



UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN

FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y OCEANOGRÁFICAS

DEPARTAMENTO DE BOTÁNICA

BIOLOGÍA

**CARACTERIZACIÓN ECOLÓGICA Y FISIOLÓGICA DE LA COMUNIDAD DE
MACROLÍQUENES EPÍFITOS DEL PARQUE NACIONAL PAN DE AZÚCAR**

TESIS PARA OTORAR EL GRADO DE BIÓLOGA

Por: Catalina Victoria Marín Cruz

Profesor Guía: Dr. Goetz Palfner

Profesor Co-Guía: Dra. Angélica Casanova-Katny

abril 2020

Concepción, Chile

Este seminario ha sido desarrollado en el Laboratorio de Micología y Micorrizas del Departamento de Botánica de la Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción

Dr. Goetz Palfner

Dra. Angélica Casanova Katny



Dr. Pablo Guerrero Martin

Dr. Victor Hernández Santander



Se autoriza la reproducción total o parcial, con fines académicos, por cualquier medio o procedimiento, incluyendo la cita bibliográfica del documento

AGRADECIMIENTOS

Al terminar este trabajo lo primero que se me viene a la mente es esta frase del popular sitio de búsquedas de artículos científicos: “A hombros de gigante”. No conozco el origen o autor de este enunciado, pero en estos momentos me recuerda a todo el apoyo que he recibido a lo largo de esta aventura de querer ser científica.

En primer lugar, quiero agradecer a mis padres, Georgina Cruz y Carlos Marín, sin su apoyo e incentivos desde siempre me han llevado a ser quien soy ahora, me habría sido imposible el haber llegado a este momento sin su cariño y apoyo incondicional.

También quiero agradecer a la Dra. Angélica Casanova aceptarme como su alumna y guiarme en el intrigante mundo de los líquenes y el estudio de los ambientes extremos. Y al Dr Goetz Palfner por recibirme en su laboratorio desde el comienzo de mis estudios.

A mis compañeras de laboratorio Sandra y Josefa, por todo su apoyo durante mi trabajo en terreno como en la realización de experimentos, además de la orientación y camaradería que me han brindado.

A mis compañeros de generación Sebastián, Tomás, Cristóbal y Jesús, gracias por todos estos años de estudios y trabajos juntos, son el mejor grupo de compañeros que podría desear.

A Felipe Durán por su guía tanto durante mis años de carrera como para este trabajo, permitiendo ordenar mis ideas y entender cómo abordarlas. Y a Oscar Toro Nuñez por su ayuda en los análisis estadísticos y también como guía en el inicio de mi carrera profesional.

A mis amigos Bastián, Bárbara, Carolina, Javiera, José y Rodrigo, por su apoyo emocional durante estos años.

Y finalmente a todo el personal CONAF del Parque Nacional Pan de Azúcar por su apoyo logístico y al Instituto Antártico Chileno por financiar este proyecto (RT2716).

ÍNDICE

RESUMEN	12
ABSTRACT	14
INTRODUCCIÓN	15
PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN	20
HIPÓTESIS	20
OBJETIVO GENERAL	21
OBJETIVOS ESPECÍFICOS	21
MATERIALES Y MÉTODOS	22
SITIO DE ESTUDIO.....	22
CARACTERIZACIÓN MICROCLIMÁTICA.....	22
RECOLECCIÓN DE MUESTRAS.....	23
IDENTIFICACIÓN DE ESPECIES	23
ANÁLISIS DE DIVERSIDAD	24
ANÁLISIS DE COBERTURA	24
ANÁLISIS FISIOLÓGICO.....	24
ANÁLISIS ESTADÍSTICOS.....	26
RESULTADOS	27
I. CARACTERIZACIÓN CLIMÁTICA	27
a) Humedad Relativa del Aire (%HR)	27
b) Temperatura	33
c) Radiación Fotosintéticamente Activa (PAR).....	33
d) Velocidad y ráfagas de viento.....	37
II. DIVERSIDAD	37
a) Lista de especies de macrolíquenes epífitos del sector Las Lomitas, Parque Nacional Pan de Azúcar	37
b) Descripción de las especies	44
c) Clave de identificación	50
d) Diversidad líquénica	52
III. ANÁLISIS DE COBERTURA	59
IV. COMPARACIÓN DE VARIABLES PARA DIVERSIDAD	62

V. ANÁLISIS FISIOLÓGICOS	62
a) Dinámica de desecación en talos hidratado con agua líquida	62
b) Dinámica de desecación en talos hidratados con vapor de agua	63
DISCUSIÓN	67
I. CARACTERIZACIÓN MICROCLIMÁTICA	67
II. DIVERSIDAD LIQUÉNICA	70
III. COBERTURA DE LÍQUENES EPÍFITOS	72
IV. DINÁMICA DE DESECACIÓN	75
CONCLUSIONES	79
LITERATURA CITADA	82
ANEXO	85
I. CARACTERIZACIÓN CLIMÁTICA	85
c) Resumen	85
b) Análisis Humedad Relativa del aire	87
II. DIVERSIDAD	89
III. DIVERSIDAD Y MICROCLIMA	93
IV. COBERTURA	93
V. DESECACIÓN	94

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1. Resumen de humedad relativa del aire (%) en el Parque Nacional Pan de Azúcar, Las Lomitas, para el sector FA (0km de distancia con el farellón) para los meses de junio-julio 2019, n=1538. A) Boxplot de los datos totales segregados por los valores mínimos (MIN= cuartil 0,25), promedios (PRO= cuartil 0,25 al 0,50) y máximos (MAX= cuartil 0,75) registrados. B) Ciclo diario de humedad relativa del aire| Boxplots representan los percentiles 25 y 75, línea divisoria corresponde a la media, bigotes representan los valores máximos y mínimos, los puntos representan datos atípicos.29
- Figura 2. Resumen de humedad relativa del aire (%) en el Parque Nacional Pan de Azúcar, Las Lomitas, para el sector IN (1,5km de distancia con el farellón) para los meses de junio-julio 2019, n=1538. A) Boxplot de los datos totales segregados por los valores mínimos (MIN= cuartil 0,25), promedios (PRO= cuartil 0,25 al 0,50) y máximos (MAX= cuartil 0,75) registrados. B) Ciclo diario de humedad relativa del aire| Boxplots representan los percentiles 25 y 75, línea divisoria corresponde a la media, bigotes representan los valores máximos y mínimos, los puntos representan datos atípicos.30
- Figura 3. Resumen de humedad relativa del aire (%) en el Parque Nacional Pan de Azúcar, Las Lomitas, para el sector FI (1,5km de distancia con el farellón) para los meses de junio-julio 2019, n=1538. A) Boxplot de los datos totales segregados por los valores mínimos (MIN= cuartil 0,25), promedios (PRO= cuartil 0,25 al 0,50) y máximos (MAX= cuartil 0,75) registrados. B) Ciclo diario de humedad relativa del aire| Boxplots representan los percentiles 25 y 75, línea divisoria corresponde a la media, bigotes representan los valores máximos y mínimos, los puntos representan datos atípicos.32
- Figura 4. Ciclo diario de temperatura (°C) en el Parque Nacional Pan de Azúcar, Las Lomitas, registrada durante los meses de junio-julio, n=1538. A) Estación FA (0 km distancia del farellón), B) Estación IN (1,5 km distancia con el farellón), C) Estación FI (6,5 km distancia con el farellón). | Boxplots representan los percentiles 25 y 75, línea divisoria correspondo a la media, bigotes representan los valores máximos y mínimos, los puntos representan datos atípicos.....35
- Figura 5. Ciclo diario de radiación fotosintéticamente activa ($\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$) (PAR) en el Parque Nacional Pan de Azúcar, Las Lomitas, registrada durante los meses de junio-julio, n=1538. A) Estación FA (0 km distancia del farellón), B) Estación IN (1,5 km distancia con el farellón), C) Estación FI (6,5 km distancia con el farellón). Boxplots representan los percentiles 25 y 75, línea divisoria corresponde a la media, bigotes representan los valores máximos y mínimos, los puntos representan datos atípicos36

Figura 6. Ciclo diario de velocidad (A, C, E) y ráfagas de viento (B, D, F) (m/s) registradas en el Parque Nacional Pan de Azúcar, Las Lomitas, durante los meses de junio-julio de 2019, n=1538. A) y B) Estación FA (0 km distancia del farellón), C) y D) Estación IN (1,5 km distancia con el farellón, E) y F) Estación FI (6,5 km distancia con el farellón). Ciclo diario de radiación fotosintéticamente activa ($\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$) (PAR) registrada durante los meses de junio-julio. A) Estación FA (0 km distancia del farellón), B) Estación IN (1,5 km distancia con el farellón, C) Estación FI (6,5 km distancia con el farellón). Boxplots representan los percentiles 25 y 75, línea divisoria correspondo a la media, bigotes representan los valores máximos y mínimos, los puntos representan datos atípicos, n=153839

Figura 7. Resumen de las variables climáticas en el Parque Nacional Pan de Azúcar, Las Lomitas, a lo largo del transecto. Valores promedios ($n=1538 \pm \text{DE}$) para la A) humedad relativa del aire (%), B) temperatura ($^{\circ}\text{C}$), C) radiación fotosintéticamente activa ($\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$) y D) velocidad del viento. Distancia de las estaciones respecto al farellón: FA= 0 km; IN= 1,5 km; FI= 6,5 km.....40

Figura 8. Riqueza de líquenes epífitos del sector Las Lomitas, PN Pan de Azúcar segregada por forófito y por sector muestreado. N= 10 de cada sustrato por sector 54

Figura 9. Número total de individuos del sector Las Lomitas, PN Pan de Azúcar para cada sector segregado por forófito muestreado. N= 10 de cada sustrato por sector.54

Figura 10. Análisis MDS realizado con los datos de abundancia de especies de líquenes epífitos del sector Las Lomitas, PN Pan de Azúcar, por sector muestreado. FA= FARELLÓN; IN=INTERMEDIA; FI=FINAL.....56

Figura 11. Cluster realizado a partir de las abundancia de las especies de líquenes del sector Las Lomitas PN Pan de Azúcar, de distintos sustratos. FA=FARELLÓN; IN=INTERMEDIO; FI=FINAL. a= arbusto; c=cactus.57

Figura 12. Análisis de componentes principales realizado con la abundancia de las especies de líquenes del sector Las Lomitas, PN Pan de Azúcar. FA= FARELLÓN; IN=INTERMEDIA; FI=FINAL. PC1: 48,1% ;PC2: 9,5%. 1.*Alectoria* sp. 2.*Caloplaca cerina* 3. *Caloplaca chilensis* 4.*Chrysothrix granulosa* 5. *Chrysothrix pavonii* 6.*Everniopsis trulla* 7.*Heterodermia follmannii* 8. *Leucodermia leucomelos* 9. *Heterodermia multiciliata* 10. *Lecanora* sp. 11.*Lepararia* sp 12. Sp1 13. *Niebla ceruchis* 14. *Parmelia* sp. 15. *Physcia* sp. 16. *Polycauliona ascendes*. 17 *Ramalina* sp. 18.*Roccellinastrum spongoideum* 19. *Sterocaulon* sp. 20.*Usnea* sp 21. *Niebla tigrina*58

Figura 13. 1 Cobertura general de líquenes sobre cactus en los tres sectores muestreados del sector Las Lomitas, PN Pan de Azúcar. FARELLÓN = 0Km, INTERMEDIA= 1,5 Km y FINAL = 6,5 Km; valores promedio ($n=15 \pm \text{DE}$).....60

Figura 14. Dinámica de desecación de talos líquénicos recolectados en el sector Las Lomitas, PN Pan de Azúcar, durante 6 horas con dos tipos de tratamiento de hidratación: agua líquida y vapor. Letras distintas indican diferencias significativas para el mismo tratamiento * indica diferencias significativas entre tratamientos66

Figura 15 Vista satelital del sector muestreado. 1=FA, 2=IN, 3=FI98

Figura 16. Estación climática.....98

Figura 17 *Niebla ceruchis*.....98

Figura 18. *Roccellinastrum spongoideum*98

Figura 19. *Everniopsis trulla*.....98



ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Lista de especies identificadas del Parque Nacional Pan de Azúcar, sector Las Lomitas. Además del tipo de crecimiento, forófito y distribución.	41
Tabla 2. Resumen análisis diversidad de líquenes epífitos del sector Las Lomitas, PN Pan de Azúcar por sector muestreado. Taxa_S= Riqueza, Individuals= Número de individuos totales, Dominance_D= índice de dominancia, Simspon_1-D= índice de diversidad de Simpson, Shannon_H: índice de diversidad de Shannon	53
Tabla 3. Resumen de diversidad de líquenes epífitos del sector Las Lomitas, PN Pan de Azúcar, según forófito. Taxa_S= Riqueza, Individuals= Número de individuos totales, Dominance_D= índice de dominancia, Simspon_1-D= índice de diversidad de Simpson, Shannon_H: índice de diversidad de Shannon	53
Tabla 4. Resumen de los valores promedios y desviaciones estándar de las variables climáticas estudiadas en el sector Las Lomitas, PN Pan de Azúcar. TEMP= Temperatura(°C), %HR= Humedad relativa del aire (%), PAR= Radiación fotosintéticamente activa ($\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$), V. VIEN= Velocidad del viento (m/s), R. VIEN= Ráfagas de viento (m/s). n=1538 por cada variable en cada estación.	85
Tabla 5. Resumen de las variables climáticas agrupadas por intervalos del sector Las Lomitas, PN Pan de Azúcar. TEMP= Temperatura(°C), %HR= Humedad relativa del aire (%), PAR= Radiación fotosintéticamente activa ($\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$), V. VIEN= Velocidad del viento (m/s), R. VIEN= Ráfagas de viento (m/s). MIN= valores mínimos (cuartil 0.25), PROM= valores promedios (cuartil 0.25 al 0.75), MAX= valores máximos (cuartil 0.75). n=1538 por cada variable en cada estación.....	86
Tabla 6 Resumen de los test de normalidad para los datos del porcentaje de humedad relativa del sector Las Lomitas, PN Pan de Azúcar. FA= FARELLÓN, IN= INTERMEDIA, FI=FINAL.....	87
Tabla 7. Resumen de los análisis estadísticos para la humedad relativa del aire del sector Las Lomitas, PN Pan de Azúcar. *Indican diferencias significativas. FA= Estación FARELLÓN, IN= Estación INTERMEDIA, FI= Estación FINAL.	88
Tabla 8. Resumen del análisis estadístico de componentes principales realizado con los datos de abundancia de las especies epífitas del sector Las Lomitas, PN Pan de Azúcar.	89
Tabla 9. Análisis de similitud para la abundancia taxonómica de las especies epífitas del sector Las Lomitas, PN Pan de Azúcar, separado por sustrato y por forófito. Significance Level %< 5% indica diferencias significativas.	92

Tabla 10. Tabla resumen del análisis de PERMANOVA de dos vías para con los datos de abundancia por tipo de forófito y humedad relativa del aire(%) del sector Las Lomitas, PN Pan de Azúcar.. *= diferencias significativas	93
Tabla 11. Tabla resumen de los análisis estadísticos para la CLE del sector Las Lomitas, PN Pan de Azúcar. Utilizando la cobertura promedio, norte y sur. *= diferencias significativas.....	93
Tabla 12. Resumen de los porcentajes de agua en el talo para las tres especies del sector Las Lomitas, PN Pan de Azúcar, con tratamiento de agua líquida y vapor, separados por las horas en que fueron medidas.	94
Tabla 13. Resumen de análisis de Kruskal-Wallis para los experimentos de desecación con líquenes epífitos del sector Las Lomitas, PN Pan de Azúcar, tanto para el tratamiento de hidratación con agua líquida como para hidratación por vapor. *= diferencias significativas.....	95
Tabla 14. Resumen test de Dunn para los experimentos de desecación con la especie Roccellinastrum spongoideum. A= Tratamiento con agua líquida, H= Hora, 1= Hora 0, 2= Hora 1, 3=Hora 3, 4=Hora 6. Valores destacados indican diferencias significativas.	96
Tabla 15. Resumen test de Dunn para los experimentos de desecación con la especie Niebla ceruchis. A= Tratamiento con agua líquida, H= Hora, 1= Hora 0, 2= Hora 1, 3=Hora 3, 4=Hora 6. Valores destacados indican diferencias significativas.	96
Tabla 16. Resumen test de Dunn para los experimentos de desecación con la especie Everniopsis trulla. A= Tratamiento con agua líquida, H= Hora, 1= Hora 0, 2= Hora 1, 3=Hora 3, 4=Hora 6. Valores destacados indican diferencias significativas.	97

RESUMEN

A pesar de la extrema aridez que predomina en el Desierto de Atacama de Chile, dentro de este podemos encontrar oasis de niebla, donde se forman ecosistemas únicos en los cuales la camanchaca permite el establecimiento de variados organismos que están adaptados a utilizar este recurso hídrico. Entre ellos, los hongos liquenizados o líquenes, que al ser poiquilohídricos han logrado colonizar distintos sustratos obteniendo agua desde la humedad atmosférica. El presente estudio se realizó en el oasis de niebla Las Lomitas del Parque Nacional Pan de Azúcar, Región de Atacama, donde se estableció un transecto de 6,5 km desde el borde del farellón costero hacia el interior del parque, con la finalidad de caracterizar el microclima y determinar cómo este influye en la diversidad y distribución de las comunidades de macrolíquenes epífitos que se establecen en arbustos y cactus. Así también, se analizaron diferentes dinámicas de desecación en tres especies de macrolíquenes (*Roccellinastrum spongoideum*, *Niebla ceruchis* y *Everniopsis trulla*) con dos tratamientos de hidratación: agua líquida y vapor. Los resultados indican que existen cambios en el microclima relacionados con la distancia desde el farellón costero, donde al adentrarse existe un aumento de temperatura y radiación, además de una mayor variación en la humedad relativa del aire. En cuanto a la ecología de las comunidades, en arbustos la riqueza y abundancia de las especies disminuye a medida que se aumenta la distancia con el farellón, mientras que en los cactus existe una disminución de la cobertura de los líquenes epífitos. Finalmente, la dinámica de desecación indica que *R. spongoideum* es la única especie que muestra una mayor

eficiencia al utilizar el agua en forma de vapor y *Niebla ceruchis* es la especie que puede retener por mayor tiempo el agua en el talo.



ABSTRACT

Despite the extreme aridity that predominates in the Chilean Atacama Desert, we can find fog oases, where unique ecosystems are formed in which the camanchaca allows the establishment of various organisms that are adapted to use this water resource. Among them, lichenized fungi or lichens, which being poikilohydric have managed to colonize different substrates obtaining water from atmospheric humidity. The present study was carried out in the Las Lomitas fog oasis of the Pan de Azúcar National Park, Atacama region, where a 6.5 km transect was established from the edge of the coastal cliff towards the interior of the park, in order to characterize the microclimate and determine how it influences the diversity and distribution of the communities of epiphytes macrolichens that grow in shrubs and cacti. Likewise, different drying dynamics were analysed in three macrolichen species (*Roccellinastrum spongoideum*, *Niebla ceruchis* and *Everniopsis trulla*) with two hydration treatments: liquid water and vapour. The results indicate that are changes in the microclimate related to the distance from the coastal Cliff include an increase in temperature and radiation, in addition to a greater variation in the relative humidity of the air. Regarding the ecology of the lichen communities, on shrubs the richness and abundance of the species decreases as the distance from the coastline increases, while in cacti there is a decrease in the coverage of epiphytes lichens. Finally, the water los dynamics indicate that *R. spongoideum* is the only species that shows greater efficiency when using water in the form of vapour and *Niebla ceruchis* is the species that can retain water for a longer time in the thallus.

INTRODUCCIÓN

Los desiertos se caracterizan principalmente por ser ecosistemas controlados por la disponibilidad del agua, con aportes de agua infrecuentes, discretos y en gran parte impredecibles (Noy-Meir, 1973), así los recursos hídricos en estos ecosistemas son principalmente aportados por el rocío, vapor de agua y neblina (Wang, Kaseke, & Seely, 2017). En Chile, el Desierto de Atacama se extiende desde la frontera con Perú hasta el Río Copiapó (27°20'S) marcando el área de aridez extrema, pero su extensión puede considerarse también hasta las alturas de La Serena (27°20'S) (Rudel et al., 1991). Este desierto es el resultado de la confluencia de la zona subtropical de altas presiones, la corriente fría de Humboldt y los vientos marinos (Clarke, 2006), y dentro de su gran extensión se encuentran zonas costeras en las cuales se encuentran distribuidos oasis de neblina, en donde las temperaturas son moderadas, con altos contenidos de humedad atmosférica, vientos fuertes y radiación solar variable (Rudel, 1978). Esta neblina, también conocida como camanchaca, ha sido utilizada como recurso hídrico para pequeñas comunidades, siendo Chile pionero en este tipo de actividad (Farías et al., 2005; Montecinos, Cereceda, & Rivera, 2018). La entrada de neblina desde la costa puede avanzar tanto en depresiones como a través de las quebradas o ríos, como se ha mostrado en estudios realizados por Cereceda et al., (2008) estudió dos localidades con influencia de neblina marítima en la región de Tarapacá, donde en el Cerro Guatalaya se forma un corredor de 12 km de nieblas, mientras que en Alto Patache sólo alcanza los 3,5 km, pero la colección de niebla es mayor en Alto Patache (7,0 L m⁻² day⁻¹) que en Cerro Guatalaya (0,8 L m⁻² day⁻¹),

así la distancia con la costa es una variable importante para la cantidad de la neblina, debido a la evaporación que ocurre durante el paso de la masa de aire por la superficie continental. En cualquier caso, la presencia de esta entrada de agua es determinante para la presencia y diversidad de la vegetación (Rudel et al., 1991).

