

Efectos de la fragmentación de los bosques sobre los líquenes epífitos en la Región Mediterránea

I. Martínez¹, R. Belinchón^{1,2}, M. G. Otárola¹, G. Aragón¹, M. Prieto^{1,3}, A. Escudero¹

(1) Área de Biodiversidad y Conservación, Escuela Superior de Ciencias Experimentales y Tecnología (E.S.C.E.T.), Universidad Rey Juan Carlos, Móstoles, E-28933, España.

(2) Cryptogamic Botany, Swedish Museum of Natural History P. O. Box 50007, SE-104 05, Stockholm, Sweden

(3) Royal Botanic Garden Edinburgh, 20 A Inverleith Row, Edinburgh, EH3 5LR, UK

➤ Recibido el 17 de enero de 2011, aceptado el 25 de marzo de 2011.

Martínez, I., Belinchón, R., Otárola, M.G., Aragón, G., Prieto, M., Escudero, A. (2011). Efectos de la fragmentación de los bosques sobre los líquenes epífitos en la Región Mediterránea. *Ecosistemas* 20(2-3):54-67.

La mayor parte de paisajes forestales en gran parte del planeta se han visto transformados en un mosaico de fragmentos de diferentes tamaños y grado de aislamiento, inmersos en una matriz de vegetación con diferentes estados de degradación. Esta transformación del paisaje ha afectado a la dinámica poblacional de las especies y a la riqueza y diversidad de las comunidades. En este contexto, los conocimientos que tenemos del estado de las poblaciones de organismos "no carismáticos", como pueden ser los líquenes en general, es muy escaso. Los pocos estudios desarrollados hasta el momento, indican que la calidad del hábitat de los fragmentos de bosque y el tipo de matriz que los rodea, y no su tamaño y grado de aislamiento, son determinantes de la riqueza, distribución, vitalidad, fertilidad, abundancia y diversidad genética de las especies y comunidades liquénicas que crecen sobre los árboles. Nuestros resultados pueden sugerir que quizás las poblaciones de especies liquénicas todavía no estén respondiendo con pérdidas de diversidad genética o cambios en abundancia de los individuos a los cambios en la configuración del paisaje en el que habitan y que necesitaremos más tiempo para poder ver una respuesta.

Palabras clave: calidad del hábitat, comunidades, conservación, especies, tipo de matriz.

Martínez, I., Belinchón, R., Otárola, M.G., Aragón, G., Prieto, M., Escudero, A. (2011). Effects of forests fragmentation on epiphytic lichens in the Mediterranean Region. *Ecosistemas* 20(2-3):54-67.

Most forest landscapes in much of the planet have been transformed into a mosaic of fragments of different sizes and degree of isolation within a matrix of vegetation with various states of degradation. This transformation of the landscape has affected the population dynamics and species richness and diversity of communities. In this context, the knowledge we have of the status of populations of organisms "not charismatic", such as lichens, is very low. The few studies conducted so far indicate that the habitat quality of forest fragments and the type of intervening matrix, and not their size and degree of isolation, determine the distribution, vitality, fertility, abundance and genetic diversity of populations and the richness of communities of epiphytic lichens. Our results may suggest that lichen populations may be not yet responding, by losses of genetic diversity or changes in abundance of individuals, to the changes in the configuration of the landscape, and that more time is needed to detect a response.

Key words: habitat quality, communities, conservation, species, type of matrix

Introducción

La pérdida de biodiversidad constituye una de las principales preocupaciones medioambientales de la sociedad en nuestros días (Thuiller et al., 2004). En este contexto, una de las causas que, en mayor o menor medida, compromete la supervivencia de las especies es la fragmentación y destrucción de los hábitats como consecuencia de la actividad humana (Fahrig, 2003).

En los últimos años, diversos estudios han analizado las consecuencias de la pérdida y fragmentación de hábitats en la

dinámica de las poblaciones (Fahrig, 2003; Hanski, 2005). En este contexto, los modelos metapoblacionales, una extensión conceptual de las propuestas biogeográficas desarrolladas a lo largo de la segunda mitad del pasado siglo para explicar la presencia de determinadas especies en ambientes insulares, han sido utilizados de forma eficaz para evaluar la distribución de las especies en un paisaje fragmentado (Hanski, 1999; Hanski y Gaggiotti, 2004), siendo el tamaño del fragmento y el aislamiento las principales variables utilizadas en los estudios de fragmentación de hábitats (Hanski, 1999, 2005). Por ejemplo, la disminución del tamaño del fragmento es crucial en relación a la capacidad de carga de los ecosistemas, aumentando el riesgo de extinción producido por la estocasticidad ambiental y/o, sobre todo, por la incidencia de problemas asociados a tamaños poblacionales pequeños como la estocasticidad demográfica y la depresión endogámica (Hanski y Ovaskainen, 2000; Hanski, 2005). Otro de los aspectos de mayor relevancia en los estudios de fragmentación es la importancia de la dispersión (emigración e inmigración de individuos) sobre la distribución y abundancia de las especies (Clinchy et al., 2002; Levin et al., 2003). Esto es particularmente importante dado que el aislamiento de las poblaciones dificulta el intercambio de individuos entre manchas e incluso reduce la probabilidad de que las estructuras reproductivas (semillas, esporas, propágulos vegetativos) colonicen los fragmentos más alejados (Hanski y Gaggiotti, 2004; Hanski, 2005). No obstante, en los últimos años, diversos estudios han criticado la simplicidad de este modelo metapoblacional, recalcando la necesidad de incluir factores adicionales (Clinchy et al., 2002; Fleishman et al., 2002), como pueden ser los relacionados con la reducción de la calidad del hábitat (Moilanen y Hanski, 1998; Moen y Jonsson, 2003), los factores históricos (Cousins y Eriksson, 2001; Ellis y Coppins, 2007), así como la influencia de la matriz de vegetación que rodea los remanentes de hábitat adecuados (Cook et al., 2004; Williams et al., 2006; Herrera 2011, en este monográfico).

A lo largo de la historia, al menos en buena parte del planeta, muchos de los ecosistemas forestales han sido destruidos o alterados convirtiéndose en paisajes fragmentados. La fragmentación de bosques implica una reducción de su superficie, un aumento del aislamiento de sus fragmentos, una pérdida de la calidad del hábitat y cambios en las condiciones bióticas y abióticas (Forman, 1995). Estos efectos, se producen tanto a escala espacial como temporal, siendo responsables de los cambios en la distribución de las poblaciones y de la persistencia a largo plazo de las especies (Johansson y Ehrlén, 2003; Gustafsson et al., 2004).

Pese al reconocimiento de la relevancia que tiene la fragmentación en la conservación de la diversidad biológica, hasta el momento, la mayor parte de las investigaciones se han centrado en la evaluación de los efectos de este fenómeno en las poblaciones de animales y plantas (p. ej. Young et al., 1996; Santos y Tellería, 1998; Virgós, 2002) para las que se ha constatado como consecuencia más grave la pérdida local o regional de especies.

