



Taxonomía y sistemática

## Una especie nueva y peculiar de *Graphis* (Ascomycota: Ostropales: Graphidaceae) de la selva alta perennifolia de Los Tuxtlas, Veracruz, México

*A peculiar new species of Graphis (Ascomycota: Ostropales: Graphidaceae) from the evergreen forest of Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico*

Alejandrina Bárcenas-Peña<sup>a</sup>, Ricardo Miranda-González<sup>a,b</sup>  
y María de los Ángeles Herrera-Campos<sup>a,\*</sup>

<sup>a</sup> Departamento de Botánica, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-327, 04510 México, D. F., México

<sup>b</sup> Department of Botany and Plant Pathology, Oregon State University, 2082 Cordley Hall, Corvallis, Oregon 97331-2902, Estados Unidos

Recibido el 10 de febrero de 2014; aceptado el 27 de febrero de 2015

Disponible en Internet el 29 de julio de 2015

### Resumen

*Graphis robertusii* Bárcenas-Peña, Herrera-Campos y Miranda es descrita por primera vez para la selva alta perennifolia de Los Tuxtlas, Veracruz. Es una especie conspicua caracterizada por lirelas erumpentes con margen talino lateral, labios no estriados blancos pruinosos, excipulo completamente carbonizado, himenio insperso, esporas transversalmente septadas y ácidos estíctico, salazínico y conestíctico como metabolitos secundarios. *G. robertusii* fue encontrada en corteza del dosel en diversos sitios de la Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas, Veracruz y es una de las especies de líquenes costrosos corticícolas con mayor abundancia en la región.

Derechos Reservados © 2015 Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología. Este es un artículo de acceso abierto distribuido bajo los términos de la Licencia Creative Commons CC BY-NC-ND 4.0.

**Palabras clave:** Biodiversidad; Líquenes; Taxonomía; Graphidaceae

### Abstract

*Graphis robertusii* (*G. robertusii*) Bárcenas-Peña, Herrera-Campos and Miranda is described for the first time from the tropical rain forest in Los Tuxtlas, Veracruz. It is a conspicuous species characterized by erumpent lirella with lateral thalline margin separated from the excipulum, labia entire and white pruinose, completely carbonized excipulum, inspersed hymenium, transversally septate spores, and stictic, salazinic and conostictic acids as secondary metabolites. *G. robertusii* was found on cortex at the canopy of several sites within Los Tuxtlas Biosphere Reserve, Veracruz and it is one of the most abundant corticolous crustose lichen species in the region.

All Rights Reserved © 2015 Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología. This is an open access item distributed under the Creative Commons CC License BY-NC-ND 4.0.

**Keywords:** Biodiversity; Lichens; Taxonomy; Graphidaceae

### Introducción

La selva alta perennifolia es la más rica y compleja de todas las comunidades vegetales, ubicada en las zonas intertropicales del mundo y cuyo límite boreal de distribución en el continente americano se encuentra en México (Rzedowski, 1978). Hasta hace más de un siglo este tipo de vegetación estaba ampliamente distribuido desde el sur de San Luis Potosí, Veracruz, Hidalgo, Puebla y Oaxaca, norte y noreste de Chiapas,

\* Autor para correspondencia.

Correo electrónico: [mahc@ib.unam.mx](mailto:mahc@ib.unam.mx) (M.d.l.Á. Herrera-Campos).

