

BIOLOGÍA DE LOS LÍQUENES

Los líquenes son seres enigmáticos y complejos cuyos cuerpos vegetativos (*talos*) son el resultado de asociaciones simbióticas cíclicas entre, al menos, un hongo heterótrofo (*micobionte*) y un socio fotosintético (*fotobionte*), unicelular o cenobial, que es el que sintetiza los azúcares necesarios para el metabolismo, liberando oxígeno en el proceso. Los fotobiontes pueden ser cianobacterias de color verde azulado —procariotas— o/y algas verdes unicelulares —eucariotas—. Los micobiontes más comunes son hongos ascomicetos. De este estrecho contacto físico, interacción mutualista, se originan talos liquénicos estables con morfología, anatomía, fisiología, genética y ecología específicas, los cuales, en realidad, no son más que individuos complejos resultantes de la integración de los simbiosomas (*holobiontes*), que es obligada para los participantes.

Los talos liquénicos presentan, frente a los de los simbiosomas aislados, gran originalidad morfológica, fisiológica, adaptativa, de modos de vida y también en cuanto a su modo de reproducción, es decir constituyen innovaciones simbiosomáticas. Como bien señala Lynn Margulis (1993) los líquenes son un buen ejemplo de cómo la integración cíclica de los simbiosomas que participan proporciona el potencial de nuevas y distintas relaciones entre organismos, y puede ser un mecanismo de innovación evolutiva con efectos morfogenéticos, es decir estar en el origen de nuevas entidades con propiedades emergentes, las cuales no son el resultado de la suma lineal de las partes (simbiogénesis) (v. glosario).

Las alrededor de 14 000 especies conocidas de líquenes tienen una amplia distribución, desde los polos al ecuador, aunque sólo constituyen la vegetación dominante en el 8% de la superficie terrestre. Son capaces de desarrollarse sobre todo tipo de sustratos inertes u orgánicos (minerales, hojas, caparzones de animales, etc.). Especialmente abundantes en los medios más extremos (desiertos fríos y cálidos o altas montañas), donde las plantas vasculares tienen dificultades para desarrollarse, la mayor diversidad la alcanzan en los trópicos, aunque no en las sel-

vas. Sin embargo, son bastante estenoicos y, por ello, excelentes bioindicadores de las condiciones ambientales de su hábitat.

El fino equilibrio funcional de los talos liquénicos, es lo que condiciona su reconocido uso como bioindicadores de las condiciones ambientales actuales, de los cambios paleohistóricos ocurridos en los distintos territorios biogeográficos y de las alteraciones de distinto tipo, consecuencia de la acción antrópica, que han sufrido o están sufriendo las distintas zonas terrestres. Las simbiosis mutualistas entre distintos tipos de vegetales son un fenómeno esencial en la utilización y reciclaje de los elementos más importantes en la Biosfera ya que dirigen algunos de los procesos biogeoquímicos más importantes (Volk, 2000). En este sentido, los talos de los líquenes también pueden interpretarse como microecosistemas importantes, en su propio funcionamiento interno y en ese funcionamiento global (Barreno, 1997), ya que aceleran los procesos de meteorización de sus sustratos y ponen en circulación muchos iones, sustancias diversas y, en algunos ecosistemas, contribuyen sustancialmente a la fijación del nitrógeno atmosférico.

En realidad, la liquenización podría interpretarse como una de las vías de colonización del medio terrestre por parte de seres heterótrofos, gracias a la adquisición secundaria de autotofía. Pero proponemos otra posible interpretación: las algas verdes con la envuelta fúngica, quedaron protegidas de los efectos adversos de la radiación luminosa sobre sus cloroplastos y también frente a la desecación rápida, sólo así pudieron enfrentarse a un nuevo ambiente, el atmosférico, mucho más seco, cambiante y estresante que el acuático. Se trata, en suma, de organismos que unidos pueden afrontar la adversidad. De cualquier modo, este tipo de nutrición, biotrofismo, ha sido adoptado por un tercio de los hongos que con orígenes distintos han ido adquiriendo un tipo de organización especial, a través de líneas evolutivas paralelas, debido a la convergencia en los requerimientos nutritivos y se han diversificado aparentemente mucho más que los fotobiontes.