Los líquenes epífitos como organismos modelo para estudios de fragmentación

Los líquenes representan asociaciones simbióticas entre un hongo (micobionte) y un fotobionte (preferentemente algas verdes y/o cianobacterias). De esta asociación se origina un talo estable con estructura y fisiología específica, que permite a ambos componentes ampliar su rango ecológico (Nash, 1996).

Más concretamente, los líquenes epífitos, aquellos que crecen sobre otras especies vegetales, son organismos muy dependientes del sustrato sobre el que se asientan. Su ciclo de vida está ligado a los árboles, tanto en el espacio (no todos los árboles son apropiados para la colonización) como en el tiempo (el crecimiento del árbol implica un incremento de la rugosidad y formación de grietas en la corteza, que favorecen la colonización y desarrollo) (Snäll et al., 2003, 2005). Además, son especialmente sensibles a los cambios climáticos debido a que carecen de mecanismos que regulen la adquisición y pérdida de agua y a que captan la mayoría de sus nutrientes de fuentes atmosféricas (Nash, 1996; Esseen y Renhorn, 1998). Su reproducción puede ser sexual o presentar multiplicación asexual (Brown 2001), siendo el viento, el agua o los animales los principales vectores de dispersión (Werth et al., 2006a; Heinken et al., 2007). La reproducción sexual se produce mediante esporas que dispersan únicamente al micobionte y que, una vez establecidas, necesitan incorporar al fotobionte para establecer la simbiosis (Honegger, 1998; Walsler, 2004). En cambio, en el caso de la multiplicación por vía asexual, se dispersan conjuntamente los 2 simbiosiontes favoreciéndose, en principio, la colonización de nuevos hábitats aunque se asume una limitación en la dispersión a través de estos propágulos (Nash, 1996). Aunque existen muy poco estudios que hayan analizado la relación entre tamaño de la población y capacidad reproductiva de los individuos, los escasos trabajos que han evaluado este aspecto apuntan a una disminución en la capacidad reproductiva cuando el tamaño poblacional es menor (Öckinger y Nilsson 2010; Martínez et al., datos sin publicar). De igual manera, se ha constatado que la capacidad reproductiva de un individuo depende de su tamaño y el tamaño de ese individuo va a depender de las condiciones ambientales, especialmente de la cantidad de humedad ambiental (Martínez et al., datos sin publicar).

Por todo ello, los líquenes epífitos en general se consideran organismos sensibles a la fragmentación de los bosques y al manejo forestal (Kivistö y Kuusinen, 2000; Aragón et al., 2010). Estas alteraciones producen una reducción en la disponibilidad de sustrato (i.e., la corteza del árbol) y cambios en las condiciones microclimáticas (Hedenås y Ericson, 2000; Hilmo y Sástad, 2001), produciendo variaciones en la composición y diversidad líquénica (Johansson, 2008). Al mismo tiempo, los líquenes epífitos son un importante componente de la biodiversidad y constituyen un hábitat para el desarrollo de multitud de seres vivos (insectos, ácaros, moluscos, anfibios, etc.) (Pettersson et al., 1995; Esseen y Renhorn, 1998).

Además, pueden contribuir activamente en la fijación de nitrógeno atmosférico (Calatayud y Sanz, 2000). Sin embargo, a pesar de su importancia, se desconocen muchos aspectos en relación al efecto de la fragmentación de los bosques sobre las poblaciones de estos organismos, así como sobre la riqueza y diversidad de sus comunidades (Esseen y Renhorn, 1998; Ellis y Coppins, 2007; Aragón et al., 2010).

La Región Mediterránea cómo escenario para evaluar los efectos de la fragmentación de bosques sobre los líquenes epífitos

A lo largo de la historia, la Región Mediterránea ha sufrido constantes procesos de fragmentación y deforestación de sus ecosistemas forestales que han afectado a la estructura y función de la mayoría de sus bosques (Grove y Rackham 2001; Valbuena-Carabaña et al. 2010). Asimismo, el clima mediterráneo presenta una marcada estacionalidad, con un período estival en el que coinciden altas temperaturas y bajas precipitaciones. Esta situación convierte a la Región Mediterránea en un interesante sistema para estudiar los efectos de la fragmentación de los bosques sobre los organismos que viven en ellos, ya que la dureza del clima mediterráneo puede acentuar los efectos que la propia fragmentación de los bosques genera en dichos organismos (Scarascia-Mugnozza et al., 2000).

Por todo ello, en los últimos años, nos hemos planteado evaluar los efectos de la fragmentación de los bosques en la región Mediterránea de la Península Ibérica sobre los líquenes epífitos a diferentes escalas espaciales (a nivel de árbol, de fragmento, de mancha, de paisaje). Nuestra hipótesis es que no sólo el nivel de fragmentación (entendido como tamaño del fragmento y aislamiento/conectividad de los mismos), sino también la calidad del hábitat (entendida como longevidad de los árboles, tipo de bosque, cambios en la condiciones microclimáticas del interior del fragmento) y la naturaleza de la matriz de vegetación que rodea al fragmento de hábitat favorable (Belinchón et al., 2009) afectan a las poblaciones de especies líquénicas, tanto a su presencia, abundancia, crecimiento y dispersión, como, por otro lado, a su diversidad y estructura genética.

Calidad del hábitat frente a tamaño y aislamiento de los fragmentos

La teoría de metapoblaciones ha experimentado una evolución desde sus inicios (Levins, 1969) hacia una concepción más realista (Hanski y Simberloff, 1997). Por ejemplo, en los últimos años, los estudios metapoblacionales han evaluado la importancia relativa del tamaño del fragmento y aislamiento frente a la calidad del hábitat (Baguette y Mennechez, 2004; Armstrong, 2005). Aunque el concepto de "calidad" es muy subjetivo y depende del grupo de organismos o de la especie en cuestión, algunos trabajos han demostrado que este componente puede ser crucial para la supervivencia de diferentes especies (Johansson y Ehrlén, 2003; Nielsen et al., 2006). En el caso de líquenes epífitos, algunos trabajos han considerado la importancia de la calidad del hábitat en su distribución (Esseen et al., 1996; Fritz et al., 2008), aunque muy pocos artículos han incluido esta variable en estudios sobre fragmentación de bosques (Johansson y Ehrlén, 2003; Öckinger et al., 2005; Löbel et al., 2006; Aragón et al., 2010).

Basándonos en la calidad del hábitat, desarrollamos un estudio centrado en el efecto de la fragmentación de hayedos (*Fagus sylvatica*) y robledales (*Quercus pyrenaica*) en el centro de España sobre las poblaciones de *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. (Belinchón et al., 2009; **Fig. 1**). Esta especie de líquen aparece en la mayoría de listas rojas europeas y es una de las especies más utilizadas como indicadora del buen estado de conservación de los bosques (Rose, 1988; Martínez et al., 2003; **Fig. 2**). Los resultados de este estudio mostraron que la distribución y abundancia de *L. pulmonaria* son sensibles a la disminución de la calidad de su hábitat que se ha generado en el proceso de fragmentación de los bosques en los que habita en la zona estudiada. En concreto, su probabilidad de aparición y su cobertura disminuyen cuando el tamaño de los árboles es menor debido a que las características de la corteza son diferentes que las que nos encontramos en árboles de mayor tamaño. Sin embargo, no se detectó ningún efecto atribuible a las variables habituales en los procesos de fragmentación, i.e. reducción del área y aislamiento de los fragmentos.