La revisión por pares es responsabilidad de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Campeche, Quintana Roo y Yucatán. Sin embargo, debido a su acelerada destrucción, en la actualidad se limita a pequeñas áreas al sureste en la península de Yucatán, la selva Lacandona en el noreste de Chiapas y en la selva El Ocote en la región limítrofe de Chiapas, Oaxaca y Veracruz (Guevara, Laborde y Sánchez-Ríos, 2004; Rzedowski, 1978). En la vertiente del golfo, la sierra de Los Tuxtlas en Veracruz es uno de los últimos reductos de esta vegetación, donde la flora y fauna aún son ricas (Ibarra-Manríquez, Martínez-Ramos, Dirzo y Núñez-Farfán, 1997), zona considerada de gran importancia biogeográfica debido a la presencia de taxa de afinidad austral, boreal y endémicos (Andrle, 1964; Dirzo y Miranda, 1991). Esta región es uno de los sitios neotropicales más estudiados en Latinoamérica y uno de los mejor conocidos en México (Dirzo, González-Soriano y Vogt, 1997; Guevara et al., 2004); entre los principales trabajos sobre diversos aspectos de biología tropical, se cuentan los de Álvarez y Naranjo (2003); Andrle (1964); Dirzo (1991); Gómez-Pompa y Del Amo (1985); Gómez-Pompa, Del Amo, Vázquez-Yáñez y Butanda (1976); González-Soriano, Dirzo y Vogt (1997) y Guevara et al. (2004). Sin embargo, es evidente la carencia de información biológica acerca de distintos procesos ecológicos y de ciertos componentes de la biota (Dirzo et al., 1997). En particular, el estudio de la biota líquénica de esta región, iniciado recientemente, se ha enfocado en la diversidad, ecología y biogeografía de los líquenes foliícolas, los más abundantes y diversos en la selva alta perennifolia (Bárcenas-Peña, 2004, 2007; Herrera-Campos, Huhndorf y Lücking, 2005; Herrera-Campos, Lücking, Pérez, Campos, Martínez-Colín y Bárcenas-Peña, 2004; Herrera-Campos, Martínez-Colín, Bárcenas-Peña y Lücking, 2004; Herrera-Campos y Lücking, 2002). No obstante, el conocimiento sobre los líquenes costrosos corticícolas aún es limitado. Entre los géneros de este último grupo, *Graphis* es el que presenta la mayor riqueza de especies en los trópicos (Lücking, Archer y Aptroot, 2009; Lücking, Chaves, Sipman, Umaña y Aptroot, 2008), la mayor parte de estas se encuentran a elevaciones medias en vegetación con una ligera estación seca, como las selvas lluviosas de baja altitud, en micrositos semiexpuestos a expuestos (dosel bajo, márgenes del bosque y árboles aislados), así como en vegetación secundaria o parcialmente perturbada. Asimismo, un número menor de especies se puede encontrar en bosques húmedos de montaña, bosque tropical estacionalmente seco y matorral xerófilo (Lücking et al., 2008).

El género *Graphis* fue descrito por Adanson (1763), posteriormente se presentaron varias propuestas de delimitación sin llegar a concretarse. Müller-Argoviensis (1880, 1882) realizó la primera separación universalmente aceptada. Staiger (2002) definió el género con talo corticado blanco-grisáceo, ascomas lireladas con labios bien desarrollados y disco cerrado, excípulo de lateral a completamente carbonizado, himenio de no insperso a insperso, ascosporas hialinas amiloides I+azul-violeta, transversalmente septadas a muriformes. Con esta circunscripción el género incluía más de 300 especies en su mayoría previamente asignadas a *Graphis* o *Graphina sensu* Müller; aun cuando muchos taxones fueron transferidos a *Acanthothecis*, *Anomomorpha*, *Carbacanthographis*, *Diorygma*, *Dyplolabia*,

*Fissurina*, *Glyphis* y *Hemithecium* (Lücking et al., 2009). En los últimos años, *Graphis* tuvo cambios taxonómicos importantes, Lücking et al. (2008, 2009) publicaron claves para *Graphis* de Costa Rica y el mundo. Rivas-Plata et al. (2011) a través de filogenia molecular, así como de diferencias morfológicas, principalmente sobre la carbonización del excípulo e inspersión, encontraron que *Graphis sensu* Staiger representa 2 linajes separados: el primero, *Graphis s. str.*, incluye las especies de los grupos *G. scripta* y *G. subserpentina* y *G. striatula sensu* Lücking; y el segundo, compuesto por los grupos *G. acharii*, *G. dussii*, *G. marginata*, *G. nuda* y *G. symplecta*, es incluido en el género *Allographa* Chevall. Recientemente, Bárcenas-Peña, Lücking, Miranda-González y Herrera-Campos (2014) actualizaron la clave mundial, incluyendo las especies descritas del 2009 al 2013 y reconociendo 330 especies a nivel mundial. En México se estiman 109 especies (Herrera-Campos et al., 2014), este número es aún bajo considerando la extensión y la amplia variedad de tipos de vegetación del país que faltan por explorar; por ejemplo, para Costa Rica, país más pequeño y menos diverso que México, se han documentado hasta la fecha 115 especies (Lücking et al., 2008). En este artículo se describe una nueva especie que se encuentra ampliamente distribuida en el dosel de la selva alta perennifolia de la región de Los Tuxtlas.