Los líquenes, por tanto, no constituyen un grupo sistemático homogéneo, son polifiléticos. En general, cada especie de líquen se corresponde con un hongo distinto; las excepciones a esta norma son los cefalodios (un mismo hongo se asocia con dos fotobiontes, un alga verde y una cianobacteria, dando talos muy distintos) y otras relaciones de simbiosis entre tres o más biontes, importantes para la discusión científica de estas aseveraciones. En cualquier caso, la liquenización permite colonizar ambientes no asequibles al resto de los hongos o a otros vegetales autótrofos y parece tener un origen muy antiguo. Se conocen unos pocos fósiles datados en el Precámbrico, hace unos 500 m.a., por lo que podrían ser considerados como verdaderos supervivientes de la paleohistoria terrestre y ponen de manifiesto el gran éxito de este fenómeno biológico para la adaptación, de seres poiquilohidros (no son capaces de regular activamente su contenido hídrico) y poiquilotermos (su temperatura depende de la del ambiente y el sustrato), a los ambientes atmosféricos.

5.1. COMPONENTES DE LA SIMBIOSIS LIQUÉNICA

Micobiontes

La gran mayoría de los hongos que liquenizan son Ascomycetes y sólo unos pocos pertenecen a los Basidiomycetes (50) o Deuteromycetes (200). La clasificación y denominación de los líquenes se refieren siempre al micobionte, rigiéndose por las normas del Código Internacional de Nomenclatura Botánica. Dentro de ascomycetes se reconocen 35 órdenes, de los cuales 18 incluyen taxones que forman ascolíquenes. La liquenización es mucho más rara en los basidiomycetes, donde sólo se conocen unas 50 especies que originen basidiolíquenes pero sin llegar a tener verdaderos talos, todos tienen basidios simples y pueden tener setas o basidiomas de los afiloforales.

La dotación cromosómica haploide oscila entre $n=2$, en *Peltigera*, hasta $n=8$ en *Dermatocarpon*. Las mutaciones somáticas son frecuentes y dependen de la edad, pues se ha demostrado que los grandes talos pueden ser un mosaico de diferentes isoenzimas y genotipos. A semejanza de los hongos micorrícicos, algunas especies contienen gránulos de polifosfato como reservorios de fósforo.

La liquenización induce cambios en los micobiontes, respecto a los cultivados en laboratorio o los de vida libre, siendo los más importantes los que sufren las paredes celulares para facilitar la resistencia a los continuos ciclos de secado y humectación a que están sometidos los talos, embebiéndose de agua rápidamente, cuando ésta está disponible en el medio y el aumento de flexibilidad para facilitar los contactos con las células del fotobionte. Las paredes participan en la captación de agua y nutrientes y en su transporte al citoplasma y la capa más externa posee muchos polisacáridos, lo que facilita la adherencia entre las hifas y, con ello, la estructura tridimensional del talo. Las relaciones físicas con los fotobiontes son variadas, y así los contactos pueden ser por una simple adherencia entre las paredes externas de ambos biontes, hasta la penetración intracelular del alga por medio de haustorios emitidos por el micobionte, o por ligeras invaginaciones de los haustorios en la pared del fotobionte, para facilitar el intercambio de sustancias. En el córtex y la médula las paredes constan de dos capas, mientras que en las que contactan con el fotobionte sólo hay una. En cualquier caso, se pueden encontrar todos los tipos en un mismo talo, y la frecuencia de los mismos depende de numerosas variables.

Fotobiontes

Los fotobiontes pertenecen a las cianobacterias (procariotas), a los clorófitos (eucariotas, algas verdes), de formas unicelulares, cenobiales o filamentosas, y a las heterocontófitas (sólo encontradas en dos géneros de líquenes). Al contrario de

lo que sucede con los hongos, son muy pocos los géneros de algas capaces de liquenizar, unos 30. Los cianobiontes más comunes son por orden de frecuencia: *Nostoc*, *Scytonema*, *Stigonema*, *Gloeocapsa* y *Calothrix*. Las algas verdes más comunes son: *Trebouxia*, *Trentepohlia*, *Coccomyxa*, *Myrmecia*. Aproximadamente un 92% de especies líquénicas poseen fotobiontes verdes unicelulares, de las cuales un 31% son *Trentepohlia* y solo un 8% de los líquenes contienen cianobacterias. Más o menos el 50% de los líquenes tienen *Trebouxia* como fotobionte y este género, que no vive más que liquenizado, se parece ultraestructuralmente mucho a *Pleurastrum terrestre*, un alga filamentosa, por lo que se piensa que *Trebouxia* representaría la forma liquenizada de *Pleurastrum* (v. clave de fotobiontes, páginas 135-140).