Los líquenes son formalmente parte del Reino Fungi, aunque están formados por la asociación simbiótica entre un micobionte (principalmente de la división Ascomycota) y un fotobionte (microalga verde y/o cianobacteria) (Nach, 2008). Son organismos considerados como tolerantes a altos niveles de estrés, ya que son de crecimiento lento, longevos, requieren poca cantidad de nutrientes y poseen adaptaciones específicas para sobrevivir en ambientes de condiciones adversas (Armstrong, 2017), dado que, además de poder ocupar la lluvia, también aprovechan la neblina, el rocío o el vapor de agua para realizar una fotosíntesis neta positiva (Lange et al., 1990). Para los líquenes que habitan en desiertos costeros lo más importante es la presencia de alta humedad atmosférica relativa, niebla y/o rocío (Rundel, 1978), durante el ciclo diario. Además, algunas especies de líquenes son utilizados como bioindicadores de los límites de la presencia frecuente de neblina, esto debido a que los macrolíquenes (foliosos y fruticosos) sólo se presentan dentro de los límites de la zona de neblina ya que necesitan de esta para sobrevivir (Rundel & Mahu, 1976), de manera que en aquellas zonas más áridas los líquenes crustosos son dominantes (Armstrong, 2017). Esta dependencia de la neblina se da porque, al ser organismos poiquilohídricos, no pueden mantener un balance de potencial hídrico entre el talo y la atmósfera de tal forma que bajo condiciones de aire seco pierden agua

a través de toda la superficie del talo (Lange et al., 1990). Por esto los líquenes presentan adaptaciones para tener un balance entre la superficie que se expone para tener una máxima absorción de agua y poder restringir la pérdida de esta, además de reducir la velocidad de desecación y minimizar el daño por el viento, adaptaciones que pueden reflejarse en su morfología y anatomía (Rundel, 1978; Armstrong, 2017).

En general el talo liquénico presenta variadas formas de crecimiento, y dentro de las adaptaciones morfológicas que se observan en desiertos caracterizados por la presencia regular de neblina neblina, el crecimiento fruticoso de los líquenes pareciera optimizar la captación de agua, en donde rasgos como el volumen del talo, la forma de las ramificaciones y el grado de aglutinación de estas influyen la resistencia a la evaporación, rasgos que varían tanto intraespecíficamente como interespecíficamente (Rundel, 1978). En cuanto a líquenes foliosos, los cilios son frecuentes en muchas especies de los desiertos con niebla costera, ya que estas estructuras permiten la condensación de la humedad (Rundel, 1978; Honegger, 2012). Por otro lado, las adaptaciones anatómicas se presentan con el incremento de el grosor de la capa cortical, el incremento de la pruinosidad de las capas superficiales y la inversión de la estructura con una capa algal ventral (Rundel, 1978; Armstrong, 2017).

Se ha descrito que los líquenes desérticos también muestran cambios en su disposición y posición sobre el sustrato, como la exposición en la cual se establecen para protegerse de la alta intensidad lumínica y poder captar agua (Armstrong, 2017). En Chile, se ha descrito cambios en la exposición de líquenes pendulosos que se

establecen sobre los cactus que se relaciona con la teoría aerodinámica (Stanton, 2015) y la concentración de líquenes más cercanos a la punta de las espinas que en las areolas debido a que las primeras actúan como un foco de condensación (Rundel, 1978).

Otro aspecto importante en el estudio de los líquenes es la tolerancia que poseen a la desecación, lo que se explica por su característica poiquilohídrica y la habilidad de que sus células secas sobrevivan sin daños a temperaturas extremas en un estado de dormancia, así los líquenes están adaptados a ciclos entre estado hidratado y deshidratado, pero mueren bajo humedad continua. También la desecación puede inducir cambios en la morfología de los líquenes, donde aspectos anatómicos como la dureza y el grosor de la corteza influyen en la tolerancia que poseen un rol importante en la mantención de la forma del líquen (Honegger, 2006). Así se puede esperar que los líquenes que habitan en las zonas de alta neblina estén adaptados a desecarse de manera rápida para evitar esta sobrehidratación.

El estudio de los líquenes en Chile es una tarea pendiente, fuera de algunos casos específicos se sabe muy poco de estos organismos, y puede que algunas especies desaparezcan sin siquiera haber sido descritas (Guzmán, 2008), para ejemplificar esto (Vargas, Stanon, & Nelson, 2017) publicaron una lista de especies correspondientes a zonas costeras del desierto de Atacama, de las 77 especies identificadas 61 de estas corresponden a registros nuevos para la región. En este sentido los estudios que describan relaciones entre las variaciones ambientales y las características

morfológicas pueden sentar las bases para estudios procesos fisiológicos, metabólicos o incluso aplicaciones tecnológicas.



PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN

1. ¿Son los factores microclimáticos o los tipos de forófitos los que determinan la comunidad liquénica en el sector las Lomitas del Parque Nacional Pan de Azúcar?
2. ¿Los líquenes desertícolas absorben con la misma eficiencia tanto el agua líquida como en forma de vapor?

HIPÓTESIS

Considerando que los líquenes son capaces de absorber el agua de la atmósfera, se hipotetiza que la mayor diversidad de la comunidad liquénica se encontrara asociada a la mayor disponibilidad de neblina, y que este factor es más importante que el tipo de forófito; junto a eso los líquenes desertícolas serán más eficientes en absorber agua en forma de vapor que en forma líquida.

OBJETIVO GENERAL

- Evaluar cambios en la diversidad liquénica epífita a lo largo de un gradiente microclimático y caracterizar fisiológicamente líquenes frecuentes en oasis de niebla

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Medir y escribir los cambios en las variables microclimáticas asociadas a la distribución de la neblina en un transecto desde el farellón costero hacia el interior
- Analizar cambios en la diversidad liquénica epífita ligada al gradiente climático del mismo transecto
- Analizar los tiempos de deshidratación en especies frecuentes del oasis de neblina y sus diferencias entre agua líquida y vapor



MATERIALES Y MÉTODOS

SITIO DE ESTUDIO

El trabajo se realizó en el Parque Nacional Pan de Azúcar (desde los 25°54'54.48"S, 70°36'26.48"O hasta los 26°17'8.73"S, 70°33'53.27"O), ubicado en el sector costero entre la Región de Antofagasta, provincia de Antofagasta, comuna de Taltal y la Región de Atacama, provincia de Chañaral, comuna de Chañaral. Dentro de la gran extensión que abarca el parque se trabajó en el sector Las Lomitas, ambiente caracterizado como un oasis de niebla. El sector corresponde al más alto del parque (cerca de 800 m.s.n.m), se caracteriza por la presencia de cactus de la especie *Eulychnia iquiquensis* (K.Schum) Britton & Rose, además de diversos arbustos, pero a pesar de ser uno de los lugares más húmedos del parque, las especies vegetales solo corresponden a un 26% del total que se encuentran en el parque (Rundel, Dillon, & Palma, 1996).

CARACTERIZACIÓN MICROCLIMÁTICA

Se instalaron tres estaciones climáticas: a) FARELLÓN **(FA)**; 26° 0'1.95"S, 70°36'21.51"O, b) INTERMEDIA **(IN)**; 25°59'57.32"S, 70°35'34.12"O y c) FINAL **(FI)**; 26° 0'45.69"S, 70°34'34.91"O. Formando un transecto desde el borde del farellón hasta 6,50 km al interior del parque (Figura 15 y Figura 16), estas cuentan con dispositivos de almacenamiento DECAGON (EMS50R, DECAGON DEVICES, USA) con sensores de humedad relativa del aire y temperatura del aire (Meter Group, USA), anemómetro (DEVIS CUP, Meter Group, USA) y sensor de radiación fotosintéticamente activa (PAR, $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$ de $\lambda=400-700\text{nm}$, SQ100, Meter Group,

USA), registrando valores cada una hora. El periodo a analizado corresponde a los meses de junio y julio del año 2019.

RECOLECCIÓN DE MUESTRAS

Se recolectaron los talos de líquenes epífitos presentes en la cactácea *Eulychnia iquiquensis*, así como en arbustos leñosos y suculentos de las especies *Euphorbia lactiflua*, *Nolana* spp. y *Heliantrum* spp.. Para el muestreo se seleccionaron 10 cactus y 10 arbustos que se encontraban a una distancia mínima de 50m entre ellos, para asegurar el muestreo de manera azarosa, se seleccionaron los forófitos caminando desde el lugar donde se encontraba la estación climática en dirección de los cuatro puntos cardinales (norte, sur, este y oeste).

IDENTIFICACIÓN DE ESPECIES

Para la identificación de las especies se utilizarán las claves dicotómicas disponibles Nash, et al. 2002, Spjut, 1997, Aptroot & Schumm, 2011, Sharnoff, 2014, Follmann 2001, Moberg, 2011, Rodriguez, Estrabou, & Quiroga, 2012, Follmann G., 1967, Follmann & Rendón, 1971 y como guía se utilizó el trabajo de Vargas, Staton & Nelson, 2017.

Junto con esta base bibliográfica, se utilizaron test químicos (K, KC, P) para hacer más robusta la identificación de especies además de cortes anatómicos y observación de esporas con el mismo objetivo. Los nombres de las especies se revisaron a través de la plataforma web Index Fungorum (<http://www.indexfungorum.org>)

Además, se amplió la lista de especies presentadas en Marín-Cruz et al. (2019).

ANÁLISIS DE DIVERSIDAD

Para analizar la diversidad de los sectores muestreados (FA, IN y FI), se obtuvieron la riqueza, abundancia y número total de individuos. Datos que fueron segregados por tipo de forófito (cactus o arbusto). Además, se utilizaron los índices de Simpson y Shannon, así como análisis de agrupamiento y análisis de componentes principales (detallados más adelante).

ANÁLISIS DE COBERTURA

Se analizaron las diferencias en el porcentaje de cobertura con líquenes epífitos (CLE) sobre cactus de la especie *Eulychnia iquiquiensis*, con n=15 cactus por sector.

La cobertura se calculó según la exposición (norte y sur) y por las especies que se encontraron a lo largo de todo el transecto.

Las especies que fueron utilizadas son *Roccellinastrum spongoideum* Follmann, *Everniopsis trulla* (Ach.) Nyl, *Chrysothrix granulosa* G. Thor y el conjunto de especies pendulosas del género *Ramalina* spp. y *Usnea* spp., las cuales no fueron separadas in situ de manera similar a lo señalado en Stanton (2015)

ANÁLISIS FISIOLÓGICO

El análisis fisiológico se realizó a través del estudio de la dinámica de desecación de tres especies de macrolíquenes, las cuales fueron las más frecuentes y dominantes: *Everniopsis trulla*, especie de talo foliosa, *Roccellinastrum spongoideum* especie de

talo bisoideo y *Niebla ceruchis* (Ach.) Rundel & Bowler especie de talo fruticoso, utilizando dos tratamientos de hidratación: con agua líquida y agua en forma de vapor, usando agua destilada en ambos casos.

Este análisis corresponde a la medición de la pérdida de agua del talo por desecación al aire a temperatura ambiente a través del tiempo desde un talo totalmente hidratado hasta que se estabilizó la pérdida de agua en el talo, medido por su peso y expresado en porcentaje. Para calcular el porcentaje de agua se utiliza el valor de peso seco (estandarizado para todas las especies) y el peso que el talo obtiene luego de un tratamiento de 100% de hidratación a través de la siguiente fórmula:

$$\% \text{ de agua en el talo} = \left[\left(\frac{\text{Peso húmedo} \cdot 100}{\text{Peso seco}} \right) - 100 \right]$$

Para el tratamiento con agua líquida los talos se mantuvieron inmersos durante una noche (10 horas). Para el tratamiento con vapor se utilizó un humidificador (BONECO) durante dos horas, con programación de funcionamiento constante (%HR del aire > 80%), protocolo previamente establecido, donde se determinó el tiempo necesario requerido para lograr el 100% de hidratación total de los talos liquénicos con vapor. Cuando se obtuvo la hidratación completa de cada una de las especies, los talos se dejaron deshidratar a temperatura ambiente durante seis horas, midiendo la pérdida de agua, hasta peso constante, simultáneamente como se indicó anteriormente.

ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Se utilizaron los programas PAST3, RStudio y Primer5. Para el análisis de las variables climáticas se realizaron test de Kruskal-Wallis y Dunn para analizar las y comparar las diferencias significativas en la humedad relativa del aire (%HR) entre los sectores FA, IN y FI, tanto como el valor total de este parámetro, como para sus valores mínimos, promedios y máximos.

En cuanto a los análisis de diversidad se estimaron los índices de diversidad (Simpson y Shannon), análisis de agrupamiento (MDS y CLUSTER; transformación raíz cuarta y semejanza según índice de similitud de Bray Curtis), análisis de similitud (ANOSIM) y análisis de componentes principales.

En relación con los análisis de cobertura, se realizaron test Kruskal-Wallis y Dunn para analizar diferencias significativas entre los sectores FA, IN y FI, tanto para el promedio de cobertura como para las exposiciones Norte y Sur.

También se realizó un análisis PERMANOVA de dos vías para determinar significancia de la humedad relativa del aire y el tipo de forófito sobre la abundancia de las especies en el transecto.

Finalmente, para determinar las diferencias significativas en los porcentajes de agua en el talo que presenta cada especie tanto en el tiempo en el que se deseca como entre los dos tratamientos de hidratación se realizaron test Kruskal-Wallis y Dunn.

RESULTADOS

I. CARACTERIZACIÓN CLIMÁTICA

a) Humedad Relativa del Aire (%HR)

En general, los valores de porcentajes de humedad relativa del aire (%HR) en el sector Las Lomitas del Parque Nacional Pan de Azúcar varían entre el 3,7% hasta el 99,9% (Anexo I-Tabla 5). En el sector FA el promedio de %HR es de $71,3 \pm 27,4\%$ (Figura 7; Anexo I-Tabla 4), en este sector la humedad es variable a lo largo del día, excepto en el periodo entre las 14:00 a 17:00, donde la humedad se estabiliza en un rango de humedad mayor a 75% (Figura 1).

En el sector IN, el promedio de %HR es de $70,1 \pm 29,8\%$ (Figura 7; Anexo I-Tabla 4), entre las 18:00 hasta las 01:00 el %HR se concentra en valores cercanos a los máximos que se registran el sector (Figura 2). En cuanto al sector FI, la %HR el promedio es de $68,9 \pm 28,3\%$ (Figura 7; Anexo I-Tabla 4), además la humedad aumenta a las 13:00 para permanecer con valores superiores al 75% desde las 18:00 hasta las 23:00 (Figura 4)

Al evaluar diferencias entre los sectores (Anexo I; Tabla 7), en relación a todos los datos registrados (General) muestra que los sectores FA-IN y FI-IN poseen distintas humedades relativas mientras que entre la estación FA-IN los valores son similares. Ahora, al segregar los datos entre los valores mínimos, promedios y máximos que se pueden registrar en cada sector, los valores de %HR mínimos se diferencian

significativamente entre el sector FA-IN y FA-FI, pero no entre los sectores IN-FI. En cuanto a los datos promedios y máximo, estos son diferentes entre todos los sectores.



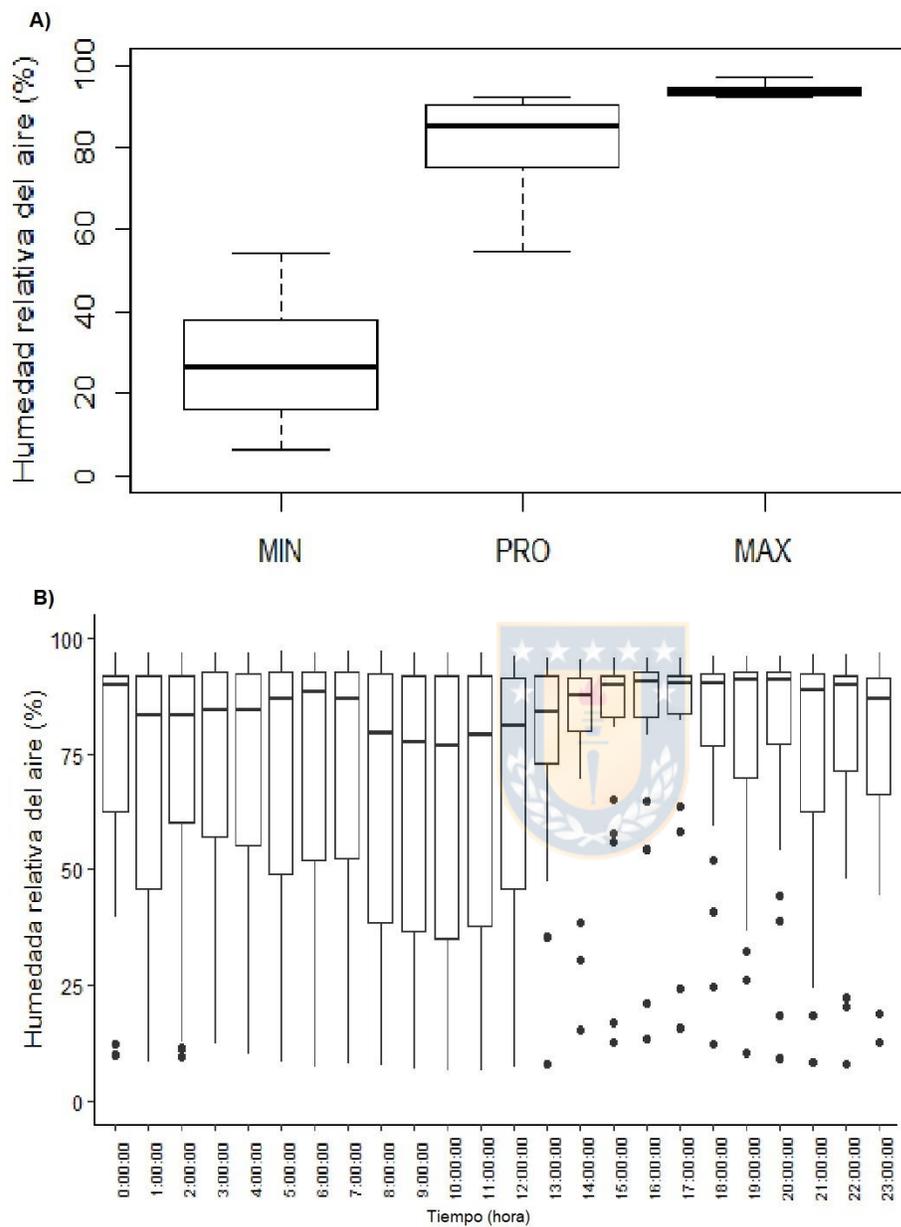


Figura 1. Resumen de humedad relativa del aire (%) en el Parque Nacional Pan de Azúcar, Las Lomitas, para el sector FA (0km de distancia con el farellón) para los meses de junio-julio 2019, n=1538. A) Boxplot de los datos totales segregados por los valores mínimos (MIN= cuartil 0,25), promedios (PRO= cuartil 0,25 al 0,50) y máximos (MAX= cuartil 0,75) registrados. B) Ciclo diario de humedad relativa del aire| Boxplots representan los percentiles 25 y 75, línea divisoria corresponde a la media, bigotes representan los valores máximos y mínimos, los puntos representan datos atípicos.