Figura 1. Zona de estudio en el Sistema Central (España). **A)** Detalle de los fragmentos de hayedo en el Parque Natural del Hayedo de Tejera Negra (Guadalajara). **B)** Detalle del interior de un hayedo. **C)** Detalle del interior de un robledal.

De acuerdo con otros estudios (Keymer et al., 2000), la longevidad de los fragmentos de bosque (representado en este caso por el diámetro de los árboles) es más importante que el tamaño o la distancia entre los fragmentos de bosque. La edad del árbol (tamaño) parece ser el aspecto más importante para el mantenimiento de las poblaciones de *L. pulmonaria* en los dos tipos de bosques ibéricos estudiados (hayedos y robledales). También encontramos que la distribución de *L. pulmonaria* difería entre ambos tipos de bosque como ya otros autores señalaron en otros casos (McCune, 1993; Snäll et al., 2004).



Figura 2. Individuo de *Lobaria pulmonaria* en la base de un tronco de haya (Hayedo de Montejo, Madrid).

El diámetro de los árboles refleja el tiempo que el árbol ha estado disponible para su colonización por los propágulos líquénicos (Riiali et al., 2001) y se ha definido como una de las variables más importantes en la distribución de estos organismos (Gu et al., 2001; Snäll et al., 2003; Löbel et al., 2009; Aragón et al., 2010). Muchos líquenes y briófitos epífitos necesitan árboles viejos para su persistencia ya que el proceso de colonización es lento (Gu et al., 2001; Snäll et al., 2003). Así vimos que *L. pulmonaria* aparece principalmente asociada a árboles de gran diámetro en ambos tipos de bosque, aunque las hayas necesitan tener un tamaño mayor que los robles para ser colonizados por esta especie (Belinchón et al., 2009). El diámetro medio de pies de haya sin individuos de *L. pulmonaria* es de 21,83 cm, mientras que en el caso de *Quercus pyrenaica* es de 15,40 cm (Belinchón et al. 2009). Probablemente este resultado tenga que ver con el hecho de que las hayas tengan una corteza muy lisa y sólo cuando alcanzan una determinada edad aparecen grietas y rugosidades que favorecen la instalación de los talos. En cambio, en el caso de los robles, éstos presentan una corteza rugosa desde muy jóvenes dónde es más probable que los propágulos queden retenidos (Gu et al., 2001; Ranius et al., 2008). De hecho, es importante destacar que los beneficios de la corteza no son exclusivos de los árboles con mayor diámetro, como ya algunos autores señalaron (Sillet y Neitlich, 1996), los cuales encontraron una mayor riqueza de cianolíquenes en árboles jóvenes con corteza rugosa que en árboles ancianos y gruesos de corteza lisa.

No hay duda de la importancia que la calidad del hábitat ejerce sobre la distribución de *L. pulmonaria* en el sistema estudiado, incluyendo también dentro del concepto “calidad del hábitat” los cambios microclimáticos asociados a la reducción del tamaño del fragmento. Asimismo, su significado difiere entre los tipos de bosques evaluados (Belinchón et al., 2009). Por ejemplo, en el caso de los hayedos la presencia de *L. pulmonaria* es más abundante en aquellos fragmentos de bosque más cercanos a cursos de agua. Como ya hemos comentado anteriormente, la región Mediterránea se caracteriza por la existencia de un verano seco y caluroso en el que el estrés hídrico es acusado (Scarascia-Mugnozza et al., 2000). Además, en los bosques mediterráneos, la humedad y no la luz, es el principal factor que afecta a la distribución de los líquenes epífitos (Belinchón et al., 2007). Niveles altos de humedad ayudan a la colonización y al posterior crecimiento de los organismos epífitos (Barkman, 1958; Snäll et al., 2004). La corteza lisa de las hayas dificulta la colonización del liquen, que podría ser compensada en zonas con mayor humedad, donde la mayor cobertura de briófitos en estas cortezas lisas favorecería la instalación y desarrollo de propágulos de grandes líquenes foliáceos. Este proceso puede ser aún más importante en la Región Mediterránea ya que, cómo hemos indicado anteriormente, las condiciones climáticas pueden acentuar los efectos ligados a la fragmentación de los bosques en esta Región.

Por tanto, la fragmentación del hábitat, estimada como tamaño de fragmento y conectividad, no parece influir en la distribución de *L. pulmonaria* en estas zonas de clima mediterráneo (Belinchón et al., 2009). Es decir, las manchas de bosque de mayor tamaño no albergan poblaciones mayores de esta especie de liquen. De hecho, para muchas especies de líquenes, la falta de

un sustrato adecuado probablemente esté afectando más a su presencia y abundancia a nivel local (Uliczka y Angelstam, 1999). En estudios recientes de líquenes y briófitos epífitos se ha mostrado que la conectividad es una variable predictora usual de la presencia de las especies, lo que se ha relacionado con una supuesta capacidad limitada de dispersión de estos organismos a escala local y regional (Snäll et al., 2005; Löbel et al., 2006). Sin embargo, nosotros encontramos que la conectividad entre fragmentos no afectó en ningún caso a la distribución de *L. pulmonaria*, lo cual parece indicar que la configuración del paisaje no influye en la dispersión de esta especie (Belinchón et al., 2009). Este resultado concuerda con Eriksson (1996) quien sugirió que el tiempo es más importante que los factores de configuración espacial en el proceso de dispersión de especies de crecimiento lento, cómo es el caso de los líquenes. De igual manera, Snäll et al. (2003) encuentran que variables ambientales locales (como el diámetro de los árboles) afectan en mayor medida que la conectividad de los fragmentos de bosques a las poblaciones de dos especies de briófitos (*Orthotrichum obtusifolium* y *O. speciosum*) en bosques de *Populus tremula* en Finlandia.

A nivel de comunidad y de nuevo en nuestros sistemas mediterráneos, analizamos la respuesta de la riqueza y composición de las comunidades líquénicas en 306 fragmentos de encinares (*Quercus ilex*) y quejigares (*Quercus faginea*) del centro de la Península Ibérica a diferentes factores de cambio global como el manejo forestal, la fragmentación de los bosques y cambios en el microclima (Aragón et al. 2010). Los resultados indicaron que la intensidad del manejo que habían experimentado los bosques era el factor que afectaba en mayor medida a la riqueza y composición de las comunidades líquénicas, mientras que las variables relacionadas con la fragmentación del paisaje no ejercían una influencia significativa. También en este caso, la calidad del hábitat es el factor más importante, estando directamente relacionada con la intensidad del manejo forestal que, por otro lado, afecta de manera negativa a la cobertura forestal de cada fragmento de bosque. El cambio en la cobertura forestal afectaría a las condiciones microclimáticas del interior de los bosques, especialmente a la luz y humedad que, como ya hemos indicado anteriormente, son aspectos clave para los líquenes, especialmente en la región Mediterránea.