5.2. EL TALO LIQUÉNICO. ANATOMÍA Y MORFOLOGÍA

Los talos líquénicos son sistemas emergentes que generan una gran variedad de estructuras vegetativas, formas de crecimiento, reproducción y biotipos especiales (Barreno, 2003). Actualmente, la anatomía y morfología de los líquenes se interpretan como la expresión de finas adaptaciones a las características ecofisiológicas de la simbiosis y, además, constituyen un carácter taxonómico importante. El mayor grado de complejidad lo alcanzan en los biotipos foliáceos y fruticulosos.

5.2a. Formas de crecimiento. Biotipos

Las llamadas formas biológicas, formas de crecimiento o biotipos no pueden considerarse en los líquenes como caracteres filogenéticos pero sí están relacionadas con la fisiología y, por tanto, representan adaptaciones al hábitat que ocupan. Los biotipos no constituyen nada más que puntos en una escala continua de diferenciación, desde primitivos hasta altamente estructurados, la apariencia externa suele venir determinada por el micobionte, excepto en ciertos casos donde el fotobionte es el que más influye en la morfología. Tradicionalmente se reconocen estos biotipos: crustáceos, escuamulosos, placodioides, foliáceos y fruticulosos.

Las formas **crustáceas** se encuentran siempre en estrecho contacto con el sustrato, carecen de córtex inferior y no se pueden separar de él sin destruirlas; se sujetan al sustrato por medio de la médula o de un hipótalo; pueden estar por encima (epi-) o por dentro (endo-) del sustrato. Los **placodioides** tienen forma de placa, crustáceos o escuamulosos en el centro pero lobulados en la periferia, los lóbulos aplicados al sustrato y sin órganos de sujeción. Los **escuamulosos** son los más especializados de los crustáceos y representan el paso hacia los foliáceos; tienen forma de escamas o ampollas y tienden a separarse del sustrato por las már-

genes, es el hipotalo el que las recubre en la cara inferior o lateral y se sujetan mediante órganos apendiculares \pm complejos en forma de placa; talo crustáceo o escumuloso en el centro pero lobulado en la periferia, los lóbulos aplicados al sustrato pero sin órganos apendiculares de sujeción.

Los **foliáceos** tienen forma laminar y son los que ofrecen una estructura más compleja, con organización dorsiventral y cara inferior diferenciada; están parcialmente adheridos al sustrato, por lo que se les puede separar de él sin destruirlos; anatómicamente homómeros o heterómeros, se sujetan al sustrato por medio de diversos órganos apendiculares y captan el agua tanto del sustrato como de la atmósfera.

Los **fruticulosos** son ejes \pm ramificados con forma de pequeños arbustos o bien con lóbulos que se estrechan y alargan profundamente, de tal manera que se sujetan al sustrato por una mínima superficie, discos de fijación o hapterios; sobresalen siempre mucho del sustrato y pueden ser erectos o colgantes. Los lóbulos pueden ser cilíndricos o aplastados y su organización suele ser radial, sólo en ocasiones es dorsiventral. El tamaño es muy variado: desde <1 cm, pequeños arbustos, hasta los que tienen varios metros de largo. En algunos casos, el talo tiene una parte basal crustácea o escumulosa, y una parte vertical, fruticulosa, que se denomina podocios (ramificados) o escifos (en forma de trompeta). Dependen de la humedad relativa del aire para su hidratación (aerohipófilos) por ello suelen ser más abundantes en territorios donde las nieblas son frecuentes.