## Materiales y métodos

El área de estudio se ubica en la selva alta perennifolia de la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas, Veracruz, en la sierra del mismo nombre en el golfo de México, entre las coordenadas 18°10'–18°45' N, 94°42'–95°27' O, en un rango altitudinal de 200 a 1,700 m (Ibarra-Manríquez et al., 1997; Miranda y Hernández, 1963). El clima de la región es clasificado como cálido A y semicálido A(C), con temperatura media anual de 22–26 °C y precipitación media anual de 4,000 mm (García, 1981; Soto y Gama, 1997).

Los ejemplares fueron recolectados a lo largo de 3 transectos establecidos para un estudio ecológico en 3 localidades de la reserva: en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas: 1) cerro El Vigía; 2) en las inmediaciones de la laguna Zacatal y 3) ejido Adolfo López Mateos, selva del Marinero. La identificación de los ejemplares se realizó usando las claves de Bárcenas-Peña et al. (2014), de Lücking et al. (2009) y de Staiger (2002). Las observaciones morfológicas y anatómicas del talo y las esporas se realizaron bajo un estereoscopio Zeiss Stemi DV4 y un microscopio compuesto Zeiss Axiostar plus. Los cortes transversales de las lirelas se hicieron en un microtomo de congelación Leica CM1850, y se montaron en agua para su observación. Las esporas fueron medidas en agua y posteriormente teñidas con Lugol (0.3% IKI) para observar la reacción amiloide. Los metabolitos secundarios se identificaron con pruebas de tinción (KOH al 10%) en cortes delgados del talo y por cromatografía en capa fina (CCF) de acuerdo con la técnica estándar (Culberson y Ammann, 1979; Culberson y Johnson, 1982; Orange, James y White, 2001). Las fotografías del talo y las lirelas fueron tomadas en un microscopio estereoscópico multifocal Leica Z16 APO A con el programa Leica Application Suite y las fotos del corte del

talo y la espora con una cámara Canon PowerShot G6 instalada en el microscopio compuesto antes mencionado.

## Descripción

*Graphis robertusii* Bárcenas-Peña, Herrera-Campos y R. Miranda n. sp.

Mycobank No: MB 811600 (fig. 1A-D).

### Tipo

México. Veracruz, Catemaco, Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas, selva del Marinero, ejido Adolfo López Mateos, 18°26'1.4" N, 94°57'56.8" O, 300 m, selva alta perennifolia, sobre corteza de una *Lauraceae* no identificada, abril 2009, Bárcenas-Peña 839 (holotipo, MEXU).

Thallus corticate, smooth, pale greenish grey. Lirellae erumpent, partly branched, with laterally thalline margin separated from the excipulum (double margin), 3-7 mm long, 0.1-0.2 mm broad; labia entire, white pruinose. Excipulum completely carbonized. Hymenium interspersed. Ascospores 4-8 per ascus, fusiform, transversely 7-9-septate, 30-40×7-9 μm, hyaline. Secondary chemistry: stictic, salazinic and constrictic acids.

