

Efecto altitudinal sobre la composición y riqueza de macromicetos (Agaricales) en ecosistemas de páramo en la cordillera central colombiana

Karen Torres-Gutierrez¹ & Raúl Posada-Almanza²

1. Universidad de Caldas, programa de Biología, Manizales, Caldas, Colombia; karen.en.azul@gmail.com
2. Universidad de Caldas, programa de Biología, Manizales, Caldas, Colombia; raul.posada@ucaldas.edu.co

Summary. Introduction: Altitude is one of the environmental factors that most influences the diversity of organisms, and although it has been shown that it also influences macromycetes, for the specific case of paramo ecosystems these have been little studied. **Objective:** To evaluate the effect of altitude on the composition of Agaricales communities in subpáramo, páramo and superpáramo and to measure the possible interactions of altitude and soil temperature with the richness of macromycetes. **Methods:** From September 2019 to August 2021, collections were made in two seasons: the rainy season and the dry season, in different locations of the PNN Los Nevados and properties outside of it, Colombia. Beta diversity was evaluated and different statistical models were implemented to measure the influence of altitude and soil temperature on richness. **Results:** 55 morphospecies of macromycetes were obtained. The ecological strip that obtained the highest record was the subparamo with 39 morphospecies. The dry season is not conducive to the formation of carpophores of macromycetes. Species replacement rates showed that species are almost completely different in the three ecological belts. Soil temperature did not correlate with species richness, while altitude was negatively correlated with macromycete richness. **Conclusions:** The composition of the Agaricales macromycete community increases with decreasing altitude and altitude is the abiotic factor that most affects the richness of macromycetes.

Keywords: beta diversity; environmental factors; high tropical mountain; gradient analysis; ecological strips.

Palabras totales:

Los hongos representan uno de los reinos con mayor biodiversidad en el mundo, se agrupan una alta diversidad de especies, muchas de ellas desconocidas. Los estudios realizados desde 1991 a la fecha revelan cifras muy variables, que van desde 500 000 hasta 9.9 millones de especies (Aguirre-Acosta, Ulloa, Aguilar, Cifuentes, & Valenzuela, 2014).

Según Hawksworth and Lücking (2017) se estima que la diversidad de hongos a nivel mundial está entre 2.2 y 3.8 millones de especies, basándose en la recopilación de diversos estudios de reconocimiento de especies crípticas, extrapolaciones de las proporciones plantas: hongos (9.8:1, en promedio), con información generada a partir de comparaciones de datos moleculares y de trabajo de campo de los mismos sitios. Además, según los mismos autores, sobre especies no descritas en hotspots de biodiversidad en los trópicos, hábitats poco explorados y material en colecciones que no ha sido estudiado.

En cuanto a la biodiversidad de los macromicetos, los cuales constituyen un grupo artificial de aquellos hongos que desarrollan cuerpos fructíferos a simple vista, donde la mayoría corresponde a los basidiomicetos (champiñones, hongos gasteroides, Phalales, hongos venenosos etc.), y un pequeño número de ascomicetos (hongos copa, morchelas, trufas etc.) (Aguirre-Acosta et al., 2014; Ceballos et al., 2009; P.M. Kirk, P.F. Cannon, 2008). A nivel mundial, Mueller et al., (2007), recopilaron hasta la fecha 21 679 especies descritas de macromicetos, y al emplear supuestos entre la proporción de gimnospermas y macromicetos estiman que podrían haber entre 53 000 y 110 000 especies.

Para Colombia si bien las investigaciones micológicas son relativamente escasas, en 2013, se registraron 1 239 especies de macromicetos, 181 pertenecen al phylum Ascomycota y 1 058 al phylum Basidiomycota. (Vasco-Palacios & Franco-Molano, 2013), para el año 2022 se registra un total de 1 353 especies pertenecientes al phylum Basidiomycota, distribuidas en 24 órdenes, 96 familias, 418 géneros, 21 variedades y cuatro formas, y se muestra un incremento en 295 nuevos registros para el Filo Basidiomycota en el país (Aristizabal, Johana, Santa, Moreno, & Esperanza, 2022). Sin embargo, para el caso específico de ecosistemas de alta montaña como los páramos, estos no están bien documentados.

Los páramos son ecosistemas por encima de los 3 000 metros sobre el nivel del mar (msnm), originados desde hace cinco millones de años en América del sur, con el levantamiento de la cordillera de los Andes se alcanzaron las condiciones de clima, flora y suelos particulares para el establecimiento de estos ecosistemas (Morales et al., 2007); para Colombia, desde una perspectiva general, los páramos son áreas de alta montaña, frías, húmedas, nubladas y con vegetación de porte bajo hasta vegetación arbustiva (Morales et al., 2007).

Presentan características climáticas extremas como: fuertes vientos, baja presión atmosférica y temperaturas medias bajas con marcadas oscilaciones en el día y a lo largo del año; durante la época seca, el rango de oscilación se encuentra entre 22 y 30 °C, mientras que en la época lluviosa la persistente nubosidad disminuye el rango diario a valores entre 12 y 18 °C (Carlos, Sarmiento, & Le, 2015). En cuanto al suelo, este tiene una capa espesa de materia orgánica, en cuya formación han participado materiales de diferentes tipos, llegando en ocasiones a ser mayor de 1 m de profundidad (Rangel 2000).