Importancia de la matriz

En el caso de la matriz de vegetación que rodea los fragmentos de hábitat adecuado en un paisaje fragmentado, trabajos empíricos y teóricos han señalado tanto su efecto en el movimiento de los individuos (Cook et al., 2004; Williams et al., 2006), como su influencia en las condiciones abióticas de los fragmentos de hábitat remanentes (Mesquita et al., 1999; Jules y Shahani, 2003). En un paisaje compuesto por fragmentos de hábitat rodeados por una matriz con diferentes tipos de vegetación, la conectividad de dichos fragmentos dependerá de la configuración del paisaje, así como de la movilidad de los individuos a través de la matriz (Taylor et al., 1993; Tischendorf y Fahrig, 2000). La importancia de la matriz en ambientes fragmentados fue señalada por Ricketts (2001) en un trabajo sobre comunidades de mariposas al demostrar que la composición de la matriz influía sobre el aislamiento efectivo de los fragmentos. Posteriormente, diversos estudios con diferentes organismos han demostrado la importancia de la matriz como variable en los estudios de fragmentación convencionales (Tischendorf y Fahrig, 2000; Debinski, 2006; Herrera, 2011, en este monográfico). Hasta la fecha, la mayoría de los trabajos se han centrado en la influencia que el tipo de matriz ejerce en el movimiento de los individuos entre fragmentos (Bender y Fahrig, 2005).

De igual forma, la matriz también puede ejercer una fuerte influencia sobre la calidad del hábitat (Jules y Shahani, 2003; Haynes y Cronin, 2004), aunque pocos trabajos han examinado este papel. Así, Mesquita et al. (1999) encontraron una mayor mortalidad arbórea en aquellas manchas de bosque rodeadas de pastos que en aquellas limitadas por bosques secundarios, a consecuencia de las extremas condiciones ambientales que generaban las primeras. También, García et al. (2007) señalaron que la intensificación agrícola reducía la densidad de sisones en relación con la pérdida de calidad de su hábitat.

En el caso de los organismos epífitos, poco se sabe de los efectos que el tipo de matriz puede generar en las poblaciones que viven en los fragmentos de hábitat. Pharo y Zartman (2007) han señalado la importancia de la calidad de la matriz a la hora de asegurar la persistencia de especies de briófitos en paisajes fragmentados. De esta manera, los autores indican que aquellos tipos de matriz que rodean los fragmentos de hábitat y generan cambios abruptos en las condiciones microclimáticas entre ambos tipos de hábitat, condicionan la riqueza y composición de las comunidades briofíticas que habitan los fragmentos de bosque.

Por ejemplo, hemos encontrado que el tipo de matriz vegetal que rodea a los fragmentos de bosque dónde habita *L. pulmonaria* afecta a la abundancia de sus poblaciones (Belinchón et al., 2009). En este estudio, observamos una influencia negativa de la presencia de plantaciones de coníferas (*Pinus sylvestris*) alrededor de los fragmentos de bosque sobre la cobertura de *L. pulmonaria*. Johansson y Ehlén (2003) ya demostraron que los bosques de coníferas podían actuar como filtros a la dispersión e instalación de propágulos, afectando a la presencia de algunas especies de líquenes epífitos. En nuestro caso, consideramos que las plantaciones de pinos pueden estar actuando como barrera a la dispersión de los propágulos de *L. pulmonaria*, dado que estos pinares además no constituyen un hábitat favorable para la instalación y crecimiento de esta especie. También en el mismo estudio (Belinchón et al., 2009) vimos que la abundancia de matorral alrededor de los fragmentos de robledal afectaba negativamente a la cobertura de *L. pulmonaria*. En este caso, cambios en las condiciones microclimáticas dentro de una mancha de bosque pueden estar asociados al contacto con diferentes tipos de

vegetación (Ries et al., 2004). En nuestra zona de trabajo, los robledales se localizan a menor altitud, en condiciones más secas que los hayedos, y una matriz dominada por matorral puede implicar una mayor exposición solar y una sequía más intensa durante la dura estación veraniega de la región Mediterránea. Este endurecimiento de las condiciones ambientales puede no sólo afectar al crecimiento y reproducción de *L. pulmonaria*, sino también comprometer el desarrollo en las primeras etapas después de la llegada de los propágulos. Johansson (2008), en una revisión sobre las consecuencias que diferentes alteraciones provocaban en los líquenes epífitos en bosques nemorales, señaló que la influencia del borde sobre las especies dependía de las condiciones del borde. Una matriz de matorral puede considerarse un borde “duro” debido a que las manchas de robledal estarían expuestas a zonas abiertas, cambiando el microclima y los niveles de radiación del robledal, lo que podría afectar a la actividad metabólica del líquen (Palmqvist y Sundberg, 2000).

En este sentido, estamos desarrollando actualmente un estudio dónde evaluamos si diferentes tipos de matriz (pinar, robledal o matorral) pueden cambiar la composición de las comunidades brioliquénicas epífitas de hayedos en un paisaje fragmentado del centro de España. Se han establecido parcelas de muestreo a diferentes distancias del borde en contacto con cada tipo de matriz. En cada una de esas parcelas se anotó la riqueza y cobertura de cada una de las especies de la comunidad. Los resultados preliminares indican que existen cambios significativos en la composición brioliquénica en función del tipo de matriz que rodee al fragmento de hayedo. Sin embargo, estos cambios son más atenuados cuando la matriz de contacto con el borde es un pinar o un robledal. Este efecto más atenuado se puede deber a la existencia de una continuidad del bosque, aunque sea de diferente tipo de dosel y, por tanto, las condiciones ambientales (humedad, temperatura, luz, etc) no diferirían tanto de las que se encuentran en el interior del hayedo. En el otro extremo se encuentra el matorral, ya que existen una gran diferencia estructural con el hayedo, produciéndose con seguridad un efecto sobre las condiciones microclimáticas del interior del hayedo.

Diversidad genética y fragmentación del hábitat

La respuesta de las especies a la fragmentación es específica (Hobbs y Yates 2003; Hoehn et al., 2007). Por ello, la identificación de los factores que hacen que las especies sean más o menos sensibles a la fragmentación y la comprensión de cómo un hábitat fragmentado puede afectar a la viabilidad de las poblaciones, son esenciales para gestionar adecuadamente las poblaciones fragmentadas con objetivos de conservación. Existe un amplio consenso sobre el hecho de que el efecto de la fragmentación sea dependiente de la habilidad de las especies para dispersarse y colonizar nuevos hábitats a diferentes escalas (Hanski y Gaggiotti, 2004; Löbel et al., 2009). Sin embargo, las metodologías pasadas limitaban la posibilidad de analizar los niveles de flujo genético entre poblaciones (Hoehn et al., 2007). Actualmente, los marcadores genéticos proporcionan una poderosa herramienta para obtener tanto estimas indirectas de la dispersión y flujo génico en poblaciones naturales, evaluando la estructura y diversidad genética de las especies a diferentes escalas espaciales y temporales (Otálora et al., 2010), como estimas directas (Robledo-Arnuncio y González-Martínez, 2009; Nora et al. 2011, en este monográfico).

