



Vigilada Mineducación

Exploración de posibles impactos ecológicos por deposición de nitrógeno reactivo sobre las comunidades de líquenes en ecosistemas de páramo

Fernando Fernández Restrepo
David Román Arboleda
Trabajo de grado

Nicolás Pinel Peláez, PhD.
María Margarita Jaramillo Ciro, PhD.

UNIVERSIDAD EAFIT

Escuela de Ingeniería y Ciencias aplicadas
Biología
Medellín
2022

Exploración de posibles impactos ecológicos por deposición de nitrógeno reactivo sobre las comunidades de líquenes en ecosistemas de páramo

Fernando Fernández-Restrepo & David Román-Arboleda

Asesor: PhD. Nicolás Pinel

Co-asesora: MSc. Margarita Jaramillo

1 de junio de 2022

Introducción

Los ecosistemas terrestres suelen encontrarse en estado de homeostasis oligotrófica gracias a las constantes entradas y salidas de elementos, reguladas por los ciclos biogeoquímicos que a lo largo del tiempo determinan la estructura y función del ecosistema. A causa de las recientes actividades humanas, en la mayoría de los ecosistemas se han afectado varios de estos ciclos naturales, debido al exceso de emisiones contaminantes que ingresan de forma directa e indirecta al sistema (Ellis et al., 2021), provocando cambios en esta homeostasis a nivel global (Weathers et al., 2013). Uno de los ciclos más afectados en corto tiempo ha sido el del nitrógeno (N) (Díaz-Álvarez et al., 2018; Huang et al., 2017; C. J. Stevens et al., 2018; Uwizeye et al., 2020; Weathers et al., 2013), a causa de las adiciones de N reactivo originado en actividades agrícolas o industriales. Esta investigación busca evaluar los posibles impactos que tienen estas emisiones antropogénicas de N sobre un ecosistema de páramo del departamento de Antioquia, Colombia, haciendo uso de las comunidades de líquenes terrícolas como bioindicadores de la deposición de N.

El contenido de N suele ser uno de los factores limitantes en la mayoría de ecosistemas terrestres, debido a que el N accesible para estos ecosistemas reside en la atmósfera, en su estado elemental (N_2), la cuál constituye una forma no reactiva ni directamente asimilable por los productores primarios (Weathers et al., 2013). A pesar de esto el N_2 si puede ser usado por bacterias, y arqueas diazotróficas capaces de fijar N, proceso que reduce el N_2 a una forma más soluble y asimilable como lo es el amonio (NH_4^+). Este ingresa en la cadena trófica al ser captado e inmovilizado en N orgánico por los organismos en los primeros niveles tróficos (en el caso de ecosistemas terrestres siendo estas plantas y organismos foto o quimiolitautótrofos), o por organismos detritívoros como los hongos entre muchos otros (Weathers et al., 2013). El NH_4^+ producto de la fijación también puede sufrir procesos de nitrificación debido a la oxidación por parte de organismos quimiolitautótrofos presentes en el suelo que oxidan el NH_4^+ en óxidos de N (NO_x), en su mayoría nitrito (NO_2^-) o nitrato (NO_3^-). Los NO_x pueden ser a su vez reducidos por microorganismos denitrificantes hasta llegar nuevamente a N_2 , cerrando el ciclo del N (Weathers et al., 2013). En el transcur-

so de este ciclo, una cualidad importante del N reactivo en su forma reducida (e.g., NH_4^+) es que, al ser más móvil, puede evaporarse y transportarse largas distancias para luego depositarse en lugares lejanos. Además, tanto las especies de nitrógeno reducidas como las oxidadas, pueden llegar a solubilizarse en las fuentes de agua y terminar afectando los ecosistemas acuáticos y terrestres.

Este ciclo natural de N ha sido alterado debido a un ingreso extra de especies de nitrógeno reactivo (Nr) como los NO_x en los ecosistemas del mundo, a raíz de diferentes actividades antrópicas que llegan a superar las contribuciones naturales de Nr (Fowler et al., 2013). Estas emisiones provocan una alteración en los balances de NH_4^+ , NO_2^- y NO_3^- (Beirle et al., 2011; Fenn et al., 2003; R. Stevens & Laughlin, 1998). Cuando son emisiones directas de NO_x , en su mayoría son debidas al uso de motores de combustión y diversas actividades industriales (Tian et al., 2020), mientras que el aumento de NH_4^+ en los ecosistemas proviene en su mayoría por malas prácticas del sector agropecuario al fertilizar, adicionando cantidades alarmantes de NH_4^+ en suelos (Erisman et al., 2013).

Las emisiones antropogénicas han aumentado significativamente en el tiempo, tanto así que a nivel global las emisiones pasaron de 5.6 Tg N año⁻¹ en la década de los 80's a 7.3 Tg N año⁻¹ entre 2007–2016, a una tasa de 0.6 ± 0.2 Tg N año⁻¹ por década (Tian et al., 2020). Para este último lapso, las emisiones antropogénicas aportaron el 43 % de las emisiones totales de N a nivel mundial (Tian et al., 2020).

Las emisiones una vez en la atmósfera interactúan con nuevos compuestos químicos, formando aerosoles inorgánicos que viajan largas distancias con las corrientes de viento y que posteriormente se depositan, ya sea de forma húmeda; que se solubilizan en la niebla, en

la precipitación, o de forma seca adquiriendo suficiente peso para depositarse por gravedad (Yarce-Botero et al., 2021). Esta deposición modifica las dinámicas químicas del nitrógeno en una zona determinada (Bobbink & Hicks, 2014; Erisman et al., 2013; Tian et al., 2020).

Dicha modificación tiene diferentes efectos, entre ellos se destacan los florecimientos de algas en cuerpos de agua, acidificación de los suelos, pérdida de la biodiversidad (especialmente especies endémicas) desplazadas por especies nitrófilas, la modificación estructural del paisaje, la nitrificación de cuerpos de agua (incluyendo aguas subterráneas) y la liberación de gases provenientes del subsuelo, entre otros (Bobbink & Hicks, 2014; Lafuente et al., 2020; Pescott et al., 2015; C. J. Stevens et al., 2018; Urbina & Benavides, 2015). La magnitud de estos efectos está principalmente determinada por 4 factores: 1. La duración y cantidad total de la deposición, 2. La forma química en la que se deposite el nitrógeno, 3. Sensibilidad intrínseca del sistema y 4. Composición química del medio (Bobbink & Hicks, 2014).

Los cambios por deposición de N en las dinámicas biogeoquímicas de un sistema tienen efectos en la totalidad del mismo (Bobbink et al., 2010; Bobbink & Hicks, 2014). Las comunidades fotosintéticas son más vulnerables a estos cambios, viéndose afectadas tanto a nivel fisiológico (individuos con lesiones foliares), como a nivel ecológico (debilitación de la estructura y homogeneización del paisaje (Bobbink et al., 2010; Holden et al., 2007). En cuanto a los demás niveles tróficos, los efectos están asociados con pérdidas en la calidad y cantidad del alimento, además de la pérdida del desempeño ecológico (*fitness*) de múltiples especies por los cambios estructurales del paisaje (Bobbink & Hicks, 2014; Pescott et al., 2015; C. J. Stevens et al., 2018).

Es relevante remarcar que los ecosistemas

más sensibles a estas variaciones son aquellos que cuentan con un gran número de especies endémicas, ya que estas están adaptadas a condiciones climáticas y químicas particulares. Por lo tanto, dichos cambios causarían grandes pérdidas de biodiversidad y facilitarían la colonización de especies invasoras (Holden et al., 2007; Kytöviita & Crittenden, 2007).

Los páramos son ecosistemas de alta montaña, ubicados generalmente a partir de los 3000 y hasta los 5000 m.s.n.m., con temperaturas que oscilan de 2 a 12 °C (Castaño et al., 2001). Gracias a sus condiciones estos ecosistemas poseen una baja tasa metabólica, lo cual los convierte en grandes sumideros de carbono y otros compuestos. A pesar de su lento metabolismo, los páramos son lugares con alto endemismo (Cuesta et al., 2014; Quintero-Vallejo et al., 2018), demostrando una alta tasa de diversificación (Madriñán et al., 2013).

En cuanto a términos paisajísticos, pueden encontrarse gran abundancia de matorrales, frailejonales, chuscales y extensas pasturas (Castaño et al., 2001; Quintero-Vallejo et al., 2018).

Estos ecosistemas destacan por su capacidad de

producir agua, la cual está regulada primordialmente por las bajas temperaturas y alta presión atmosférica (Quintero-Vallejo et al., 2018). Con una precipitación anual que varía entre 620 a 1196 mm, lo cual los hace ecosistemas de alta humedad caracterizados por lluvias constantes de poca fuerza a lo largo del año, y por fuertes vientos que cambian de dirección gracias a las pronunciadas pendientes (Rangel-Churio, 2006). En este orden de ideas, los ecosistemas de páramo se encuentran intensamente amenazados a causa del calentamiento global que conlleva a una migración altitudinal de los bosques (Chacón-Moreno et al., 2021).

En Colombia existen 14087 km² de páramo, lo cual representa un 1/4 de los páramos del mundo, distribuidos a lo largo de la cordillera de los Andes en sus tres divisiones, con una mayor abundancia en la Cordillera Oriental (Cuesta et al., 2014). Puntualmente, en Antioquia se encuentran ubicadas al rededor de 54039.45 Ha de páramo, repartidas en los sistemas de Belmira-Santa Inés, Frontino-Urrao, Las Baldías, Sonsón, Citará y Paramillo (Figura 1).