La altitud es uno de los factores ambientales que más influye sobre la diversidad de los organismos, con el incremento en la altitud aumenta la radiación UV-B y la radiación total, debido a la disminución de la protección de la atmósfera, adicionalmente se asocia con disminución de la temperatura, lo cual a su vez eleva la humedad (Körner, 2007). Se ha encontrado que el cambio de temperatura afecta los macromicetos en su reproducción, adicionalmente se ha demostrado que la duración de la temporada reproductiva y el momento de la producción de carpóforos, son afectados por la temperatura y la lluvia, al igual que la diversidad y su expansión en el suelo (Bidartondo et al., 2018). En este sentido, el incremento de altura es un elemento multifactor que influye tanto en la diversidad de organismos como en sus comunidades por medio de efectos diferenciales sobre las especies (Sundqvist, Sanders, & Wardle, 2013). Este efecto de la elevación sobre la composición de especies de macromicetos se ha evidenciado en diferentes estudios (Eduardo, Florencia, Nicolás, &

József, 2018; Luo et al., 2016; Núñez, 1996; O'Dell, Ammirati, & Schreiner, 1999; Williams-Linera, G, Guevara, & Lodge, 2012; Zhang, Zhou, Zhao, Zhou, & Hyde, 2010), en los cuales se han tomado registros desde los 100 hasta los 4500 msnm y se cree que este intercambio de especies entre hábitats a lo largo de gradientes ambientales es uno de los factores dominantes que afectan la riqueza de macromicetos a escala del paisaje (Williams-Linera et al. 2012)

En este sentido, la diversidad beta, definida por Whittaker (1972), como la medida del remplazo o cambio biótico a lo largo de gradientes ambientales, se ha utilizado para describir cambios en la composición de diferentes hábitats (Heilmann-clausen, Heilmann-clausen, & Aude, 2005), y podría ser empleada para evaluar este intercambio de macromicetos entre ecosistemas.

A partir del muestreo de macromicetos en un gradiente altitudinal de alta montaña en la zona tropical de Colombia, el presente trabajo pretende a) evaluar el efecto altitudinal sobre la composición de las comunidades de Agaricales y el intercambio de especies entre subpáramo, páramo y superpáramo, b) medir y analizar las posibles interacciones de la altitud y la temperatura del suelo con la riqueza de macromicetos en ecosistemas paramunos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio: El estudio se realizó en la cordillera central Colombiana, entre las latitudes 75°18.073'W - 75°26.651'W y las longitudes 4°44'45''N - 4° 59' 15''N, en el Parque Nacional Natural (PNN) Los Nevados, el cual abarca un conjunto de ecosistemas de páramos en un rango altitudinal entre los 3 550 y los 5 280 msnm, con una extensión de 102 054 hectáreas (Ha) (Morales et al., 2007), también se realizaron algunos muestreos en predios privados pertenecientes a la CHEC (Central Hidroeléctrica de Caldas) con presencia de ecosistema de páramo (75°22.657'W - 75°23.118'W y 4° 56.202' N - 4° 56.517' N).

Para el complejo de páramos Los nevados, dentro del PNN Los Nevados, en la franja paramuna la precipitación es de 1 500 a 2 000 mm por año, en la vertiente occidental (Morales et al., 2007). En la zona paramuna del parque se han registrado 471 especies de plantas, distribuidas en 176 géneros y 68 familias botánicas; las más representativas por presentar mayor número de especies son Asteraceae (109), Poaceae (31), Polypodiaceae (26), Scrophulariaceae (22), Apiaceae (15), Ericaceae (11), Caryophyllaceae (11), Melastomataceae (9) y Rubiaceae (8). Entre los géneros con mayor número de especies están *Pentacalia*, *Gnaphalium*, *Baccharis*, *Lachemilla*, *Miconia*, *Bomarea*, *Gynoxys*, *Calamagrostis*, *Solanum*, *Asplenium*, *Agrostis*, *Elaphoglossum*, *Ranunculus* y *Bartsia* (Morales et al., 2007).

Muestreo: Se tomaron muestras en época de lluvias y de secas, así octubre - noviembre 2019 y agosto de 2021 (lluvias), septiembre 2019, marzo 2020, y enero 2021 (secas). Se realizaron parcelas de 10 m x 10 m de las cuales se tomaron las coordenadas geográficas, la altitud y la temperatura de suelo y se establecieron tres franjas ecológicas de 500 m cada una, quedando: superpáramo (4 300 – 4 800 msnm), zona que llega hasta el límite nival con vegetación dispersa y una alta proporción de suelo desnudo, páramo (3 800 – 4 300 msnm), donde predominan la presencia de frailejonales y pajonales, también se incluye otros tipos de

vegetación como arbustales y árboles bajos, y subpáramo (3 300 – 3 800 msnm), donde predomina la vegetación arbustiva, y zonas de contacto con la vegetación de la región media de montaña (Carlos et al., 2015).

Estas franjas hacen alusión a la zonificación general planteada con respecto a la altitud y zonificación fisionómica de la vegetación establecida en el documento de Carlos et al., (2015) para este rango de altitudes. En el presente trabajo se tomó como referente esta zonificación a pesar de que para Carlos et al., (2015), la cordillera central, transecto parque de Los Nevados en el límite más bajo de altitudes no se considera como subpáramo, pero se generalizó esta denominación, ya que algunas parcelas fueron tomadas fuera de la zona de PNN Los Nevados en altitudes de subpáramo.

En total se realizaron 180 parcelas, dando un área total de 1.8 hectáreas muestreadas. Estas parcelas se hicieron en zonas que estuvieran conservadas o que presentaran un proceso de regeneración de por lo menos 10 a 20 años, ya que la región paramuna de Colombia ha sido transformada y en algunas localidades la vegetación original de la zona de ecotono prácticamente ha desaparecido debido al pastoreo vacuno o cultivo de papa (Rangel 2000) y esta transformación del ecosistema afecta directamente la composición de las especies de macromicetos que se pueden encontrar.

En cada parcela se buscó cuidadosamente y se recolectaron los macromicetos pertenecientes al filo Agaricales mayores a 2 cm de altura que estuvieran en buen estado, siguiendo las técnicas micológicas tradicionales propuestas por Largent L. David, (1973) para su posterior identificación. Adicional a las parcelas, se realizó un muestreo oportunista, donde según Lodge et al., (1992) se maximiza la probabilidad de recolección de macromicetos presentes en los sitios.