Ya sabemos que la mayor parte de los líquenes y briófitos epífitos son especialmente sensibles a la fragmentación de su hábitat (Löbel et al., 2006; Scheidegger y Werth, 2009). Sin embargo, los efectos de la fragmentación del hábitat sobre la estructura y diversidad genética de organismos epífitos apenas se conocen (Lättmann et al., 2009).

La teoría de la genética poblacional nos indica que la fragmentación del hábitat puede afectar a los sistemas de apareamiento, ocasionando un incremento de la endogamia y una erosión de la diversidad genética dentro de las poblaciones, junto a una diferenciación entre poblaciones a través de procesos estocásticos asociados a la deriva génica (Young et al., 1996; Hamrick, 2004; Nora et al. 2011, en este monográfico). Además, el aumento del aislamiento entre las poblaciones generaría a nivel genético al menos, dos grandes efectos: una mayor diferenciación entre las poblaciones y una disminución de la diversidad genética dentro de ellas (Templeton et al., 1990).

Recientemente, diversos autores, utilizando aproximaciones genéticas a nivel de paisaje, han destacado la relevancia de la calidad del hábitat, la historia del paisaje y la naturaleza de la matriz alrededor de los fragmentos de hábitat a la hora de estudiar los efectos de la fragmentación sobre la diversidad genética de las poblaciones fragmentadas (Nielsen et al., 2006; Werth et al., 2006b; Williams et al., 2006).

Como ya indicamos anteriormente, la calidad del hábitat afectaba profundamente a la presencia y cobertura de *L. pulmonaria* en un paisaje fragmentado de la región Mediterránea (Belinchón et al., 2009). Por ello, en otro estudio posterior nos hemos planteado evaluar el efecto de la fragmentación del hábitat sobre la estructura y diversidad genética de las poblaciones de *L. pulmonaria* en este paisaje (Otálora et al., 2011). Específicamente, hemos evaluado la importancia relativa de la calidad de los fragmentos de bosque, el tipo de matriz que rodeaba a los fragmentos y la conectividad entre ellos sobre la variación genética dentro de las poblaciones y entre ellas, basándonos en el componente fúngico de la simbiosis. El estudio se llevó a cabo en un paisaje de 31 manchas de hayedos y robledales del centro de España, analizando 3 microsátélites de un total de 855 individuos de *L. pulmonaria* y calculando diferentes parámetros genéticos. Hasta el momento, algunos autores (Wilson y Provan, 2003; Wyatt et al., 2005) habían encontrado efectos negativos de la fragmentación del paisaje sobre la diversidad

genética para algunos briófitos. Sin embargo, otros estudios no encontraron esta relación en otras especies de briófitos (Phjamo et al. 2008) ni en líquenes (Lättman et al., 2009).

En nuestro caso, esperábamos que la especie exhibiera bajos niveles de diversidad genética, teniendo en cuenta los requerimientos ecológicos y la situación de aislamiento de las poblaciones de *L. pulmonaria* en nuestros bosques Mediterráneos (Martínez et al., 2006; Belinchón et al., 2009), junto a la continua reducción de hábitat favorable para esta especie en esta región. Sin embargo, nuestros resultados indican que las poblaciones de esta especie exhiben altos valores relativos de diversidad genética en la mayoría de los fragmentos de bosque estudiados. Los niveles de diversidad genética encontrados son similares a los valores encontrados en centro Europa (Walser et al., 2005; Werth et al., 2006a), a pesar de que en esa zona las manchas de bosque son de mayor tamaño y tienen una distribución más continua que las poblaciones situadas en el borde meridional de distribución de la especie. Además, los resultados indican que las variables relacionadas con los atributos del paisaje de los fragmentos de bosque como el tamaño y la conectividad, junto con la naturaleza de la matriz de vegetación circundante, no tienen efectos significativos sobre la diversidad genética de *L. pulmonaria*.

La teoría de genética poblacional predice que la fragmentación en poblaciones pequeñas y aisladas con pocos individuos contribuye a una disminución de la diversidad genética (Ellstrand y Elam, 1993). Sin embargo, nuestros resultados mostraron que sólo la calidad del hábitat, medida como longevidad de los árboles, tenía influencia sobre la diversidad genética (Otálora et al., 2011). En este caso, dado que los líquenes presentan un ciclo de vida largo, podríamos estar ante un caso de “deuda de extinción”. Es decir, las condiciones del hábitat para la supervivencia de la especie ya no existen, pero la especie todavía permanece (Tilman et al., 1994; Paltto et al., 2006). Muy recientemente, Öckinger y Nilsson (2010) han estudiado los factores ambientales que ocasionan cambios en la vitalidad, fertilidad, abundancia y distribución de *L. pulmonaria* en un paisaje de fragmentos de bosque en Suecia. Ellos sugieren que la especie puede estar sujeta a una “deuda de extinción”, dado que la cantidad y conectividad de hábitat disponible ha decrecido en los últimos 150 años. Debido a que el riesgo de extinción local se incrementó y la abundancia de individuos fértiles se redujo con la disminución del tamaño poblacional, los autores sostienen con sus modelos que las poblaciones locales de esta especie se extinguirán, incluso aunque la calidad del hábitat mejore. En particular, es probable que muchas poblaciones pequeñas tengan dificultades para recuperarse y, probablemente, estén abocadas a la extinción aunque el hábitat local incremente su calidad, aumentando el tamaño de los remanentes de hábitat y su conectividad.

Las especies con ciclos de vida largos, con bajas tasas de colonización y extinción pueden mostrar un retraso en su respuesta al cambio en la configuración del paisaje (Lindborg y Eriksson, 2004). Nosotros proponemos que las poblaciones de *L. pulmonaria* todavía no estarían respondiendo con pérdidas de diversidad genética a los cambios en la configuración del paisaje en el que habitan y que necesitaremos más tiempo para poder ver una respuesta, dado que estamos hablando de especies longevas y los principales cambios en el paisaje de esta zona ocurrieron hace escasamente 60 años. Sin embargo, es necesario señalar que actualmente no sabemos cuál es el número umbral de individuos de una población de una especie líquénica para considerar que estamos ante una población de tamaño pequeño. Por ello, también es posible que no estemos viendo ningún efecto en nuestras poblaciones, porque realmente no estemos ante poblaciones tan pequeñas como para que estén sufriendo eventos de cuello de botella genéticos.

En cualquier caso, entendemos que sólo estudios de dispersión a escala de tiempo ecológica nos pueden ayudar a confirmar esta hipótesis de deuda de extinción (ver Tellería et al. 2011, en este monográfico). En este sentido, quizás el desarrollo de tests de asignación entre individuos de diferentes poblaciones sea la alternativa más viable para poder detectar eventos de migración inter-poblacional.