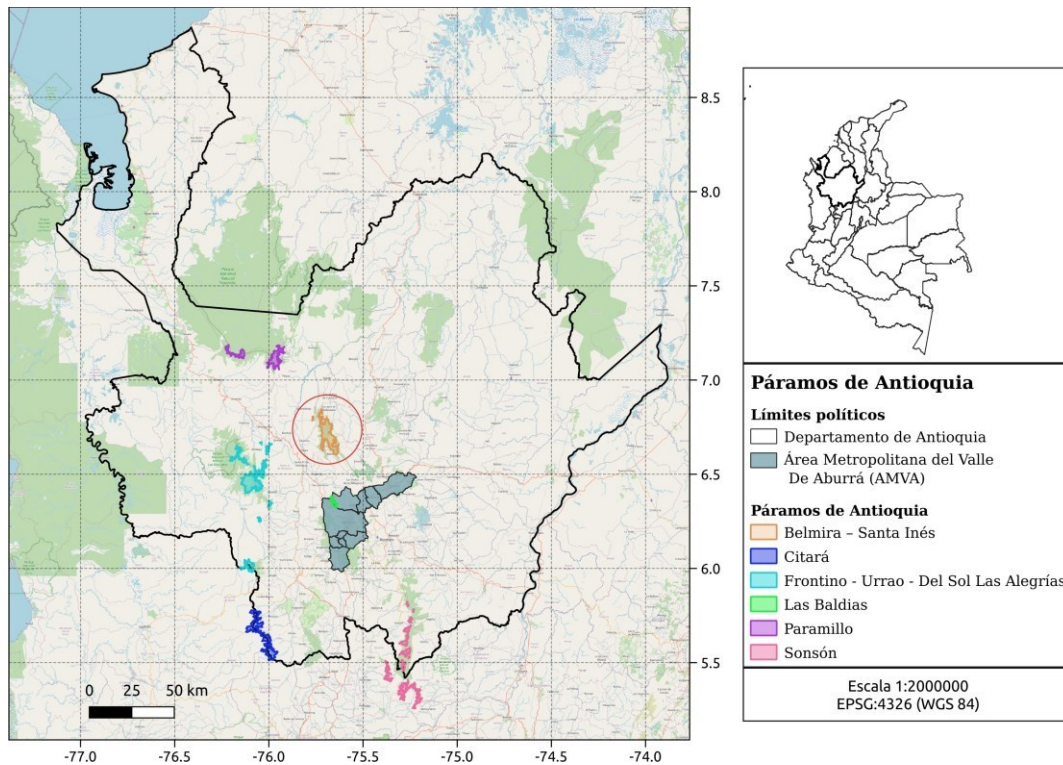


Figura 1: Sistemas de páramo ubicados en el departamento de Antioquia, Colombia. Información obtenida de los repositorios SIG del Departamento Administrativo Nacional de Estadísticas (DANE) y el del Instituto de Investigación Alexander von Humboldt (IaVH), datos obtenidos el 25/05/2021. La imagen base es la disponible en OpenStreetMap el 23/04/2022.

Es fundamental para la conservación de los páramos conocer cuál es el efecto de fenómenos como la deposición de compuestos móviles presentes en la atmósfera; ya que estos pueden tener incidencia directa en el ciclado y disponibilidad de diferentes elementos químicos esenciales, como lo son el nitrógeno y el carbono (Yarce-Botero et al., 2021).

Una de las grandes ventajas a la hora de evaluar estos cambios químicos en ecosistemas de páramo, es que gracias al gran endemismo encontrado en ellos (al rededor del 60 % de las especies) algunas comunidades son especialmente sensibles a los cambios en las dinámicas químicas del ecosistema, cumpliendo potencialmente el papel de bioindicadores (Holden et al., 2007).

Teniendo en cuenta lo anterior, es fundamental

el desarrollo y uso de herramientas que permitan predecir la química atmosférica y sus dinámicas de transporte-deposición. En general, las herramientas más utilizadas para dicho fin, son los modelos matemáticos de química y transporte (Ge et al., 2021; Yarce-Botero et al., 2021). Entre estas herramientas, una de las opciones más completas es el modelo LOTOS-EUROS, el cual surge en el año 2005 como resultado de la fusión de los modelos *Long-Term Ozone Simulation* (LOTOS) y *European Operational Smog model* (EUROS), el modelo se basa en cuatro entradas: 1. Condiciones de frontera, 2. Modelo meteorológico, 3. Cobertura y 4. Repositorio de emisiones. Las cuales permiten generar una predicción de deposiciones asociada a una matriz espacial (Manders et al., 2017), a partir de esta se puede obser-

var como se movilizan diferentes compuestos químicos (Nr, Compuestos orgánicos volátiles (VOC's), O₃) y en qué concentración y lugar se depositan.

Es necesario tener presente que a pesar de ser herramientas muy completas, la mayor parte de los modelos de química y transporte (p.e. LOTOS-EUROS) están desarrollados en torno a las latitudes extra-tropicales (Manders et al., 2017). Por lo tanto, al usarlos fuera de estas, será necesario realizar ajustes y validaciones (Yarce-Botero et al., 2021). Uno de los principales acercamientos para comprobar que el modelo es cohesivo con la realidad es la toma de datos y análisis ecológico de áreas potencialmente afectadas, para ver si en estas se presentan fenómenos relacionados a las deposiciones modeladas.

Para esta validación pueden utilizarse múltiples métodos, entre ellos, el monitoreo de organismos o poblaciones especialmente sensibles, también llamadas bioindicadoras. Este tipo de organismos o poblaciones permiten, a partir de evaluar alguna de sus características biológicas, evidenciar el impacto que sufre su ecosistema como consecuencia de una perturbación (Carignan & Villard, 2002). Sin importar el estrés ambiental, el bioindicador seleccionado debe cumplir con diferentes características, entre ellas: 1. Tener una amplia distribución espacial dentro del ecosistema, 2. Una presencia constante sin importar estaciones y 3. Una relación clara entre la variable medioambiental de interés y la respuesta biológica del bioindicador (Díaz-Álvarez et al., 2018).

Las comunidades fotosintéticas son entonces candidatos ideales para encontrar organismos bioindicadores, dentro de esta comunidad los grupos que se ven más afectados por la deposición de N son los líquenes y las briófitas; tanto así que estos organismos evidencian efectos tóxicos debido a la deposición de nitrógeno has-

ta con bajos niveles de deposición (van Herk et al., 2003). Los líquenes en particular son buenos bioindicadores para los páramos, debido a su sensibilidad frente a la contaminación del aire, a su capacidad de proliferar en lugares con climas extremos, a su naturaleza perenne, y que al encontrarse en ecosistemas abiertos (p.e. pastizales, turberas y matorrales) se ven más afectados por la contaminación atmosférica de N (Gutiérrez-Larruga et al., 2019; Honegger, 2008a).

Además de esto, los líquenes tienden a tener un tiempo de vida mucho mayor al de las briófitas debido a sus diferencias biológicas. Los líquenes por su lado fueron definidos en primera instancia como simbioses por Frank Albert Bernhard (1876), no obstante en la actualidad se conoce que en los líquenes conviven una inmensa diversidad de organismos, además de los previamente evidenciados por Schwendener en 1867 (Mitchell, 2007) describiendo una parte de micobionte principal (hongo) y una parte de fotobionte (con alga verde y/o cyanobacteria). Es por esto que al día de hoy los líquenes se consideran un claro ejemplo de un holobionte, definiendo los líquenes como un ecosistema autosuficiente compuesto por la interacción de un hongo ex-habitante, un arreglo extracelular de uno o más organismos fotosintéticos y un sin número de microorganismos asociados (Hawksworth & Grube, 2020).

Enfatizando en sus diferencias biológicas con las plantas, estos carecen de estructuras radiculares o penetración en el sustrato, por lo que la mayoría de los elementos que necesitan para subsistir, exceptuando el carbono, los obtienen por medio de la deposición atmosférica húmeda y seca (Honegger, 2008b). En varios estudios centrados en cómo la deposición de N afecta a los líquenes, se ha encontrado que la abundancia de algunas especies disminuye bajo un exceso de deposición de N, así como también se ve afectado su metabolismo (Gutiérrez-Larruga et

al., 2019; Kytöviita & Crittenden, 2007).

Metodología

Modelado de deposición de NH_3 y NO_x

Para obtener un estimado de la deposición atmosférica de Nr (objetivamente NH_3 y NO_x) en los diferentes sistemas de páramo de Antioquia, se utilizó el modelo de química y transporte LOTOS-EUROS. Con el fin de contar con una buena resolución espacial, se utilizaron dos dominios anidados. El primero abarca desde el este de la costa oeste de Nicaragua hasta el este de Venezuela y las islas caribeñas de los Países Bajos (resolución de 28km), el dominio interno, cubre principalmente el territorio continental de Colombia (resolución de aprox. 10 km). El modelo de elevación utilizado para la simulación fue el Global Multi-Resolution Terrain Elevation Data, que ofrece una resolución aproximada de 220m (Danielson & Gesch, 2011). El catálogo de emisiones utilizado fue obtenido de la base de datos EDGAR (Emission Database for Global Atmospheric Research) 4.2 del 2008. Es importante tener en cuenta que solo se consideraron las emisiones generadas por el Área Metropolitana del Valle de Aburrá (AMVA) y que no se utilizó una versión actualizada del catálogo de emisiones por dificultades para integrarlo al modelo. Las emisiones biogénicas fueron obtenidas del Modelo de Emisiones de Gases y Aerosoles (MEGAN) 2.1 (Guenther et al., 2012). La meteorología utilizada para el modelado fue obtenida del ECMWF (European Centre for Medium-Range Weather Forecasts) con resolución de 3h. En cuanto a las coberturas del suelo, se utilizó una mezcla de los sets de datos GLC (Global Land Cover) y el CCI (Land Cover Climate Change Initiative) para así obtener resultados más precisos (FAO, 2016).

Área de muestreo

El presente estudio fue elaborado en el sistema de páramo Belmira-Santa Inés, en el municipio de Belmira, Antioquia, Colombia. Ubicado sobre la cordillera occidental, con una elevación que va entre los 2120 y los 3950 m.s.n.m., una temperatura media aproximada de 10 °C y precipitación bimodal de 1900 mm/año con picos en abril y octubre (Urbina & Benavides, 2015). Este sistema de páramos es reconocido como el mayor productor de agua del Sistema de Páramos y Bosques Altoandinos del noroccidente medio antioqueño, con una oferta hídrica de 422,925,149.57 m³/año, siendo el nacimiento de múltiples fuentes hídricas entre las cuales destacan el Río Grande y el Río Chico que abastecen el Sistema de Aprovechamiento Múltiple del embalse Río grande II, el cual a su vez tiene como función principal la alimentación el acueducto de varios municipios del Valle de Aburrá (Silva-Restrepo, 2007).

Al observar el contexto histórico de la zona, se evidencia que este sistema se encuentra en regeneración, ya que en el pasado fue usada para el desarrollo de actividades antrópicas (principalmente ganadería y minería) (Silva-Restrepo, 2007; Urbina & Benavides, 2015). El proceso regenerativo anteriormente mencionado está ligado a diferentes esfuerzos de conservación y protección de la zona por parte de entidades gubernamentales. Para el año 2010, la Corporación Autónoma del Centro de Antioquia (Corantioquia), creó el Distrito de Manejo Integrado (DMI) del Sistema de Páramos y Bosques del Noroccidente Medio Antioqueño, en el cual se contemplaban 42600 Ha que comprenden zonas de bosque muy húmedo montano bajo (bmh-Mb), bosque pluvial montano bajo (bp-Mb), subpáramo y páramo (Álvarez-Hincapié et al., 2017). Posteriormente, en el año 2013 la delimitación del páramo fue ajustada por el Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH),

que definió que el sistema de páramo Belmira-Santa Inés constaba de 10621.87 Ha dentro del

área total del DMI, oficializadas por el artículo 202 de la Ley 1450 de 2011.