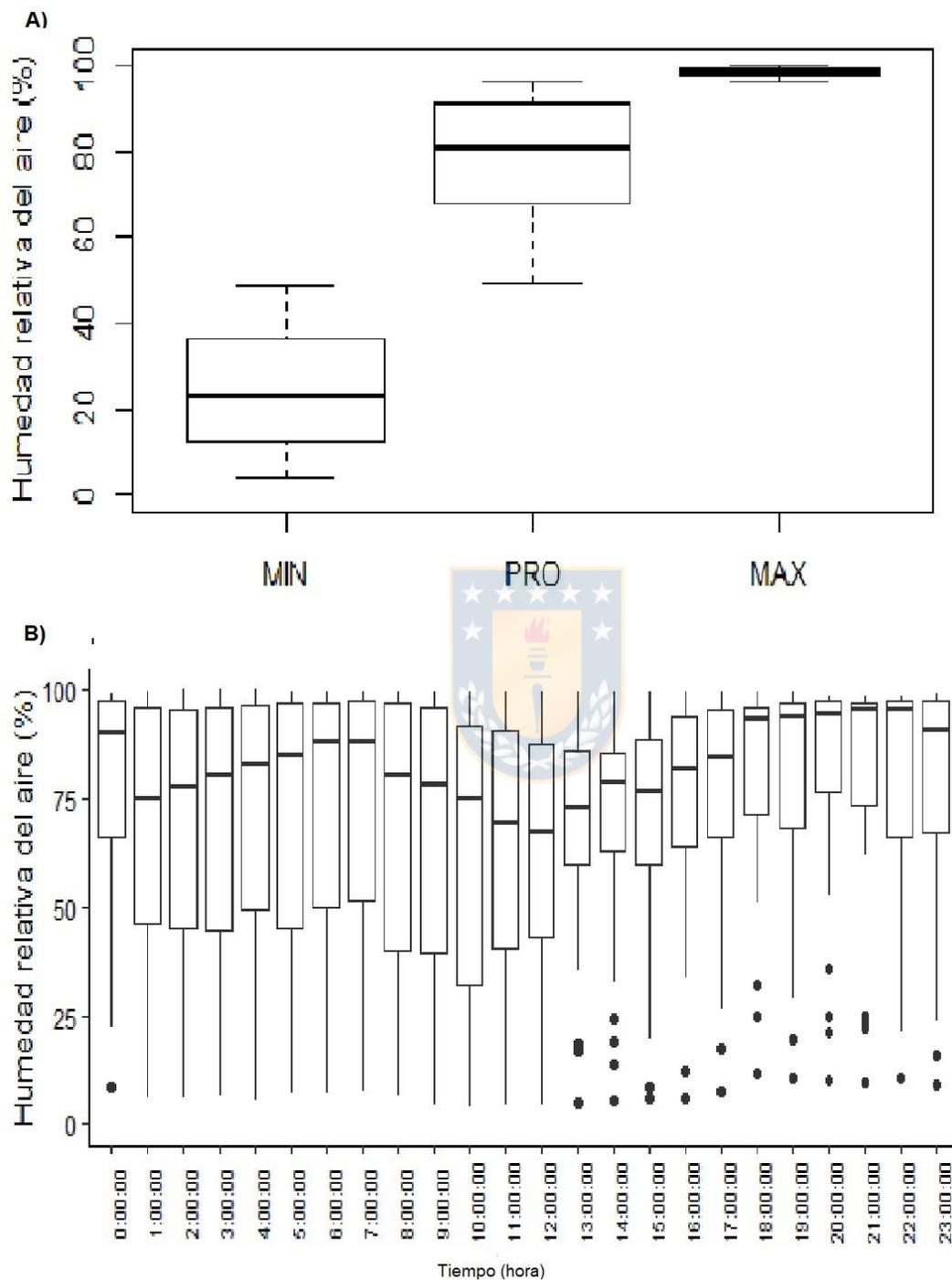


Figura 2. Resumen de humedad relativa del aire (%) en el Parque Nacional Pan de Azúcar, Las Lomitas, para el sector IN (1,5km de distancia con el farellón) para los meses de junio-julio 2019, n=1538. A) Boxplot de los datos totales segregados por los valores mínimos (MIN= cuartil 0,25), promedios (PRO= cuartil 0,25 al 0,50) y máximos

(MAX= cuartil 0,75) registrados. B) Ciclo diario de humedad relativa del aire| Boxplots representan los percentiles 25 y 75, línea divisoria corresponde a la media, bigotes representan los valores máximos y mínimos, los puntos representan datos atípicos.



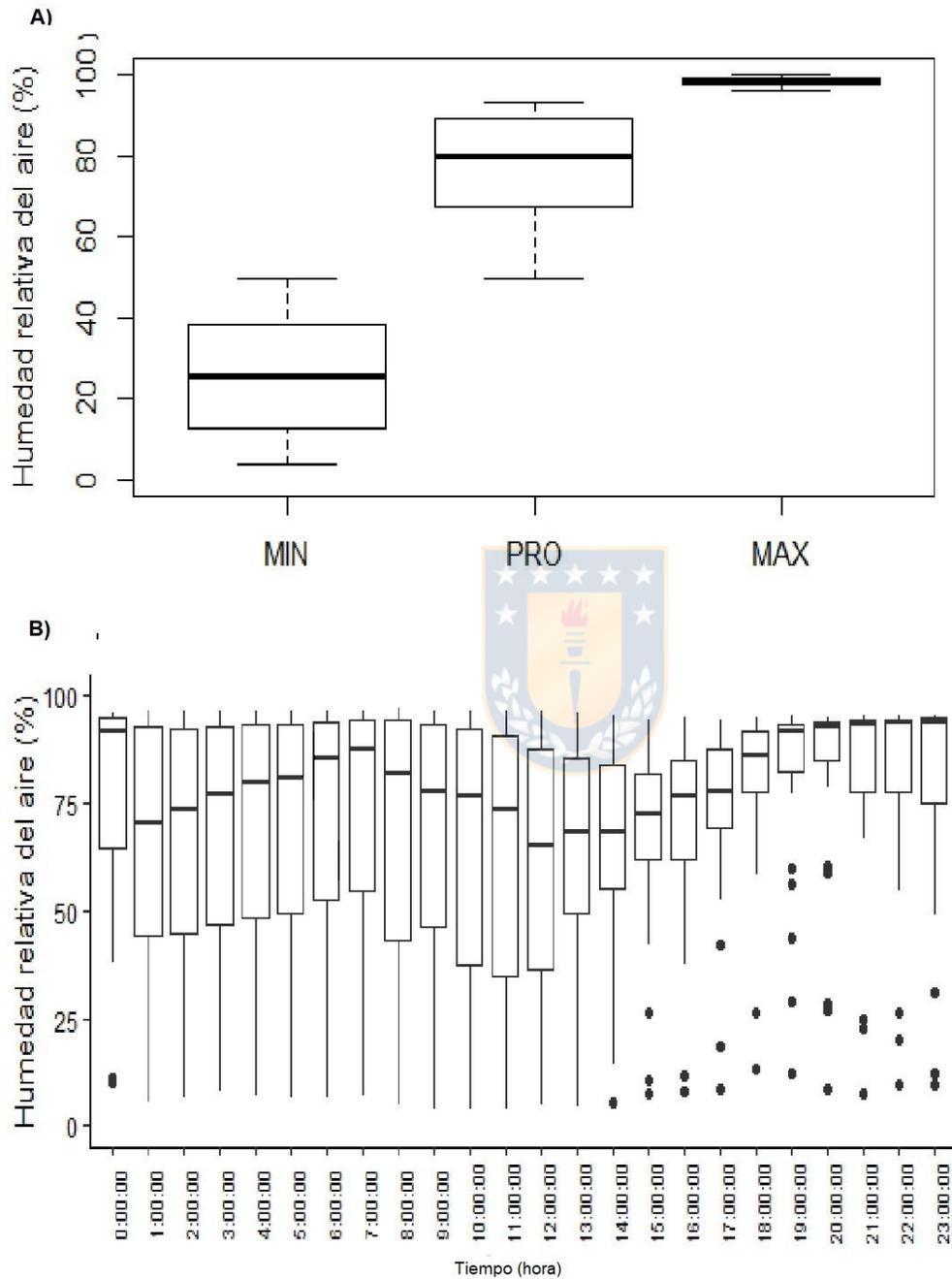


Figura 3. Resumen de humedad relativa del aire (%) en el Parque Nacional Pan de Azúcar, Las Lomitas, para el sector FI (1,5km de distancia con el farellón) para los meses de junio-julio 2019, n=1538. A) Boxplot de los datos totales segregados por los valores mínimos (MIN= cuartil 0,25), promedios (PRO= cuartil 0,25 al 0,50) y máximos

(MAX= cuartil 0,75) registrados. B) Ciclo diario de humedad relativa del aire| Boxplots representan los percentiles 25 y 75, línea divisoria corresponde a la media, bigotes representan los valores máximos y mínimos, los puntos representan datos atípicos.

b) Temperatura

Los valores de temperatura registrados en el sector Las Lomitas del Parque nacional Pan de Azúcar se encuentran entre los 2,7°C hasta los 31,1°C (Anexo I-Tabla 5). El sector FA tiene temperaturas promedio de $11\pm 4,7^{\circ}\text{C}$ (Anexo I-Tabla 4; Figura 7) siendo entre las 11:00 a 13:00 las horas donde presenta mayor fluctuación (Figura 4A)). Con relación al sector IN, el promedio la temperatura de $11,1\pm 5^{\circ}\text{C}$ (Anexo I-Tabla 4; Figura 7) y muestra una tendencia al aumento de temperatura a partir de las 10:00 comenzando a descender a 19:00 (Figura 4B)).

Finalmente, las temperaturas promedio del sector FI es de $11,5\pm 4,8^{\circ}\text{C}$ (Anexo I-Tabla 4; Figura 7), donde también se observa una tendencia al aumento de la temperatura a partir de las 10:00 comenzando a descender a las 17:00 (Figura 4C))

c) Radiación Fotosintéticamente Activa (PAR)

En Las Lomitas, la radiación se recibe entre las 08:00 a 19:00, con una variación desde 1,8 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$ a 1479,5 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$ (Anexo I-Tabla 5).

En el sector FA el promedio de radiación es de $587,0\pm 439,4 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$ (Anexo I-Tabla 4; Figura 7), para el sector IN es de $664,4\pm 471,4 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$ (Anexo I-Tabla 4; Figura 7) y finalmente el promedio de PAR para FI es de $630,2\pm 431,6 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$ (Anexo I-Tabla 4; Figura 7). Para las tres estaciones las máximas se dan a las 13:00, pero con una

menor variación a medida que las estaciones se encuentran más distantes al farellón (Figura 5).



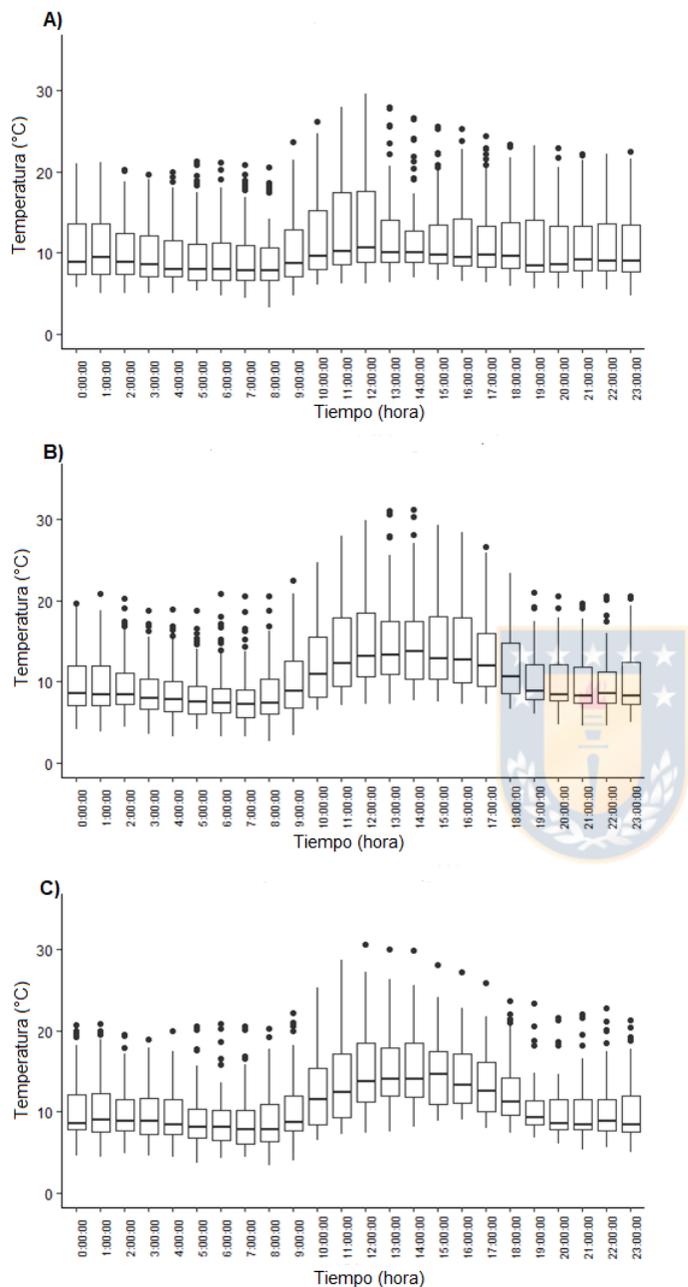


Figura 4. Ciclo diario de temperatura (°C) en el Parque Nacional Pan de Azúcar, Las Lomitas, registrada durante los meses de junio-julio, n=1538. A) Estación FA (0 km distancia del farellón), B) Estación IN (1,5 km distancia con el farellón), C) Estación FI (6,5 km distancia con el farellón). | Boxplots representan los percentiles 25 y 75, línea divisoria correspondo a la media, bigotes representan los valores máximos y mínimos, los puntos representan datos atípicos

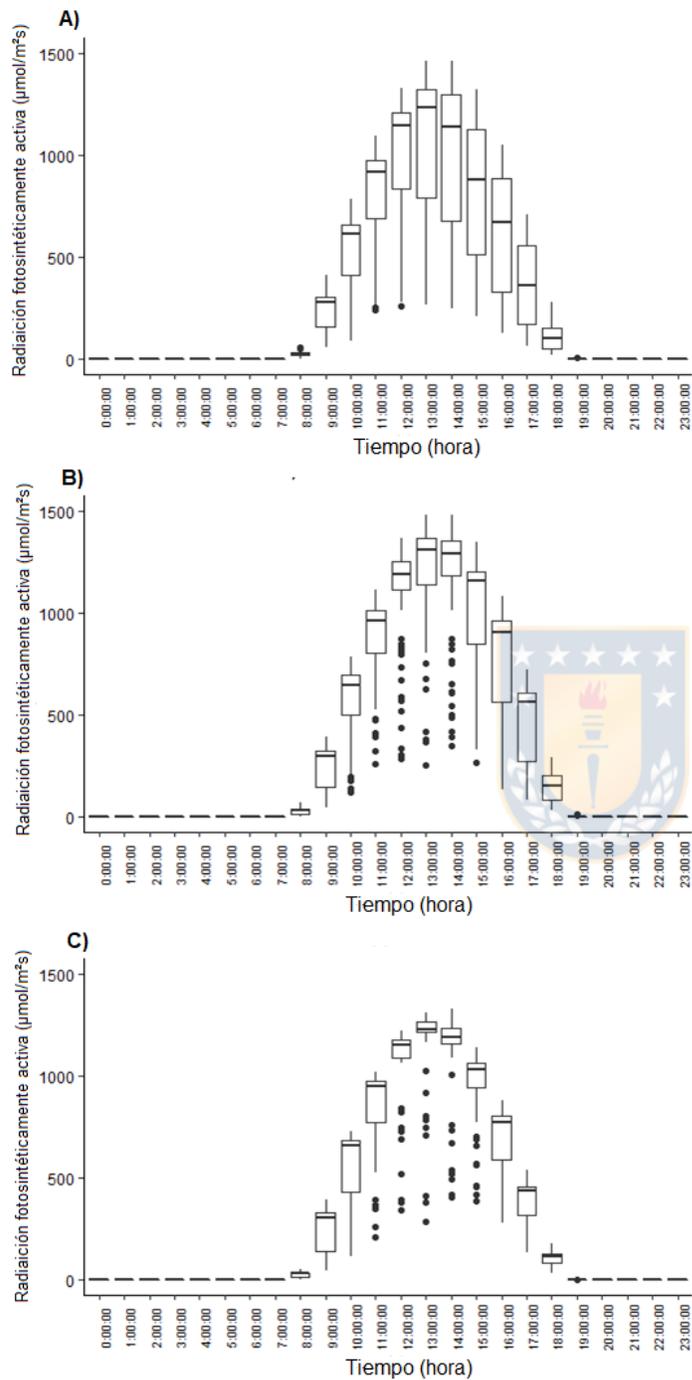


Figura 5. Ciclo diario de radiación fotosintéticamente activa ($\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$) (PAR) en el Parque Nacional Pan de Azúcar, Las Lomitas, registrada durante los meses de junio-julio, $n=1538$. A) Estación FA (0 km distancia del farellón), B) Estación IN (1,5 km distancia con el farellón), C) Estación FI (6,5 km distancia con el farellón). Boxplots

representan los percentiles 25 y 75, línea divisoria corresponde a la media, bigotes representan los valores máximos y mínimos, los puntos representan datos atípicos

d) Velocidad y ráfagas de viento

Dentro del sector Las Lomitas, la velocidad del viento varían entre 0 m/s a 10,5 m/s dentro de todo el sector y las ráfagas de viento entre 0 m/s a 10,6 m/s (Anexo I-Tabla 5). En el sector FA el promedio de velocidad de viento es de $2,3 \pm 1,5$ m/s y de ráfagas con un promedio de $3,9 \pm 1,6$ m/s (Anexo I-Tabla 4), para el sector IN los promedios para velocidad y ráfagas de viento corresponden a $2,1 \pm 1,1$ m/s y $2,672 \pm 1,2$ m/s respectivamente (Anexo I-Tabla 4). Y para el sector FI la velocidad de viento promedio es de $1,485 \pm 1,1$ m/s y las ráfagas de viento son de $2,539 \pm 1,2$ m/s (Anexo I-Tabla 4).

Se observa que en el sector FA tanto la velocidad como las ráfagas de viento se mantienen constantes durante todo el día, mientras que en el sector IN y FI, ambas variables tienen un patrón de aumento entre de las 11:00 a 15:00, para luego comenzar a disminuir hasta las 19:00 (Figura 6, páginas siguientes).

II. DIVERSIDAD

a) Lista de especies de macrolíquenes epífitos del sector Las Lomitas, Parque Nacional Pan de Azúcar

De la recolección de especies se identificaron un total de 12 especies, correspondientes a 8 géneros en 6 familias. (Tabla 1) Además de la identificación de los géneros *Ramalina spp.* y *Usnea spp.* y pudieron distinguir 7 talos distintos pero que

no pudieron ser identificados debido a la falta de claves taxonómicas y descripciones de líquenes desérticos chileno.

De las especies identificadas, encontramos líquenes endémicos, nativos, compartidos con otros países del cono sur o que también están presentes en algunos sectores desérticos de américa del norte.