Talo corticícola, 1-3 cm de diámetro, 50-100 μm de grosor, continuo, superficie lisa, gris verdoso pálido, protalo ausente. Talo con corteza superior gruesa y cartilaginosa, capa algal irregular y cristales de oxalato de calcio. Apotecio lireliforme, flexuoso, parcialmente ramificado, erumpente, 3-7 mm de largo, 0.1-0.2 mm de ancho, 0.1-0.2 mm de alto; disco cerrado, margen propio grueso; labios enteros, blancos, pruinosos, con margen talino lateral, del mismo color que el talo y separado del excípulo (margen doble); excípulo entero, completamente carbonizado, 50-70 μm de ancho, negro, lateralmente cubierto por el talo y cristales de oxalato de calcio, parte basal interna café; hipotecio prosoplectenquimatoso, 20-30 μm de alto, de incoloro a pálido amarillento; himenio 90-120 μm de alto, incoloro, con inspersión tipo A; paráfisis hialinas, no ramificadas; epitecio granuloso, 10-20 μm de alto, café; ascas fusiformes, 80-90×10-20 μm; ascosporas 4-8 por asca, fusiformes, con 7-9 septos transversales, 30-40×7-9 μm, 5-6 veces más largas que anchas, hialinas. Metabolitos secundarios (CCF) ácidos: estictico, salazínico y conestictico (accesorio). Sustrato corteza de ramas de dosel de una *Lauraceae* no identificada, *Clarisia biflora*, *Pseudolmedia oxyphyllaria*, *Cojoba arborea*, *Croton schiedeanus* y *Pleuranthodendron lindenii*.

### Resumen taxonómico

*Graphis robertusii* posee una combinación de caracteres morfológicos: margen doble, pruina blanca en los labios, inspersión tipo A en el himenio, y químicos: ácidos estictico, salazínico y conestictico –accesorio– como metabolitos secundarios; que la ubican dentro del grupo de *G. scripta*. Esta especie únicamente ha sido recolectada en la región de Los Tuxtlas, en selva alta perennifolia, a elevaciones de 200-300 m. Es una especie corticícola distribuida ampliamente en el dosel medio a 30 m de alto, en las ramas de distintas especies de árboles.

**Etimología.** Esta especie es nombrada en honor al Dr. Robert Lücking, mentor y colaborador, por su constante apoyo y su importante contribución al desarrollo de la liquenología en México.

**Paratipos.** México. Veracruz, San Andrés Tuxtla, Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, cerca del tanque de agua, 18°35'08.6" N, 95°04'43.1" O, 228 m, selva alta perennifolia, sobre corteza de *Pseudolmedia oxyphyllaria*, enero 2009, Bárcenas-Peña 1432; cerro El Vigía, cerca de la vereda 5, 18°35'08.6" N, 95°04'46.5" O, 242 m, sobre corteza de *Clarisia biflora*, enero 2009, Bárcenas-Peña 1389; alrededores de la laguna Zacatal, 18°35'04.7" N, 95°05'18.9" O, 252 m, sobre corteza de *Pleuranthodendron lindenii* y *Pseudolmedia oxyphyllaria*, mayo 2011, Bárcenas-Peña 1250, 1251, respectivamente; alrededores de la laguna Zacatal, 18°35'03.8" N, 95°05'17.2" O, 257 m, sobre corteza de *Croton schiedeanus*, mayo 2011, Bárcenas-Peña 2079; alrededores de la laguna Zacatal, 18°35'03.7" N, 95°05'16.1" O, 263 m, sobre corteza de *Cojoba arborea*, mayo 2011, Bárcenas-Peña 2080; Catemaco, selva del Marinero, ejido Adolfo López Mateos, 18°26'1.4" N, 94°57'56.8" O, 300 m, sobre corteza de una *Lauraceae* no identificada, abril 2009, Bárcenas-Peña 844 (todos en MEXU).

### Comentarios taxonómicos

La combinación de caracteres morfológicos, anatómicos, así como su hábitat ubican a *G. robertusii* dentro del grupo de *G. scripta*, cuyas especies se desarrollan en sitios semiexpuestos a baja altitud entre 0-1,000 m (Lücking et al., 2008), condiciones ecológicas que concuerdan con aquellas de los sitios donde la nueva especie fue recolectada. *Graphis robertusii* se caracteriza químicamente por la presencia de ácidos estictico, salazínico y en ocasiones ácido conestictico, lo que la convierte en la primera especie con esta combinación química dentro del grupo *G. scripta*. Actualmente, este grupo está conformado por 42 especies, sin embargo, Lücking (2012) estima que podría alcanzar las 90 especies.