Figura 2: Estructura paisajística del sistema de páramo Belmira-Santa Inés. Se observa la dinámica lineal del sistema de páramo, con ancho variable y bosque altoandino en los extremos. Fotografía digital tomada por Fernando Fernández-Restrepo el 26/08/2021 en Belmira, Antioquia, Colombia.

En cuanto a la estructura del paisaje, este sistema se dispone a manera de un corredor que se extiende latitudinalmente con un ancho variable, en el que la zona de subpáramo pareciera colonizar la zona de páramo (Figura 2). La vegetación se dispone principalmente en frailejones (*Espeletia occidentalis* var. *antioquensis*), turberas y extensas pasturas (*Calamagrostis effusa* y *Puya roldanii*). Sin embargo, tal como se mencionó anteriormente, en múltiples sectores del páramo pueden verse especímenes propios del subpáramo, como lo son el Tabaquillo (*Aegiphila* sp.) y el Romero de páramo (*Diplostegium revolutum*), haciendo que algunas regiones estén mayormente expuestas a los vientos provenientes del occidente y creando tam-

bién algunas regiones más protegidas.

Este sistema de páramo es oligotrófico, ya que la oferta de nutrientes es baja, lo cual se debe a las bajas temperaturas, suelos ácidos y baja tasa metabólica del sistema (Quintero-Vallejo et al., 2018). Los factores anteriores, hacen también, que se acumule biomasa sobre el suelo. Esta biomasa mantiene los suelos del páramo húmedos durante la temporada seca, dándoles protección de los vientos y la radiación solar.

Clasificación de coberturas

Con el fin de definir zonas de interés para el muestreo, se realizó una clasificación de coberturas, utilizando el complemento (*plugin*)

de Clasificación Semiautomática (SCP) (Congedo, 2021) del programa QGIS (QGIS Development Team, 2021). La clasificación se llevó a cabo con base en las imágenes registradas del 01/09/2020 al 23/08/2020, pertenecientes al segundo nivel de la colección 2 (C2L2) de Landsat8, y obtenidas mediante el repositorio EarthExplorer.

Para la definición de regiones de interés se utilizó conocimiento obtenido de forma preliminar durante actividades exploratorias llevadas a cabo del 12/02/2021 al 14/02/2021, estableciendo 8 categorías de cobertura con base en dicha información. La clasificación se realizó por medio del algoritmo de máxima probabilidad con un umbral de 0.5, usando la información cruda de las bandas Landsat8 2, 3 y 4 correspondientes a longitudes de onda azul, verde y roja respectivamente.

Muestreo

Previo al muestreo, se realizó un levantamiento de información secundaria sobre la distribución y diversidad de líquenes en el sistema de páramo Belmira-Santa Inés, para esto se consultó el Global Biodiversity Information Facility (GBIF), filtrando las ocurrencias solo para grupos taxonómicos de hongos liquenzados y restringiendo el área a la delimitación obtenida del IAvH. Posteriormente se realizó una revisión de los individuos reportados en el herbario del Jardín Botánico de Medellín.

Los muestreos en campo fueron realizados en tres salidas de campo, la primera salida se llevó a cabo del 25 al 27 de agosto del año 2021, la segunda del 20 al 22 de octubre del mismo año y la tercera del 19 al 21 de enero del 2022. El acceso al páramo fue gracias al servicio de guía de la agencia *Caminos para Motivar*, entrando por el sendero desde el municipio de Belmira. La metodología estándar de muestreo para cada una de las tres salidas fue por transectos, los

cuales debían realizarse en áreas descubiertas, expuestas a los vientos provenientes del sur occidente y con pendiente en la misma dirección, esto con el fin de reducir el ruido al observar si la abundancia, diversidad y distribución de líquenes estaba siendo afectada por la deposición de N. Una vez en dichos puntos, se desplegaron líneas rectas de 30 m, a lo largo de las cuales se evaluaron 30 parcelas de 1m x 1m, basándose en las metodologías de Matteucci y Colma (1982). En estas parcelas se realizaba una búsqueda exhaustiva de todos los líquenes en la totalidad del área. Durante cada búsqueda, se realizó una morfotipificación preliminar de cada líquen que se encontrara. Para la mayoría de estos morfotipos se colectó una sola muestra dentro de una bolsa de papel rotulada y se tomó registro fotográfico del resto para evitar muestreo excesivo.

Para llevar a cabo la medición de las abundancias de cada morfotipo, los líquenes fueron registrados por medio de la unidad adimensional "hits", que representa el porcentaje aproximado de ocupación de líquenes de un cuadrado de 15cm x 15cm, esto se hizo teniendo en cuenta que en el caso de los líquenes no es posible determinar un individuo (Friedl & Büdel, 2008), por lo tanto lo más adecuado es registrar las abundancias registrando áreas en vez de individuos. Para cada una de las parcelas se registraron los morfotipos presentes, #de transecto, #de cuadrante, coordenadas iniciales y finales del transecto, elevación de dichos puntos, #de hits registrados, y una sección de observaciones ecológicas en la que se daban detalles específicos del cuadrante en el que se dio el registro.

Con el fin de identificar el nivel de exposición de cada uno de los transectos a las corrientes de viento, se calculó un promedio del aspecto entre las coordenadas iniciales y finales de estos. Dicho cálculo se realizó por medio del software QGIS (QGIS Development Team, 2021), y en base al modelo de elevación digital ALOS

World 3D - 30m (AW3D30), que ofrece una resolución aproximada de 30 metros cuadrados (Tadono et al., 2014).

Identificación

En primera instancia se realizó una depuración preliminar de las muestras y se trasladaron al laboratorio para su identificación, la cuál se llevó a cabo con base a claves taxonómicas disponibles. De forma general se hizo una identificación a familia, y en los casos posibles a género, con Moncada y Lücking (2021) y Sipman (2005). Los morfotipos que coincidieron con la familia Cladoniaceae fueron identificados con Ahti (2000); los géneros *Stereocaulon* con Rincón-Espitia y Mateus (2013); *Usnea* con Truong et al. (2013); *Ramalina* con Kashiwadani y Kalb (1993); y *Dibaeis* con Sipman (1997). Para los géneros que no poseían clave se establecieron morfoespecies. Una vez se identificaron todos los registros con muestras, se llevó a cabo una homologación de los morfotipos solo observados con su registro fotográfico. La información taxonómica (familia, género y especie) de cada morfotipo se actualizó conforme a la base de datos Mycobank (20/04/2022) (Crous et al., 2004) y se agregó a la matriz de datos.

Reconstrucción estructural de la comunidad

Para los diferentes análisis ecológicos, la matriz original se colapsó en una nueva matriz que contenía los totales de cobertura relativa por especie para cada uno de los transectos, dichos valores fueron convertidos con la función arc-seno. Posteriormente se realizó una rarefacción de los datos por medio de la función *rarefy* del paquete *vegan* de R (Oksanen et al., 2016), para evaluar la cobertura del muestreo realizado y la completitud del inventario levantado. Posteriormente se obtuvieron valores de riqueza (# de especies), diversidad (# de especies

efectivas) y disimilaridad (chi-cuadrado, χ^2). Cabe denotar que en el caso de la diversidad se utilizó la conversión del índice de Shannon-Wiener (Tuomisto, 2010). Los análisis anteriormente mencionados fueron ejecutados por medio del paquete *vegan* del software R (Oksanen et al., 2016; RStudio Team, 2020).

Análisis multivariante de la varianza (MANOVA)

Con el fin de conocer qué variable tenía mayor influencia sobre la diversidad de líquenes, se realizó un análisis multivariante de la varianza (MANOVA), en el que se compararon los datos de elevación, aspecto y cobertura de cada uno de los transectos con el número estimado de especies efectivas. El análisis se llevó a cabo haciendo uso de la función *lm* y la función *anova* del paquete R *stats* versión 4.1.2 (RStudio Team, 2020).

Resultados

Modelado de deposición de NH₃ y NO_x

Tras obtener los resultados del modelado, se calcularon los valores medios anuales para cada uno de ellos los sistemas de páramo de Antioquia (Tabla 1), obteniendo entonces que para el 2016 se depositaron aproximadamente 6 Kg*Ha/año de NH₃ y 6.7 Kg*Ha/año de NO_x en el sistema de páramo Belmira-Santa Inés, 6.7 Kg*Ha/año de NH₃ y 6.3 Kg*Ha/año para el sistema de páramo Citará, 3 Kg*Ha/año de NH₃ y 4 Kg*Ha/año de NO_x para el sistema de páramo Sonsón, 5.3 Kg*Ha/año de NH₃ y 6 Kg*Ha/año de NO_x para el sistema de páramo Baldías, y finalmente, 5.5 Kg*Ha/año de NH₃ y 5.4 Kg*Ha/año de NO_x para el sistema de páramo Paramillo.

Tabla 1: Valores estimados de deposición (Kg*Ha/año) de Nr por medio del modelo LOTOS-EUROS para cada uno de los sistemas de páramo de Antioquia.

Sistema de páramo	Nr
Belmira-Santa Inés	12.7
Citará	13
Sosón	7
Baldías	11.3
Paramillo	10.9

Clasificación de coberturas

Se definieron ocho tipos de coberturas con base en las observaciones de campo y la clasificación semi-automática de imágenes satelitales (Landsat8 C2L2; Figura 3). A continuación se presenta una breve descripción sobre la estructura paisajística de cada una de las categorías establecidas para la clasificación:

1 - Cabaña: Terreno irregular, sin zonas marcadamente más elevadas. Caracterizado por la presencia de amplios pastizales de *C. effusa* y frailejonales de *E. occidentalis* var. *antioquiensis*, pocos sectores de roca expuesta y poca retención de humedad por parte del suelo.

2 - Sistema lineal pastizal-turberas: Terreno irregular con múltiples valles y picos marcados. Caracterizado por múltiples sectores de roca expuesta, separados por pastizales de *C. effusa* y frailejonales de *E. occidentalis* var. *antioquiensis*, suelo con alta retención del suelo e identificación de múltiples cuerpos de agua que se catalogaron como turberas.

3 - Alto de la Gallina: Uno de los puntos más altos del sistema, entre los 3200 y 3270

m.s.n.m., caracterizado por altos y extensos pastizales de *C. effusa*, con zonas de roca expuesta presentadas de forma ocasional. Zona sin protección ante los vientos debido a su elevación, presencia de frailejonales y suelo con alta retención de humedad. Zona cercana a la ciénaga “El Morro”.