Identificación: La identificación de los ejemplares se realizó con claves y bibliografía especializada, como Ellis, M. B., Ellis, H., & Ellis, J. P. (1990), Largent, D. L., & Baroni, T. J. (1988), Dennis, R. W. G. (1970), Pegler, D. N. (1983). Todos los ejemplares colectados se depositarán en el Herbario de la Universidad de Caldas (FAUC), con sus respectivas etiquetas y los registros serán colocados en el SIB, "Sistema de Información Biológica".

Análisis de datos: Para evaluar el intercambio de especies entre las franjas ecológicas, primero determinamos la existencia de las diferencias en la composición de macromicetos entre estas mediante ANDEVA de similitudes (ANOSIM) basado en el índice de similaridad de Jaccard. Este análisis se realizó en el programa PAST (versión 3.24) (Hammer, Harper, & Ryan, 2001).

Adicionalmente se evaluó la diversidad beta entre franjas ecológicas a través de los parámetros de similitud, reemplazo de especies y complementariedad, los cuales fueron calculados manualmente. La similitud se calculó mediante el índice de Jaccard y el índice cuantitativo de Sorensen, los cuales relacionan el número de especies compartidas con el número total de especies exclusivas. Sus valores van desde cero cuando no hay especies compartidas, hasta 1 cuando los dos sitios presentan la misma composición de especies (Moreno. E. Claudia, 2001). El reemplazo de especies se estimó mediante el índice de Magurrán, el cual aumenta a medida que aumenta el número de especies en los dos sitios, así

como cuando la diferencia en el número de especies se hace mayor (Villarreal et al., 2004). Y la complementariedad, la cual expresa el grado en que dos muestras se complementan considerando el número de especies exclusivas de cada muestra y el número total de especies cuando se combinan las dos muestras. La complementariedad varía de cero cuando ambos sitios son idénticos en composición de especies, a uno cuando las especies de ambos sitios son completamente diferentes (Villarreal et al., 2004).

Se tomaron como variables independientes la temperatura del suelo (°C), franja ecológica y altitud, mientras las especies y su riqueza correspondieron a las variables respuesta. La temporada (secas o lluvias) fue excluida de los análisis, debido a que las diferencias de riqueza de especies entre ambas temporadas fueron muy marcadas, por ello se unieron los datos y se trabajaron en conjunto. Se compararon diferentes modelos estadísticos para evaluar las diferencias de riqueza de especies en función de las variables independientes, incluyendo la interacción entre la altitud y franja ecológica.

Para medir y analizar las posibles correlaciones de la altitud y la temperatura del suelo con la diversidad de macromicetos en los ecosistemas paramunos, se emplearon correlaciones por rangos de Spearman. Los análisis y modelos estadísticos se realizaron en el paquete lme4 para modelos mixtos en R (R 4.2.1) (Bates, Mächler, Bolker, & Walker, 2015) en complemento con InfoStat versión 2020.

La temperatura del suelo se categorizó en 4 rangos entre los valores máximo y mínimos obtenidos, quedando: C1 6.0 – 8.8 °C, C2 8.8 – 11.5 °C, C3 11.5 – 14.3 °C y C4 14.3 – 17.0 °C. Posteriormente, se procedió a visualizar las posibles agrupaciones entre los parámetros evaluados y las especies de hongos, mediante un análisis de correspondencia categórico. También, los parámetros independientes franja ecológica y temperatura del suelo fueron evaluados en su influencia individual sobre las especies, mediante tablas de contingencia con frecuencias absolutas basadas en chi cuadrado de Pearson.

RESULTADOS

Composición y diversidad de macromicetos a través del gradiente elevacional: En total se encontraron 55 morfoespecies de macromicetos (Tabla 1), distribuidas en 12 familias, 29 géneros y 12 no identificados. De estos, 43 se determinaron a nivel de género y 8 a especie. Para el superpáramo se encontraron 3 morfoespecies de diferentes géneros; para el páramo se registraron 15 morfoespecies, pertenecientes a 13 géneros; para el subpáramo se registraron 38 morfoespecies, reunidas en 18 géneros, siendo esta la franja ecológica que presenta la mayor riqueza de especies. Se observa que la riqueza de especies disminuye en la medida que se incrementa la altura.

TABLA 1

Macromicetos encontrados en ecosistemas de páramo en la cordillera central colombiana, discriminados por rango altitudinal y temporada en la que se encontraron los especímenes.

TABLE 1

Macromycetes found in páramo ecosystems in the Colombian central mountain range, discriminated by altitude range and season in which the specimens were found.