En las siguientes secciones se presenta también la descripción morfológica de las especies además de una clave de identificación para los macrolíquenes más comunes que se pueden encontrar, además de dos especies de talo crustoso



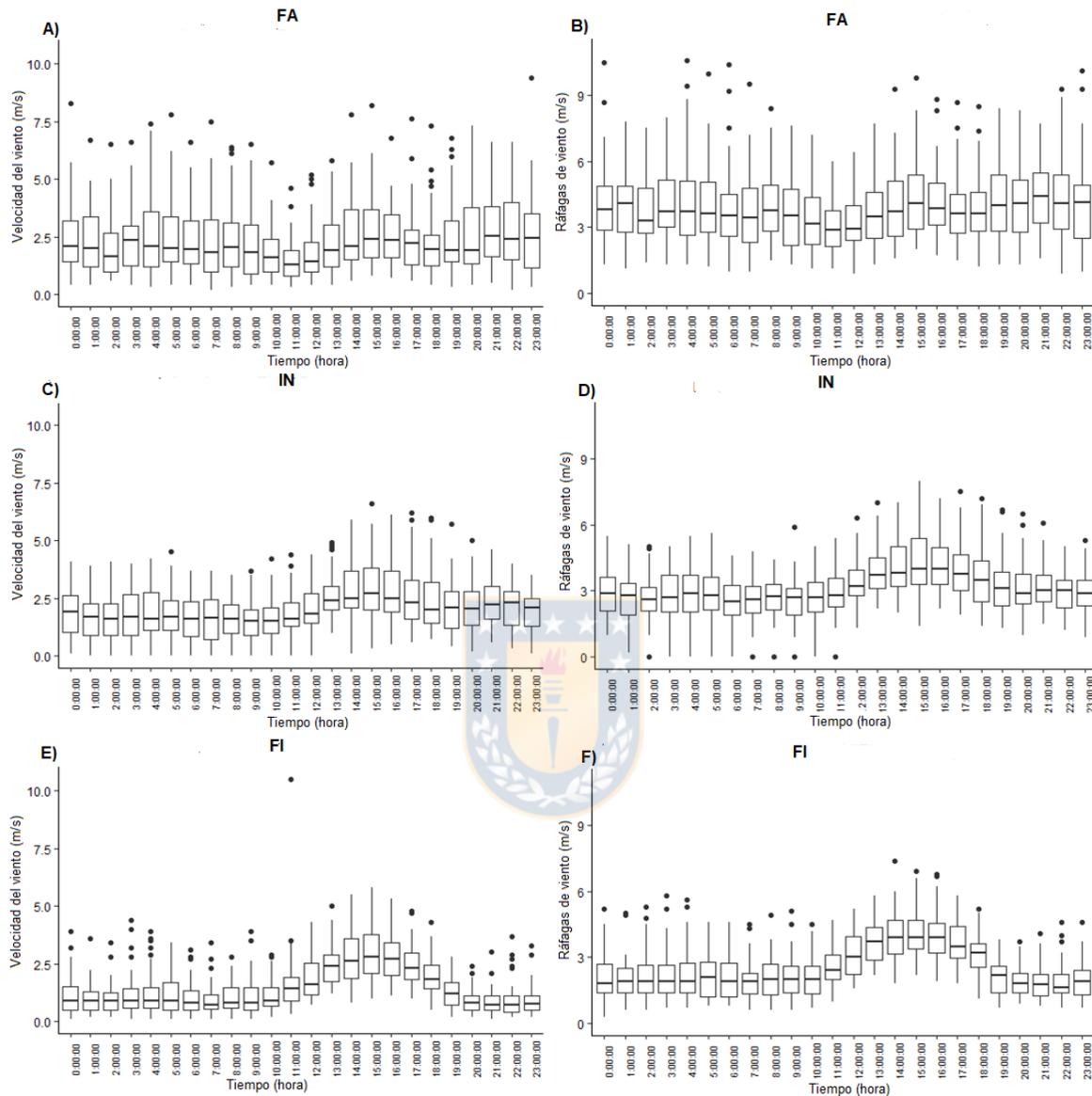


Figura 6. Ciclo diario de velocidad (A, C, E) y ráfagas de viento (B, D, F) (m/s) registradas en el Parque Nacional Pan de Azúcar, Las Lomitas, durante los meses de junio-julio de 2019, n=1538. A) y B) Estación FA (0 km distancia del farellón), C) y D) Estación IN (1,5 km distancia con el farellón, E) y F) Estación FI (6,5 km distancia con el farellón). Ciclo diario de radiación fotosintéticamente activa ($\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$) (PAR) registrada durante los meses de junio-julio. A) Estación FA (0 km distancia del farellón), B) Estación IN (1,5 km distancia con el farellón, C) Estación FI (6,5 km distancia con el farellón). Boxplots representan los percentiles 25 y 75, línea divisoria correspondo a la media, bigotes representan los valores máximos y mínimos, los puntos representan datos atípicos, n=1538

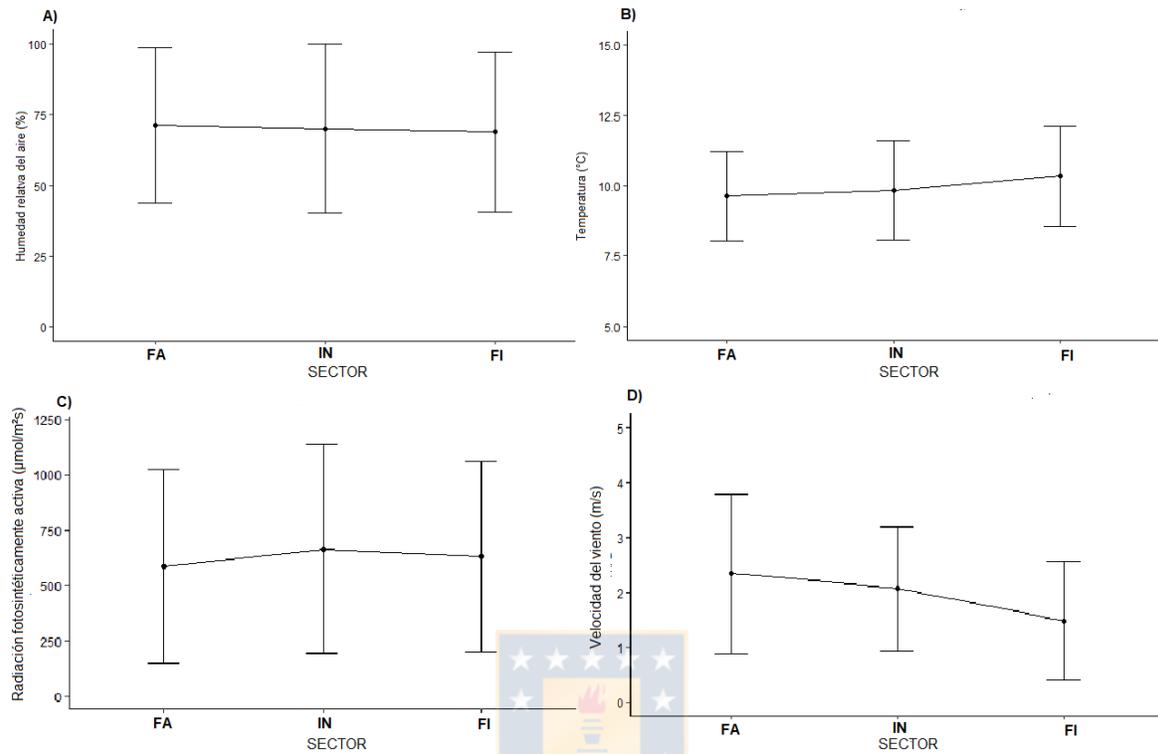


Figura 7. Resumen de las variables climáticas en el Parque Nacional Pan de Azúcar, Las Lomitas, a lo largo del transecto. Valores promedio ($n=1538 \pm DE$) para la A) humedad relativa del aire (%), B) temperatura ($^{\circ}C$), C) radiación fotosintéticamente activa ($\mu mol/m^2s$) y D) velocidad del viento. Distancia de las estaciones respecto al farallón: FA= 0 km; IN= 1,5 km; FI= 6,5 km.

Tabla 1. Lista de especies identificadas del Parque Nacional Pan de Azúcar, sector Las Lomitas. Además del tipo de crecimiento, forófito y distribución.

Familia	Especie	Forma del talo	Forófito	Distribución
Chrysothricaceae	<i>Chrysothrix granulosa</i> G. Thor	Leproso (polvoso)	<i>E. iquiquensis</i>	Oeste de América del Sur (Chile a Perú), oeste de América del Norte, Australia y Nueva Zelanda
	<i>Chrysothrix pavonii</i> (Fr.) J.R. Laundon	Leproso (polvoso)	Arbustos	Chile, Perú, Argentina y Australia
Parmeliaceae	<i>Usea spp.</i>	Fruticoso	<i>E. iquiquensis</i>	
	<i>Everniopsis trulla</i> (Ach.) Nyl.	Folioso	<i>E. iquiquensis</i>	Oeste de América del Sur (Chile, Perú, Ecuador y Colombia), oeste de América del Norte, México, Congo y Uganda
Physciaceae	<i>Heterodermia follmannii</i> Sipman	Folioso	Arbustos y <i>E. iquiquensis</i>	Chile y Costa Rica
	<i>Heterodermia multiciliata</i> (Kurok.)	Folioso	Arbustos	Chile, Perú y Nueva Guinea

Familia	Especie	Forma del talo	Forófito	Distribución
	<i>Leucodermia leucomelos</i> (L.) Kalb	Folioso	Arbustos	Cosmopolita
Ramalinaceae	<i>Niebla ceruchis</i> (Ach.) Rundel & Bowler	Fruticoso	Arbustos y <i>E. iquiquensis</i>	Oeste de América del Sur (Chile a Perú) y oeste de América del norte
	<i>Niebla tigrina</i> (Follmann) Rundel & Bowler	Fruticoso	Arbustos y <i>E. iquiquensis</i>	Oeste de América del Sur (Chile a Perú), oeste de América
	<i>Ramalina</i> spp.	Fruticoso	<i>E. iquiquensis</i>	
Roccellaceae	<i>Roccellinastrum spongoideum</i> Follmann	Fruticoso	Arbustos y <i>E. iquiquensis</i>	Endémica
Teloschistaceae	<i>Polycauliona ascendens</i> (L.) Frödén, Arup & Søchting	Folioso	Arbustos	Oeste de América del Sur (Chile a Perú), oeste de América del Norte y México
	<i>Caloplaca cerina</i> (Hedw.) Th. Fr	Crustoso	Arbustos	Cosmopolita

Familia	Especie	Forma del talo	Forófito	Distribución
	<i>Hosseusiella chilensis</i> (Kärnefelt, S.Y. Kondr., Frödén & Arup) S.Y. Kondr., L. Lőkös, Kärnefelt & A. Thell	Crustoso	Arbustos	Nativa



b) Descripción de las especies

***Caloplaca cerina* (Hedw.) Th. Fr.**

Sinonimia: *Blastenia cerina* (Hedw.) B. de Lesd., *Callopisma cerinum* (Hedw.) De Not., *Caloplaca gilva* f. *cyanolepra* (DC.) Räsänen, *Callopisma stillicidiorum* (Vahl) Räsänen, *Caloplaca cerina* f. *stillicidiorum* (Vahl) Mig., *Caloplaca chlorina* var. *anthracinam* (Ach.) H. Olivier, *Caloplaca gilva* f. *cyanolepra* (DC.) Mereschk., *Caloplaca obscurata* *Caloplaca stillicidiorum* *Caloplaca gilva* f. *cyanolepra* (DC.) Mereschk., *Lecanora cerina* (Hedw.) Ach., *Lecanora chloroleuca* (Sm.) Ach., *Lecanora gilva* var. *cyanolepra* (DC.) K.G.W. Lång, *Lecanora stillicidiorum* (Vahl) Röhl., *Lecidea anthracina* Ach., *Lecidea cerina* (Hedw.) Schaer., *Lichen cerinus* Hedw., *Lichen chloroleucus* Sm., *Lichen peltatus* * *anthracina* (Ach.) Lam., *Lichen stillicidiorum* Vahl, *Lobaria parietina* (Ehrh.) Hampe, *Parmelia cerina* (Hedw.) Ach., *Parmelia ferrugínea* var. *stillicidiorum* (Vahl) D. Dietr., *Patellaria cerina* (Hedw.) Hoffm., *Placodium cerinum* (Hedw.) Nägeli ex Hepp, *Placodium gilvum* var. *cyanoleprum* (Sm.) Anz, *Placodium stillicidiorum* (Vahl) Szatala, *Pyrenodesmia cerina* (Hedw.) E.D. Rudolph, *Rinodina cerina* (Hedw.) Gray, *Rinodina stillicidiorum* (Vahl) Gray, *Teloschistes cerinus* (Hedw.) Norma, *Verrucaria cerina* (Hedw.) Hoffm., *Verrucaria stillicidiorum* (Vahl) Hoffm., *Zeora cerina* (Hedw.) Flot.

Talo: crustoso de color blanco grisáceo o blanco opaco, crecimiento continuo o aerolado, tornándose más delgado hacia los márgenes. Apotecios: lecanorino, disco de color naranja con márgenes del mismo color del talo. Sustrato: diversos tipos de arbustos

***Chrysothrix granulosa* G. Thor**

Sinonimia: No existen sinónimos.

Talo: crustoso o leproso, color amarillo dorado compuesto por una masa de soledios, creciendo de manera agrupada formando un cojín sobre el sustrato o extendida como polvo. Apotecio: no presenta. Sustrato: principalmente en cactus o en arbustos

***Chrysothrix pavonii* (Fr.) J.R. Laundon**

Sinonimia: *Peribotryon pavonii* Fr.

Talo: crustoso o leproso, color amarillo verdoso compuesto por una masa de soledios, formando agrupaciones formando como una mancha o polvo sobre el forófito. Apotecio: no presenta. Sustrato: principalmente ramas secas de arbustos.

***Everniopsis trulla* (Ach.) Nyl.**

Sinonimia: *Borrera trulla* (Ach.) Ach., *Evernia trulla* (Ach.) Nyl., *Parmelia trulla* Ach.

Talo: folioso o subfruticoso, de color verde grisáceo en la cara superior y negro azulado en la cara inferior, ramificado dicotómicamente. Crecimiento agrupado en el centro, de manera que pareciera formar un pequeño arbusto aplanado creciendo de manera equidistante. Apotecio: lecanorino de color oliváceo y borde de color grisáceo claro. Sustrato: sobre cactus, tanto como en la parte superior expuesta a la luz y la neblina como en las partes más protegidas en la base de estos.

***Heterodermia follmanni* Sipman**

Sinonimia: No existen sinónimos

Talo: folioso o subfruticoso, color verde blanquecino lobulado de hasta 3 cm de largo, creciendo de manera irregular y con bifurcaciones más o menos dicotómicas. Cilios marginales negros y cortos, márgenes se enrollan o levan, dejando ver la cara inferior en la cual no se encuentra corteza, presencia de soledios harinosos de color verde blanquecino o verde azulado. Apotecio: no presenta. Sustrato: sobre arbustos.

***Heterodermia multiciliata* (Kurok.) Trass**

Sinonimia: *Anaptychia multiciliata* Kurok.

Talo: folioso, lóbulos con tamaño de 1 a 2 mm de ancho, a veces más ancho, de forma irregular y muy variable, divididos de manera dicotómica. Cilios marginales o laminares color. Corteza inferior ausente con la presencia de soledios. Apotecios: subapicales con un estípote corto, más o menos abundantes, escasamente lobulado con cilios que salen de los pequeños lóbulos. Sustrato: sobre arbustos

***Hosseusiella chilensis* (Kärnefelt, S.Y. Kondr., Frödén & Arup) S.Y. Kondr., L. Lökös, Kärnefelt & A. Thell**

Sinonimia: *Caloplaca chilensis* Kärnefelt, S.Y. Kondr., Frödén & Arup

Talo: crustoso de color rojo oscuro a rojo amarillento, lóbulos irregularmente ramificados, rizinas en la cara inferior. Apotecio: lecanorino, presentes al centro del

talo, de color rojizo, anaranjado o café anaranjado con márgenes de color amarillento.

Sustrato: sobre la corteza de diversos arbustos.

***Leucodermia leucomelos* (L.) Kalb**

Sinonimia: *Anaptychia leucomelos* (L.) A. Massal., *Borrera leucomelos* (L.) Ach., *Hagenia leucomelos* (L.) Schwend., *Heterodermia leucomelos* (L.) Poelt, *Lichen leucomelos* L., *Lobaria leucomelos* (L.) Raeusch., *Parmelia leucomelos* (L.) Ach., *Parmelia speciosa* var. *leucomelos* (L.) Eschw., *Physcia leucomelos* (L.) Michx., *Physcia speciosa* var. *leucomelos* (L.) Tuck., *Teloschistes leucomelos* (L.) A. Schneid., *Xanthoria leucomelos* (L.) Horw.

Talo: folioso o subfruticoso, Ide color gris verdoso o blanquecino verdoso, lobulado dicotómica. Cilios marginales de color negro y alargados (5,0. Corteza inferior ausente con la presencia de soredios. Apotecios: no presenta. Sustrato: arbustos, aunque ocasionalmente puede encontrarse creciendo sobre rocas o en el suelo cercano a los forófitos.

***Niebla ceruchis* (Ach.) Rundel & Bowler**

Sinonimia: *Borrera ceruchis* (Ach.) Ach., *Cladonia cerucha* (Ach.) M. Choisy,, *Cladonia digitata* f. *cerucha* (Ach.) Harm., *Desmazieria ceruchis* (Ach.) Trevis., *Parmelia ceruchis* Ach., *Ramalina ceruchis* (Ach.) De Not., *Usnea ceruchis* (Ach.) Mont., *Vermilacinia ceruchis* (Ach.) Spjut & Hale.

Talo: fruticoso de crecimiento arbustivo o “pompón”, ramificaciones de color amarillo pálido variando hasta verde y pueden alcanzar tamaños de 2-5 cm de largo y hasta 2 mm de diámetro, fágiles o muy flexibles. Médula de color blanco de textura algodonosa. Apotecios: discos color marrón pálido cóncavos o aplanados con un margen que puede ser negro, terminales o subterminales, su tamaño varía entre 2 a 5 mm de diámetro. Sustrato: en cactus y arbustos.

***Niebla tigrina* (Follmann) Rundel & Bowler**

Sinonimia: *Desmazieria tigrina* (Follmann) Follmann & Huneck, *Ramalina tigrina* Follmann, *Vermilacinia tigrina* (Follmann) Spjut & Hale.

Talo: fruticoso de crecimiento arbustivo o de “pompón”, color amarillo-verdoso pálido o verde-amarillento pálido con tintes negros. Posee hoyuelos pequeños o crateriformes. Médula forma un cordón solitario de color blanco que se rompe fácilmente. Apotecios: Terminales o subterminales de disco negrusco y borde del color del talo. Sustrato: Sobre arbustos.

***Polycauliona candelaria* (L.) Frödén, Arup & Søchting**

Sinonimia: *Callopisma candelarium* (L.) Trevis., *Candelaria vulgaris* A. Massal., *Courtoisia candelaris* (L.) L. Marchand, *Diblastia candelaria* (L.) Trevis, *Imbricaria candelaria* var. *lychnea* (Ach.) Chevall, *Imbricaria parietina* f. *lychnea* (Ach.) Flot, *Lecanora candelaria* (L.) Ach., *Lichen candelarius* L., *Lobaria candelaria* (L.) Hoffm, *Massjukiella candelaria* (L.) S.Y. Kondr., Fedorenko, S. Stenroos, Kärnefelt, Elix, Hur & A. Thell, *Parmelia candelaria* (L.) Birolì, *Parmelia controversa* var. *lychnea* Ach.,

Parmelia parietina f. candelaris (L.) Körb., *Patellaria candelaris* (L.) DC., *Physcia controversa var. lychnea* (Ach.) Rabenh., *Physcia lychnea* (Ach.) Nyl., *Physcia polycarpa var. lychnea* (Ach.) Vain., *Psora candelaria* (L.) Baumg., *Psoroma candelarium* (L.) Gray, *Squamaria candelaria* (L.) Howitt, *Teloschistes candelarius* (L.) Fink, *Teloschistes controversus var. lychneus* (Ach.) Müll. Arg, *Teloschistes lychneus* (Ach.) Tuck., *Teloschistes parietinus var. lychneus* (Ach.) F. Wilson, *Xanthoria candelaria* (L.) Th. Fr., *Xanthoria controversa var. lychnea* (Ach.) Rabenh., *Xanthoria lychnea* (Ach.) Th. Fr, *Xanthoria parietina var. lychnea* (Ach.) J. Kickx f., *Xanthoria polycarpa* (Ach.) Vain.

Talo: folioso de tamaño no mayor a 3 mm, color anaranjado o amarillo brillante crece en agrupaciones como cojines o en colonias que se extienden a lo largo de la superficie en donde se establecen. Lóbulos delgados con presencia de soledios granulares en el margen o bajo estos. Apotecio: No presenta. Sustrato: arbustos.

***Roccellinastrum spongoideum* Follmann**

Sinonimia: No existen sinónimos

Talo: bisoideo, color verde blanquecino y con forma de crecimiento muy variable. Textura similar esponja muy suave, se desintegra muy fácilmente al tacto cuando el talo está mojado. No posee una corteza definida, interior hueco. Apotecios: pequeños, similar a protuberancias de color amarillo claro. Sustrato: sobre cactus, ocasionalmente sobre arbustos espinosos.

Usnea spp.