4 - Ciénaga “El Morro”: Sistema cenagoso ubicado al sur del sistema de páramo, en campo se pudo observar espejo de agua, la vegetación estaba predominada principalmente por pastizales *C. effusa* y briófitas (*Sphagnum* sp.).

5 - Alto del Cristo: Zona más elevada del sistema de páramo, ubicada en el centro latitudinal del mismo, se encuentra entre los 3270 y 3300 m.s.n.m. La vegetación es similar a la encontrada en el Alto de la Gallina, con más zonas de roca expuestas y mayor exposición a las corrientes de viento.

6 - Bosque altoandino: Zona periférica al sistema de páramo, caracterizada por vegetación de mayor tamaño y fuste, mayor humedad relativa y menor exposición a las corrientes de viento. La transición entre esta cobertura y las diferentes categorías de páramo era en su mayoría brusca, haciendo claramente visibles los límites entre una y la otra.

7 - Sector norte del páramo: Como su nombre lo indica es la zona norte del sistema. Esta zona se clasificó con base a las imágenes satelitales ya que el acceso a la misma no fue posible.

8 - Cobertura de potrero: Zona de cobertura ocupada por actividades agropecuarias, principalmente de ganado vacuno para la producción de lácteos. La vegetación de esta zona esta compuesta principalmente por sembrados de pasturas para el alimento del ganado.

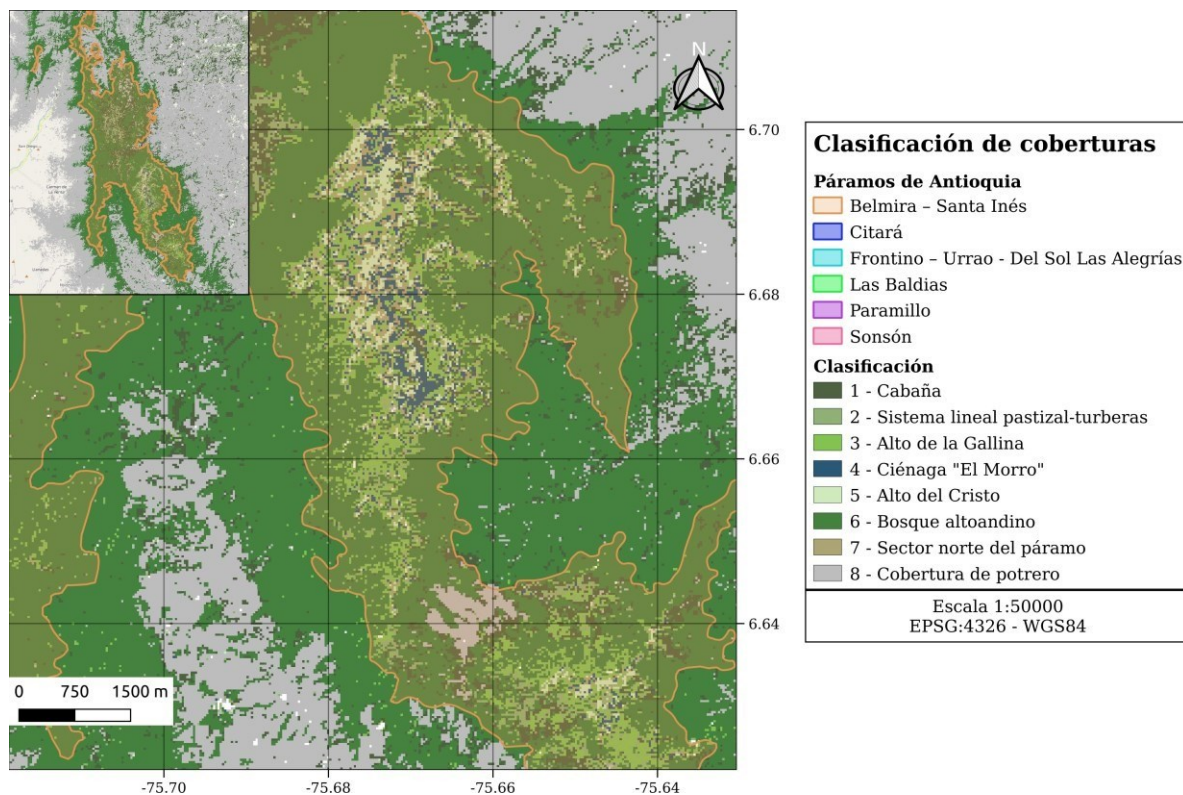


Figura 3: Clasificación de coberturas del sistema de páramo Belmira-Santa Inés en base a imágenes satelitales. Información obtenida de los repositorios SIG del Instituto de Investigación Alexander von Humboldt (laVH), datos obtenidos el 25/05/2021. Las imágenes satelitales utilizadas son las registradas del 01/09/2020 al 23/08/2020, pertenecientes al nivel 2 de la segunda colección, y fueron obtenidas por medio del repositorio EarthExplorer (earthexplorer.usgs.gov). La clasificación coberturas se realizó con el complemento de clasificación semiautomática (SCP) del software QGIS (Congedo, 2021; QGIS Development Team, 2021).

Muestreo e identificación

En total se cubrieron alrededor de 3 km (en sentido sur-norte), en los cuales se proyectaron 10 transectos, haciendo revisión de 300 m². Se logró levantar información para 5 de las 8 clases de cobertura establecidas. Finalmente se registraron en total 10 m² de cobertura

de líquenes (3.33 % del total de área revisada), compuestos por 377 observaciones de las cuales se identificaron 26 especies, pertenecientes a 7 géneros, repartidos en 6 familias. Siete de estas identificaciones se establecieron en morfoespecies y 5 de estas se lograron identificar hasta género (Tabla 2).

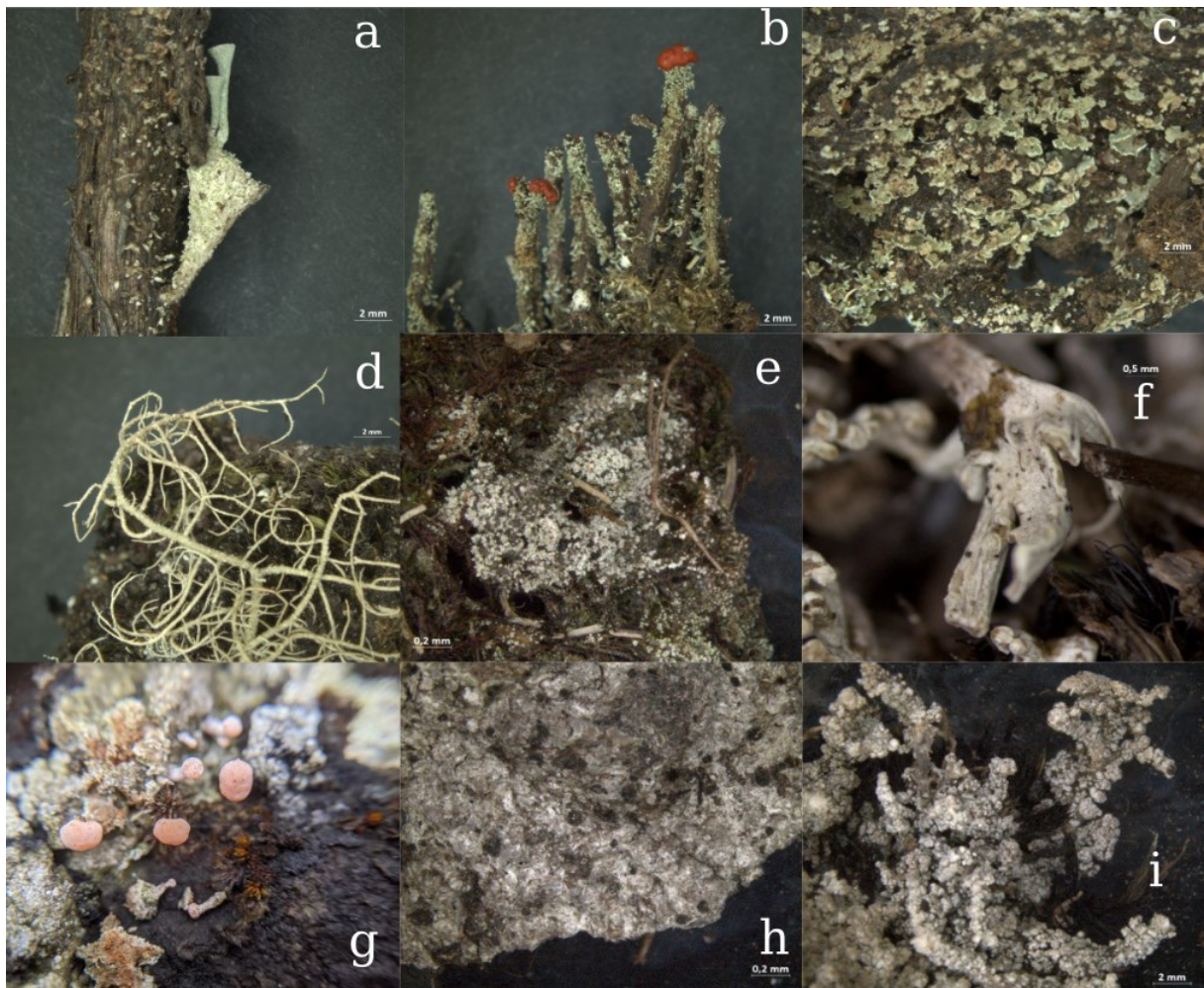


Figura 4: Diversidad de líquenes terrícolas del páramo de Belmira-Santa Inés: **a.** *Cladonia furfuracea* (Cladoniaceae) **b.** *Cladonia piedadensis* (Cladoniaceae) **c.** *Cladonia* aff. *solida* **d.** *Usnea amabilis* (Parmeliaceae) **e.** *Agonimia* sp. (Verrucariaceae) **f.** *Ramalina camptospora* (Ramalinaceae) **g.** *Dibaeis globulifera* (Icmadophilaceae) **h.** *Bactrospora* sp. (Incertae sedis) **i.** *Stereocaulon tomentosum* (Stereocaulaceae).

De la totalidad de especies de los líquenes identificados 16 (62 %) pertenecen a la familia Cladoniaceae: 15 al género *Cladonia* (57.69 %) y 1 al género *Cladia* (3 %). Adicionalmente, para la familia Stereocaulaceae se encontraron 3 especies del género *Stereocaulon* (11.54 %) y por

parte de las familias Ramalinaceae (*Ramalina*), Parmeliaceae (*Usnea*), Icmadophilaceae (*Dibaeis*), Verrucariaceae (*Agonimia*) y del género *Bactrospora* se identificó un solo ejemplar (3 %).