Las especies del grupo mencionado más similares a *G. robertusii* son: *G. aperiens*, *G. arbusculaeformis*, *G. descissa*, *G. discarpa*, *G. gonimica* y *G. imshaugii*. Estas especies poseen esporas transversalmente septadas y excípulo completamente carbonizado, de la misma manera que la especie aquí descrita, sin embargo, se diferencian de esta en al menos 2 caracteres. El himenio de *G. robertusii* es insperso, mientras que en *G. descissa*, *G. caesiocarpa* y *G. imshaugii* es no insperso. Los labios de *G. arbusculaeformis*, *G. descissa* y *G. gonimica* carecen de pruina contrastando con los labios de *G. robertusii*. Por otro lado, el margen talino lateral separado del excípulo (margen doble) es una característica especial que solo presentan 2 especies del grupo: *G. imshaugii* y *G. robertusii* (tabla 1).

Las especies comparadas tienen 5 combinaciones químicas distintas, siendo *G. robertusii* la que presenta un mayor número de metabolitos. *Graphis imshaugii* tiene los ácidos estictico y conestictico; *G. aperiens*, *G. caesiocarpa* y *G. gonimica* solo presentan ácido norestictico, mientras que en

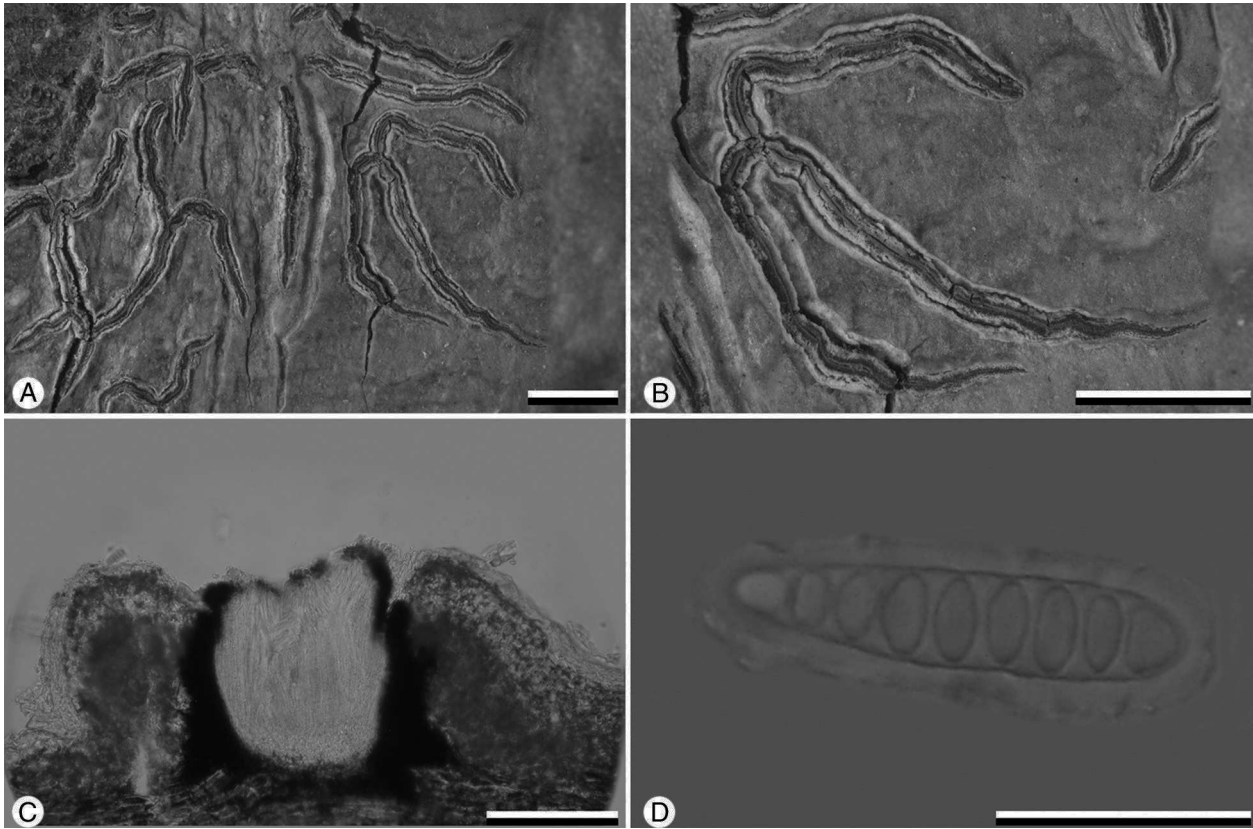


Figura 1. *Graphis robertusii* (holotype). A) Hábito esc = 1 mm. B) Lirelas erumpentes con disco cerrado y labios enteros con pruina esc = 1 mm. C) Corte transversal de la lirela, excípulo completamente carbonizado, himenio insperso y margen doble esc = 100 µm; D, ascospora transversalmente septada esc = 20 µm.