Talo: fruticosos con un cordón elástico al interior, de color verde amarillento a blanquecino. Erectos o pendulares, con o sin soledios, papilas o tubérculos. Ramificaciones simples o con ramificaciones secundarias. Apotecios: de color del talo, generalmente con estípites. Sustrato: arbustos y cactus

c) Clave de identificación

1. Crecimiento del tipo leproso o crustoso _____ 2
- 1'. Crecimiento del tipo folioso o fruticoso _____ 5
2. Talo leproso de color amarillo dorado o amarillo verdoso _____ 3
- 2'. Talo crustoso de color blanquecino o rojo anaranjado _____ 4
3. Color amarillo dorado o amarillo brillante, principalmente encontrado en cactus _____ ***Chrysothrix granulosa***
- 3'. Color amarillo verdoso, principalmente sobre arbustos secos _____ ***Chrysothrix pavonii***
4. Talo crustoso de color blanquecino con apotecios de color anaranjado _____ ***Caloplaca cerina***
- 4'. Talo crustoso color rojo anaranjado con apotecios del mismo color _____ ***Hosseusiella chilensis***
5. Crecimiento del tipo folioso _____ 6

- 5'. Crecimiento del tipo fruticoso_____10
6. Color anaranjado, de tamaño inferior a 4 mm_____ ***Polycaulionia candelaria***
- 6'. Color gris verdoso o blanquecino verdoso, con o sin cilios marginales de color negro_____7
7. Talo gris verdoso sin cilios, con divisiones dicotómicas_____ ***Everniopsis trulla***
- 7'. Talo gris verdoso o blanquecino verdoso con presencia de cilios_____8
8. Lóbulos menor a 1 mm de ancho y cilios largos_____ ***Leucodermia leucomelos***
- 8'. Lóbulos igual o mayor a 1 mm de ancho con cilios cortos y abundantes_____9
9. Márgenes de los lóbulos levemente enrollados o levantados dejando ver la cara inferior_____ ***Heterodermia folmannii***
- 9'. Márgenes de los lóbulos no enrollados, con forma y tamaño muy variable_____ ***Heterodermia multiciliata***
10. Crecimiento arbustivo o como "pompón"_____11
- 10'. Talo fruticoso con un cordón interno o parecido a una esponja_____12
11. Superficie con corteza continua, color verde blanquecino o verde grisáceo con partes negras, crece generalmente como "pompón" tanto en cactus o arbustos_____ ***Niebla ceruchis***
- 11'. Superficie de la corteza con cráteres u hoyuelos, color verde blanquecino con puntos negros y se desintegra fácilmente_____ ***Niebla tigrina***

12. Superficie similar a una a una esponja, color verde blanquecino, al estar húmedo se desintegra fácilmente al tacto_____ ***Roccellinastrum spongoideum***

12'. Talo fruticoso con un cordón interior, puede tener muchas ramificaciones, soraliós, papilas o tubérculos, no presenta daño físico al estar húmedo_____ ***Usnea spp.***

d) Diversidad liquénica

Al analizar la riqueza de la comunidad sin tomar en cuenta el tipo de forófito, se observa que existe una leve disminución de la riqueza de especies a medida que se avanza hacia el interior del parque a lo largo del transecto, con 18 taxones en FA, 17 en y 15 en FI, disminución que también se observa en el número total de individuos registrados. Para los índices de diversidad, Simpson se mantiene igual en los tres sectores (0,91) y Shannon se mantiene sobre 2,5(Tabla 2).

En cambio, al considerar el tipo de forófito, la riqueza de especies liquénicas en los cactus disminuye en dos taxones (13 en FA, 11 en IN y FI), mientras que para los arbustos este disminuye ocho taxones (15 en FA, 13 en IN y 7 en FI) (Figura 8; Tabla 3). En cuanto al número de individuos, este es mayor en los cactus que en arbustos, y para ambos forófitos el recuento de individuos disminuye a medida que se aleja del farellón, en el sector FI (Figura 9; Tabla 3). En cuanto a los resultados de los índices de diversidad, el índice de Simpson es igual para ambos forófitos tanto en el sector FARELLÓN como en el INTERMADIA (0,9 y 0,88 respectivamente) y con un valor menor para los arbustos del sector FINAL (0,75 en arbustos; 0,88 en cactus). Este

mismo patrón se obtiene con el índice de Shannon con valores superiores a 2 en todos los grupos a excepción en los arbustos del sector FINAL, cuyo valor desciende a 1,6 (Tabla 3).

Tabla 2. Resumen análisis diversidad de líquenes epífitos del sector Las Lomitas, PN Pan de Azúcar por sector muestreado. Taxa_S= Riqueza, Individuals= Número de individuos totales, Dominance_D= índice de dominancia, Simspon_1-D= índice de diversidad de Simpson, Shannon_H: índice de diversidad de Shannon

DIVERSIDAD DE LÍQUENES TOTAL			
	FA	IN	FI
Taxa_S	18	17	15
Individuals	137	94	87
Dominance_D	0,08	0,08	0,08
Simpson_1-D	0,91	0,91	0,91
Shannon_H	2,64	2,57	2,50

Tabla 3. Resumen de diversidad de líquenes epífitos del sector Las Lomitas, PN Pan de Azúcar, según forófito. Taxa_S= Riqueza, Individuals= Número de individuos totales, Dominance_D= índice de dominancia, Simspon_1-D= índice de diversidad de Simpson, Shannon_H: índice de diversidad de Shannon

DIVERSIDAD DE LÍQUENES POR TIPO DE FORÓFITO						
	FA		IN		FI	
	Arbusto	Cactus	Arbusto	Cactus	Arbusto	Cactus
Taxa_S	15	13	12	11	7	11
Individuals	53	84	27	67	21	66
Dominance_D	0,10	0,09	0,12	0,12	0,25	0,12
Simpson_1-D	0,90	0,91	0,88	0,88	0,75	0,88
Shannon_H	2,45	2,44	2,31	2,21	1,61	2,24

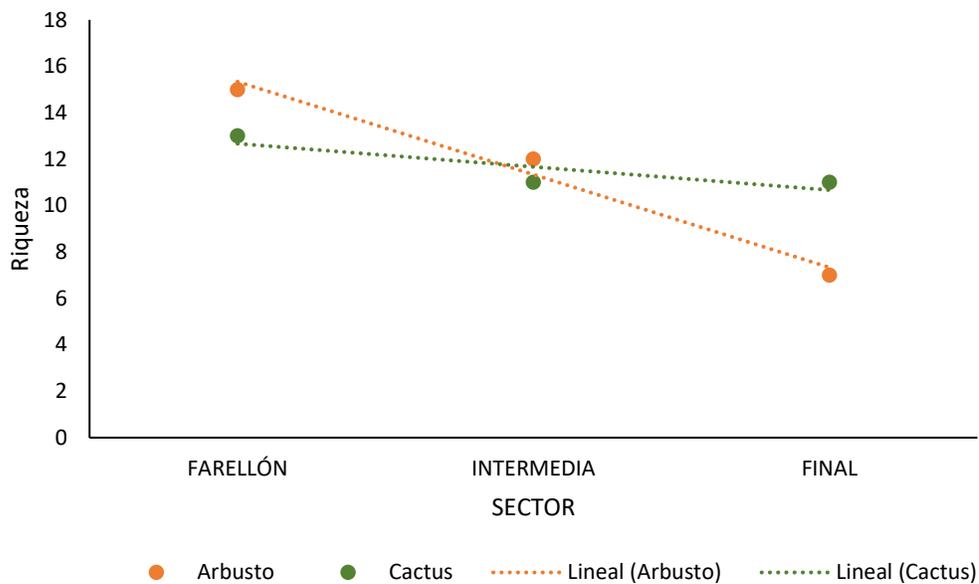


Figura 8. Riqueza de líquenes epífitos del sector Las Lomitas, PN Pan de Azúcar segregada por forófito y por sector muestreado. N= 10 de cada sustrato por sector

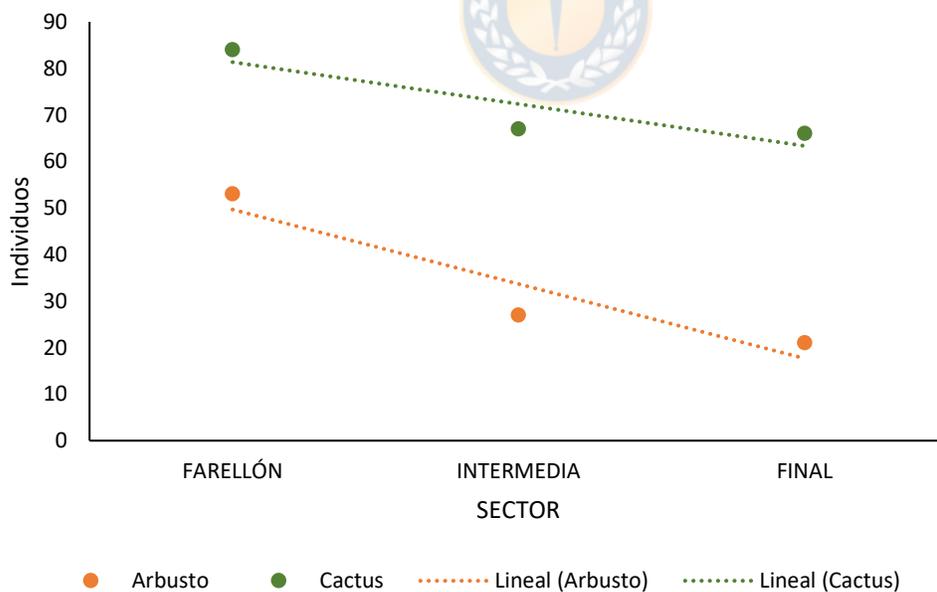


Figura 9. Número total de individuos del sector Las Lomitas, PN Pan de Azúcar para cada sector segregado por forófito muestreado. N= 10 de cada sustrato por sector.

Los análisis de agrupamiento (Figura 10 y Figura 11) a partir de las abundancias permiten visualizar que existen dos grupos claramente delimitados: (1) el grupo de los cactus, donde se observa que las especies de líquenes epífitos del sector IN son similares a los del sector FA. (2) y el grupo de los arbustos, donde se agrupan aquellos del sector IN con el sector FI, siendo las especies liquénicas que se encuentran sobre arbustos del sector FA más similares a las encontradas en cactus que de los arbustos del resto del transecto.

Por otra parte, el análisis de similitud para los datos de abundancia indica que no existen diferencias significativas para este parámetro cuando se considera solo es sector donde fueron muestreados, sin embargo, si existen diferencias cuando se analiza y compara el tipo de forófito (Anexo II-Tabla 9)

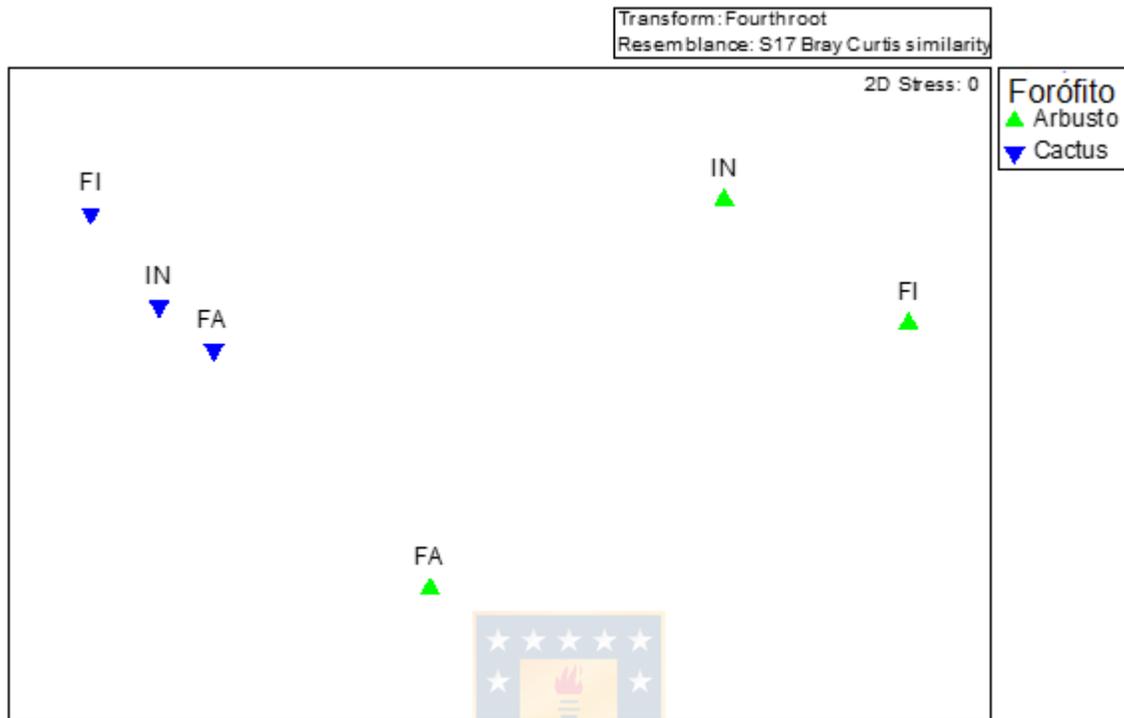


Figura 10. Análisis MDS realizado con los datos de abundancia de especies de líquenes epífitos del sector Las Lomitas, PN Pan de Azúcar, por sector muestreado. FA= FARELLÓN; IN=INTERMEDIA; FI=FINAL.

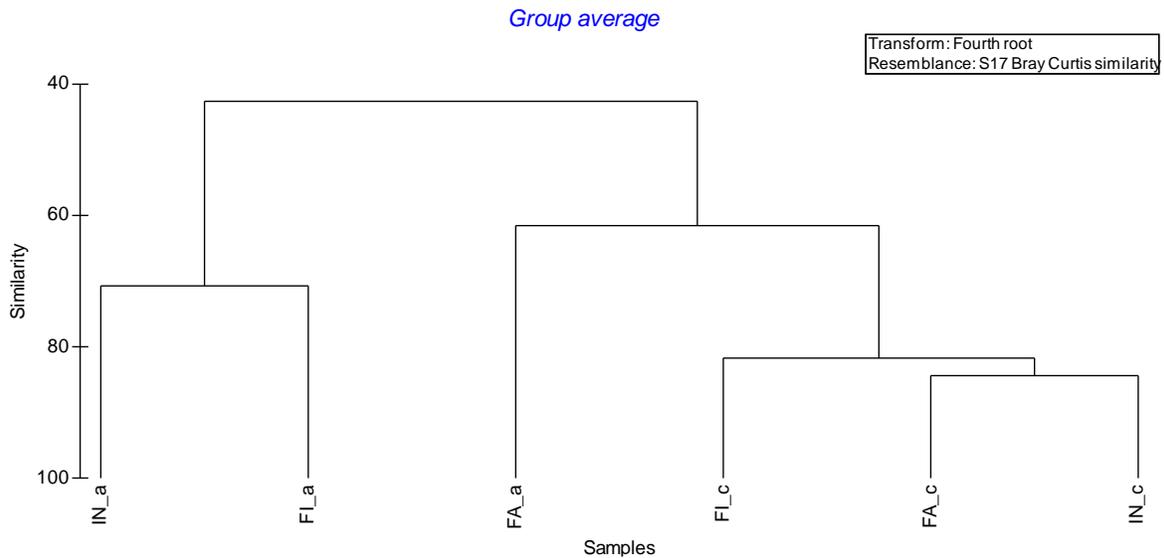


Figura 11. Cluster realizado a partir de las abundancia de las especies de líquenes del sector Las Lomitas PN Pan de Azúcar, de distintos sustratos. FA=FARELLÓN; IN=INTERMEDIO; FI=FINAL. a= arbusto; c=cactus.

El análisis de componentes principales realizados con los datos de abundancia de las especies (Anexo II-Tabla 8; Figura 12) nos indica que la variabilidad de las abundancias está dada en primer lugar por la presencia de los líquenes como *Ramalina* sp., *Roccellinasrum spongoideum* y *Lecanora* sp.; como segundo componente que explica la variación de la abundancia en los sectores muestreados encontramos a la especie *Niebla ceruchis* y *Niebla tigrina*.

En este análisis, se sigue observando el patrón de separación anteriormente mencionado; las especies de los arbustos separados de las de los cactus, para el caso de los cactus, los grupos FA-FI se encuentran más cercanos, mientras que para los arbustos los grupos IN-FI más similares entre ellos.

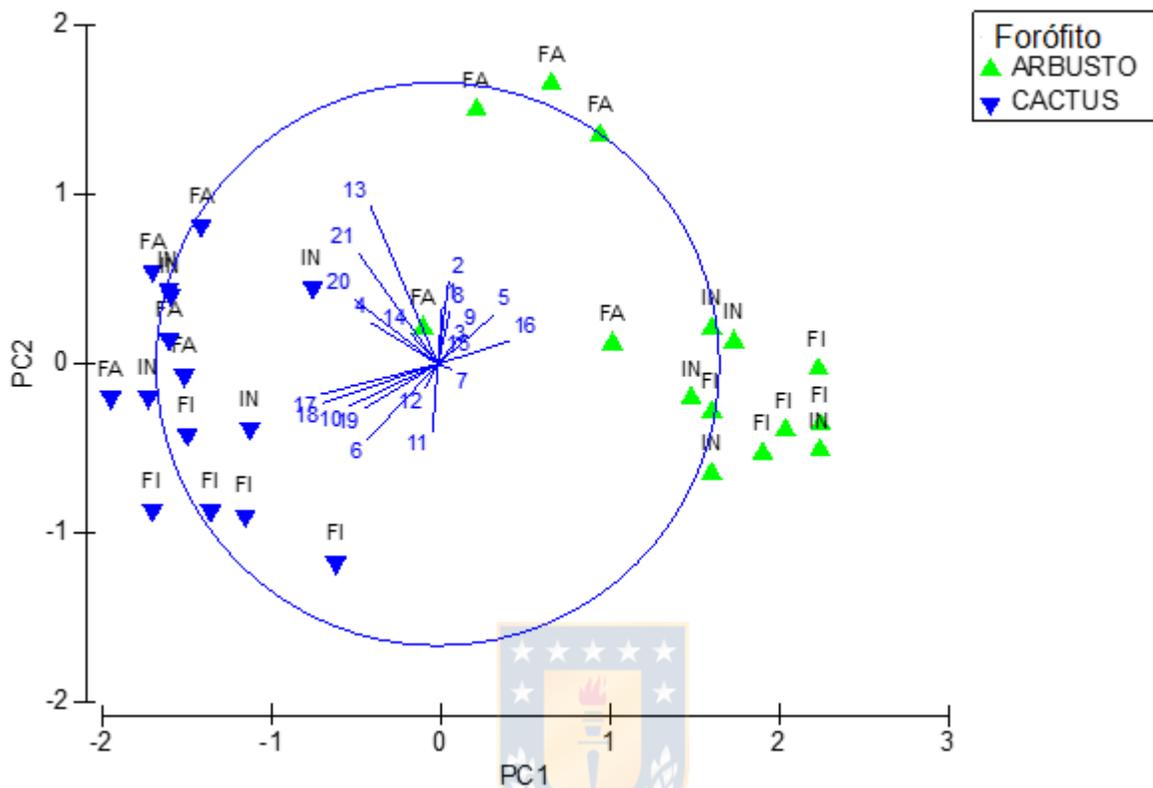


Figura 12. Análisis de componentes principales realizado con la abundancia de las especies de líquenes del sector Las Lomitas, PN Pan de Azúcar. FA= FARELLÓN; IN=INTERMEDIA; FI=FINAL. PC1: 48,1% ;PC2: 9,5%. 1.*Alectoria* sp. 2.*Caloplaca cerina* 3. *Caloplaca chilensis* 4.*Chrysothrix granulosa* 5. *Chrysothrix pavonii* 6.*Everniopsis trulla* 7.*Heterodermia follmannii* 8. *Leucodermia leucomelos* 9. *Heterodermia multiciliata* 10. *Lecanora* sp. 11.*Lepararia* sp 12. Sp1 13. *Niebla ceruchis* 14. *Parmelia* sp. 15. *Physcia* sp. 16. *Polycauliona ascendes*. 17 *Ramalina* sp. 18.*Roccellinastrum spongoideum* 19. *Sterocaulon* sp. 20.*Usnea* sp 21. *Niebla tigrina*

III. ANÁLISIS DE COBERTURA

La cobertura de líquenes epífitos (CLE) sobre cactus disminuye a medida que aumenta la distancia con el farellón, en promedio la CLE del sector FA es de 26.55% en exposición norte y 27.72% en exposición sur. Para el sector IN, la CLE exposición norte es de 17.86% mientras que en exposición sur es de un 22.89%. Finalmente, para el sector FI, los porcentajes de cobertura son de 12.51% en exposición norte y 8.94% en exposición sur (Figura 13.1).

En relación con la CLE y la comparación por especie (Figura 13.2, Figura 13.3, Figura 13.4 y Figura 13.5), las especies del género *Usnea* spp. y *Ramalina* spp. (agrupadas como “mix pendulosos”, de manera similar a Stanton (2015) son las que alcanzan el mayor valor de cobertura en todos los sectores como también en ambas exposiciones, siendo los cactus que se encuentran en el sector FA donde la CLE alcanza el mayor valor, disminuyendo a medida que aumenta la distancia con el farellón. En cuanto a *Chysothrix granulosa*, la CLE alcanza mayores porcentajes en exposición sur, y en esta exposición aumenta el porcentaje de cobertura cuando aumenta la distancia con el farellón. Para *Everniopsis trulla* el mayor porcentaje se alcanza en la exposición norte en el sector final del transecto, en cambio para la exposición sur el mayor porcentaje se encuentra en el sector del farellón. Finalmente, *Roccellinastrum spongoideum*, liquen endémico y de talo bisoideo, alcanza un mayor porcentaje de cobertura en los cactus del sector FI del transecto en la exposición norte, pero posee una mayor frecuencia en la exposición sur a lo largo de todo el transecto.