Tabla 2: Listado de las especies de Hongos liquenizados terrícolas encontradas en el páramo de Belmira-Santa Inés, Antioquia, Colombia.

ID's	Familia	Género	Especie
DR05	Cladoniaceae	<i>Cladia</i>	<i>Cladia aggregata</i>
DR06,DR22,DR31	Cladoniaceae	<i>Cladonia</i>	<i>Cladonia confusa</i>
DR07,DR13	Cladoniaceae	<i>Cladonia</i>	<i>Cladonia furfuracea</i>
DR09,DR33	Cladoniaceae	<i>Cladonia</i>	<i>Cladonia cf. cartilaginea</i>
DR45	Cladoniaceae	<i>Cladonia</i>	<i>Cladonia cf. polystomata</i>
DR52	Cladoniaceae	<i>Cladonia</i>	<i>Cladonia rangiferina</i>
DR55	Cladoniaceae	<i>Cladonia</i>	<i>Cladonia piedadensis</i>
DR14,DR5	Cladoniaceae	<i>Cladonia</i>	<i>Cladonia chondrotypa</i>
DR21	Cladoniaceae	<i>Cladonia</i>	<i>Cladonia isabellina</i>
DR23	Cladoniaceae	<i>Cladonia</i>	<i>Cladonia acuminata</i>
DR48,DR50	Cladoniaceae	<i>Cladonia</i>	<i>Cladonia cf. acuminata</i>
DR24	Cladoniaceae	<i>Cladonia</i>	<i>Cladonia cf. subcariosa</i>
DR25	Cladoniaceae	<i>Cladonia</i>	<i>Cladonia cinerella</i>
DR27,DR28,DR29	Cladoniaceae	<i>Cladonia</i>	<i>Cladonia aff. solida</i>
DR36	Cladoniaceae	<i>Cladonia</i>	<i>Cladonia</i> sp.
DR42,DR44	Cladoniaceae	<i>Cladonia</i>	<i>Cladonia</i> sp2.
DR11,DR46	Ramalinaceae	<i>Ramalina</i>	<i>Ramalina camptospora</i>
DR43	Stereocaulaceae	<i>Stereocaulon</i>	<i>Stereocaulon strictum</i>
DR54	Stereocaulaceae	<i>Stereocaulon</i>	<i>Stereocaulon tomentosum</i>
DR49	Stereocaulaceae	<i>Stereocaulon</i>	<i>Stereocaulon</i> sp.
DR56	Parmeliaceae	<i>Usnea</i>	<i>Usnea amabilis</i>
DR40	Icmadophilaceae	<i>Dibaeis</i>	<i>Dibaeis globulifera</i>
DR10,D12	Verrucariaceae	<i>Agonimia</i>	<i>Agonimia</i> sp.
DR01,DR02,DR03,DR15,DR17	Incertae sedis	<i>Bactrospora</i>	<i>Bactrospora</i> sp.
DR15	-	-	Crustaceo sp1
DR17	-	-	Crustaceo sp2

Reconstrucción estructural de la comunidad

Con base a la unidad adimensional *hits*, se convirtieron todas las observaciones a valores de área en m², posteriormente se sumaron los valores totales de cobertura por transecto para cada una de las 26 especies encontradas (Figura 5). Se obtuvo una curva de rarefacción (Figura 6), la cual dio a conocer el número de especies estimadas y compararlo con el número de especies registradas. Posteriormente se es-

timó el número de especies efectivas (Figura 7) y se realizó un análisis de disimilitud (Figura 8).

Las especies más ampliamente distribuidas son *Bactrospora* sp., *C. aggregata* y *C. cf. cartilaginea*, los cuales están presentes en al menos el 80 % de los transectos. La mayor cobertura reportada para un solo transecto fue de 1.33 m², perteneciente a *R. camptospora* en el transecto 8. La especie con mayor cobertura en el total de área evaluada es *C. aggregata*, para la cual se reportó un total de 2.25 m².

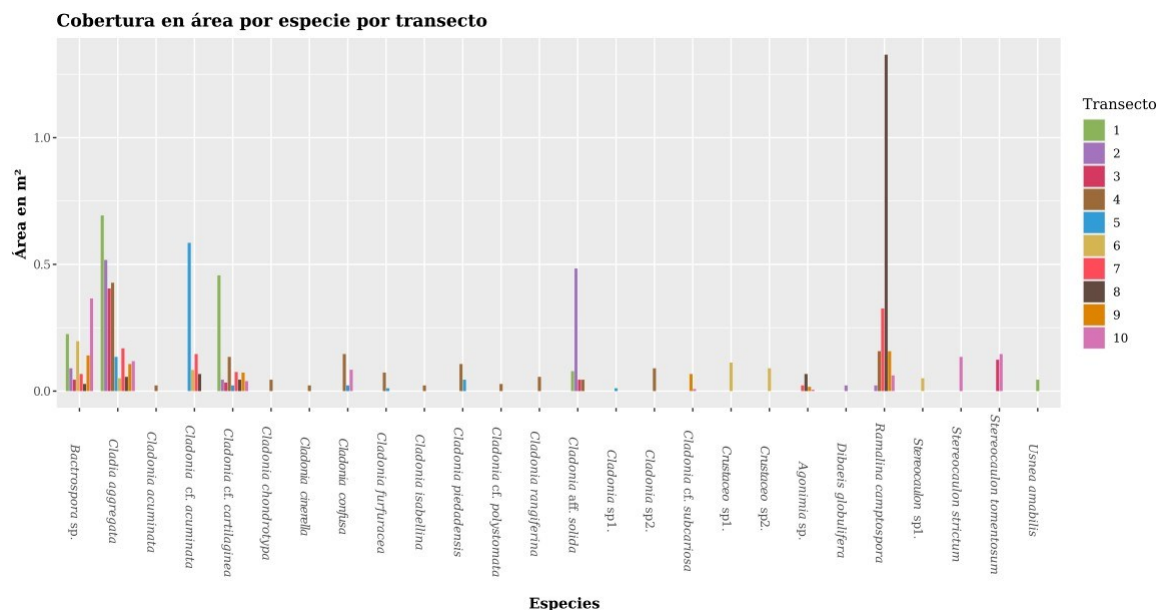


Figura 5: Cobertura registrada en m^2 para cada una de las especies en los 10 transectos realizados: Áreas calculadas a partir del número de hits y sumadas para tener el total de cobertura por transecto para cada una de las especies. Se establece código de color para cada transecto, y se respeta en las demás figuras.

Se registró en su totalidad la diversidad de líquenes del área muestreada (Figura 6). Los valores de riqueza estimada, número de especies efectivas y entropía de Shannon-Wiener (Tabla 3), reflejan que el transecto 4 es el que cuenta con mayor diversidad y mayor número de especies efectivas (13.77 y 12.93 respectivamente), seguido por el transecto 10 (8.9 y 7.1 respectivamente).

Las distancias χ^2 muestran que el transecto 4 no se agrupa con los demás, caso similar al transecto 5 y el 6 (Figura 8). Esto significa que las especies encontradas en estos transectos no son muy comunes, lo cual los diferencia de los demás.

Tabla 3: Valores estimados de riqueza (Se), especies efectivas (S) y entropía de Shannon-Wiener (α) para cada transecto.

Transecto	Se	S	α
T1	5	4.4	1.48
T2	6	5.1	1.63
T3	5	4.6	1.53
T4	13.8	12.9	2.56
T5	6.9	6.1	1.81
T6	6	5.8	1.77
T7	6	5.5	1.70
T8	5	4.92	1.59
T9	6	5.1	1.63
T10	8.9	7.1	1.96

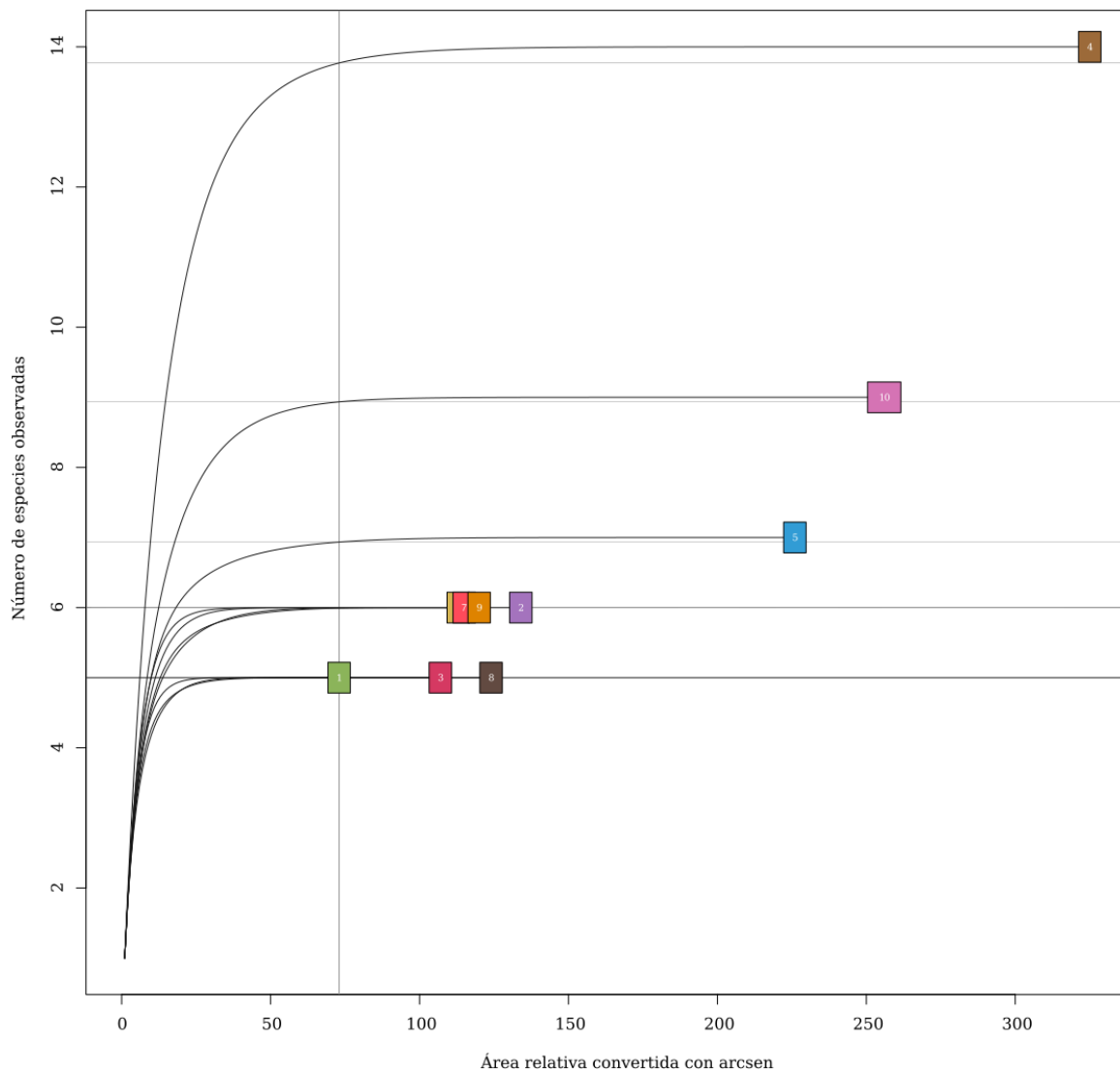


Figura 6: Curvas de rarefacción: Obtenidas por medio del paquete vegan de R, la línea vertical simboliza el tamaño mínimo de muestra 0.91 m^2 convertidos con arc-seno. Las líneas horizontales representan los valores estimados de riqueza (S_e)(Tabla 2).