Conclusiones

Una prioridad para la biología de la conservación es desarrollar criterios, herramientas y estrategias para mejorar el manejo de hábitats. Los resultados de los trabajos que aquí se detallan proporcionan información útil para gestionar hábitats forestales y, sobre todo, para calibrar el efecto de la fragmentación y algunas acciones de manejo sobre la conservación de la biodiversidad. Además, este tipo de estudios enriquece nuestro conocimiento sobre la situación de líquenes amenazados y puede ayudar a desarrollar estrategias de conservación para especies “no carismáticas” en un futuro. Desde el punto de vista de la conservación, estos estudios muestran que se necesita un mejor conocimiento del comportamiento de estas especies en los diferentes tipos de bosques en los que viven, a escalas locales y de paisaje, para asegurar su persistencia, máxime cuando la incidencia de los diferentes motores de cambio global dibujan escenarios de viabilidad futura muy desalentadoras para estas especies.

También queremos resaltar la necesidad de abordar estudios futuros que nos ayuden a completar la falta general de conocimientos sobre la dinámica poblacional de estos organismos. Urgen estudios sobre los procesos temporales, especialmente sobre el proceso de colonización de los fragmentos de hábitat adecuados remanentes, incluyendo dispersión y establecimiento. De igual manera, son necesarios estudios genéticos inter-poblacionales que nos puedan ayudar a comprender los fenómenos de dispersión, incluida la dispersión a larga distancia. Esta información es necesaria para

construir un modelo dinámico que nos ayude a evaluar el comportamiento de los líquenes bajo diferentes escenarios ecológicos, incluidos los que se advierten en relación con el cambio global.

Y, finalmente, necesitaríamos más estudios experimentales para aclarar los papeles que tanto la limitación de dispersión como los factores locales juegan a la hora de estructurar las comunidades brio-liquénicas epífitas en hábitats fragmentados. Esto también sería clave para determinar la importancia relativa de la dispersión frente a la limitación en el establecimiento de estos organismos. Los propágulos pueden estar disponibles, pero cambios en el microclima y la calidad del sustrato causados por la fragmentación pueden estar dificultando el establecimiento y posterior desarrollo de estos propágulos.

Agradecimientos

Este trabajo ha sido financiado por la Dirección del Medio Natural, Comunidad Autónoma de Castilla-La Mancha (ref. POII09-0286-4849), el Ministerio de Educación y Ciencia (ref. CGL2007-66066-C04-04/BOS) y el Ministerio de Ciencia e Innovación (ref. CGL2010-22049).

Referencias

Aragón, G., Martínez, I., Izquierdo, P., Belinchón, R., Escudero, A. 2010. Effects of forest management on epiphytic lichen diversity in Mediterranean forests. *Applied Vegetation Science* 13:183-194.

Armstrong, D.P. 2005. Integrating the metapopulation and habitat paradigms for understanding broad-scale declines of species. *Conservation Biology* 19:1402-1410.

Baguette, R., Mennechez, G. 2004. Resource and habitat patches, landscape ecology and metapopulation biology: a consensual viewpoint. *Oikos* 106:399-403.

Barkman, J.J. 1958. *Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes*. Koninklyke Van Gorcum and Comp. Assen, The Netherlands.

Belinchón, R., Martínez, I., Escudero, A., Aragón, G., Valladares, F. 2007. Edge effects on epiphytic communities in a Mediterranean *Quercus pyrenaica* forest. *Journal of Vegetation Science* 18:81-90.

Belinchón, R., Martínez, I., Otálora, M.A.G., Aragón, G., Dimas, J., Escudero, A. 2009. Fragment quality and matrix affect epiphytic performance in Mediterranean forest landscape. *American Journal of Botany* 96:1974-1982.

Bender, D.J., Fahrig, L. 2005. Matrix structure obscures the relationship between interpatch movement and patch size and isolation. *Ecology* 86:1023-1033.

Brown, T.E. 2001. Lichens: the organisms. En: Brodo, I.M., Duran, S., Sharnoff, S. (eds.). *Lichens of North America*, pp. 3-8, Yale University Press/New Haven and London. Gran Bretaña.

Calatayud, V., Sanz, M.J. 2000. *Guía de líquenes epífitos en las parcelas del Sistema Pan-Europeo para el seguimiento intensivo y continuo de los sistemas forestales (Red CE de nivel II) en España*. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, España.

Clinchy, M., Haydon D.T., Smith, A.E. 2002. Pattern does not equal process: what does patch occupancy really tell us about metapopulation dynamics? *The American Naturalist* 159:351-362.

Cook, W.M., Anderson, R.M., Schweiger, E.W. 2004. Is the matrix really inhospitable? Vole runway distribution in an experimentally fragmented landscape. *Oikos* 104:5-14.

Cousins, S.A.O., Eriksson, O. 2001. Plant species occurrences in a rural hemiboreal landscape: effects of remnant habitats, sites history, topography, and soil. *Ecography* 24:461-469.

Debinski, D.M. 2006. Forest fragmentation and matrix effect: the matrix does matter. *Journal of Biogeography* 33:1791-1792.

Ellis, C.J., Coppins, B.J. 2007. 19th century woodland structure controls stand-scale epiphyte diversity in present-day Scotland. *Diversity and Distributions* 13:84-91.

- Ellstrand, N.C., Elam, D.R. 1993 Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24:217-242.
- Eriksson, O. 1996. Regional dynamics of plants: a review of evidence for remnant source-sink and metapopulation. *Oikos* 77:248-258.
- Esseen, P.A., Renhorn, K.E. 1998. Edge effects on an epiphytic lichen in fragmented forests. *Conservation Biology* 12:1307-1317.
- Esseen, P.A., Renhorn, K.E., Pettersson, R.B. 1996. Epiphytic lichen biomass in managed and old-growth boreal forests: effect of branch quality. *Ecological Applications* 6:228-238.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34:487-515.
- Fleishman, E., Ray, C., Sjögren-Gulve, P., Boggs, C.L., Murphy, D.D. 2002. Assessing the roles of patch quality, area and isolation in predicting metapopulation dynamics. *Conservation Biology* 16:706-716.
- Forman, R.T.T. 1995. *Land Mosaics: The ecology of landscapes and regions*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Fritz, O., Gustafsson, L., Larsson, K. 2008. Does forest continuity matter in conservation? - A study of epiphytic lichens and bryophytes in beech forests of southern Sweden. *Biological Conservation* 141:655-668.
- García, J., Suárez-Seoane, S., Miguélez, D., Osborne, P.E., Zumalacárregui, C. 2007. Spatial analysis of habitat quality in a fragmented population of little bustard (*Tetrax tetrax*): Implications for conservation. *Biological Conservation* 137:45-56.
- Grove, A.T., Rackham, O. 2001. *The nature of Mediterranean Europe: An ecological history*. Yale University Press, New Haven, USA.
- Gu, W.D., Kuusinen, M., Konttinen, T., Hanski, I. 2001. Spatial pattern in the occurrence of the lichen *Lobaria pulmonaria* in managed and virgin boreal forests. *Ecography* 24:139-150.
- Gustafsson, L., Appelgren, L., Jonsson, F., Nordin, U., Persson, A.A., Weslien, J. 2004. High occurrence of red-listed bryophytes and lichens in mature managed forests in boreal Sweden. *Basic and Applied Ecology* 5:123-129.
- Hamrick, J.L. 2004. Response of trees to global environmental changes. *Forest Ecology and Management* 197:323-335.
- Hanski, I. 1999. *Metapopulation ecology*. Oxford University Press, New York, USA.
- Hanski, I. 2005. *The shrinking world: Ecological consequences of habitat loss*. Excellence in Ecology 14. International Ecology Institute, Oldendorf/Luhe, Alemania.
- Hanski, I., Simberloff, D. 1997. The metapopulation approach, its history, conceptual domain, and application to conservation. En: Hanski, I., Gilpin, M. (eds.). *Metapopulation biology: ecology, genetics, and evolution*, pp. 5-26, Academic Press, San Diego, USA.
- Hanski, I., Ovaskainen, O. 2000. The metapopulation capacity of a fragmented landscape. *Nature* 404:755-758.
- Hanski, I., Gaggiotti, O.E. 2004. *Ecology, genetics, and evolution of metapopulations*. Academic Press, San Diego, USA.
- Haynes, K.J., Cronin, J.T. 2004. Confounding of patch quality and matrix effects in herbivore movement studies. *Landscape Ecology* 19:119-124.
- Hedenås, H., Ericson, L. 2000. Epiphytic macrolichens as conservation indicators: successional sequence in *Populus tremula* stands. *Biological Conservation* 93:43-53.
- Heinken, T., Rohner, M-S., Hoppert, M. 2007. Red wood ants (*Formica rufa* group) disperse bryophyte and lichen fragments on a local scale. *Nova Hedwigia* 131:147-163.

