017/S0024282912000904>
- Vargas M. 2016. Fungi of Costa Rica (INBio). Version 1.24. Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio), Costa Rica. [Revisada en: 05 Mar 2020]. (<https://www.gbif.org/dataset/ea142d74-1e42-4d7e-a2fo-58b1fae442b5>)