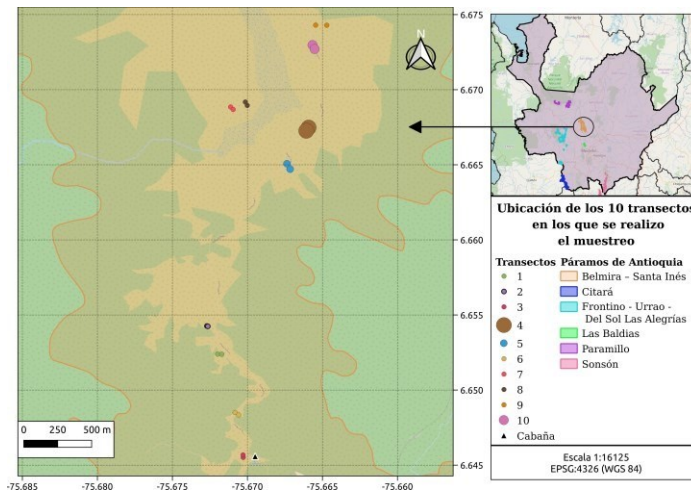


Figura 7: Ubicacion de las coordenadas iniciales y finales de cada uno de los transectos en los cuales se desarrollo el muestreo de las comunidades de líquenes, el tamaño de los símbolos representa los valores estimados de especies efectivas (Tabla 2): *Información obtenida de los repositorios SIG del Departamento Administrativo Nacional de Estadísticas (DANE) y el del Instituto de Investigación Alexander von Humboldt (IaVH), datos obtenidos el 25/05/2021. La imagen base es la disponible en OpenStreetMap al 23/04/2022.*

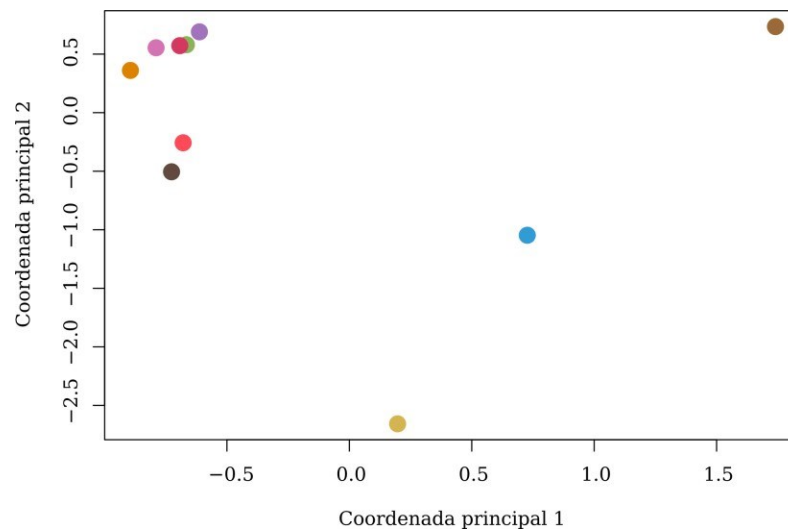


Figura 8: Analisis de coordenadas principales basadas en distancias χ^2 para los 10 transectos realizados, se muestran puntos agregados en caso de mayor similitud y puntos distantes para el caso contrario, los ejes principales corresponden a un proceso de ordenacion de los datos, en el cual se le da una coordenada única a cada uno de ellos en base a la matriz de distancias.

Análisis multivariante de la varianza (MANOVA)

Ninguno de los valores mostró incidencias estadísticamente significativas sobre el número de especies efectivas estimado para cada transecto ($p \leq 0.05$).

Discusión

Según lo obtenido en el modelo el 80 % de los sistemas de páramo de Antioquia recibe más de 4 Kg*Ha/año de N lo cual excede la carga crítica de nitrógeno por hectárea por año aproximada para sistemas similares a este (ya que no se cuenta con una estimación de este valor para los páramos de Colombia), que es de 1-3 kg*h/año de Nr (Pardo et al., 2011). Sin embargo, es fundamental tener en cuenta que el valor obtenido subestima la realidad, ya que las emisiones tenidas en cuenta no consideran otras fuentes de emisiones antropicas, como lo son otras grandes áreas urbanas (p.e. el Valle de San Nicolás, que en la actualidad presenta un rápido crecimiento urbanístico (Ortiz-Jiménez, 2022)). A esto se suma que las emisiones consideradas para el AMVA están desactualizadas y que en la actualidad los valores de emisión de esta zona sean mayores.

Esta entrada adicional de Nr altera el ciclo biogeoquímico del sistema. Uno de los potenciales efectos de esta alteración es la modificación de la estructura del paisaje, ya que aceleraría las tasas metabólicas de las comunidades vegetales (Urbina & Benavides, 2015). Adicionalmente, de ser a largo plazo, esta entrada llegará a las fuentes hídricas y posteriormente los ríos Grande y Chico, responsables de la seguridad hídrica de gran parte de Antioquia. Además esta entrada causaría potencialmente la eutrofización de múltiples cuerpos de agua y la pérdida de diversidad endémica (Bobbink & Hicks, 2014; Holden et al., 2007; Pescott et al., 2015).

La clasificación de coberturas de imágenes satelitales del 2020 reveló que el area con cobertura de páramo era menor a la delimitada por el IAVH en el año 2013. Este cambio en el área de cobertura sugiere que el sistema esta fragmentado, ya que se encuentran múltiples áreas de potrero y cobertura de bosque altoandino separando parches extensos de cobertura de páramo, lo cual se puede explicarse en parte por la historia de actividades antrópicas previas que se llegaron a realizar sobre cobertura de páramo (Quintero-Vallejo et al., 2018; Urbina & Benavides, 2015), y nuevamente por la posible entrada de Nr que altera la estructura del paisaje (Chacón-Moreno et al., 2021).

Es importante recalcar también que las diferencias entre lo obtenido con la clasificación semi-automática de coberturas y la delimitación del IAVH, pueden ser resultado del proceso de cambio de algunas variables ecológicas a lo largo del tiempo (p.e. temperatura, disponibilidad de N, etc.) (Bobbink & Hicks, 2014; Erisman et al., 2013; Holden et al., 2007; C. J. Stevens et al., 2018).

Los cambios en los procesos que ha llevado el páramo, también afectan directamente a la comunidad de líquenes terrícolas evaluadas, las cuáles en muchos de los transectos (5, 7, 9 y 10) fueron encontradas por debajo del follaje de *C. effusa*. En varios de estos casos los líquenes que se encontraron eran individuos de *C. aggregata* en estado de descomposición con coloraciones amarillas, marrones, y en ocasiones negras (Gutiérrez-Larruga et al., 2019). Esta dominancia de *C. effusa* por sobre las comunidades de líquenes, y los individuos de *C. aggregata* encontrados en diferentes estados de descomposición, refleja competencia entre plantas vasculares y líquenes. Donde las plantas vasculares crecen por encima de los líquenes, sofocándolos y disminuyendo su acceso a la luz (C. J. Stevens et al., 2012). Además de esto, en algunos casos, los líquenes que están bajo un exceso de nitrógeno

aumentan su crecimiento en cortos periodos de tiempo (Johansson et al., 2012), derivando en un mayor número de observaciones de líquenes al final de su ciclo de vida.

El género *Cladia* pertenece al igual que *Cladonia* a la familia Cladoniaceae, la familia con mayor presencia y abundancia en los transectos evaluados, con una cobertura total de 6.1 m² de la totalidad de 10 m² de cobertura de líquenes observadas. Es de resaltar que para estos dos géneros se ha registrado como fotobionte más común las algas verdes del genero *Asterochloris* (Pino-Bodas & Stenroos, 2020). Adicionalmente, Kosecka et al. (2021) encontró en ejemplares de Bolivia, haciendo uso de metodologías moleculares, que los fotobiontes de estos dos géneros se agruparon en dentro de un mismo clado (P2), lo que potencialmente implica una relación con sus metabolismos.

Posterior a contrastar los registros de las especies colectadas con las bases de datos GBIF (Taxonomy, 2021), el Catalogo de plantas y líquenes de Colombia (Raz & Agudelo-Zamora, 2020) y Useful Fungi of Colombia (ColFungi, 2022), se evidenciaron dos nuevos registros para Colombia (*Cladonia chondrotypa* y *Cladonia cinerella*) y dos para Antioquia (*Cladonia furfuracea* y *Stereocaulon tomentosum*, Figuras 4 a-i).

El género *Cladonia* posee una distribución global (Ahti, 2000), en el caso específico de *C. chondrotypa* hay 94 ocurrencias en el GBIF (Ocdownload gbif.org, 2022a), con la mayoría de registros ubicados en Chile (36) y otros tantos en países latinoamericanos (Costa Rica, Brasil, Ecuador, Panamá). Evidenciando la amplia distribución de la especie en América latina, lo que sugiere su ocurrencia en Colombia.

Por otro lado, todas las 24 ocurrencias de *C. cinerella* en el GBIF están registradas (Ocdownload gbif.org, 2022b) en países centroaméricanos,

la mayoría de estos en Cuba (15), y el resto en Puerto Rico (6), Bahamas (1), y en el estado de Florida de Estados Unidos (2). Esta distribución tropical hace que también sea probable su presencia en Colombia, aunque es de contrastar que todos los registros previamente existentes se ubican en climas cálidos. De igual forma, para *C. furfuracea* tan solo hay 21 ocurrencias (Ocdownload gbif.org, 2022c) distribuidas en la parte norte de Suramérica, desde Ecuador (1) hasta Guyana (15), pasando por Colombia (2) y Venezuela (4). El registro de Ecuador está reportado a 2200 m.s.n.m., por lo que nuestro registro es el segundo para *C. furfuracea* sobre la cordillera de los Andes a una altura mayor a los 2000 m.s.n.m., dicho registro sugiere que su distribución puede llegar a extenderse a zonas mas elevadas de lo habitual, ya que los reportes existentes pertenecen a ecosistemas costeros en Brasil y arenas amazónicas (Ahti, 2000).