*G. descissa* el metabolito secundario principal es el ácido estíctico; *G. arbusculaeformis* carece de metabolitos secundarios (tabla 1). Finalmente, *G. discarpa* no pertenece al grupo *G. scripta* (Lücking, 2012), no obstante, es parecida a

*G. robertusii*, entre otras cosas, por la presencia de lirelas con margen doble, mientras que los caracteres que las separan son el himenio, no insperso en *G. discarpa* e insperso *G. robertusii* y la diferente combinación química (tabla 1).

---

Clave de identificación para las especies del grupo *G. scripta* más similares a *G. robertusii*. Se incluye *G. discarpa*, que no pertenece al grupo mencionado.

1 Himenio no insperso . . . . .	2
Himenio insperso . . . . .	5
2(1) Lirelas erumpentes, alargadas, irregularmente ramificadas, margen talino lateral, disco cerrado, labios sin pruina, ácido estíctico . . . . .	<i>G. descissa</i> Müll Arg.
Lirelas inmersas a erumpentes, alargadas, ramificadas a raramente ramificadas, margen talino lateral, disco cerrado, labios con pruina y ácido estíctico, conestíctico o noestíctico . . . . .	3
3(2) Lirelas inmersas a erumpentes, alargadas, ramificadas a raramente ramificadas, margen talino lateral separado del excípulo (doble), ácido estíctico y/o conestíctico (K+amarillo) . . . . .	4
Lirelas erumpentes, alargadas, ramificadas, margen talino lateral a completo delgado, ácido noestíctico (K+amarillo formando cristales rojos) . . . . .	<i>G. caesiocarpa</i> Redinger.
4(3) Lirelas inmersas, alargadas, raramente ramificadas, ácido estíctico . . . . .	<i>G. discarpa</i> A. W. Archer.
Lirelas erumpentes, alargadas, ramificadas, ácidos estíctico y conestíctico . . . . .	<i>G. inshaugii</i> M. Wirth y Hale.
5(1) Lirelas erumpentes, labios sin pruina y disco cerrado . . . . .	6
Lirelas erumpentes, labios con pruina y disco abierto o cerrado . . . . .	7
6 (5) Lirelas de cortas a alargadas, escasa a irregularmente ramificadas, margen talino lateral, ácido noestíctico . . . . .	<i>G. gonimica</i> Zahlbr.
Lirelas muy largas y radialmente ramificadas, margen talino lateral, sin sustancias secundarias . . . . .	<i>G. arbusculaeformis</i> (Vain.) Lücking.
7 (5) Lirelas cortas, escasamente ramificadas, margen talino lateral, disco abierto, ácido noestíctico . . . . .	<i>G. aperiens</i> Müll Arg.
Lirelas alargadas, parcialmente ramificadas, margen talino lateral separado del excípulo (doble), disco cerrado, ácido estíctico, salazínico y conestíctico . . . . .	<i>G. robertusii</i> Bárcenas-Peña, Herrera-Campos y R. Miranda.

---

Tabla 1

Comparación de caracteres de *G. robertusii*, *G. discarpa* y las especies similares del grupo *G. scripta*, de acuerdo con la nomenclatura de Lücking et al. (2009).