Especie	Franja ecológica	Altitud
<i>Agaricus sp.</i>	Superpáramo	4324, 4330
<i>Bovista pusilla (Batsch) Pers. 1801*</i>	Superpáramo	4330
<i>Cystoderma amanianthum (Scop.) Fayod 1889</i>	Superpáramo, Páramo	4492
<i>Collybia sp. 1*</i>	Páramo	4006, 4031, 4060
<i>Mycena sp. 1</i>	Páramo	4136, 4060
<i>Collybia sp. 2</i>	Páramo	4031
<i>Crucibulum sp.</i>	Páramo	4031, 4057
<i>Sin identificar 1</i>	Páramo	4078
<i>Coprinellus sp.</i>	Páramo	3981
<i>Parasola sp.</i>	Páramo	3982
<i>Pseudocoprinus sp.</i>	Páramo	4100
<i>Psathyrella sp. 1</i>	Páramo	4100
<i>Nolanea sp. 1</i>	Páramo	4100
<i>Psathyrella sp. 2</i>	Páramo	4100
<i>Nolanea sp. 2</i>	Páramo	4100
<i>Nolanea sp. 3</i>	Páramo	4100
<i>Pholiota sp. 1</i>	Páramo	4100
<i>Bovista fusca Lév. 1846 *</i>	Páramo, Subpáramo	3991, 3981, 3660
<i>Sin identificar 2</i>	Subpáramo	3765
<i>Sin identificar 3</i>	Subpáramo	3765
<i>Hypholoma sp. 1</i>	Subpáramo	3765
<i>Entoloma sp. 1</i>	Subpáramo	3765
<i>Pholiota sp. 2</i>	Subpáramo, Superpáramo	3768, 4507
<i>Galerina hysizyga Singer 1964</i>	Subpáramo	3688
<i>Sin identificar 4</i>	Subpáramo	3668, 3654
<i>Gymnopus sp. 1</i>	Subpáramo	3649
<i>Pholiota privigna (Speg.) Singer 1961</i>	Subpáramo	3648
<i>Hypholoma sp. 2</i>	Subpáramo	3569
<i>Sin identificar 5</i>	Subpáramo	3569
<i>Strobilurus sp.</i>	Subpáramo	3569
<i>Mycena sp. 2</i>	Subpáramo	3569
<i>Flammulina callistosporioides (Singer) Singer 1964</i>	Subpáramo	3688
<i>Sin identificar 6</i>	Subpáramo	3688
<i>Sin identificar 7</i>	Subpáramo	3688, 3687, 3697, 3683
<i>Sin identificar 8</i>	Subpáramo	3688
<i>Melanoleuca sp.</i>	Subpáramo	3681

<i>Sin identificar 9</i>	Subpáramo	3690
<i>Hydropus sp.</i>	Subpáramo	3697
<i>Sin identificar 10</i>	Subpáramo	3697
<i>Nolanea sp. 3</i>	Subpáramo	3683
<i>Marasmius berteroi (Lév.) Murrill 1915</i>	Subpáramo	3813
<i>Gymnopus sp. 2</i>	Subpáramo	3813
<i>Sin identificar 11</i>	Subpáramo	3813
<i>Mycena sec. Calodontes sp. 1</i>	Subpáramo	3761
<i>Pluteus sec. Pluteus sp. 1</i>	Subpáramo	3761
<i>Entoloma sp. 2</i>	Subpáramo	3761
<i>Hygrocybe sp.</i>	Subpáramo	3761
<i>Sin identificar 12</i>	Subpáramo	3764
<i>Hypholoma sp. 3</i>	Subpáramo	3722
<i>Hypholoma sp. 4</i>	Subpáramo	3722, 3813
<i>Mycena holoporphyra (Berk. & M.A. Curtis) Singer</i>	Subpáramo	3702
<i>Campanophyllum proboscideum (Fr.) Cifuentes & R.H. Petersen 2003</i>	Subpáramo	3742, 3569, 3761
<i>Pluteus sec. Pluteus sp. 2</i>	Subpáramo	3742
<i>Mycena sec. Calodontes sp. 2</i>	Subpáramo	3742
<i>Marasmius Sec. Sicci sp.</i>	Subpáramo	3742

* Especies encontradas en temporada seca

La temporada seca es poco propicia para la formación de carpóforos de macromicetos, reduciéndose casi la totalidad de los hallazgos.

Según el ANOSIM los grupos de especies no se diferencian significativamente ($R = 0.0162$; $p = 0.2616$), indicando que hay especies comunes, pero no todas son las mismas en las tres franjas ecológicas. Adicionalmente, el intercambio de especies calculado mediante el índice de Jaccard y el índice cuantitativo de Sorensen (Tabla 2) nos muestran ausencia de similitud entre las franjas al dar valores cercanos a cero. Esto se confirma por los índices de remplazo de especies (Magurran) y la complementariedad que aportó valores cercanos a 1 (Tabla 2), mostrando que las especies en las tres franjas ecológicas son casi completamente diferentes, con solo 1 especie en común.

TABLA 2

Valores obtenidos para la diversidad beta: índices de Jaccard, Magurran, número de especies compartidas (diagonal arriba) y Sorensen cuantitativo, complementariedad (diagonal abajo) para las tres franjas ecológicas (superpáramo, páramo y subpáramo)

TABLE 2

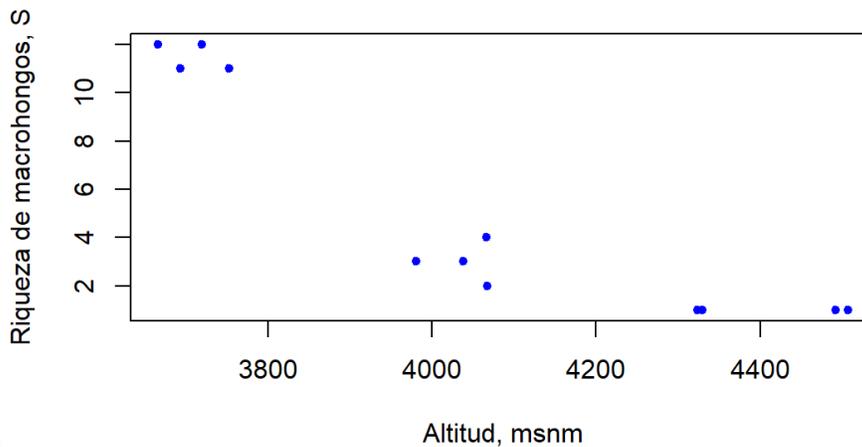
Values obtained for beta diversity: Jaccard, Magurran indices, number of shared species (diagonal up) and quantitative Sorensen, complementarity (diagonal down) for the three ecological strips (superpáramo, páramo and subpáramo)