El género *Stereocaulon* presenta una distribución global (Ocdownload gbif.org, 2022d), con mayor cantidad de reportes a lo largo de todo el continente americano. Para el nuevo registro de *S. tomentosum* en Antioquia, la distribución disponible en el GBIF muestra que los registros al norte de suramérica se encuentran sobre la cordillera de los Andes. En Colombia se ha reportado esta especie sobre ecosistemas de páramo, como el sistema de páramo Chingaza a 2990 m.s.n.m. Es por esto que el nuevo registro está dentro de lo esperado para los sistemas de páramo antioqueño.

Los valores estimados de diversidad muestran algún tipo de gradiente ecológico, aumentado hacia el nororiente, dado que aparentemente la elevación y la exposición tienen incidencia sobre este. Sin embargo según el MANOVA ninguna de las variables ecológicas tomadas tiene efectos estadísticamente significativos sobre el número estimado de especies efectivas. Es importante tener en cuenta que los datos de de-

posición de Nr no se tomaron en cuenta en el MANOVA debido a falta de resolución en los mismos y que un muestreo más amplio daría resultados de mayor confianza.

Conclusiones

La deposición de Nr sobre el páramo excede los valores de carga crítica de nitrógeno para este tipo de ecosistemas (Pardo et al., 2011; Yarce-Botero et al., 2021), lo cual puede significar un grave peligro para la seguridad hídrica del departamento de Antioquia.

A pesar de que la rarefacción demostró que el muestreo fue suficiente, este solo corresponde a la zona sur del páramo y por tanto se encuentra submuestreado con respecto a la diversidad de líquenes terrícolas y a la deposición de nitrógeno en la totalidad de su extensión.

No se encontró que la cobertura, elevación y aspecto de los transectos tengan un efecto estadísticamente significativo sobre la diversidad de líquenes en el sector evaluado del sistema de páramo, por lo tanto no es posible determinar que variable esta teniendo mayor efecto sobre la diversidad. Sin embargo, se encontraron observaciones que sugieren una alteración en la competencia de los líquenes con la comunidad de plantas vasculares.

Tras el muestreo, se registraron cuatro extensiones de rango de ocurrencia, puntualmente, dos registros nuevos para Colombia (*C. chondrotypa* y *C. cinerella*) y dos registros nuevos para Antioquia (*C. furfuracea* y *S. tomentosum*). En los casos de *C. furfuracea* y *C. cinerella* estos registros son zonalmente atípicos con respecto a las ocurrencias normales de las dos especies, que habitualmente se encuentran en ecosistemas arenosos con baja disponibilidad de nutrientes.

Referencias

- Ahti, T. (2000). *Cladoniaceae*. New York Botanical Garden Press.
- Álvarez-Hincapié, C. F., Clavijo, A., Rojas, H., Uribe, S., Pyrcz, T. W. & Marín, M. A. (2017). Aporte del área de influencia del páramo de Belmira (Santa Inés) a la diversidad regional de *Pronophilina* (Lepidoptera: Satyrinae) del norte de los Andes. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 88 (2), 402-409. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2017.03.007>
- Beirle, S., Boersma, K. F., Platt, U., Lawrence, M. G. & Wagner, T. (2011). Megacity Emissions and Lifetimes of Nitrogen Oxides Probed from Space. *Science*, 333 (6050), 1737-1739. <https://doi.org/10.1126/science.1207824>
- Bobbink, R., Hicks, K., Galloway, J., Spranger, T., Alkemade, R., Ashmore, M., Bustamante, M., Cinderby, S., Davidson, E. & Dentener, F. e. a. (2010). Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: A synthesis. *Ecological Applications*, 20, 30-59. <https://doi.org/10.1890/08-1140.1>
- Bobbink, R. & Hicks, W. K. (2014). Factors Affecting Nitrogen Deposition Impacts on Biodiversity: An Overview. *Nitrogen Deposition, Critical Loads and Biodiversity* (pp. 147-159). Springer.
- Carignan, V. & Villard, M.-A. (2002). Selecting indicator species to monitor ecological integrity: A review. *Environmental Monitoring and Assessment*, 78 (1), 45-61. <https://doi.org/10.1023/a:1016136723584>
- Castañón, C., Torres, D. & Gómez, C. (2001). *Páramos de Colombia*. Banco de Occidente.
- Chacón-Moreno, E., Rodríguez-Morales, M., Paredes, D., Suárez del Moral, P. & Albarrán, A. (2021). Impacts of glo-

- bal change on the spatial dynamics of treeline in Venezuelan Andes. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9, 615223. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.615223>
- ColFungi. (2022). Useful Fungi of Colombia.
- Congedo, L. (2021). Semi-Automatic Classification Plugin: A Python tool for the download and processing of remote sensing images in QGIS. *Journal of Open Source Software*, 6 (64), 3172. <https://doi.org/10.21105/joss.03172>
- Crous, P. W., Gams, W., Stalpers, J. A., Robert, V. & Stegehuis, G. (2004). MycoBank: an online initiative to launch mycology into the 21st century. *Studies in Mycology*, 50, 19-22.
- Cuesta, F., Sevink, J., Llambí, L., De Bièvre, B. & Posner, J. (2014). *Avances en investigación para la conservación de los páramos andinos*.
- Danielson, J. & Gesch, D. (2011). *Global Multi-resolution Terrain Elevation Data 2010 (GMTED2010)*.
- Díaz-Álvarez, E. A., Lindig-Cisneros, R. & de la Barrera, E. (2018). Biomonitors of atmospheric nitrogen deposition: Potential uses and limitations. *Conservation Physiology*, 6 (1), coy011. <https://doi.org/10.1093/conphys/coy011>
- Ellis, E. C., Gauthier, N., Goldewijk, K. K., Bird, R. B., Boivin, N., D'íaz, S., Fuller, D. Q., Gill, J. L., Kaplan, J. O., Kingston, N., Locke, H., McMichael, C. N., Ranco, D., Rick, T. C., Rebecca Shaw, M., Stephens, L., Svenning, J. C. & Watson, J. E. (2021). People have shaped most of terrestrial nature for at least 12,000 years. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 118 (17), e2023483118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2023483118>
- Erismán, J. W., Galloway, J. N., Seitzinger, S., Bleeker, A., Dise, N. B., Petrescu, A. M. R., Leach, A. M. & de Vries, W. (2013). Consequences of human modification of the global nitrogen cycle. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 368(1621), 20130116. <https://doi.org/10.1098/rstb.2013.0116>
- FAO. (2016). *Land Cover Classification System - User Manual*. Food; Agriculture Organization of the U.S.A. (FAO).
- Fenn, M. E., Haeuber, R., Tonnesen, G. S., Barron, J. S., Grossman-Clarke, S., Hopp, D., Jaffe, D. A., Copeland, S., Geiser, L., Rueth, H. M. & Sickman, J. O. (2003). Nitrogen Emissions, Deposition, and Monitoring in the Western United States. *BioScience*, 53 (4), 391. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2003\)053\[0391:nedami\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2003)053[0391:nedami]2.0.co;2)
- Fowler, D., Coyle, M., Skiba, U., Sutton, M., Cape, J. N., Reis, S., Sheppard, L. J., Jenkins, A., Grizzetti, B., Galloway, J. N., Vitousek, P., Leach, A., Bouwman, a. F., Butterbach-Bahl, K., Dentener, F., Stevenson, D., Amann, M. & Voss, M. (2013). The global nitrogen cycle in the twenty-first century. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 368, 20130164. <https://doi.org/10.1098/rstb.2013.0164>
- Frank Albert Bernhard, A. B. (1876). *Ueber die biologischen: Verhältnisse des Thollus einiger Krustenflechten*.
- Friedl, T. & Büdel, B. (2008). Photobionts. En T. H. Nash (Ed.), *Lichen Biology* (pp. 9-27). Cambridge University Press.
- Ge, Y., Heal, M. R., Stevenson, D. S., Wind, P. & Vieno, M. (2021). Evaluation of global EMEP MSC-W (rv4.34) WRF (v3.9.1.1) model surface concentrations and wet deposition of reactive N and S

- with measurements. *Geoscientific Model Development*, 14 (11), 7021-7046. <https://doi.org/10.5194/gmd-14-7021-2021>
- Guenther, A. B., Jiang, X., Heald, C. L., Sakulyanontvittaya, T., Duhl, T., Emmons, L. K. & Wang, X. (2012). The model of emissions of gases and aerosols from nature version 2.1 (MEGAN2.1): An extended and updated framework for modeling biogenic emissions. *Geoscientific Model Development*, 5 (6), 1471-1492. <https://doi.org/10.5194/gmd-5-1471-2012>
- Gutiérrez-Larruga, B., Estébanez-Pérez, B. & Ochoa-Hueso, R. (2019). Effects of Nitrogen Deposition on the Abundance and Metabolism of Lichens: A Meta-analysis. *Ecosystems*, 23 (4), 783-797. <https://doi.org/10.1007/s10021-019-00431-4>
- Hawksworth, D. L. & Grube, M. (2020). Lichens redefined as complex ecosystems. *New Phytologist*, 227 (5), 1281-1283. <https://doi.org/10.1111/nph.16630>
- Holden, J., Shotbolt, L., Bonn, A., Burt, T., Chapman, P., Dougill, A., Fraser, E., Hubacek, K., Irvine, B., Kirkby, M., Reed, M., Prell, C., Stagl, S., Stringer, L., Turner, A. & Worrall, F. (2007). Environmental change in moorland landscapes. *Earth Science Reviews*, 75-100. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2007.01.003>
- Honegger, R. (2008a). Introduction. En T. H. Nash (Ed.), *Lichen Biology* (pp. 1-8). Cambridge University Press.
- Honegger, R. (2008b). Nutrients, elemental accumulation, and mineral cycling. En T. H. Nash (Ed.), *Lichen Biology* (pp. 234-251). Cambridge University Press.
- Huang, T., Zhu, X., Zhong, Q., Yun, X., Meng, W., Li, B., Ma, J., Zeng, E. Y. & Tao, S. (2017). Spatial and Temporal Trends in Global Emissions of Nitrogen Oxides from 1960 to 2014. *Environmental Science & Technology*, 51 (14), 7992-8000. <https://doi.org/10.1021/acs.est.7b02235>
- Johansson, O., Palmqvist, K. & Olofsson, J. (2012). Nitrogen deposition drives lichen community changes through differential species responses. *Global Change Biology*, 18 (8), 2626-2635. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2012.02723.x>
- Kashiwadani, H. & Kalb, K. (1993). The genus *Ramalina* in Brazil. *The Lichenologist*, 25 (1), 1-31. <https://doi.org/10.1006/lich.1993.1010>
- Kosecka, M., Guzow-Krzeminska, B., Cernajova, I., Skaloud, P., Jablonska, A. & Kukwa, M. (2021). New lineages of photobionts in Bolivian lichens expand our knowledge on habitat preferences and distribution of *Asterochloris* algae. *Scientific Reports*, 11 (1). <https://doi.org/10.1038/s41598-021-88110-0>
- Kytöviita, M.-M. & Crittenden, P. D. (2007). Growth and Nitrogen Relations in the Mat-forming Lichens *Stereocaulon paschale* and *Cladonia stellaris*. *Annals of Botany*, 100 (7), 1537-1545. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm249>
- Lafuente, A., Recio, J., Ochoa-Hueso, R., Gallardo, A., Pérez-Corona, M. E., Manrique, E. & Durán, J. (2020). Simulated nitrogen deposition influences soil greenhouse gas fluxes in a Mediterranean dryland. *Science of The Total Environment*, 737, 139610. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.139610>
- Madriñán, S., Cortés, A. J. & Richardson, J. E. (2013). Páramo is the world's fastest evolving and coolest biodiversity hotspot. *Frontiers in Genetics*, 4, 192.