5.2b. Estructura del talo vegetativo

Tipos de tejidos. Los **plecténquimas** o falsos tejidos son formados por el micobionte, mediante entrelazamiento, anastomosis, ramificación, gelatinización de las paredes celulares y, en ocasiones, agregación de las hifas, pero siempre realizados de forma postgénita, es decir, no hay zonas meristemáticas, sólo actividad de células apicales. Se reconocen los siguientes tipos básicos: **aracnoides**, **paraplecténquimas**, **prosoplecténquimas**, **escleroplecténquimas**, **en empalizada**, etc. (v. glosario). La complicación estructural y la consistencia es aún mayor por las posibles combinaciones de hifas con células cuya forma, luz y pared son variadas.

La **anatomía de los talos** puede resumirse en dos grandes tipos. En los talos **homómeros** el micobionte y el fotobionte están uniformemente distribuidos; esto es frecuente en líquenes gelatinosos de los géneros *Leptogium* o *Collema*, donde el fotobionte es una cianobacteria, lo que determina que se les conozca como **cianolíquenes**; esta estructura les permite absorber gran cantidad de agua rápidamente, proporcionar anoxia a las bacterias y favorecer la fijación de N.

La mayor parte de los líquenes desarrollan talos estratificados internamente, talos **heterómeros** que constan de varias capas claramente ordenadas: córtex superior, capa de fotobionte, médula y córtex inferior. Estas capas pueden estar cons-

tituidas por diferentes tipos de plecténquimas. El fotobionte suele estar protegido por una capa fúngica, de grosor variable, el **córtex**. En esta capa, de anatomía y grosor variables, se pueden acumular algunas sustancias, como el ácido úsnico, la atranorina o la parietina, relacionadas con la protección del aparato fotosintético del fotobionte; a veces hay pruina, un depósito superficial de cristales de oxalato (refractan la luz) con aspecto pulverulento. Justo por debajo del córtex, se sitúa la única **capa** donde predomina el **fotobionte** y se establecen los contactos físicos entre los simbiontes. La **médula** es una capa fúngica que suele ocupar el mayor volumen en el talo suele estar formada por un conjunto de hifas laxamente entremezcladas (aracnoide), de aspecto algodonoso y con espacios que permiten la aireación del talo. Es en la capa de fotobiontes y en la médula donde se acumulan la mayor parte de las sustancias líquénicas, generalmente en forma de cristales incrustados en las paredes hifales. La médula es hidrófoba, de modo que incluso en las épocas de lluvia el interior del talo puede permanecer seco, permitiendo así la circulación del aire. Cuando el líquen necesita elevarse por encima del sustrato la médula o el córtex producen un tejido de soporte. En muchos líquenes foliáceos se constituye un **córtex inferior** donde las hifas pueden tener la pared oscurecida; es probable que esta capa participe en la retención capilar de agua extratalina.

Órganos apendiculares

Son unas formaciones producidas por el micobionte, que cuando se proyectan desde la cara inferior, sirven para sujetar el talo al sustrato, aparecen en grupos diversos como adaptaciones ambientales. En ocasiones, estos órganos pueden surgir en la cara superior o en la margen de los talos y ahí su función es menos conocida.

Las **rizinas**, grupo de hifas compactadas, simples o ramificadas, del mismo color de la cara inferior) son el modo más común de sujeción. En los talos escuamulosos o placodioides, terrícolas o fisurícolas, son frecuentes los **rizinomorfos** o cordones rizinales, paquetes ± gruesos de hifas irregularmente orientadas y ramificadas, de anatomía compleja que penetran profundamente en el sustrato y pueden actuar, del mismo modo que los estolones de las plantas, en la expansión del talo sobre el sustrato. Los talos fruticulosos, se suelen sujetar por medio de un **disco basal** o hapterio de fijación, constituido por un grueso paquete de hifas medulares aglutinadas que puede penetrar ligeramente en el sustrato y se puede ramificar. Muy similar, aunque más grueso, es el ombligo central de los talos umbilicados (*Umbilicaria*, *Lasallia*).

El **tomonto** se forma por la prolongación desde el córtex —superior o inferior— de hifas filiformes hialinas (pelos) u oscuras, cortas o largas, dispersas o densamente agrupadas, que proporciona aspecto pubescente o flocoso a las superficies. Los **cilios** son prolongaciones fúngicas de la cara superior o de la margen de

los talos de hifas empaquetadas y lisas; sin embargo, las muy similares **fibrillas** en el género *Usnea*, contienen fotobiontes. No hay que confundirlos con las rizinas que pueden llegar hasta los márgenes con las proyecciones marginales, ej. *Phaeophyscia*, ni con las **proyecciones marginales**, que son picnidios pedicelados rígidos y parecidos a los cilios, situados en el margen de los talos de *Cetraria*.