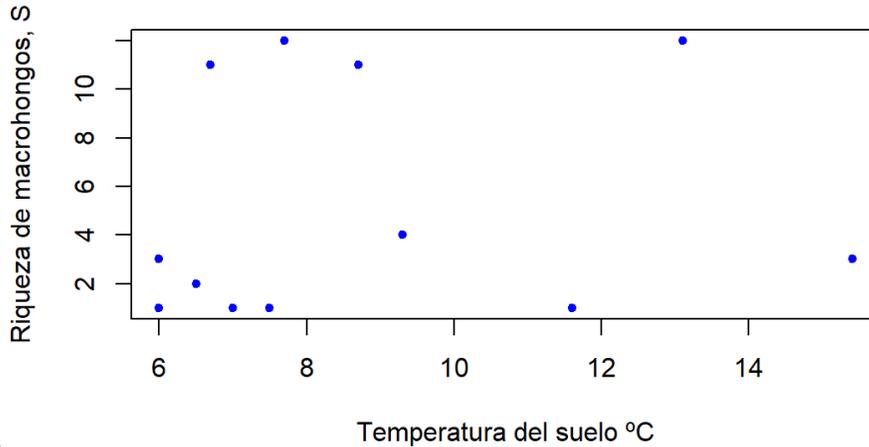
Índices	Franjas ecológicas			Índices
	Superpáramo	Páramo	Subpáramo	

Jaccard	Superpáramo		0.047	0.023	Sorensen
	Páramo	0.090		0.018	
	Subpáramo	0.046	0.036		
Magurran	Superpáramo		20.966	42.011	Complemen tariudad
	Páramo	0.952		54.01	
	Subpáramo	0.976	0.981		
Número de especies compartidas	Superpáramo		1	1	
	Páramo			1	
	Subpáramo				

Relación entre la riqueza de macromicetos y la altitud y temperatura de suelo: Para comparar las diferencias de riqueza de especies y las variables independientes, el modelo que mejor se ajustó fue la riqueza de especies en función de la franja ecológica ($S \sim$ FranjaEcológica), obteniendo así medias de 1, 2 y 10.5 para el superpáramo, páramo y subpáramo respectivamente ($R^2 = 0.9854$; $F = 373_{(2,9)}$; $p = 2.205e^{-09}$), lo que nos muestra que el subpáramo fue la franja ecológica que presenta una mayor diferenciación.

La riqueza de especies de macromicetos no se correlacionó significativamente con la temperatura del suelo, en cambio presentó una correlación negativa altamente significativa con respecto a la altura ($R = -0.94$, $p = 5.0e^{-06}$) (Fig. 1).





B)

Fig. 1. Correlaciones de Spearman mostrando la relación de la riqueza de macromicetos en función de: A) altura sobre el nivel del mar, B) temperatura del suelo (°C).

Fig. 1. Spearman correlations showing the relationship of the richness of macromycetes as a function of: A) height above sea level, B) soil temperature (°C).

En el análisis de correspondencia (Fig. 2) se destaca dos agrupaciones, un primer grupo marcado por el páramo, el rango de temperaturas más alto **C4** (14.3 – 17.0 °C) y 13 especies. El segundo grupo lo conforma el subpáramo, los rangos de temperatura más bajos **C1 y C2** (6.0 – 11.50 °C) y un conjunto de 32 especies. Se observa también la superposición de estos dos grupos. Con respecto al Chi cuadrado, la composición de especies se relacionó con la franja ecológica de manera positiva ($p = 0.0460$), mientras que con la temperatura de suelo ($p = 0.6597$) la composición de especies de macromicetos no mostró una relación significativa.

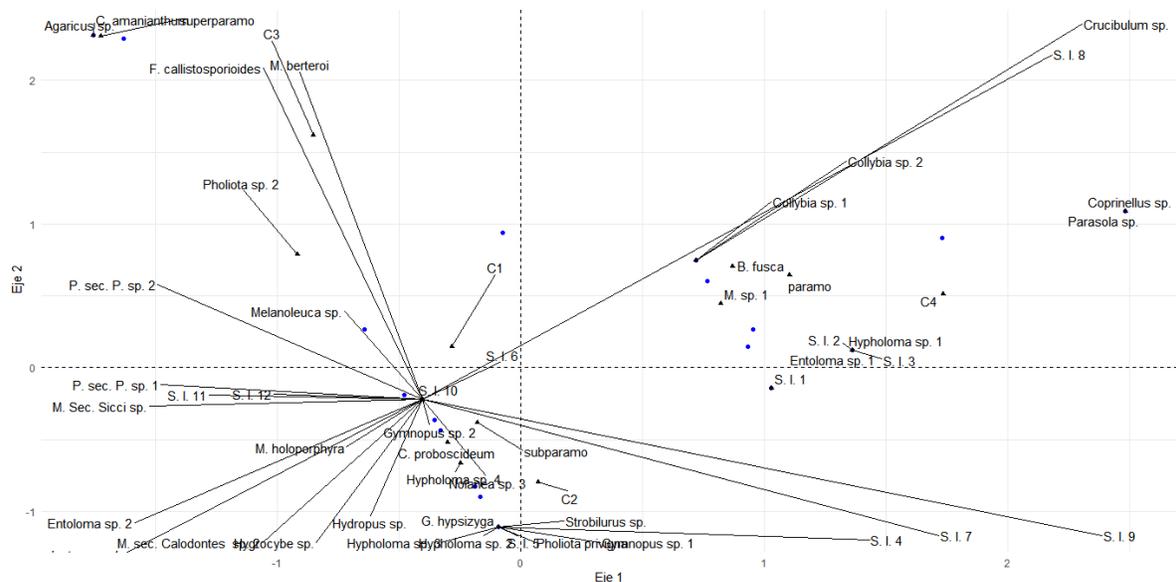


Fig. 2. Análisis de correspondencia entre la franja ecológica, temperatura del suelo y las especies fúngicas.

Fig. 2. Correspondence analysis between the ecological strip, soil temperature and fungal species.