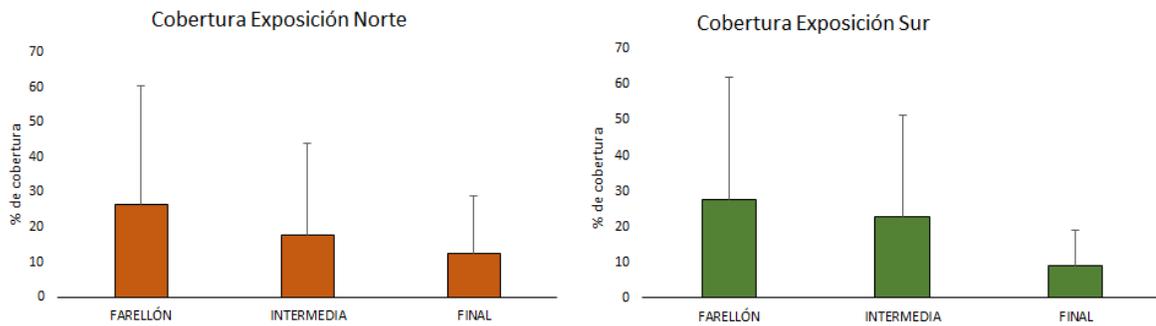


Figura 13. 1 Cobertura general de líquenes sobre cactus en los tres sectores muestreados del sector Las Lomitas, PN Pan de Azúcar. FARELLÓN = 0Km, INTERMEDIA= 1,5 Km y FINAL = 6,5 Km; valores promedio (n=15±DE)

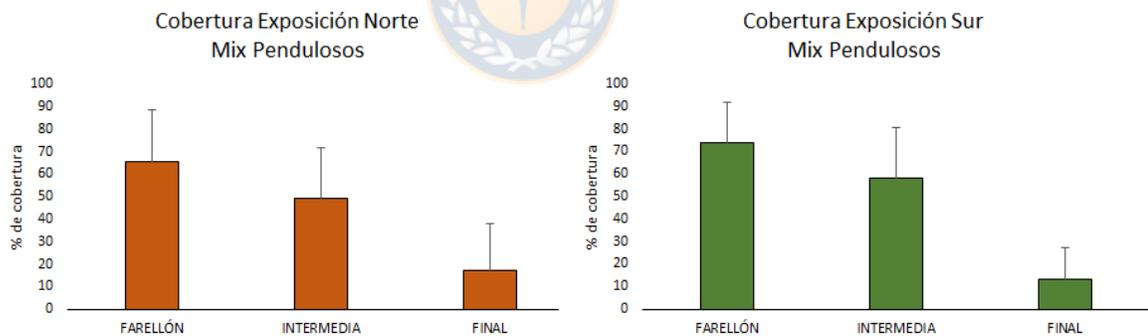


Figura 13.2 Cobertura de los líquenes del género *Usnea* spp y *Ramalina* sobre los cactus de los tres sectores muestreados del sector Las Lomitas, PN Pan de Azúcar. Las distancias con el farellón es FARELLÓN = 0Km, INTERMEDIA= 1,5 Km y FINAL = 6,5 Km; valores promedio (n=15±DE)

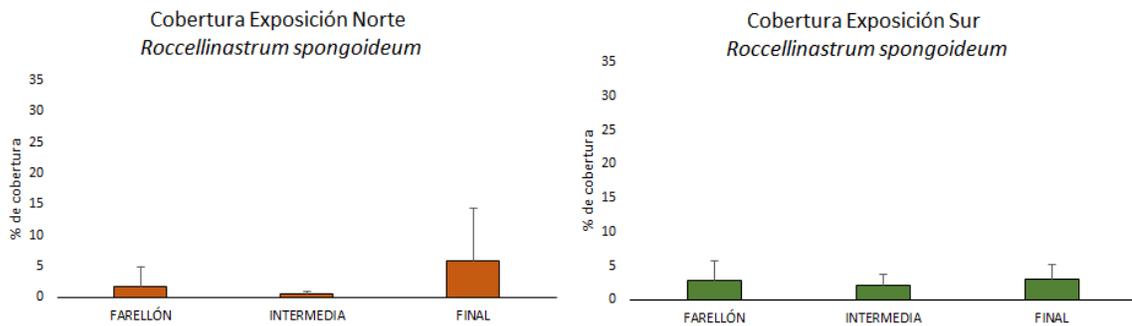


Figura 13. 3 Cobertura de la especie *Roccellinastrum spongoideum* sobre los cactus de cada sector muestreado del sector Las Lomitas, PN Pan de Azúcar. Las distancias con el farellón es FARELLÓN = 0Km, INTERMEDIA= 1,5 Km y FINAL = 6,5 Km; valores promedio (n=15±DE)

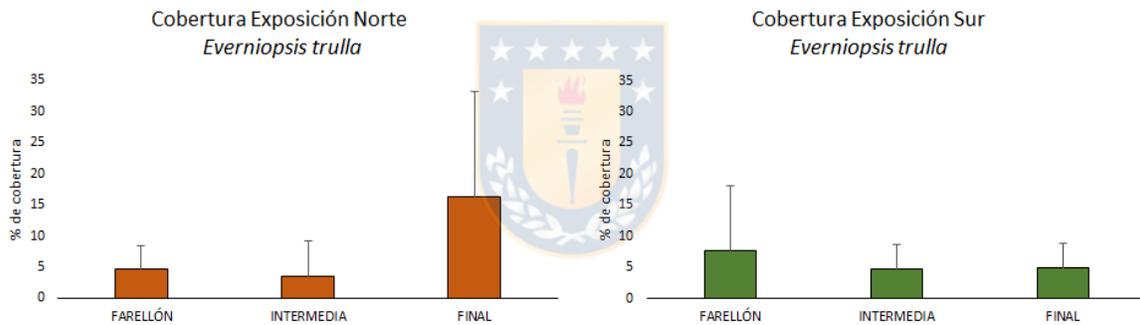


Figura 13.4 Cobertura de la *Everniopsis trulla* sobre los cactus de cada sector muestreado del sector Las Lomitas, PN Pan de Azúcar. Las distancias con el farellón es FARELLÓN = 0Km, INTERMEDIA= 1,5 Km y FINAL = 6,5 Km; valores promedio (n=15±DE)

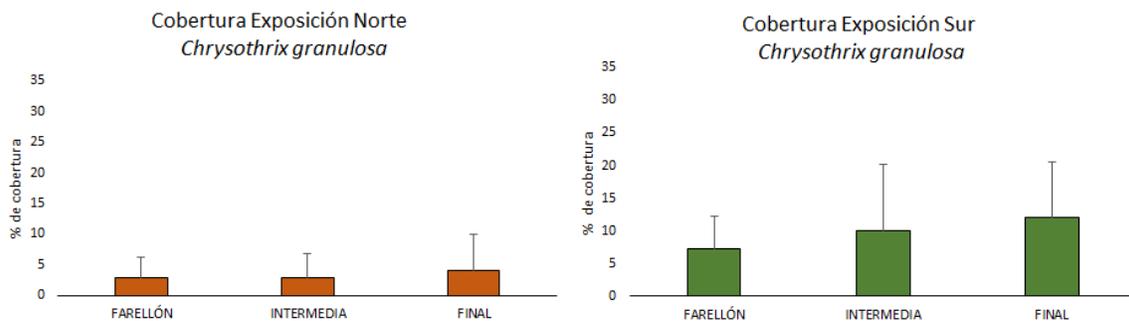


Figura 13.5 Cobertura de la especie *Chrysothrix granulosa* sobre los cactus cada sector muestreado del sector Las Lomitas, PN Pan de Azúcar. Las distancias con el

farellón es FARELLÓN = 0Km, INTERMEDIA= 1,5 Km y FINAL = 6,5 Km; valores promedio ($n=15\pm DE$)

Los análisis estadísticos indican que existen diferencias significativas ($p<0,05$) en el porcentaje de cobertura en los cactus tanto en promedio como en exposición norte y sur. El análisis post hoc muestra que la CLE entre los cactus del sector FA comparados con aquello de FI es significativamente distinto en todos los parámetros analizados, mientras que al comparar la CLE del sector IN, este se diferencia significativamente con el sector FI sólo en la cobertura promedio y la cobertura de exposición sur (Anexo IV -Tabla 11).

IV. COMPARACIÓN DE VARIABLES PARA DIVERSIDAD

Los resultados del análisis PERMANOVA indican que tanto la humedad relativa promedio ($p= 0,0028$) de los sectores analizados como el tipo de forófitos ($p=0,0001$) influyen de manera significativa en la diversidad, además la interacción de ambos factores ($p=0,0015$) también resulta significativa (Anexo III -Tabla 10)

V. ANÁLISIS FISIOLÓGICOS

a) Dinámica de desecación en talos hidratado con agua líquida

La especie foliosa *Everniopsis trulla*, aumenta su peso hidratado un 175% con respecto a la masa del talo al inicio del experimento, valor que baja a 108% luego de una hora de exposición al aire, a las 3 horas de deshidratación presenta un 7.7% de

agua en el talo. Finalmente, después de seis horas iniciado el proceso de desecación (Anexo V-Tabla 12; Figura14).

Para la segunda especie expuesta a desecación, *Roccellinastrum spongoideum*, el mayor valor de agua en el talo corresponde a 64.6%. Luego de una hora de desecación el porcentaje de agua en el talo baja a 11,3%, y a las tres horas este valor disminuye a 0% (Anexo V-Tabla 12; Figura14), perdiendo toda el agua inicialmente absorbida

La especie fruticosa, *Niebla ceruchis*, alcanza un máximo de 230% de agua en el talo. Luego de transcurrir la primera hora de desecación, el valor de agua en el talo disminuye a 172,5%, después de tres horas un 93% y finalmente, transcurridas seis horas desde el inicio del experimento alcanza un valor de 31% de agua en el talo (Anexo V-Tabla 12; Figura14).



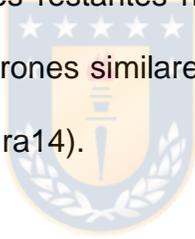
b) Dinámica de desecación en talos hidratados con vapor de agua

Para la primera especie, *Everniopsis trulla*, el valor máximo promedio de porcentaje agua en el talo es de 150%, a una hora de desecación disminuye a un 75.65% de agua en talo, luego de transcurrir tres horas de deshidratación contiene un 60.65% de agua en el talo y al final del experimento el valor es de 0% (Anexo V-Tabla 12; Figura14).

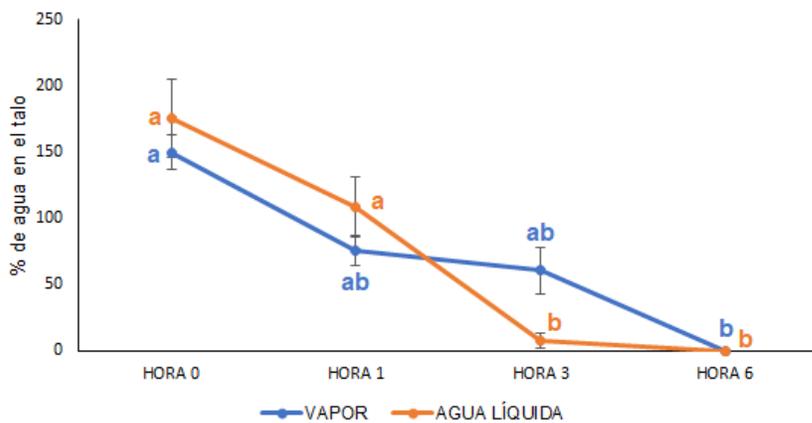
En cuanto a *Roccellinastrum spongoideum* alcanza 115% de agua en el talo, pasada una hora del inicio del experimento pierde cerca de un 10% de agua. Cuando ya transcurren tres horas del proceso de deshidratación, el talo contiene un 57% del agua, finalizando con un 2.7% a las 6 horas iniciado el experimento (Anexo V-Tabla 12; Figura14).

Finalmente, para *Niebla ceruchis*, el porcentaje máximo de agua en el talo es de 154%, transcurrida una hora de desecación el valor baja a 125%. Luego de tres horas de desecación, el talo ha perdido un 89% de agua respecto a la absorbida inicialmente para terminar con un 48.75% a las 6 horas del experimento (Anexo V-Tabla 12; Figura14).

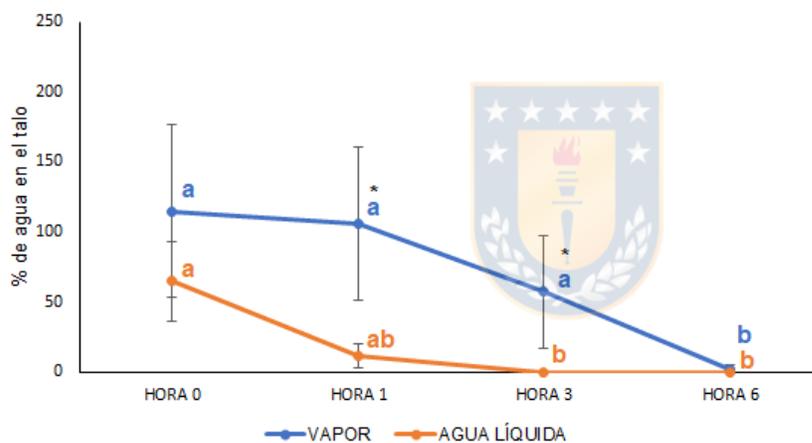
La única especie que muestra diferencias significativas entre los tratamientos de agua líquida y vapor es *Roccellinatrum spongoideum*, estas diferencias comienzan a 1 hora iniciado el experimento y se mantiene así durante las siguientes horas hasta el final del experimento. Las dos especies restantes no muestran diferencias significativas entre tratamientos y muestran patrones similares de desecación (Anexo V-Tabla 13, Tabla 14, Tabla 15, Tabla 16; Figura14).



Everniopsis trulla



Roccellinastrum spongoideum



Niebla ceruchis

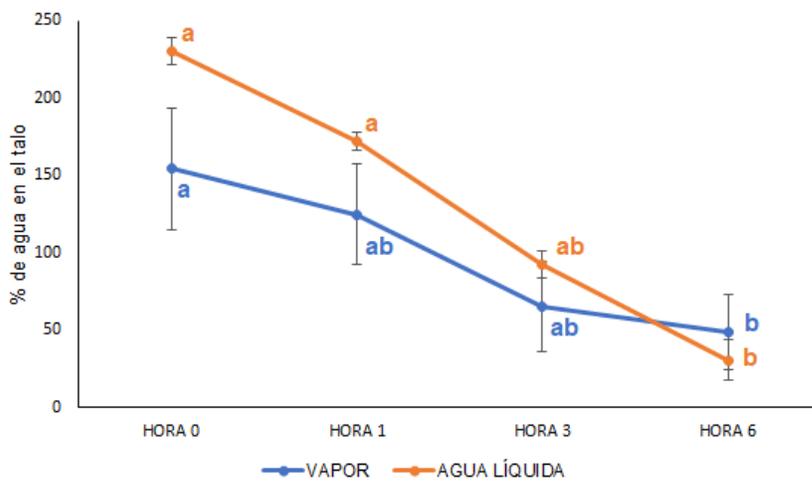


Figura 14. Dinámica de desecación de talos liquénicos recolectados en el sector Las Lomitas, PN Pan de Azúcar, durante 6 horas con dos tipos de tratamiento de hidratación: agua líquida y vapor. Letras distintas indican diferencias significativas para el mismo tratamiento * indica diferencias significativas entre tratamientos



DISCUSIÓN

Para poder comprender los cambios en la composición de la comunidad de líquenes epífitos del sector Las Lomitas del Parque Nacional Pan de Azúcar es necesario conocer las condiciones climáticas a las que se enfrentan además de las características intrínsecas de las especies que permiten su sobrevivencia. También, el estudiar las diferencias de las comunidades entre forófitos distintos permite ampliar el concepto de los factores que influyen en el establecimiento de los líquenes que comparten condiciones ambientales abióticas similares.

Este trabajo se diferencia de otros estudios de líquenes en los oasis de niebla chilenos en que intenta una síntesis entre un alcance florístico y ecofisiológico, lo que permite comprender de manera más completa cómo se comporta esta criptobiota centrándose en organismos que son bioindicadores de condiciones climáticas, además de ser un grupo poco estudiado.

I. CARACTERIZACIÓN MICROCLIMÁTICA

Al analizar las condiciones microclimáticas a las cuales se enfrentan los líquenes epífitos del sector Las Lomitas, es necesario observar cómo es la variación de estas durante el ciclo diario. Y aunque los valores promedios de las variables microclimáticas se mantienen constantes en los sectores analizados, estos no presentan la misma tendencia durante todo el día.

El sector FA, dado que es el más cercano a la entrada de la neblina, se caracteriza por tener una humedad relativa del aire constante, tendencia que también se observa en

la temperatura a lo largo del día. Al contrario de los demás sectores, que se encuentran más alejados del farellón, donde la humedad relativa del aire disminuye a medida que la temperatura registra un leve incremento. Este patrón también se ve relacionado con los datos registrados correspondientes a la Radiación Fotosintéticamente Activa, la cual aumenta en todos los sectores a lo largo del día, pero su variación es mayor en el sector FA, lo que puede estar dado por el paso constante de neblina que impide la incidencia directa de la luz, de manera contraria a los otros sectores, donde el sector FI (el más lejano al farellón) es el que posee los valores de radiación más altos y con menos variación (Figura 5).

Si a lo anterior le sumamos los datos de velocidad y ráfagas de viento, se observa en los sectores IN y FI un periodo entre las 12:00 a 15:00 hrs donde hay un aumento en la velocidad de ambos parámetros, para luego descender entre las 16:00 a 18:00 hrs. Luego de este descenso se registran los valores máximos de humedad relativa del aire y una baja en la temperatura y radiación. Esto se explica dado que, con el aumento en el viento, la neblina puede ingresar a los sectores más alejados del farellón y al comenzar el atardecer (menor radiación), junto con la baja en la velocidad del viento, la neblina puede permanecer por más tiempo en estos sectores con una evaporación más lenta dada la disminución en la temperatura.

La ocurrencia de la neblina en el sector Las Lomitas del Parque Nacional Pan de Azúcar fue estudiado por Lehnert et. al, (2018), a través de la instalación de dos estaciones climáticas con 250 m de distancias y a través de distintos modelamientos.

Aunque la distancias entre estas estaciones es menor en comparación a las instaladas para esta investigación, presenta resultados similares, siendo el flujo de agua total mayor en la estación que se encuentra más alejada del farellón (2,53 lm^{-2} versus 3.98 lm^{-2}).

Rundel et al en (1996) describe que la humedad del parque Pan de Azúcar varía entre 80% y 85% durante la noche, con un promedio anual entre 70% y 60%. Estos valores coinciden con los obtenidos con nuestro estudio, pero además de ser valores para un sector distinto a Las Lomitas, falta información sobre la fluctuación de la humedad relativa del aire entre distintos sectores del parque.

Thompson et al., (2003) describe la temperatura de varios sitios en el Parque Nacional Pan de Azúcar, incluyendo al sector Las Lomitas, siendo los valores entre los 2,9°C a 26,1°C, los cuales corresponden mínimos y máximos registrados en comparación a los otros sectores. Estos valores son similares a los registrados en este estudio, pero a pesar de que los registros corresponden a los mismos periodos (julio) las temperaturas máximas son mayores que las registradas por Thomspson et al., (2003). También cabe destacar que la estación utilizada en ese estudio se encuentra 600 m al este de la estación FA y 750 m al oeste de la estación IN.

También Jung et al., (2019) describe la variación en temperatura (del aire y suelo) y radiación fotosintéticamente activa para el sector Las Lomitas para un año. Tanto los valores de temperatura del aire (promedio de 11°C durante el periodo julio-septiembre)

como los de radiación (sobre 2000 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$ en verano) son similares a los resultados de este estudio, tanto en promedio como en la hora en que se presentan las máximas.

En síntesis, en el sector del farellón las condiciones microclimáticas se mantienen más estables en relación con los otros sectores, ya que la constante entrada de neblina permite no solo mantener altos porcentajes de humedad relativa del aire durante todo el ciclo diario, sino también permite que la temperatura sea menor y más estable y que la radiación sea menor. Mientras que, en los sectores más alejados donde la neblina puede entrar en ciertos momentos del día, presentan temperaturas y radiación más altos y una de alta humedad relativa del aire en periodos cortos.