- <https://doi.org/10.3389/fgene.2013.00192>
- Manders, A. M. M., Builtjes, P. J. H., Curier, L., Denier van der Gon, H., Hendriks, C., Jonkers, S., Kuenen, J., Timmermans, R., Wichink Kruit, R. A., van Pul, A., Sauter, F., van der Swaluw, E., Douros, J., Eskes, H., van Meijgaard, E., van Ulft, B., Mues, A., Banzhaf, S. & Schaap, M. (2017). Curriculum vitae of the LOTOS-EUROS (v2.0) chemistry transport model. *Geoscientific Model Development*, 10, 4145-4173. <https://doi.org/10.5194/gmd-2017-88>
- Matteucci, S. & Colma, A. (1982). *Metodología para el estudio de la vegetación / por Silvia D. Matteucci y Aída Colma*.
- Mitchell, M. (2007). Signposts to symbiosis: a review of early attempts to establish the constitution of lichens. *Huntia*, 13(2), 101-120.
- Moncada, B. & Lücking, R. (2021). Introducción a la biología y taxonomía de los líquenes colombianos: Una guía para reconocer su biodiversidad e importancia. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.21690.31680>
- Occdownload gbif.org. (2022a). Occurrence Download. <https://doi.org/10.15468/DL.SM7778>
- Occdownload gbif.org. (2022b). Occurrence Download. <https://doi.org/10.15468/DL.33KRN7>
- Occdownload gbif.org. (2022c). Occurrence Download. <https://doi.org/10.15468/DL.CZEPEA>
- Occdownload gbif.org. (2022d). Occurrence Download. <https://doi.org/10.15468/DL.DSBPTE>
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H. & Wagner, H. (2016). *vegan: Community Ecology Package* [R package version 2.3-5/r2997]. <https://R-Forge.R-project.org/projects/vegan/>
- Ortiz-Jiménez, J. D. (2022). *Expansión urbana llega a picos nunca vistos en el Oriente antioqueño*. Consultado el 6 de mayo de 2022, desde <https://www.elcolombiano.com/antioquia/expansion-urbana-llega-a-picos-historicos-en-oriente-antioqueno-y-rionegro-HB17253105>
- Pardo, L., Fenn, M., Goodale, C., Geiser, L., Driscoll, C., Allen, E., Baron, J., Bobbink, R., Bowman, W., Clarck, C., Emmet, B., Gilliam, F., Greaver, T., Hall, S., Lilleskov, E., Liu, L., Lynch, J., Nadelhoffer, K., Perakis, S. & Dennis, R. (2011). *Effects of nitrogen deposition and empirical nitrogen critical loads for ecoregions of the United States. Ecological Applications* (Vol. 8). Wiley.
- Pescott, O. L., Simkin, J. M., August, T. A., Randle, Z., Dore, A. J. & Botham, M. S. (2015). Air pollution and its effects on lichens, bryophytes, and lichen-feeding Lepidoptera: review and evidence from biological records. *Biological Journal of the Linnean Society*, 115(3), 611-635. <https://doi.org/10.1111/bij.12541>
- Pino-Bodas, R. & Stenroos, S. (2020). Global biodiversity patterns of the photobionts associated with the genus *Cladonia* (Lecanorales, Ascomycota). *Microbial Ecology*, 82(1), 173-187. <https://doi.org/10.1007/s00248-020-01633-3>
- QGIS Development Team. (2021). *QGIS Geographic Information System*. QGIS Association. <https://www.qgis.org>
- Quintero-Vallejo, E., Benavides, A., Moreno, N. & Gonzalez-Caro, S. (2018). Función de los ecosistemas de páramo y sus motores de degradación. *Bosques andinos: Estado actual y retos para su conservación en Antioquia* (1.ª ed., pp. 135-148). Fundación Jardín Botáni-

- co de Medellín Joaquín Antonio Uribe-Programa Bosques Andinos (COSUDE).
- Rangel-Churio, J. O. (2006). *The biodiversity of the Colombian páramo and its relation to anthropogenic impact. In Land use change and mountain biodiversity.* CRC Press.
- Raz, L. & Agudelo-Zamora, H. (2020). *Catálogo de Plantas y Líquenes de Colombia.*
- Rincón-Espitia, A. & Mateus, N. (2013). Caracterización Morfológica Y Anatómica del Género Stereocaulon Hoffman (Ascomycota-Liquenizados) en Colombia. *Caldasia*, 35, 241-260.
- RStudio Team. (2020). *RStudio: Integrated Development Environment for R.* RStudio, PBC. Boston, MA.
- Silva-Restrepo, L. A. (2007). *Diagnóstico de bienes y servicios ambientales del páramo de Belmira.* Instituto de Investigación Alexander von Humboldt. <http://hdl.handle.net/20.500.11761/31332>
- Sipman, H. (1997). Key to lichens with PO-DETIA (incl. pseudopodetia)(genera Baeomyces, Cladia, Cladina, Cladonia, Dibaeis, Phyllobaeis) for the highlands of Ecuador (above 2500 m) with chemical guide to the Cladina and Cladonia species. <https://archive.bgbm.org/BGBM/STAFF/Wiss/Sipman/keys/Ecuclad.htm>
- Sipman, H. (2005). Identification key and literature guide to the genera of Lichenized Fungi (Lichens) in the Neotropic. <https://archive.bgbm.org/BGBM/STAFF/Wiss/Sipman/keys/neokeya.htm>
- Stevens, C. J., David, T. I. & Storkey, J. (2018). Atmospheric nitrogen deposition in terrestrial ecosystems: Its impact on plant communities and consequences across trophic levels. *Functional Ecology*, 32 (7), 1757-1769. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13063>
- Stevens, C. J., Smart, S. M., Henrys, P. A., Maskell, L. C., Crowe, A., Simkin, J., Cheffings, C. M., Whitfield, C., Gowing, D. J., Rowe, E. C., Dore, A. J. & Emmett, B. A. (2012). Terricolous lichens as indicators of nitrogen deposition: Evidence from national records. *Ecological Indicators*, 20, 196-203. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2012.02.027>
- Stevens, R. & Laughlin, R. (1998). *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 52 (2/3), 131-139. <https://doi.org/10.1023/a:1009715807023>
- Tadono, T., Ishida, H., Oda, F., Naito, S., Minakawa, K. & Iwamoto, H. (2014). Precise Global DEM Generation by ALOS PRISM. *ISPRS Annals of the Photogrammetry, Remote Sensing and Spatial Information Sciences*, II-4, 71-76.
- Taxonomy, G. S. G. B. (2021). Backbone Taxonomy GBIF. <https://doi.org/10.15468/39OMEI>
- Tian, H., Xu, R., Canadell, J. G., Thompson, R. L., Winiwarter, W., Suntharalingam, P., Davidson, E. A., Ciais, P., Jackson, R. B., Janssens-Maenhout, G., Prather, M. J., Regnier, P., Pan, N., Pan, S., Peters, G. P., Shi, H., Tubiello, F. N., Zaehle, S., Zhou, F., . . . Yao, Y. (2020). A comprehensive quantification of global nitrous oxide sources and sinks. *Nature*, 586 (7828), 248-256. <https://doi.org/10.1038/s41586-020-2780-0>
- Truong, C., Rodriguez, J. M. & Clerc, P. (2013). Pendulous Usnea species (Parmeliaceae, lichenized Ascomycota) in tropical South America and the Galapagos. *Lichenologist*, 45 (4), 505-543.
- Tuomisto, H. (2010). A consistent terminology for quantifying species diversity? Yes, it does exist. *Oecologia*, 164 (4), 853-860.

- <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1812-0>
- Urbina, J. C. & Benavides, J. C. (2015). Simulated Small Scale Disturbances Increase Decomposition Rates and Facilitates Invasive Species Encroachment in a High Elevation Tropical Andean Peatland. *Biotropica*, 47 (2), 143-151. <https://doi.org/10.1111/btp.12191>
- Uwizeye, A., de Boer, I. J. M., Opiyo, C. I., Schulte, R. P. O., Falcucci, A., Tempio, G., Teillard, F., Casu, F., Rulli, M., Galloway, J. N., Leip, A., Erisman, J. W., Robinson, T. P., Steinfeld, H. & Gerber, P. J. (2020). Nitrogen emissions along global livestock supply chains. *Nature Food*, 1(7), 437-446.
- van Herk, C. M., Mathijssen-Spiekman, E. A. M. & de Zwart, D. (2003). Long distance nitrogen air pollution effects on lichens in Europe. *The Lichenologist*, 35 (4), 347-359. [https://doi.org/10.1016/s0024-2829\(03\)00036-7](https://doi.org/10.1016/s0024-2829(03)00036-7)
- Weathers, K. C., Strayer, D. L. & Likens, G. E. (2013). The Nitrogen Cycle. *Fundamentals of Ecosystem Science*. Academic Press.
- Yarce-Botero, A., Lopez-Restrepo, S., Segers, A., Quintero, O. L., Heemink, A. & Pinel, N. (2021). Determination of vulnerability areas from the simulated deposition of atmospheric pollutants using LOTOS-EUROS chemical transport model in North-West South-America. <https://doi.org/10.31223/x59307>