DISCUSIÓN

La diferencia de composición de especies de macromicetos entre franjas ecológicas está relacionada directa e indirectamente con el gradiente altitudinal. De forma indirecta la altitud afecta la diversidad de especies vegetales y otros sustratos potenciales, los cuales alcanzan mayor diversidad en elevaciones medias a bajas (Lodge et al., 1995); en los ecosistemas paramunos la fisiografía y los procesos geomorfológicos configuran numerosos microambientes sobre los cuales las plantas crean su ecoclima particular y colocan la diversidad alfa en un nivel más alto que en cualquiera de las demás zonas de vida de un gradiente montañoso (Rangel, 2000), la franja del subpáramo, es posiblemente la zona con mayor nivel de endemismo (Carlos et al., 2015). La diversidad de ecoclimas y vegetación asociada al subpáramo, contribuye a una mayor diversidad vegetal y contribuye a que organismos como los hongos también tengan una mayor diversidad, esto basados en los estimativos de diversidad de hongos en la proporción planta:hongo propuesto por Hawksworth & Lücking, (2017).

Este efecto de la altitud sobre el sustrato potencial, se evidencia con un bajo intercambio de especies entre franjas ecológicas. Como es el caso de los géneros *Pluteus*, *Flammulina*, *Campanophyllum*, *Hypholoma*, y especies del género *Mycena* con mayor presencia en el subpáramo, al igual que el género *Marasmius* encontrado únicamente en esta franja, ya que, especies de estos dos géneros son descomponedores de madera muerta y hojarasca, y estos sustratos solo se encuentra en subpáramo (Brown, Bhagwat, & Watkinson, 2006); para el páramo *Coprinellus*, *Parasola*, *Crucibulum* géneros encontrados solo en esta franja, muchos de ellos recolectados sobre frailejones muertos, evidenciando un efecto directo de la altitud al cambiar su sustrato de crecimiento, ya que *Espeletia hartwegiana* es una planta endémica de la cordillera central colombiana (Avila, M. Diazgranados, S. Díaz-Piedrahíta, & O. Vargas, 2015); y en el superpáramo, donde se encontraron los géneros *Agaricus*, *Cystoderma*, *Bovista* y *Pholiota*, estos tres últimos también registrados para las franjas de páramo y subpáramo.

Otra explicación que nos pueda dar respuesta es que, aunque se llevó a cabo una búsqueda meticulosa del área estudiada, es probable que solo hayamos observado una proporción de todo el conjunto de hongos, ya que, muchas especies de macromicetos fructifican esporádicamente, sin un patrón consistente de ocurrencia de un año a otro (Watling 1995) y algunos de ellos presentan esporocarpos que pueden durar poco tiempo antes de descomponerse (Brown et al., 2006).

La riqueza de macromicetos aumenta de superpáramo a subpáramo, ($R = -0.94$, $p = 5.0e^{-06}$) lo que es corroborado con los estudios de Eduardo et al. (2018) y Luo et al., (2016). A su vez se encontraron diferencias altamente significativas ($R^2 = 0.9854$; $F = 373$ (2,9); $p = 2.205e^{-09}$), entre las franjas ecológicas, lo que puede estar asociado al hábito de la especie y al sustrato.

Las diferencias en disponibilidad y tipos de sustrato facilitan la aparición de especies de macromicetos que puedan hacer uso de éste. El superpáramo posee suelos rocosos y muy

poco profundos, poca materia orgánica, muy baja retención de agua y son de muy baja fertilidad natural (Carlos et al., 2015); los suelos de páramo contienen sustancias minerales y las partículas orgánicas finamente mezcladas, en donde la materia orgánica muerta y no descompuesta está representada en los penachos de las especies de *Calamagrostis* y en los restos de hojas y de inflorescencias secas de los frailejones del género *Espeletia* (Rangel, 2000). Mientras para el subpáramo se pueden encontrar suelos muy oscuros, una acidez moderada, bajos niveles de calcio, alto contenido de agua, potasio y nitrógeno total (Carlos et al., 2015) y una capa de hojarasca más diversa y restos maderables. Estas diferencias de sustrato permiten la aparición de una alta riqueza de especies en subpáramos, como lo encontró previamente Pulido M. M. & Boekhout Teun, (1989), para ecosistemas de páramo en Colombia, específico para PNN Los Nevados.

Si bien la temperatura de ecosistemas de páramo es muy fluctuante, con periodos contrastantes que se alternan noches frías, húmedas y días muy soleados, en algunos casos con radiación intensa (Rangel, 2000), la temperatura del suelo no es un predictor muy fuerte para explicar por sí sola la riqueza de macromicetos encontrados (franja ecológica $p = 0.0460$ y temperatura de suelo $p = 0.6597$), la temperatura del suelo en conjunto con dos franjas ecológicas, se forma dos agrupamientos con especies de macromicetos en el análisis de correspondencia, uno en páramo y el otro en subpáramo. El páramo se agrupa con las temperaturas más altas, posiblemente debido a la alta presencia de pajonales (especies de *Calamagrostis*), que evitan que la temperatura a nivel de suelo baje. Y el subpáramo se agrupa con las temperaturas medias a bajas, ya que el contenido de hojarasca en esta franja es mayor, la acumulación de hojarasca disminuye la temperatura del suelo y es una barrera mecánica al intercambio de calor entre el suelo y el aire, lo que reduce la absorción de la radiación solar y mantiene la temperatura del suelo más baja (Ou, Iu, & Iao, 2020).

Sin embargo, cabe tener en cuenta que los gradientes altitudinales pueden asociarse con cambios en otros factores abióticos que no fueron tenidos en cuenta para este estudio, los cuales pueden tener efectos directos, reflejar respuestas fisiológicas y relacionarse con los factores abióticos que cambian con la elevación, o indirectos al reflejar los efectos en los recursos o en los organismos coexistentes (Sundqvist et al., 2013) y así intervenir con la riqueza de macrohongos existentes en ecosistemas paramunos.