Cifelas, pseudocifelas, máculas y cefalodios

Las **cifelas** sólo se conocen en el género *Sticta*, y son excavaciones en la cara inferior del talo con anatomía compleja y recubiertas por un córtex especial. En las **pseudocifelas**, no hay córtex, pueden aparecer en las dos caras del talo y consisten en la interrupción del córtex por la proliferación de hifas medulares, manifestándose como poros o líneas más claras que, en ocasiones, se transforman en soralios. Al ser hidrófobas parecen tener importancia en la aireación del talo. Las **máculas**, manchas blancas y pequeñas de la cara superior del talo, se deben a la distribución irregular de los glomérulos de la capa de fotobiontes y no se corresponden con ninguna rotura en el córtex ni con prolongaciones de paquetes de hifas.

Los **cefalodios** son estructuras bien delimitadas, constituidas por un fotobionte distinto (cianobacteria) de la que forma el talo principal, situándose unas veces en la médula y otras en la cara superior o inferior de los talos. Su morfología y anatomía puede ser muy distinta de la del talo normal. El caso más extremo es el de *Dendriscoaulon umhausense*, un talo fruticuloso y de color oscuro, que es un cefalodio originado en el talo foliáceo y claro de *Lobaria amplissima* y que también aparece con vida independiente. Aparte de su función como fijadores de nitrógeno en ambientes oligotróficos, los cefalodios ponen de manifiesto el efecto que sobre la morfología del talo puede tener el fotobionte.

5.3. ESTRUCTURAS REPRODUCTORAS

Como hongos que son, la mayoría de los líquenes muestran los procesos de reproducción sexual y asexual propios de estos organismos. En la simbiosis líquénica el micobionte es el único que presenta en su ciclo de vida la reproducción sexual, quedando la del fotobionte casi siempre restringida a la asexual. El problema de reproducción del líquen viene dado por la necesidad del hongo de encontrar en el medio las células del fotobionte adecuado para establecer la simbiosis. Así, algunos líquenes han desarrollado propágulos vegetativos especiales en los que están presentes los dos biontes, de manera que este problema queda solucionado en detrimento de la variabilidad genómica que se consigue con la reproducción sexual.

5.3a. *Reproducción vegetativa*

En los propágulos típicamente liquénicos, ambos simbiontes actúan como unidades duales autónomas y separables del talo, de tal forma que favorecen la dispersión del líquen y actúan como diásporas vegetativas. Las ventajas para la colonización del medio que tienen los propágulos simbióticos son indudables, ya que aseguran la presencia de los dos simbiontes; por ello, aparecen muy distintos tipos en cuanto a estructura y ontogenia, siendo los más comunes: **soredios**, **isidios**, **esquizidios**, **filidios** o **lobulillos** y **blastidios**. Los soredios suelen originarse en áreas especializadas, los **soralios**, que pueden ser laminares, marginales, labriformes, maculiformes, forniciformes, planos, convexos, etc. La forma y situación de estos propágulos constituyen buenos caracteres en la diferenciación de especies, ya que bastantes son constantes. Los soredios e isidios son especialmente comunes en los talos foliáceos y fruticulosos; los esquizidios son comunes en los géneros, *Xanthoria* o *Hypogymnia*; los filidios son frecuentes en *Nephroma* y *Peltigera* y los blastidios son típicos de crustáceos como *Lecidella*, *Rinodina* y de los pequeños foliáceos *Physcia* s.a y, de cualquier forma, también los líquenes pueden multiplicarse por la simple fragmentación de los talos.

Pero también el micobionte, en su fase de anamorfo (sin reproducción sexual), puede formar estructuras productoras de conidios (conidiomas), de ellos los *picnidios*, receptáculos de forma globosa o piriforme, son los más comunes, a partir de cuyas paredes unas hifas alargadas especiales, conidióforos y las células conidiógenas generan los conidios (mitosporas). Los tipos de organización, de morfología y de conidiogénesis (forma de desarrollo) son caracteres de importancia sistemática.