Especie	Septación esporas	Carbonización excípulo	Himenio	Pruina	Química	Margen doble
<i>G. robertusii</i>	Transversal	Completo	Insperso	+	EST, SAL, CONS	+
<i>G. aperiens</i>	Transversal	Completo	Insperso	+	NOR	-
<i>G. arbusculaeformis</i>	Transversal	Completo	Insperso	-	SS	-
<i>G. gonimica</i>	Transversal	Completo	Insperso	-	NOR	-
<i>G. caesiocarpa</i>	Transversal	Completo	No insperso	+	NOR	-
<i>G. imshaugii</i>	Transversal	Completo	No insperso	+	EST, CONS	+
<i>G. descissa</i>	Transversal	Completo	No insperso	-	EST	-
<i>G. discarpa</i> *	Transversal	Completo	No insperso	+	EST	+

Fuente: Lücking, 2012.

CONS: conestfítico; EST: estético; NOR: noestético; SAL: salazínico; SS: sin sustancias.

\* Especie no incluida en el grupo *G. scripta*.

## Agradecimientos

A la Bióloga Rosamond-Coates, Jefa de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, por el apoyo logístico dentro de la reserva. Al Maestro en Ciencias Álvaro Campos por su ayuda en el campo y en la identificación de la especie de forofitos. A la Bióloga Susana Guzmán por su asistencia en el Laboratorio de Microscopía y Fotografía de la Biodiversidad IBUNAM. Al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica-UNAM (proyecto N.º. IN225808). Al Instituto de Biología, UNAM por la infraestructura requerida para realizar el presente estudio. El primer autor agradece al Posgrado en Ciencias Biológicas-UNAM por la formación recibida durante sus estudios de doctorado y al Conacyt por la beca otorgada (Núm.165048).