CONCLUSIONES

La composición de la comunidad de macromicetos Agaricales aumenta con el descenso de la altura en las tres franjas ecológicas de ecosistemas paramunos en la cordillera central colombiana; mientras el intercambio de especies entre las franjas ecológicas es bajo. Posiblemente esto este ligado a la diferencia de composición de especies vegetales dominantes en las diferentes franjas ecológicas.

La altitud es el factor abiótico que más afecta la riqueza de macromicetos en ecosistemas de páramo dentro de PNN Los Nevados y zonas aledañas, imprimiendo diferencias altamente significativas entre franjas ecológicas, quizás esté relacionado con las preferencias de sustrato de las especies de macromicetos.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a los asistentes que nos apoyaron en la fase de campo y a la institución vinculada PNN Los Nevados. El proyecto fue financiado por la Fundación Alejandro Londoño a través de la Beca Colombia Biodiversa. Este trabajo no tiene conflicto de intereses.

RESUMEN

Introducción: La altitud es uno de los factores ambientales que más influye sobre la diversidad de los organismos, y aunque se ha evidenciado que esta también influye sobre los macromicetos, para el caso específico de ecosistemas de páramo estos han sido poco estudiados. **Objetivo:** Evaluar el efecto altitudinal sobre la composición de las comunidades de Agaricales en subpáramo, páramo y superpáramo y medir las posibles interacciones de la altitud y la temperatura del suelo con la riqueza de macromicetos. **Métodos:** De septiembre del 2019 a agosto del 2021 se realizaron colectas en dos temporadas: época de lluvia y época seca, en diferentes localidades del PNN Los Nevados y predios fuera de este, Colombia. Se evaluó la diversidad beta y se implementaron diferentes modelos estadísticos para medir la influencia de la altitud y la temperatura del suelo sobre la riqueza. **Resultados:** Se obtuvieron 55 morfoespecies de macromicetos. La franja ecológica que obtuvo mayor registro fue el subpáramo con 39 morfoespecies. La temporada seca no es propicia para la formación de carpóforos de macromicetos. Los índices de reemplazo de especies mostraron que las especies son casi completamente diferentes en las tres franjas ecológicas. La temperatura del suelo no correlacionó con la riqueza de especies, mientras la altitud presentó una correlación negativa con la riqueza de macromicetos. **Conclusiones:** La composición de la comunidad de macromicetos Agaricales aumenta con el descenso de la altura y la altitud es el factor abiótico que más afecta la riqueza de macromicetos.

Palabras clave: diversidad beta; factores ambientales; alta montaña tropical; análisis de gradiente; franjas ecológicas.

REFERENCIAS

- Aguirre-Acosta, E., Ulloa, M., Aguilar, S., Cifuentes, J., & Valenzuela, R. (2014). Biodiversity of fungi in Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85(SUPPL.), 76–81. <https://doi.org/10.7550/rmb.33649>
- Aristizabal, B., Johana, D., Santa, S., Moreno, M. Z., & Esperanza, A. (2022). *Diversidad de macrohongos (Basidiomycota) de Colombia : listado de especies*. 44(52). <https://doi.org/10.17533/udea.acbi.v44n116a07>
- Avila, F. , V. A. F., M. Diazgranados, S. Díaz-Piedrahíta, & O. Vargas. *Espeletia hartwegiana* Sch.Bip. En Bernal, R., S.R. Gradstein & M. Celis (eds.). (2015). Catálogo de plantas y líquenes de Colombia. Retrieved July 20, 2022, from Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá website: [http://catalogoplantasdecolombia.unal.edu.co/es/resultados/especie/Espeletia hartwegiana/](http://catalogoplantasdecolombia.unal.edu.co/es/resultados/especie/Espeletia_hartwegiana/)
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. M., & Walker, S. C. (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1). <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>

- Bautista-Hernández, S., Herrera, T., Aguirre-Acosta, E., & Esqueda, M. (2011). Contribution to the taxonomy of Bovista in Mexico. *Mycotaxon*, 118(January 2012), 27–46. <https://doi.org/10.5248/118.27>
- Bidartondo, M. I., Ellis, C., Kennedy, P. G., Lilleskov, E. A., Suz, L. M., & Andrew, C. (2018). Climate change: Fungal responses and effects. *State of the World's Fungi Report*, 62–69.
- Brown, N., Bhagwat, S., & Watkinson, S. (2006). *Macrofungal diversity in fragmented and disturbed forests of the Western Ghats of India*. 11–17. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2005.01107.x>
- Carlos, E., Sarmiento, E., & Le, O. A. (2015). *Transición bosque-páramo. Bases conceptuales y métodos para su identificación en los Andes colombianos*. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Ceballos, G., List, R., Galindo, C., Herrmann, H., C. E. S., César, C., ... Bottrill, M. C. (2009). La diversidad biológica del Estado de México. *Conservation Biology*, 21(Gaston 2000), 46–62.
- Dennis, R. W. G. (1970). Fungus flora of Venezuela and adjacent countries. Fungus flora of Venezuela and adjacent countries.
- Eduardo, N., Florencia, S., Nicolás, P., & József, G. (2018). Richness, species composition and functional groups in Agaricomycetes communities along a vegetation and elevational gradient in the Andean Yungas of Argentina. *Biodiversity and Conservation*, 27(8), 1849–1871. <https://doi.org/10.1007/s10531-018-1512-3>
- Ellis, M. B., Ellis, H., & Ellis, J. P. (1990). Fungi without gills (Hymenomycetes and Gasteromycetes): an identification handbook. Springer Science & Business Media.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T., & Ryan, P. D. (2001). *PAST : PALEONTOLOGICAL STATISTICS SOFTWARE PACKAGE FOR EDUCATION AND DATA ANALYSIS*. 4(1), 1–9.
- Hawksworth, D. L., & Lücking, R. (2017). Fungal Diversity Revisited: 2.2 to 3.8 Million Species. *Microbiology Spectrum*, 5(4). <https://doi.org/10.1128/microbiolspec.funk-0052-2016>
- Heilmann-clausen, J., Heilmann-clausen, J., & Aude, E. (2005). *Cryptogam communities on decaying deciduous wood - Does tree species diversity matter ? Cryptogam communities on decaying deciduous wood – does tree species diversity matter ?* (December 2015). <https://doi.org/10.1007/s10531-004-4284-x>
- Körner, C. (2007). The use of “altitude” in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution*, 22(11), 569–574. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.09.006>
- Largent L. David. (1973). *How to identify mushrooms to genus I: Macroscopic Features* (p. 87). p. 87.
- Largent, D. L., & Baroni, T. J. (1988). How to identify mushrooms to genus VI: Modern genera (Vol. 6). Mad River PressInc.
- Lodge, D. J., Ammirati, J. F., Dell, T. E. O., Mueller, G. M., Huhndorf, S. M., Wang, C., ... Dell, T. E. O. (1992). *T ERRESTRIAL AND L IGNICOLOUS MACROFUNGI*. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-509551-8.50011-8>
- Lodge, D. J., Chapela, I., Samuels, G., Uecker, F. A., Desjardin, D., & Horak, E. (1995). A Survey of Patterns of Diversity in Non-Lichenized Fungi A Survey of Patterns of Diversity in Non-Lichenized Fungi. *Mitt. Eidgenöss. Forsch.Anst. Wald Schnee Landsch*, 1(70), 157–173.
- Luo, X., Karunarathna, S. C., Luo, Y. H., Xu, K., Xu, J. C., Chamyuang, S., & Mortimer,