II. DIVERSIDAD LIQUÉNICA

En total, se recolectaron al menos 21 taxones distintos de líquenes, de los cuales se identificaron 12 a nivel de especie. Los 9 tipos restantes, se lograron identificar los géneros *Ramalina* spp y *Usnea* spp se pudieron identificar correctamente, estos dos géneros crecen mayoritariamente sobre cactus (tratados como “mix pendulosos” en los estudios de cobertura de este trabajo, como lo hizo Stanton (2015)), dado que se enredan entre sí haciendo difícil la separación de ambos sin provocar daños estructurales, lo que sumado a la falta de claves para estas especies no permitió su identificación a nivel más precisa. Los demás taxones en su mayoría son líquenes del tipo crustosos (talos afines a los géneros *Lecanora*; *Lepraria*) o talos de tamaño inferior a 1 mm (talos afines a *Sterocaulon* o morfotipo Sp1), aunque también encontramos talos de macrolíquenes de los cuales no se pudo obtener mayor información para

poder identificar ya que la recolección de especímenes fue muy escasa o única (talos afines al género *Physcia/Alectoria/Parmelia*)

Del inventario propuesto en este trabajo, solo encontramos una especie endémica (*R. spongoideum*) y una nativa (*C. chilensis*), las otras especies son de distribución más amplia con presencia en otros países sudamericanos y en América del norte (donde encontramos ambientes desérticos como Baja California).

Otra característica que hay que tener en cuenta de que todas especies son epífitas, pero pocas de estas son exclusivas de un forófito (cactus o arbustos), sin embargo, las comunidades de los arbustos se encuentran separadas de aquellas de los cactus a excepción de los arbustos del sector FA, esto probablemente se deba a la estabilidad de las condiciones climáticas y la cercanía que hay entre ambos forófitos. Además, los arbustos del sector FA crecen de manera más erecta en comparación a los que se encuentran en los sectores interiores, lo que los hace estar más expuestos al calor y al viento. A esto se suma que las comunidades de líquenes creciendo sobre cactus, se ven favorecidas porque pueden ser más estables por el microclima que se crea gracias a las estructuras de las cactáceas. Al comparar la importancia de los factores humedad relativa y el tipo de forófito en el que se encuentran las especies, encontramos que ambas variables como la interacción entre estas son significativas al momento de explicar las diferencias en las comunidades liquénicas. Para comprender mejor como estos factores afectan a los líquenes hacen falta estudios sobre los

cambios microambientales entre los forófitos, así comprender si los factores microambientales influyen en estas comunidades.

Existen diversos trabajos analizando las diferencias en distribución de líquenes en ambientes desérticos, como lo son en el desierto de Namibia (Schieferstein & Loris, 1992; Lalley et al., 2006) y Baja California (Nash et al., 1979), aunque estos estudios hacen referencia a líquenes terrícolas y la distancia entre los puntos de muestreo es considerablemente diferente a los realizados en este estudio, una de las conclusiones compartidas es la importancia de las variables ambientales tanto a escala macro como micro, y no solo en relación a las condiciones climáticas, sino también a variables como el pH, la geografía entre otros (Nash et al. 1979).

Por lo tanto, respecto a la interrogante de si el tipo de forófito influye en la comunidad líquénica, en este trabajo se pudo demostrar que si existen diferencias entre los líquenes dependiendo del forófito, en este caso entre cactus y arbustos. Pero también las condiciones climáticas influyen las comunidades.

III. COBERTURA DE LÍQUENES EPÍFITOS

El estudio la cobertura de líquenes epífitos sobre los cactus (CLE) en especies analizadas sean frecuentes en el sector Las Lomitas, nos permite entender como las condiciones climáticas afectan el establecimiento de estas. Ya que, al mantener el forófito y la especie como variables constantes, podemos visualizar directamente como los factores microclimáticos influyen en la distribución o permanencia de estas, lo que además se puede tomar como una aproximación a la pérdida de biomasa líquénica

ligado a los cambios microclimáticos, ya que a mayor CLE existen una mayor cantidad de talos que representan una mayor biomasa.

La tendencia general observada en este estudio, indica que la CLE disminuye a medida que aumenta la distancia desde el farellón costero, tendencia que esta altamente marcada por la disminución de la cobertura de líquenes pendulosos (*Usnea* spp y *Ramalina* spp), los cuales son los que obtienen el mayor porcentaje de cobertura en todos los sectores muestreados. Por otro lado, las otras especies no siguen el patron general anteriormente descrito, *Everniopsis trulla* aumenta su CLE en los cactus del sector FI pero solo en la exposición norte, patrón que se repite con *Roccellinastrum spongoideum*. Mientras que con *Chrysothrix granulosa* aumenta su CLE a medida que aumenta la distancia desde el farellón pero solo en la exposición sur.

Stanton (2015) describió cambios en la distribución de líquenes sobre cactus del sector Las Lomitas, donde se destaca la relación entre los cambios de distribución de esta especie en las columnas de los cactus y la morfología de estos, donde aquellos líquenes expuestos a barlovento eran más cortos y erectos mientras que los expuestos a sotavento eran más pendulosos. Estos resultados indican que las variables microambientales propias del forófito en que se encuentra influyen en la distribución de las especies, además de la importancia de la morfología en los líquenes para hacer frente a las distintas condiciones ambientales.

Ahora, al enfocarnos en las otras especies analizadas, el aumento de la CLE puede explicarse por dos razones: en primer lugar, la baja en la presencia de las especies

pendulosas a medida que aumenta la distancia desde el farellón permite que otras especies puedan expandir el espacio que ocupan o sean más visibles, esto último debido a que en los sectores donde el “mix pendulosas” es más abundante, las otras especies pueden establecerse bajo o sobre estas (lo que podría implicar una subestimación del CLE de las demás especies en los sectores más cercanos al farellón).

Y en segundo lugar, a características propias de cada especie, *Chrysothrix granulosa* que posee un talo leproso creciendo como una especie de polvo apegada al forófito, este tipo de crecimiento permite que la dispersión sea efectiva cuando ocurre una fragmentación en el talo (Honegger , 2012) lo que puede ocurrir con el flujo de aire. El liquen *Roccellinastrum spongoideum* posee un talo bisoideo y hueco por dentro, lo que hace tener una alta relación volumen/masa del talo (alto volumen con un peso menor comparado a otras especies), lo que también ayuda su dispersión a través del aire y *Everniopsis trulla* puede tener un talo folioso o subfruticoso dependiendo de las condiciones en las que se encuentre, optimizando de mayor manera el área disponible para la captación de agua.

Otra característica que puede explicar de las otras especies puedan aumentar su presencia en los cactus a medida que aumenta la distancia con el farellón es la pigmentación, Kershaw en (1975) describe diferencias en la temperatura del talo entre pigmentación blanca y negra, donde aquellos talos blancos conservaban una temperatura menor que los talos oscuros, *R. spongoideum* presenta este tipo de

pigmentación, además *E. trulla* se observa más blanquecina en algunos lugares del parque, lo que les confiere una mayor resistencia a las condiciones de alta temperatura y radiación, como las que se encuentran en los sectores IN y FI.

Estudiar las características fisiológicas de estas especies además de las morfológicas llevaría a un mejor entendimiento de este cambio de distribución de las especies.

IV. DINÁMICA DE DESECACIÓN

Los resultados de las dinámicas de desecación muestran que las especies reaccionan distinto a los distintos tratamientos de hidratación. Cuando se utiliza agua líquida *Niebla ceruchis* es la especie que más absorbe este recurso (230%), seguida por *Everniopsis trulla* (175%), siendo *Roccellinastrum spongoideum* la especie con menos absorción al utilizar esta forma de recurso (64%). Pero al utilizar el agua en forma de vapor como medio de hidratación, todas las especies presentan valores máximos de porcentaje de agua en el talo similares (entre 115% al 154%). También cabe destacar al comparar como ocurre la pérdida de agua entre los dos tratamientos se observan patrones distintos, ya que cuando se hidratan con agua líquida la pérdida sigue una tendencia más lineal que al ser hidratadas con vapor, donde para las especies *E. trulla* y *R. spongoideum* presentan un menor porcentaje de agua en el talo con el tratamiento de agua líquida que con el tratamiento con agua forma de vapor luego de tres horas de deshidratación.

En este estudio, las tres especies cuentan con morfologías diferentes que explican las dinámicas de desecación. *Niebla ceruchis* es un liquen con crecimiento arbustivo, lo

que optimiza la relación de superficie/masa que permite la captación y a la vez la pérdida de esta. Esta relación explica que sea la especie que absorbe una mayor cantidad de agua y es capaz de retenerla por más tiempo (mayor a 40% de agua del talo luego de seis horas). Además, se ha observado que cuando el talo de *N. ceruchis* está hidratado presenta poros en su corteza lo que podría permitir el ingreso más rápido de agua hacia el estrato algal que si se realizara por difusión a través de los demás estratos (Marín-Cruz, Palfner, & Casanova-Katny, 2018).

En cuanto a *Everniopsis trulla* que posee un crecimiento semi arbustivo, al ser folioso la relación superficie/masa le permite absorber grandes cantidades de agua, pero con menor capacidad de retención comparada con *N. ceruchis*, lo que explica que pierda la totalidad del agua durante el experimento. Finalmente, *Roccellinastrum spongoideum* la única especie que tiene diferencias entre tratamientos, es una especie que no posee corteza y tiene un talo hueco, lo que hace que tenga una menor capacidad de absorción y retención de agua, pero este último parámetro es más efectivo en el tratamiento de vapor. Este comportamiento puede deberse a que esta especie es endémica de los oasis de niebla del desierto costero chileno, haciéndole una especie altamente adaptada y condicionada a utilizar de manera más eficiente el recurso hídrico disponible en estos sectores, lo que podría explicar que pueda establecerse en los lugares más lejanos al farellón en el sector Las Lomitas.

Otro aspecto que debe considerarse es la distribución de las especies dentro del sector Las Lomitas, *R. spongoideum* y *E. trulla* son especies que se encuentran dentro de

todo el sector muestreado, estableciéndose sobre los cactus que se encuentran más alejados del farellón costero, mientras que *N. ceruchis* se encuentra solo en los sectores IN y FA. Dado que en estos sectores se encuentran más cercanos al input de neblina, se observó durante los terrenos que es común ver como esta se condensa y gotea en los cactus, lo que es menos común en el sector FI. La capacidad de *N. ceruchis* de utilizar de manera más eficiente el agua líquida que de vapor puede ser uno de los factores que influyen en que no se presente en lugares donde el agua en esa forma no se presente.

Como se ha mencionado anteriormente, la morfología toma un rol importante para los procesos fisiológicos en líquenes, entre ellos la capacidad de capturar el agua y retenerla. Para líquenes desérticos no existen estudios comparando la desecación de estos con distintos tratamientos. Palmer Jr & Friedmann (1990) compararon la captación de agua de dos especies del desierto de Naveg con el talo íntegro y quebrado, encontrando que aquellos quebrados presentan una menor captura de agua que los que se mantuvieron íntegro.

Lange et al. (2006) estudió como el contenido de agua en el talo está relacionado con la actividad fotosintética en una especie terrícola del desierto de Namibia, donde se demuestra que el rango óptimo de fotosíntesis se encuentra entre un 80%-100% de agua en el talo, mientras que bajo 70% o sobre el 130% de agua en el talo ocurre una suprasaturación de la fotosíntesis. Si este fenómeno se repitiera con las especies tratadas en este estudio, sería más probable que con los tratamientos de agua líquida

la fotosíntesis positiva neta fuera menor que en el tratamiento de vapor para las especies *E. trulla* y *N. ceruchis*. En cambio *R. spongoideum* absorbe de manera más eficiente el agua en forma de vapor no superando el 115% agua en el talo, por lo que podría estar fotosintéticamente activo con el máximo de porcentaje de agua posible. Ya que en el sector Las Lomitas el recurso hídrico se presenta en mayoritariamente en forma de vapor, y que las tres especies tienen valores de agua en el talo similares con ese tratamiento, podría ser un indicio de la absorción de este recurso se hace de la manera más óptima para no comprometer la fotosíntesis positiva neta, aunque para poder afirmarlo hacen falta estudios de cuales son los valores de fotosíntesis para los distintos tratamientos y en distintos valores de porcentaje de agua en el talo.

En cuanto a las diferencias entre agua líquida y vapor, (Blum, 1973) indica que las diferencias en la utilización del recurso se reflejan en las características morfológicas y anatómicas, como lo pueden ser la forma de crecimiento, el grosor de la corteza entre otros elementos (Rundel, 1978). De Vries & Watling (2008) compararon la utilización de agua líquida y en forma de vapor en líquenes foliosos de un ambiente semi-árido, sin encontrar diferencias entre los tratamientos y recalcando la importancia de la morfología al momento de analizar los resultados.

CONCLUSIONES

Este trabajo permitió la identificación de 12 especies de líquenes epífitos de un total de 21 taxones registrados en el sector Las Lomitas del Parque Nacional Pan de Azúcar, agrupadas en 6 familias distintas, dentro de las cuales encontramos especies endémicas, nativas, compartidas con otros países del cono sur y cosmopolitas, con solamente una clasificada en categoría de conservación (*Chrysothrix pavonni*, Preocupación menor LC)

Este es el primer trabajo que resume y describe las especies de macrolíquenes epífitos que se encuentran en el sector Las Lomitas. El aumentar los sustratos muestreados, los sectores y el tipo de especies aumentará el número de especies, de tal manera conocer de mejor manera la biodiversidad del parque y como estos organismos se asocian a las condiciones climáticas de los oasis de neblina.

En cuanto a los análisis de diversidad de forófitos analizados, para este trabajo se separó entre cactus y arbustos, lo que permitió comprender como los líquenes son influenciados por las diferencias que existen en los lugares donde se establecen. Siendo las comunidades de líquenes sobre cactus más estables que aquellas que se encuentran en los arbustos. A futuro sería interesante poder estudiar las comunidades que se encuentran en otros cactus (se observó en terreno que en lugares donde se encuentran especies de *Copiapoa* spp también se pueden observar líquenes creciendo sobre estas) y poder estudiar las diferencias en la diversidad liquénica entre arbustos de especies distintas.

En cuanto al estudio del microclima, se pudo demostrar que el conjunto de condiciones microclimáticas cambia a medida que aumenta la distancia desde el farellón, donde existe una disminución en la humedad relativa del aire, acompañado de un aumento en la temperatura y radiación fotosintéticamente activa. Aunque el efecto de estas variables sobre las comunidades liquénicas es distinto dependiendo del forófito, los datos de este trabajo indican que tanto las condiciones microclimáticas y el tipo forófito influyen en la ecología los líquenes. Las comunidades que se encuentran sobre los cactus se mantienen más estables en aspectos de riqueza y abundancia a lo largo del transecto, contrario a lo observado en los arbustos, donde es más clara la disminución en la riqueza y abundancia de las especies. Estos patrones también se reflejan en los índices de diversidad, obteniéndose valores más estables en los cactus comparados a los de los arbustos.

Los análisis de agrupamiento también permiten comprender como el tipo de forófito y las condiciones microclimáticas modelan las comunidades liquénicas. Donde en el sector con condiciones más estables (FA) las especies son compartidas por ambos forófitos, pero al alejarse del farellón y con el cambio de las condiciones climáticas las especies de los cactus son distintas a las de los arbustos.

Aunque la composición de la comunidad liquénica de los cactus no es influenciada por los cambios microclimáticos, estos si pueden explicar porque la CLE desciende a medida que aumenta la distancia en la línea costera. Donde a pesar de la estabilidad de los cactus ayudan a que se mantenga las especies, la biomasa de estos disminuye.

En cuanto a la dinámica de desecación, solo la especie endémica de los oasis de neblina chilenos muestra una mayor eficiencia utilizando vapor de agua, a diferencia de los otros dos especímenes que cuentan con un rango de distribución más amplio lo que podría influir en su falta de especialización para la utilización de este recurso. Además, se destaca la importancia de la morfología funcional para explicar el funcionamiento de los distintos con relación a la mantención de agua en el talo.



LITERATURA CITADA

- Aptroot, A., & Schumm, F. (2011). *Fruticose Roccellaceae. Fruticose Roccellaceae - an anatomical-microscopical atlas and guide with a worldwide key and further notes on some crustose Roccellaceae or similar lichens*. Norderstedt.
- Armstrong, R. A. (2017). Adaptation of Lichens to Extreme Conditions. *Plant Adaptation Strategies in Changing Environment*, 1-17.
- Blum, O. B. (1973). Water relations. En V. Ahmadjian, & M. E. Hale, *The Lichens* (págs. 381-400). Academic Press.
- Cereceda Troncoso, P. (1989). La distribución de niebla en Chile. *Revista de Geografía Norte Grande*, 16:43-49.
- Cereceda, P., Larrain, H., Osses, P., Farías, M., & I., E. (2008). The spatial and temporal variability of fog and its relation to fog oases in the Atacama Desert, Chile. *Atmospheric Research*, 87:312-323.
- Clarke, J. D. (2006). Antiquity of aridity in the Chilean Atacama Desert. *Geomorphology*, 73:101-114.
- de Vries, M. C., & Watling, J. (2008). Differences in the utilization of water vapour and free water in two co-occurring foliose lichens from semi-arid southern Australia. *Austral ecology*, 33: 975-985.
- Farías Salvador, M., Cereceda Troncoso, P., Osses McIntyre, P., & Núñez Cárdenas, R. (2005). Comportamiento espacio-temporal de la nube estrátocumulo, productora de niebla en la costa de del desierto de Atacama (21° lat S., 70° long W.) durante un mes de invierno y otro de verano. *Investigaciones Geográficas, Boletín del Instituto de Geografía, UNAM*, 56:44-61.
- Follmann, G. (1967). Die Felchtenflora der nordchilenischen Nebeloase. *Nova Hedwigia*, 14:213-281.
- Follmann, G., & Rendón, J. (1971). Ergänzungen zur Flechtenflora der nordchilenischen Nebeloasen Fray Jorge und Talinay. *Willdenowia*, 6:431-460.
- Guzmán, G. (2008). Líquenes. En C. N. CONAMA, *Biodiversidad de Chile, patrimonio y desafíos* (págs. 376-377). Santiago: OCHO LIBRO EDITORES LTDA.
- Honegger, R. (2006). Water relations in lichen. *Water Fungi and the environment Lichen Biology*, 185-200.
- Honegger, R. (2012). The Symbiotic Phenotype of Lichen-Forming Ascomycetes and Their Endo- and Epibionts. En B. (. Hock (Ed.), *Fungal Associations, The Mycota IX* (Segunda ed., pág. 406). Berlin: Springer.

- Jung, P., Emrich, D., Briegel-Williams, L., Schermer, M., Weber, L., Baumann, K., . . . Büdel, B. (2019). Ecophysiology and phylogeny of new terricolous and epiphytic chlorolichens in a fog oasis of the Atacama Desert. *MicrobiologyOpen*, 8: e894.
- Kershaw, K. A. (1975). Studies on lichen-dominated systems. XII. The ecological significance of thallus color. *Canadian Journal of Botany*, 53: 660-667.
- Lalley, J. S., Viles, H. A., Copeman, N., & Cowley, C. (2006). The influence of multi-scale environmental variables. *Journal of Vegetation Science*, 17: 831-838.
- Lange, O. L., Green, T. A., Melzer, B., Meyer, A., & Zellner, H. (2006). Water relations and CO₂ exchange of the terrestrial lichen *Teloschistes capensis* in the Namib fog desert: Measurements during two seasons in the field and under controlled conditions. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 201(4):268-280.
- Lange, O. L., Meyer, A., Zellner, H., Ullman, I., & Wessels, D. J. (1990). Eight days in the life of a desert lichen: water relations and photosynthesis of *Teloschistes capensis* in the coastal fog zone of the Namib Desert. *MADOQUA*, (1):17-30.
- Lehnert, L. W., Thies, B., Trachte, K., Osses, P., Baumann, K., . . . Bendix, J. (2018). A Case Study on Fog/Low Stratus Occurrence at Las Lomitas, Atacama Desert (Chile) as a Water Source for Biological Soil Crusts. *Aerosol and Air Quality Research*, 18: 254–269.
- Marín-Cruz, C., Goetz, P., Binimelis-Salazar, J., Troncoso, S., & Casanova-Katny, A. (2019). Diversidad y desecación en macrolíquenes cortícolas del oasis de neblina del Parque Nacional Pan de Azúcar. Valdivia: XXVI Reunión Anual de la Sociedad de Ecología de Chile.
- Marín-Cruz, C., Palfner, G., & Casanova-Katny, A. (2018). Comparación morfoanatómica de líquenes desérticos. Concepción: XIII Congreso de Estudiantes de Biología de Chile.
- Moberg, R. (2011). The lichen genus *Heterodermia* (Physciaceae) in South America – a contribution including five new species. *Nordic Journal of Botany*, 29: 129-147,.
- Nach, T. (2008). *Lichen Biology*. Cambridge, New York, Melbourne, Madrid, Cape Town, Singapore, São Paulo: Cambridge University Press.
- Nash, T. H., BD, R., Diederich, P., Gries, C., & Bungartz, F. (2002). *Lichen Flora of the Greater Sonoran Desert Region*. Arizona: Lichen Unlimited, Arizona State University.