- Herrera, J.M. 2011. La importancia de la matriz en el mantenimiento de la biodiversidad en hábitats fragmentados. De la teoría ecológica al desarrollo de estrategias de conservación. *Ecosistemas* 20(2-3):21-35.
- Hilmo, O., Sæstad, S.M. 2001. Colonization of old-forest lichens in a young and an old boreal Picea abies forest: an experimental approach. *Biological Conservation* 102:251-259.
- Hobbs, R., Yates, C.J. 2003. Turner Review No.7 Impacts of ecosystem fragmentation on plant populations: generalizing the idiosyncratic. *Australian Journal of Botany* 51:471-488.
- Hoehn, M., Sarres, S.D., Henle, K. 2007. The tales of two geckos: does dispersal prevent extinction in recently fragmented populations? *Molecular Ecology* 16:3299-3312.
- Honegger, R. 1998. The lichen symbiosis: what is so spectacular about it? *The Lichenologist* 30:193-212.
- Johansson, P. 2008. Consequences of disturbance on epiphytic lichens in boreal and near boreal forests. *Biological Conservation* 141:1933-1944.
- Johansson, P., Ehrlén, J. 2003. Influence of habitat quantity, quality and isolation on the distribution and abundance of two epiphytic lichens. *Journal of Ecology* 91:213-221.
- Jules, E.S., Shahani, P. 2003. A broader ecological context to habitat fragmentation: why matrix habitat is more important than we thought. *Journal of Vegetation Science* 14:459-464.
- Keymer, J.E., Marquet, P.A., Velasco-Hernández, J.X., Levin, S.A. 2000. Extinction thresholds and metapopulation persistence in dynamic landscapes. *The American Naturalist* 156:478-494.
- Kivistö, L., Kuusinen, M. 2000. Edge effects on the epiphytic lichen flora of Picea abies in middle boreal Finland. *The Lichenologist* 32:387-398.
- Lättman, H., Lindblom, L., Mattsson, J-E., Milberg, P., Skage, M., Ekman, S. 2009. Estimating the dispersal capacity of the rare lichen Cliostomum corrugatum. *Biological Conservation* 142:1870-1878.
- Levin, S.A., Muller-Landau, H.C., Nathan, R., Chave, J. 2003. The ecology and evolution of seed dispersal: A theoretical perspective. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 34:575-604.
- Levins, R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America* 15:237-240.
- Lindborg, R., Eriksson, O. 2004. Historical landscape connectivity affects present plant species diversity. *Ecology* 85:1840-1845.
- Löbel, S., Snäll, T., Rydin, H. 2006. Metapopulation processes in epiphytes inferred from patterns of regional distribution and local abundance in fragmented forest landscapes. *Journal of Ecology* 94:856-868.
- Löbel, S., Snäll, T., Rydin, H. 2009. Mating system, reproduction mode and diaspore size affect metacommunity diversity. *Journal of Ecology* 97:176-185.
- Martínez, I., Aragón, G., Sarrión, F.J., Escudero, A., Burgaz, A.R., Coppins, B.J. 2003. Threatened lichens in central Spain (saxicolous species excluded). *Cryptogamie Mycologie* 24:73-97.
- Martínez, I., Carreño, F., Escudero, A., Rubio, A. 2006. Are threatened lichen species well protected in Spain? Effectiveness of a protected areas network. *Biological Conservation* 133:500-511.
- McCune, B. 1993. Gradient in epiphyte biomass in three Pseudotsuga-Tsuga forests of different ages in western Oregon and Washington. *The Bryologist* 96:405-411.