5.3b. *Reproducción sexual*

A1 igual que en los ascomicetes no liquenizados, en la mayor parte de los líquenes, los ascomas son las estructuras donde están contenidos los **ascos** (= **ascas**) y las **ascósporas**. Los **ascomas** están compuestos de hifas haploides e hifas ascógenas dicarióticas, de éstas se originan los ascos que junto con las paráfisis estériles (**hamatecio**) configuran el himenio. Entre ascos y hamatecio hay la gelatina himenial, que los mantiene cohesionados y que suele ser amiloide (coloreada de azul con el Lugol). Justo por debajo del himenio hay una capa generativa (**subhimenio**), que puede estar a su vez delimitada por otra capa estéril (hipotecio). En la parte superior del himenio se suele diferenciar una capa (**epitecio**) rica en pigmentos y/o cristales. Todo ello está rodeado por un excípulo de hifas estériles, organizado a partir de distintos tipos de plecténquimas con estructura ± compleja, y que es lo que les permite mantenerse erguidos en el medio aéreo. El desarrollo ontogénico de un ascoma puede ser: gimnocárpico, angiocárpico o hemiangiocárpico, dependiendo de cómo esté de expuesto el himenio al comienzo y en la madurez.

Hay una gran variedad de ascomas debido a su anatomía y morfología, y son similares estructuralmente a los de los hongos no liquenizados; pero la gran diferencia es que los de los líquenes son bastante perennes, teniendo valor taxonómico tanto por su organización como por su patrón de desarrollo. Los tipos de ascomas más frecuentes son: peritecios, apotecios, mazedios y lirelas.

Los **peritecios** encierran los ascos siempre en una cavidad, son \pm globosos, con el himenio contenido en la cavidad, que conecta al exterior a través de un ostiolo alargado con perífisis; el hamatecio es variable; el excípulo suele estar carbonizado y, en ocasiones, el ostiolo puede estar rodeado por un anillo exterior, el involucrelo.

Los **apotecios** son abiertos, tienen forma acopada o de disco, con el himenio expuesto al exterior y con epitecio. Se distinguen los tipos: **lecanorino**, con reborde originado por el talo con córtex y capa de fotobionte (margen talino); **biatorino**, con un reborde originado por las hifas del ascoma (excípulo propio). Si el margen propio está carbonizado es **lecideino**; zeorino, cuando a la vez hay margen propio y margen talino. Los apotecios pueden estar largamente estipitados, como en *Cladonia*, y a veces el himenio se transforma en una masa compuesta por numerosas esporas con restos de las paredes de los ascos (**mazedios**), típico de los *Caliciales*. Las lirelas son apotecios pequeños, alargados, con el himenio en forma de hendidura, a veces ramificados, con apariencia de escritura egipcia.

El **hamatecio** está constituido por hifas estériles de diferentes tipos, cuyos elementos se distinguen por su lugar de origen y la dirección del crecimiento: las **paráfisis** se originan desde la base del ascoma, creciendo hacia arriba, y generalmente son simples o ligeramente ramificadas, también hay pseudoparáfisis, parafisoides, perífisis y perifisoides. Las paráfisis son el tipo más común en el hamatecio de los líquenes con apotecios y suelen estar ligeramente dilatadas en el ápice, donde es frecuente que sintetizen sustancias coloreadas que determinan el color del disco; también es frecuente la presencia de cristales de diversas sustancias adheridas a su pared, con lo que se da coherencia al epitecio y se protege el himenio.

La estructura y funcionamiento de los **ascos** (= **ascas**) han revolucionado la sistemática actual de los líquenes y son importantes para su identificación. En realidad, son órganos esporíferos en los que después de la cariogamia y la meiosis se originan en su interior las ascósporas. La forma más común es la claviforme, pero existen todas las transiciones, hasta las subglobosas o cilíndricas. Con la microscopía electrónica se han puesto de manifiesto las complicadas estructuras de los ascos, sus paredes (**túnicas**) y los mecanismos de apertura. En los ascos unitunicados se observan anatómicamente dos capas que funcionan como una sola, presentando un engrosamiento apical (aparato apical) que encierra un mecanismo de apertura especializado para la salida de las esporas. El **aparato apical** está formado por el engrosamiento de la capa más interna de la pared del asco y muestra una gran variabilidad de importancia taxonómica. Aunque varios grupos presentan es-