- Nash, T. H., Nebeker, G. T., Moser, T. J., & Reeves, T. (1979). LICHEN VEGETATIONAL GRADIENTS IN RELATION TO THE PACIFIC COAST OF BAJA CALIFORNIA: THE MARITIME INFLUENCE. *Madroño*, 6:(4) 149-163.
- Noy-Meir, I. (1973). Desert Ecosystems: Environment and Producers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4:25-51.
- Palmer Jr, R. J., & Friedmann, E. I. (1990). Water relations, thallus structure and photosynthesis in Naveg Desert lichens. *New phytologist*, 116: 597-693.
- Rundel, P. W. (1978). Ecological Relationships of Desert Fog Zone Lichens. *The Bryologist*, 81(2):277-293.
- Rundel, P. W., & Mahu, M. (1976). Community Structure and Diversity in a Coastal Fog Desert in Northern Chile. *Flora, Bd.*, (165):493-505.
- Rundel, P. W., Dillon, M. O., & Palma, B. (1996). Flora and Vegetation of Pan de Azúcar National Park in the Atacama Desert of Northern Chile. *Gayana Botanica*, 53(2): 195-315.
- Schieferstein, B., & Loris, K. (1992). Ecological investigations on lichen fields of the Central Namib. *Vegetatio*, 98: 113-128.
- Sharnoff, S. (2014). *A Field Guide to California Lichens*. Yale UNIVERSITY PRESS.
- Spjut, R. W. (1997). Niebla and Vermilacinia (Ramalinaceae) from California and Baja California. *Madroño; a West American journal of botany.*, Vol. 44.
- Stanton, D. E. (2015). Small scale fog-gradients change epiphytic lichen shape and distribution. *The Bryologist*, 118(3):241-244.
- Thompson, M. W., Palma, B., Knowles, J. T., & Holbrook, M. (2003). Multi-annual climate in Parque Nacional Pan de Azúcar, Atacama Desert, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 76: 235-254.
- Vargas Castillo, R., Stanton, D., & Nelson, P. (2017). Aportes al conocimiento de la biota líquenica de oasis de neblina Alto Patache, Desierto de Atacama. *Revista de Geografía Norte Grande*, 68:49-64.
- Wang, L., Kaseke, K. F., & Seely, M. K. (2017). Effects of non-rainfall water inputs on ecosystem functions. *WIREs WATER*, 4:1-18.

ANEXO

I. CARACTERIZACIÓN CLIMÁTICA

c) Resumen

Tabla 4. Resumen de los valores promedios y desviaciones estándar de las variables climáticas estudiadas en el sector Las Lomitas, PN Pan de Azúcar. TEMP= Temperatura(°C), %HR= Humedad relativa del aire (%), PAR= Radiación fotosintéticamente activa ($\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$), V. VIEN= Velocidad del viento (m/s), R. VIEN= Ráfagas de viento (m/s). n=1538 por cada variable en cada estación.

	TEMP (°C)	HR (%)	PAR ($\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$)	V. VIEN (m/s)	R. VIEN (m/s)
FARELLÓN	11±4,7	71,3±27,4	587,0±439,4	2,3±1,5	3,9±1,6
INTERMEDIA	11,1±5	70,1±29,8	664,4±471,4	2,1±1,1	2,8±1,2
FINAL	11,5±4,8	68,9±28,3	630,2±431,6	1,9±1,1	2,5±1,2

Tabla 5. Resumen de las variables climáticas agrupadas por intervalos del sector Las Lomitas, PN Pan de Azúcar. TEMP= Temperatura(°C), %HR= Humedad relativa del aire (%), PAR= Radiación fotosintéticamente activa ($\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$), V. VIEN= Velocidad del viento (m/s), R. VIEN= Ráfagas de viento (m/s). MIN= valores mínimos (cuartil 0.25), PROM= valores promedios (cuartil 0.25 al 0.75), MAX= valores máximos (cuartil 0.75). n=1538 por cada variable en cada estación

		TEMP (°C)	%HR	PAR ($\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$)	V. VIEN (m/s)	R. VIEN (m/s)
FARELLÓN	MIN	[3,20 - 7,7]	[6,4 - 54,4]	[1,8 - 189,1]	[0,2 - 1,2]	[0,9 - 2,6]
	PROM	[7,7 - 13,2]	[54,4 - 92,2]	[189,1 - 975,5]	[1,2 - 3,2]	[2,6 - 4,9]
	MAX	[13,2 - 29,6]	[92,2 - 97,1]	[975,5 - 1464,8]	[3,2 - 9,4]	[4,9 - 10,6]
INTERMEDIA	MIN	[2,7 - 7,5]	[3,8 - 49,0]	[1,8 - 212,4]	[0 - 1,2]	[0 - 2,3]
	PROM	[7,5 - 13,8]	[49,0 - 96,2]	[212,4 - 1111,5]	[1,2 - 2,7]	[2,3 - 3,8]
	MAX	[13,8 - 31,1]	[96,2 - 99,9]	[1111,5 - 1479,5]	[2,7 - 6,6]	[3,8 - 8]
FINAL	MIN	[3,4 - 8]	[3,9 - 49,6]	[1,8 - 211,5]	[0,1 - 0,6]	[0,3 - 1,6]
	PROM	[8 - 14,18]	[49,6 - 93,4]	[211,5 - 1038,2]	[0,6 - 2]	[1,6 - 3,3]
	MAX	[14,18 - 30,5]	[93,4 - 96,8]	[1038,2 - 1327,5]	[2 - 10,5]	[3,3 - 7,4]

b) Análisis Humedad Relativa del aire

Tabla 6 Resumen de los test de normalidad para los datos del porcentaje de humedad relativa del sector Las Lomitas, PN Pan de Azúcar. FA= FARELLÓN, IN= INTERMEDIA, FI=FINAL.

Test de Normalidad
<p>FA Shapiro-Wilk normality test data: RH1 W = 0.7952, p-value < 2.2e-16</p>
<p>IN Shapiro-Wilk normality test data: RH2 W = 0.84898, p-value < 2.2e-16</p>
<p>FI Shapiro-Wilk normality test data: RH3 W = 0.84438, p-value < 2.2e-16</p>



Tabla 7. Resumen de los análisis estadísticos para la humedad relativa del aire del sector Las Lomitas, PN Pan de Azúcar. *Indican diferencias significativas. FA= Estación FARELLÓN, IN= Estación INTERMEDIA, FI= Estación FINAL.

	Kruskal-Wallis		Test Dunn		
				FA	IN
General	Chi-squared	23.101	z	IN -3.68417	
	df	2	p.value	0.0001*	
	p-value	>0.05*	z	FI 0.824518	4.508319
			p.value	0.2048	0.00001*
Mínimos	Chi-squared	12.2735	z	FA 3.471545	
	df	2	p.value	0.0003*	
	p-value	>0.05*	z	FI 2.147819	1.314545
			p.value	0.0159*	0.0943
Promedios	Chi-squared	32.262	z	FA 2.834374	
	df	2	p.value	0.0023*	
	p-value	9.87E-08*	z	FI 5.679967	-2.86577
			p.value	0.00001*	0.0021*
Máximos	Chi-squared	592.0901	z	FA -24.3329	
	df	2	p.value	0.00001*	
	p-value	>0.05*	z	FI -3.90581	-3.89664
			p.value	0.00001*	0.00001*

II. DIVERSIDAD

Tabla 8. Resumen del análisis estadístico de componentes principales realizado con los datos de abundancia de las especies epífitas del sector Las Lomitas, PN Pan de Azúcar.

PCA Principal Component Analysis					
Data worksheet Name: Data4 Data type: Abundance Sample selection: All Variable selection: All					
Eigenvalues					
PC	Eigenvalues	%Variation	Cum.%Variation		
1	2.51	48.1	48.1		
2	0.498	9.5	57.6		
3	0.404	7.7	65.4		
4	0.349	6.7	72		
5	0.3	5.8	77.8		
Eigenvectors (Coefficients in the linear combinations of variables making up PC's)					
Variable	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5
<i>Alectoria sp</i>	0.016	0.202	0.055	0.146	-0.026
<i>Caloplaca cerina</i>	0.041	0.264	0.213	0.186	-0.135
<i>Caloplaca chilensis</i>	0.051	0.048	-0.267	0.246	-0.145
<i>Chrysothrix granulosa</i>	-0.238	0.143	0.386	0.05	0.068
<i>Chrysothrix pavonii</i>	0.204	0.193	-0.219	0.213	0.731
<i>Everniopsis trulla</i>	-0.249	-0.292	0.293	0.416	0.141
<i>Heterodermia follmanni</i>	0.054	-0.018	-0.017	-0.138	-0.142
<i>Leucodermia leucomelos</i>	0.044	0.191	0.191	-0.07	-0.015
<i>Heterodermia multiciliata</i>	0.083	0.104	-0.223	0.137	-0.075
<i>Lecanora sp</i>	-0.322	-0.159	-0.443	0.038	-0.099
<i>Lepraria sp</i>	-0.019	-0.228	0.226	-0.572	0.116
<i>Sp1</i>	-0.046	-0.094	0.033	0.057	-0.088

<i>Niebla ceruchis</i>	-0.239	0.562	-0.291	-0.065	-0.176
<i>Parmelia sp</i>	-0.095	0.102	-0.13	-0.157	0.294
<i>Physcia sp</i>	0.023	0.015	-0.018	-0.045	-0.156
<i>Polycauliona ascendens</i>	0.258	0.091	-0.051	-0.232	-0.301
<i>Ramalina sp</i>	-0.418	-0.087	-0.144	-0.191	0.061
<i>Roccellinastrum spongoideum</i>	-0.409	-0.143	-0.121	0.064	-0.119
<i>Sterocaulon sp</i>	-0.266	-0.151	-0.133	-0.044	0.156
<i>Usnea sp</i>	-0.299	0.222	0.298	0.243	-0.147
<i>Niebla tigrina</i>	-0.285	0.419	0.129	-0.318	0.217

Principal Component Scores

Sample	SCORE1	SCORE2	SCORE3	SCORE4	SCORE5
ARB-3	0.65	1.63	1.19	-0.247	-0.754
ARB-5	0.936	1.31	-0.326	0.955	-0.726
ARB-7	0.206	1.5	0.949	0.471	0.51
ARB-9	1.01	6.53E-02	1.05	1.21	0.661
CAC-1	-1.95	-0.18	-7.72E-02	-0.822	0.121
CAC-3	-1.71	0.574	-0.378	5.17E-02	0.82
CAC-5	-1.52	-1.48E-02	-0.32	-0.97	-0.227
CAC-7	-1.61	0.173	-0.206	-0.388	0.846
CAC-9	-1.42	0.86	-0.805	-0.375	0.688
ARB-1	2.03	-0.376	-0.685	0.44	0.621
ARB-3	2.24	-0.333	-0.469	-3.80E-02	0.465
ARB-5	1.6	-0.281	-2.97E-02	0.349	0.316
ARB-7	1.9	-0.498	0.233	-0.648	0.346
ARB-9	2.22	-4.98E-03	-0.42	0.111	0.302
CAC-1	-1.37	-0.869	0.29	0.371	-1.66E-02
CAC-3	-0.622	-1.23	0.181	0.975	-0.362
CAC-5	-1.16	-0.879	1.12	-0.218	0.226
CAC-7	-1.5	-0.419	0.551	-0.144	-0.293
CAC-9	-1.71	-0.89	-0.176	0.699	-0.445
ARB-1	1.47	-0.184	0.654	-0.304	0.139
ARB-3	2.23	-0.468	2.18E-02	-0.906	0.121
ARB-5	1.59	-0.632	0.611	-0.84	-0.357
ARB-7	1.73	0.142	-1.6	0.23	-0.333
ARB-9	1.6	0.213	-0.209	-0.441	-1.32
CAC-1	-0.762	0.474	0.321	-0.256	-0.42

CAC-3	-1.13	-0.414	-0.409	0.779	-0.782
CAC-5	-1.61	0.472	-0.249	0.209	0.526
CAC-7	-1.6	0.446	-0.667	-0.426	-0.415
CAC-9	-1.73	-0.193	-0.146	0.17	-0.264



Tabla 9. Análisis de similitud para la abundancia taxonómica de las especies epífitas del sector Las Lomitas, PN Pan de Azúcar, separado por sustrato y por forófito. Significance Level % < 5% indica diferencias significativas.

ANÁLISIS DE SIMILITUD (ANOSIM)						
Similitud entre estaciones	Global Test					
	Sample statistic (Global R): 0.035					
	Significance level of sample statistic: 19.9%					
	Number of permutations: 999 (Random sample from a large number)					
	Number of permuted statistics greater than or equal to Global R: 198					
Similitud entre estaciones	Pairwise Tests					
		R	Significance	Possible	Actual	Number >=
	Groups	Statistic	Level %	Permutations	Permutations	Observed
	FARELLÓN, FINAL	0.11	7.7	92378	999	76
	FARELLÓN, INTERMEDIA	0.025	27.4	92378	999	273
FINAL, INTERMEDIA	0.01	30.5	92378	999	304	
Similitud entre forófitos	Global Test					
	Sample statistic (Global R): 0.721					
	Significance level of sample statistic: 0.1%					
	Number of permutations: 999 (Random sample from 77558760)					
	Number of permuted statistics greater than or equal to Global R: 0					

III. DIVERSIDAD Y MICROCLIMA

Tabla 10. Tabla resumen del análisis de PERMANOVA de dos vías para con los datos de abundancia por tipo de forófito y humedad relativa del aire(%) del sector Las Lomitas, PN Pan de Azúcar.. *= diferencias significativas

Two-way PERMANOVA					
Permutation N: 9999					
Source	Sum of sqrs	df	Mean square	F	P
%HR	0.719	2	0.3595	3.9651	0.0028*
Forófito	2.5472	1	2.5472	28.094	0.0001*
Interaction	0.8193	2	0.40965	4.5183	0.0015*
Residual	2.176	24	0.090665		
Total	6.2615	29			

IV. COBERTURA

Tabla 11. Tabla resumen de los análisis estadísticos para la CLE del sector Las Lomitas, PN Pan de Azúcar. Utilizando la cobertura promedio, norte y sur. *= diferencias significativas

	Kruskal-Wallis		Test Dunn			
	H (chi2)	21.76	p- value	IN	FA	IN
PROMEDIO	Hc (tie corrected)	21.77		FI	0.1024	
	p (same)	<0.05*			<0.05*	0.00299*
NORTE	H (chi2)	13.04	p- value	FA	0.09512	IN
	Hc (tie corrected)	13.05		FI	0.000307*	0.05235
	p (same)	<0.05*				
SUR	H (chi2)	25.65	p- value	IN	0.1008	IN
	Hc (tie corrected)	25.67		FI	<0.05*	0.000865*
	p (same)	<0.05*				

V. DESECACIÓN

Tabla 12. Resumen de los porcentajes de agua en el talo para las tres especies del sector Las Lomitas, PN Pan de Azúcar, con tratamiento de agua líquida y vapor, separados por las horas en que fueron medidas.

PORCENTAJES	VAPOR		AGUA LÍQUIDA	
	Promedio	Desviación estándar	Promedio	Desviación estándar
HORA 0				
<i>Roccellinastrum spongoideum</i>	115,0	62,0	64,7	28,2
<i>Niebla ceruchis</i>	154,4	39,2	230,0	8,8
<i>Everniopsis trulla</i>	150,0	12,7	175,6	29,9
HORA 1				
<i>Roccellinastrum spongoideum</i>	105,9	55,2	11,3	8,8
<i>Niebla ceruchis</i>	125,0	32,6	172,5	5,9
<i>Everniopsis trulla</i>	75,6	10,9	108,9	22,8
HORA 3				
<i>Roccellinastrum spongoideum</i>	57,0	39,8	0,0	0,0
<i>Niebla ceruchis</i>	65,6	29,0	93,0	8,7
<i>Everniopsis trulla</i>	60,6	17,4	7,8	5,7
HORA 6				
<i>Roccellinastrum spongoideum</i>	2.1	2.4	0.0	0.0
<i>Niebla ceruchis</i>	48.8	24.3	31.0	13.3
<i>Everniopsis trulla</i>	0.0	0.0	0.0	0.0

Tabla 13. Resumen de análisis de Kruskal-Wallis para los experimentos de desecación con líquenes epífitos del sector Las Lomitas, PN Pan de Azúcar, tanto para el tratamiento de hidratación con agua líquida como para hidratación por vapor. *= diferencias significativas

	KRUSKAL-WALLIS
<i>Roccellinastrum spongoideum</i>	H (chi2): 35.82 Hc (tie corrected): 37.11 p (same): 0.000004*
<i>Everniopsis trulla</i>	H (chi2): 34.56 Hc (tie corrected): 43.59 p (same): 0.00001*
<i>Niebla ceruchis</i>	H (chi2): 36.77 Hc (tie corrected): 37.57 p (same): 0.000003*

Tabla 14. Resumen test de Dunn para los experimentos de desecación con la especie *Roccellinastrum spongoideum*. A= Tratamiento con agua líquida, H= Hora, 1= Hora 0, 2= Hora 1, 3=Hora 3, 4=Hora 6. Valores destacados indican diferencias significativas.

Test Dunn - <i>Roccellinastrum spongoideum</i>								
	H1	H2	H3	H4	A1	A3	A2	A4
H1		0.978	0.2205	0.000447	0.1335	0.01599	8.73E-05	8.73E-05
H2	0.978		0.231	0.000496	0.1407	0.01724	9.78E-05	9.78E-05
H3	0.2205	0.231		0.0223	0.7831	0.2364	0.00697	0.00697
H4	0.000447	0.000496	0.0223		0.04444	0.2707	0.6796	0.6796
A1	0.1335	0.1407	0.7831	0.04444		0.3636	0.0154	0.0154
A2	0.01599	0.01724	0.2364	0.2707	0.3636		0.1299	0.1299
A3	8.73E-05	9.78E-05	0.00697	0.6796	0.0154	0.1299		1
A4	8.73E-05	9.78E-05	0.00697	0.6796	0.0154	0.1299	1	

Tabla 15. Resumen test de Dunn para los experimentos de desecación con la especie *Niebla ceruchis*. A= Tratamiento con agua líquida, H= Hora, 1= Hora 0, 2= Hora 1, 3=Hora 3, 4=Hora 6. Valores destacados indican diferencias significativas.

Test Dunn - <i>Niebla ceruchis</i>								
	H1	H2	H3	H4	A1	A2	A3	A4
H1		0.7454	0.03719	0.01279	0.1439	0.6262	0.2083	0.002332
H2	0.7454		0.07859	0.0304	0.0741	0.4169	0.3505	0.006537
H3	0.03719	0.07859		0.6848	0.000393	0.01015	0.4092	0.3367
H4	0.01279	0.0304	0.6848		7.79E-05	0.002914	0.2182	0.5791
A1	0.1439	0.0741	0.000393	7.79E-05		0.33	0.006537	6.62E-06

A2	0.6262	0.4169	0.01015	0.002914	0.33		0.08092	0.000413
A3	0.2083	0.3505	0.4092	0.2182	0.006537	0.08092		0.0741
A4	0.002332	0.006537	0.3367	0.5791	6.62E-06	0.000413	0.0741	

Tabla 16. Resumen test de Dunn para los experimentos de desecación con la especie *Everniopsis trulla*. A= Tratamiento con agua líquida, H= Hora, 1= Hora 0, 2= Hora 1, 3=Hora 3, 4=Hora 6. Valores destacados indican diferencias significativas.

Test Dunn - <i>Everniopsis trulla</i>								
	H1	H2	H3	H4	A1	A2	A3	A4
H1		0.1191	0.0377	0.000129	0.6817	0.3816	0.002632	0.000129
H2	0.1191		0.6034	0.02324	0.04899	0.4942	0.1473	0.02324
H3	0.0377	a		0.08013	0.01284	0.2289	0.3525	0.08013
H4	0.000129	0.02324	0.08013		2.25E-05	0.003147	0.4121	1
A1	0.6817	0.04899	0.01284	2.25E-05		0.1988	0.000631	2.25E-05
A2	0.3816	0.4942	0.2289	0.003147	0.1988		0.03295	0.003147
A3	0.002632	0.1473	0.3525	0.4121	0.000631	0.03295		0.4121
A4	0.000129	0.02324	0.08013	1	2.25E-05	0.003147	0.4121	



Figura 16. Estación climática



Figura 15 Vista satelital del sector muestreado. 1=FA, 2=IN, 3=FI