## Referencias

- Adanson, M. (1763). *Familles des plantes*, Vol. II. Paris.
- Álvarez, J. y Naranjo, E. (2003). *Ecología del suelo de la selva tropical húmeda de México*. México, D. F.: Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Andrle, R. F. (1964). *A biogeographical investigation of the sierra de Tuxtla in Veracruz, Mexico*. Tesis doctoral. Museum of Zoology, Biological Sciences Division, Louisiana State University.
- Bárcenas-Peña, A. (2004). *Los líquenes foliícolas como indicadores de la zonación altitudinal y efecto de elevación de masas en el volcán San Martín Tuxtla, Veracruz, México*. Tesis. Cuernavaca: Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Morelos.
- Bárcenas-Peña, A. (2007). *Comparación de la zonación altitudinal de los líquenes foliícolas en los volcanes San Martín Tuxtla y Santa Marta, Los Tuxtlas, Veracruz, México*. Tesis de maestría. México, D. F.: Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Bárcenas-Peña, A., Lücking, R., Miranda-González, R. y Herrera-Campos, M. A. (2014). Three new species of Graphis (Ascomycota: Ostropales: Graphidaceae) from Mexico, with updates to taxonomic key entries for 41 species described between 2009 and 2013. *Lichenologist*, 46, 69–82.
- Culberson, C. y Ammann, K. (1979). Standardmethode zur ünnschichtchromatographie von Flechtensubstanzen. *Herzogia*, 5, 1–24.
- Culberson, C. y Johnson, A. (1982). Substitution of methyl tert.-butyl ether for diethyl ether in standardized thin layer chromatographic method for lichen products. *Journal of Chromatography*, 238, 438–487.
- Dirzo, R. (1991). Rescate y restauración ecológica de la selva de Los Tuxtlas. *Ciencia y Desarrollo*, 17, 33–45.
- Dirzo, R. y Miranda, A. (1991). El límite boreal de la selva tropical húmeda en el continente americano: contracción de la vegetación y solución de una controversia. *Interciencia*, 16, 240–247.
- Dirzo, R., González-Soriano, E. y Vogt, R. C. (1997). Introducción general. En E. González-Soriano, R. Dirzo y R. C. Vogt (Eds.), *Historia natural de Los Tuxtlas* (pp. 3–6). México, D. F.: Instituto de Biología e Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- García, E. (1981). *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana*. México, D. F.: Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Gómez-Pompa, A., del Amo, S., Vázquez-Yañez, C. y Butanda, A. (1976). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. México, D. F.: Continental.
- Gómez-Pompa, A. y del Amo, S. (1985). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz. Vol. 2 México*. México, D. F.: Alhambra Mexicana.
- González-Soriano, E., Dirzo, R. y Vogt, R. C. (1997). *Historia natural de Los Tuxtlas*. México, D. F.: Instituto de Biología e Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Guevara, S., Laborde, J. y Sánchez-Ríos, G. (2004). Introducción. En S. Guevara, J. Laborde y G. Sánchez-Ríos (Eds.), *Los Tuxtlas el paisaje de la región* (pp. 18–26). Jalapa: Instituto de Ecología.
- Herrera-Campos, M. A., Huhndorf, S. y Lücking, R. (2005). The foliicolous lichen flora of Mexico IV. A new foliicolous species of *Pyrenothrix* (Chaetothyriales: *Pyrenothrichaceae*). *Mycologia*, 97, 356–361.
- Herrera-Campos, M. A., Lücking, R., Pérez, R. E., Campos, A., Martínez-Colín, P. y Bárcenas-Peña, A. (2004). The foliicolous lichen flora of Mexico. V. Biogeographical affinities, altitudinal preferences, and an updated checklist of 293 species. *Lichenologist*, 36, 309–327.
- Herrera-Campos, M. A., Lücking, R., Pérez-Pérez, R. E., Miranda-González, R., Sánchez, N., Bárcenas-Peña, A., et al. (2014). Biodiversidad de líquenes en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85(Supl), S82–S99.
- Herrera-Campos, M. A., Martínez-Colín, P., Bárcenas-Peña, A. y Lücking, R. (2004). The foliicolous lichen flora of Mexico. III. New species from volcán San Martín Tuxtla (sierra de Los Tuxtlas), Veracruz, with notes on *Fellhanera santessonii*. *Phyton*, 44, 167–183.
- Herrera-Campos, M. A. y Lücking, R. (2002). The foliicolous lichen flora of Mexico. I. New species from Los Tuxtlas Tropical Biology Station Veracruz. *Lichenologist*, 34, 211–222.
- Ibarra-Manríquez, G., Martínez-Ramos, M., Dirzo, R. y Núñez-Farfán, J. (1997). La vegetación. En E. González, E. Dirzo y R. Vogt (Eds.), *Historia natural de Los Tuxtlas* (pp. 61–86). México, D. F.: Instituto de Biología e Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Lücking, R. (2012). Predicting species richness in tropical lichenized fungi with ‘modular’ combinations of character states. *Biodiversity and Conservation*, 21, 2341–2360.
- Lücking, R., Archer, A. W. y Aptroot, A. (2009). A world-wide key to the genus *Graphis* (Ostropales: Graphidaceae). *Lichenologist*, 41, 363–452.
- Lücking, R., Chaves, J. L., Sipman, H. J. M., Umaña, L. y Aptroot, A. (2008). A first assessment of the Ticolichen biodiversity inventory in Costa Rica: the genus *Graphis*, with notes on the genus *Hemithecium* (Ascomycota: Ostropales: Graphidaceae). *Fieldiana (Botany). New Series*, 46, 1–131.
- Miranda, F. y Hernández, X. E. (1963). Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 28, 29–178.

- Müller-Argoviensis, J. (1880). Lichenologische Beiträge X. *Flora*, 63(17–24), 40–45.
- Müller-Argoviensis, J. (1882). Lichenologische Beiträge X. *Flora*, 65(291–306), 397–402, 313–322, 326–337, 381–386.
- Orange, A., James, P. W. y White, F. J. (2001). *Microchemical methods for the identification of lichens*. London: British Lichen Society.
- Rivas-Plata, E., Hernández, J., Lücking, R., Staiger, B., Kalb, K. y Cáceres, M. E. (2011). *Graphis* is two genera: a remarkable case of parallel evolution in lichenized Ascomycota. *Taxon*, 60, 99–107.
- Rzedowski, J. (1978). *Vegetación de México*. Limusa: México, D. F.
- Soto, M. y Gama, L. (1997). Climas. En E. González, E. Dirzo y R. Vogt (Eds.), *Historia natural de Los Tuxtlas* (pp. 7–23). México, D. F.: Instituto de Biología e Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Staiger, B. (2002). Die flechtenfamilie Graphidaceae. Studien in richtung einer natürlicheren gliederung. *Bibliotheca Lichenologica*, 85, 1–526.