- Mesquita, R.C.G., Delamónica, P., Laurance, W.F. 1999. Effect of surrounding vegetation on edge-related tree mortality in Amazonian forest fragments - a ten year study. *Biological Conservation* 91:129-134.
- Moen, J., Jonsson, B.G. 2003. Edge effects on liverworts and lichens in forest patches in a mosaic of boreal forest and wetland. *Conservation Biology* 17:380-388.
- Moilanen, A., Hanski, I. 1998. Metapopulation dynamics: Effects of habitat quality and landscape structure. *Ecology* 79:2503-2515.
- Nash, T. 1996. *Lichen Biology*. Cambridge University Press, Cambridge. UK.
- Nielsen, S.E., Stenhouse, G.B., Boyce, M.S. 2006. A habitat-based framework for grizzly bear conservation in Alberta. *Biological Conservation* 130:217-229.
- Nora, S.V., Albaladejo R.G., González-Martínez, S.C., Robledo-Arnuncio, J.J., y Aparicio, A. 2011. Movimiento de genes (polen y semillas) en poblaciones fragmentadas de plantas. *Ecosistemas* 20(2-3):35-46.
- Öckinger, E., Nilsson, S.G. 2010. Local population extinction and vitality of an epiphytic lichen in fragmented old-growth forest. *Ecology* 91:2100-2109.
- Öckinger, E., Niklasson, M., Nilsson, S.G. 2005. Is local distribution of the epiphytic lichen *Lobaria pulmonaria* limited by dispersal capacity or habitat quality? *Biodiversity and Conservation* 14:759-773.
- Otálora, M.A.G., Martínez, I., Aragón, G., Molina, M.C. 2010. Phylogeography and divergence date estimates of a lichen species complex with a disjunct distribution pattern. *American Journal of Botany* 97:216-223.
- Otálora, M.A.G., Martínez, I., Belinchón, R., Widmer, I., Aragón, G., Escudero, A., Scheidegger, Ch. 2011. Remnants fragments preserve genetic diversity of an endangered epiphytic lichen species in a Mediterranean fragmented mountain forest. *Biodiversity and Conservation* 20(6):1239-1254.
- Palmqvist, K., Sundberg, B. 2000. Light use efficiency of dry matter gain in five macrolichens: relative impact of microclimatic conditions and species-specific traits. *Plant, Cell and Environment* 23:1-14.
- Paltto, H., Nordén, B., Götmark, F., Franc, N. 2006. At which spatial and temporal scales does landscape context affect local density of Red Data Book and Indicator species? *Biological Conservation* 133:442-454.
- Pettersson, R.B., Ball, J.P., Renhorn, K.E., Esseen, P.A., Sjöberg, K. 1995. Invertebrate communities in boreal forest canopies as influenced by forestry and lichens with implications for passerine birds. *Biological Conservation* 74:57-63.
- Pharo, E., Zartman, C.E. 2007. Bryophytes in a changing landscape: The hierarchical effects of habitat fragmentation on ecological and evolutionary processes. *Biological Conservation* 135:315-325.
- Phjamo, M., Korpelainen, H., Kalinauskait, N. 2008. Restricted gene flow in the clonal hepatic *Trichocolea tomentella* in fragmented landscapes. *Biological Conservation* 141:1204-1217.
- Ranius, T., Johansson, P., Niclas, B., Niclasson, M. 2008. The influence of tree age and microhabitat quality on the occurrence of crustose lichens associated with old oaks. *Journal of Vegetation Science* 19: 653-662.
- Ricketts, T.H. 2001. The matrix matters: effective isolation in fragmented landscapes. *The American Naturalist* 158:87-99.
- Ries, L., Fletcher, R.J., Battin, J., Sisk, T. 2004. Ecological responses to habitat edges: mechanisms, models and variability explained. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 35:491-552.
- Riiali, A., Penttinen, A., Kuusinen, M. 2001. Bayesian mapping of lichens growing on trees. *Biometrical Journal* 43:717-736.
- Robledo-Arnuncio, J.J., González-Martínez, S.C. 2009. Marcadores moleculares y ecología del movimiento. *Ecosistemas* 18:44-51.

- Rose, R. 1988. Phytogeographical and ecological aspects of Lobarion communities in Europe. *Botanical Journal of Linnean Society* 96:69-79.
- Santos, T., Tellería, J.L. 1998. *Efectos de la fragmentación de los bosques sobre los vertebrados en las mesetas ibéricas*. Organismo Autónomo de Parques Nacionales, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, España.
- Scarascia-Mugnozza, G., Oswald, H., Piussi, P., Radoglou, K. 2000. Forests of the Mediterranean region: gaps in knowledge and research needs. *Forest Ecology and Management* 132:97-109.
- Scheidegger, C., Werth, S. 2009. Conservation strategies for lichens: insights from population biology. *Fungal Biology* 23:55-66.
- Sillet, S.C., Neitlich, P.N. 1996. Emerging themes in epiphyte research in Westside Forests with special reference to cyanolichens. *Northwest Science* 70:54-60.
- Snäll, T., Ribeiro, P.J., Rydin, H. 2003. Spatial occurrence and colonisations in patch-tracking metapopulations: local conditions versus dispersal. *Oikos* 103:566-578.
- Snäll, T., Hagström, A., Rudolphi, J., Rydin, H. 2004. Distribution pattern of the epiphyte Neckera pennata on three spatial scales- importance of past landscape structure, connectivity and local conditions. *Ecography* 27:757-766.
- Snäll, T., Ehrlén, J., Rydin, H. 2005. Colonization-extinction dynamics of an epiphyte metapopulation in a dynamic landscape. *Ecology* 86:106-115.
- Taylor, P.D., Fahrig, L., Henein, K., Merriam, G. 1993. Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos* 68:571-573.
- Tellería, J.L., Díaz, J.A., Pérez-Tris, J., Santos, T. 2011. Fragmentación de hábitat y biodiversidad en las mesetas ibéricas: una perspectiva a largo plazo. *Ecosistemas* 20(2-3):79-91.
- Templeton, A.R., Shaw, S., Routmon, E., Davis, S.K. 1990. Genetic consequences of habitat fragmentation. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 77:13-27.
- Thuiller, W., Araújo, M.B., Pearson, R.G., Whittaker, R.J., Brotons, L., Lavorel, S. 2004. Biodiversity conservation - Uncertainty in predictions of extinction risk. *Nature* 430:6995.
- Tilman, D.R.M., Lehman, M.C.L., Nowak, M.A. 1994. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* 371:65-66.
- Tischendorf, L., Fahrig, L. 2000. On the usage and measurement of landscape connectivity. A reply. *Oikos* 90:7-19.
- Uliczka, H., Angelstam, P. 1999. Occurrence of epiphytic macrolichens in relation to tree species and age in managed boreal forest. *Ecography* 22:396-405.
- Valbuena-Carabaña, M., de Heredia, U.L., Fuentes-Utrilla, P., González-Doncel, I., Gil, L. 2010. Historical and recent changes in the Spanish forests: A socio-economic process. *Review of Palaeobotany and Palynology* 162:227-542.
- Virgós, E. 2002. Are habitat generalists affected by forest fragmentation? A test with Eurasian badgers (Meles meles) in coarse-grained fragmented landscapes of central Spain. *Journal of Zoology* 258: 313-318
- Walser, J.C. 2004. Molecular evidence for limited dispersal of vegetative propagules in the epiphytic lichen Lobaria pulmonaria. *American Journal of Botany* 9:1273-1276.
- Walser, J.C., Holderegger, R., Gugerli, F., Hoebee, S.E., Scheidegger, C. 2005. Microsatellites reveal regional population differentiation and isolation in Lobaria pulmonaria, an epiphytic lichen. *Molecular Ecology* 14:457-467.
- Werth, S., Wagner, H.H., Gugerli, F., Holderegger, R., Csencsics, D., Kalwij, J.M., Scheidegger, C. 2006a. Quantifying dispersal and establishment limitation in a population of an epiphytic lichen. *Ecology* 87:2037-2046.

- Werth, S., Wagner, H.H., Holderegger, R., Kalwij, J.M., Scheidegger, C. 2006b. Effect of disturbances on the genetic diversity of an old-forest associated lichen. *Molecular Ecology* 15:911-921.
- Wilson, P.J., Provan, J. 2003. Effect of habitat fragmentation on levels and patterns of genetic diversity in natural populations of the peat moss Polytrichum commune. *Proceedings of the Royal Society London* 270:881-886.
- Williams, N.S.G., Morgan, J.W., McCarthy, M.A., McDonnell, M.J. 2006. Local extinction of grassland plants: the landscape matrix is more important than patch attributes. *Ecology* 87:3000-3006.
- Wyatt, R., Odrzykoski, I.J., Cronberg, N. 2005. High levels of genetic variation in the haploid leafy liverwort Porella platyphylla. *Journal of Bryology* 27:247-252.
- Young A.G., Boyle, T., Brown, T. 1996. The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends in Ecology and Evolution* 11:413-418.