te tipo básico de asco, el más común y generalizado es el denominado tipo lecanoreano, donde se pueden diferenciar, al menos: un engrosamiento amiloide apical de la capa interna, el **tholus**; a veces también, una **cámara ocular** y una **masa axial**. La mayoría de los hongos liquenizados tienen este tipo de ascos. Cuando las esporas están maduras, la pared externa se abre y el aparato de apertura se alarga hacia la superficie del himenio para liberar las esporas. Los ascos bitunicados poseen dos capas en la pared, que funcionan independientemente, con una capa externa (exoasco) más o menos rígida que se abre apicalmente (fisitunicado) y otra interna (endoasco), muy flexible, que se alarga hacia la parte externa del himenio, llevando en su interior las esporas.

Las **ascósporas** (en las claves se refieren como esporas para simplificar) son muy variadas, desde simples a pluricelulares, hialinas o coloreadas en tonos pardos o verde oscuro; lo mismo se puede decir de la forma, de los septos o las capas de la pared que pueden ser ornamentadas o rodeadas por un halo gelatinoso. Asimismo, la ontogenia puede conducir desde esporas hialinas simples a esporas pardas, o a la diferenciación de septos de organización compleja.

5.4. FISIOLÓGICA Y ECOFISIOLÓGICA

Los talos liquénicos tienen una serie de características fisiológicas que los diferencian de los hongos que no liquenizan: son poiquilohidros adaptados al medio atmosférico desecante, tienen un crecimiento lento, el talo suele vivir varios años, el micobionte adquiere los hidratos de carbono a partir de los sintetizados por el fotobionte y son capaces de colonizar los medios ambientales más extremos. Estas características requieren de un metabolismo y una fisiología muy precisos y originales, así como de un ajuste de las estructuras anatómicas y morfológicas relacionadas con el funcionamiento.

Los talos pueden soportar de forma repetida periodos de humectación y desecación sin que se desnaturalicen las proteínas de membrana de los simbiontes o sin fallos en el funcionamiento de las mitocondrias o de los plastos; algo similar ocurre sólo en ciertos briófitos. Los últimos resultados señalan que los periodos de desecación son imprescindibles para el mantenimiento de la simbiosis y podrían estar relacionados con que, además de necesitar mucha luz para compensar con la fotosíntesis las pérdidas ocasionadas por la respiración, tienen que redistribuir los hidratos de carbono entre los biontes. Si se conocieran los mecanismos que permiten este comportamiento, las aplicaciones en biotecnología de plantas de cultivo, de países áridos, serían importantísimas.

Sea cual sea la forma de crecimiento de un líquen, éste funciona como un sistema ecológico, que produce la fotosíntesis neta necesaria para que su talo pueda

crecer. Esto implica que el fotobionte debe recibir la cantidad de luz suficiente; de ahí que la mayoría de los líquenes sean fotófitos. En condiciones de iluminación excesiva el mecanismo de protección más utilizado, además de la anatomía o de las sustancias específicas del córtex, es la desecación del talo para proteger el aparato fotosintético, estrategia especialmente común en los líquenes de zonas áridas.

La captación del agua puede ser por absorción de ésta del vapor de agua de la atmósfera o en forma líquida. Los fotobiontes verdes son capaces de hidratarse hasta la saturación y alcanzar una fotosíntesis neta positiva, a humedad relativa del aire superior al 85%, sin embargo, los líquenes con cianobacterias necesitan la presencia de agua líquida para alcanzar el mismo rendimiento, que está relacionado también con la necesaria falta de oxígeno para la fijación del N atmosférico. Así se puede entender que los cianolíquenes sean más comunes en los climas lluviosos. En cualquier caso, una gran parte de los líquenes no soportan estar embebidos demasiado tiempo en agua, alcanzando el máximo de rendimiento fotosintético cuando está hidratado alrededor del 80% de su peso seco, y decreciendo por encima de esa cifra. Así, los líquenes pueden alcanzar un óptimo de hidratación a partir del rocío de la mañana formado por condensación. La fotosíntesis alcanza rápidamente un máximo, que también declina muy rápido al aumentar la intensidad lumínica, la temperatura y la deshidratación del talo. El liquen entonces permanece inactivo hasta que se rehidrata al día o las horas siguientes, por ello con estas bajas tasas fotosintéticas, el crecimiento es muy lento.