- P. E. (2016). Drivers of macrofungal composition and distribution in Yulong Snow Mountain, southwest China. *Mycosphere*, 7(6), 727–740.
<https://doi.org/10.5943/mycosphere/7/6/3>
- Morales, M., Otero, J., Torres, A., Pedraza, C., Eraso, N., Franco, C., ... Hammen, T. Van Der. (2007). Atlas Páramos. *Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt*, 1, 208.
- Moreno. E. Claudia. (2001). Métodos para medir la biodiversidad. *M&T – Manuales y Tesis SEA*, 1(January 2001), 86. Retrieved from
<http://www.observatorioirsb.org/cmsAdmin/uploads/m-todos-biodiversidad.pdf>
- Mueller, G. M., Schmit, J. P., Leacock, P. R., Buyck, B., Cifuentes, J., Desjardin, D. E., ... Wu, Q. (2007). Global diversity and distribution of macrofungi. *Biodiversity and Conservation*, 16(1), 37–48. <https://doi.org/10.1007/s10531-006-9108-8>
- Núñez, M. (1996). Fructification of Polyporaceae s . l . (Basidiomycotina) Along a Gradient of Altitude and Humidity in the Guanacaste Conservation Area (Costa Rica). *Journal of Tropical Ecology*, 12(6), 893–898. Retrieved from
<http://www.jstor.org/stable/2560264>
- O'Dell, T. E., Ammirati, J. F., & Schreiner, E. G. (1999). Species richness and abundance of ectomycorrhizal basidiomycete sporocarps on a moisture gradient in the Tsuga heterophylla zone. *Canadian Journal of Botany*, 77(12), 1699–1711.
<https://doi.org/10.1139/cjb-77-12-1699>
- Ou, D. O. H., Iu, C. H. L., & Iao, X. I. Q. (2020). *Asymmetric effects of litter accumulation on soil temperature and dominant plant species in fenced grasslands*. 11(November).
<https://doi.org/10.1002/ecs2.3289>
- Pegler, D. N. (1983). Agaric flora of the Lesser Antilles. *Kew Bulletin Add.*
- P.M. Kirk, P.F. Cannon, D. W. M. and J. A. S. (2008). Ainsworth & Bisby's Dictionary of the fungi. *International Mycological Institute*, 782.
- Pulido M. M. & Boekhout Teun. (1989). *Distribution of macrofungi along the Parque los Nevados transect.pdf* (pp. 485–505). pp. 485–505.
- Rangel, J. O. (2000). La región paramuna y franja aledaña en Colombia. *En: Rangel-Ch, J. O. (Ed.). Colombia Diversidad Biótica III. La Región de Vida Paramuna., III*(February 2000), 1–23.
- Sundqvist, M. K., Sanders, N. J., & Wardle, D. A. (2013). Community and Ecosystem Responses to Elevational Gradients: Processes, Mechanisms, and Insights for Global Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 44(1), 261–280.
<https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110512-135750>
- Vasco-Palacios, A., & Franco-Molano, A. (2013). Diversity of Colombian macrofungi (Ascomycota-Basidiomycota). *Mycotaxon*, 121(1), 100–158.
- Villarreal, H., Álvarez, M., Córdoba, S., Escobar, F., Fagua, G., Gast, F., ... Umaña, A. M. (2004). Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad. *Programa Inventarios de Biodiversidad; Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt*, 236.
- Whittaker, R. H. (1972). Evolution and Measurement of Species Diversity. *Ethics*, 21(2), 213–251.
- Williams-linera, G., Go, M., Guevara, R., & Lodge, D. J. (2012). *Patterns of macromycete community assemblage along an elevation gradient : options for fungal gradient and metacommunity analyses*. (351), 2247–2268. <https://doi.org/10.1007/s10531-011-0180-3>

Zhang, Y., Zhou, D. Q., Zhao, Q., Zhou, T. X., & Hyde, K. D. (2010). Diversity and ecological distribution of macrofungi in the Laojun Mountain region, southwestern China. *Biodiversity and Conservation*, *19*(12), 3545–3563.
<https://doi.org/10.1007/s10531-010-9915-9>