Otra circunstancia importante es la difusión de gases en el interior del talo, principalmente del CO₂ necesario para la fotosíntesis, de ahí que la médula sea hidrófoba para proporcionar espacios llenos de aire para la fijación del CO₂, por parte del fotobionte. También hay que añadir que, como la biomasa del hongo suele ser mucho mayor que la del fotobionte, si está completamente hidratado respirará mucho más y la fotosíntesis no podrá compensar el gasto energético.

Por otro lado, las pérdidas de agua del talo tienen que estar adaptadas a los distintos ambientes, tendiendo a minimizarlas en los climas secos o potenciándolas en los húmedos, de tal forma que se consigan suficientes periodos de actividad y se disminuyan las resistencias a la difusión del CO₂. Así se entiende que muchos fruticulosos puedan vivir tanto en espacios muy lluviosos como en zonas desérticas; en los lluviosos, su velocidad de desecación es muy rápida y en los secos pueden captar el vapor de agua, que por condensación se produce durante la noche o el amanecer, y así alcanzar un óptimo funcionamiento. Muchas estructuras del talo están relacionadas con favorecer el rendimiento de la simbiosis, así, las pseudocifelas favorecen el intercambio gaseoso; los paraplecténquimas favorecen la captación del vapor de agua y los prosoplecténquimas ralentizan las pérdidas de agua; la pruina impide la fotoinhibición por exceso de luz, al reflejar las radiaciones etc. En resumen, los líquenes tienen la capacidad de acoplar sus procesos básicos a las distintas condiciones externas de su hábitat; otro ejemplo de es-

to es que toleran el estrés térmico, pero no son capaces de soportar bajas temperaturas en verano o altas en invierno; al mismo tiempo, la temperatura es un factor limitante si el talo está hidratado.

El transporte de agua hacia el fotobionte parece estar restringido a las paredes celulares del hongo y se realiza fundamentalmente a partir del córtex superior. El córtex inferior parece tener escasa conductancia del agua, pero desempeña un papel importante en la retención de agua exterior al talo; lo mismo puede decirse de algunos de los órganos apendiculares.

Pero el aspecto fundamental de la simbiosis es el metabolismo del carbono, el transporte de los productos fotosintáticos desde el fotobionte al hongo. En el caso de las algas verdes el producto transferido es ribitol, las cianobacterias ceden glucosa. De cualquier forma, el micobionte los transforma en manitol que no puede reconvertirse en compuestos disponibles para el fotobionte. El transporte no depende tanto del contacto entre micobionte y fotobionte como de la mediación de algunas sustancias segregadas por el hongo que facilitan los procesos de difusión.

Los cianolíquenes tienen la capacidad de fijar el nitrógeno atmosférico, y recientemente se ha demostrado que contribuyen de forma muy importante en el ciclo de este elemento en numerosos ecosistemas: así, en climas húmedos, donde apenas hay leguminosas, el aporte liquénico es imprescindible, y lo mismo puede decirse en medios muy oligotrofos o en zonas desérticas.

5.5. BIOGEOGRAFÍA

La distribución de los líquenes ofrece patrones similares a la zonal de las plantas, pero los géneros suelen tener áreas más amplias. Los modelos de distribución de los líquenes ponen de manifiesto su posible antigüedad y parecen estar relacionados con la tectónica de placas. Es muy interesante que cuando se producen disyunciones muy alejadas, p. ej., Mediterráneo y suroeste de Norteamérica, el rango de comparación sea el específico, mientras que en las plantas es siempre el de género. Es decir, que la simbiosis liquénica fue un verdadero éxito evolutivo que en muchos casos no ha necesitado diferenciarse más. Sólo algunos géneros, como *Ramalina*, *Niebla* o *Xanthoparmelia*, presentan gran cantidad de endemismos con área más restringida, y sorprende, además, que la vegetación de alta montaña sea homogénea en los hemisferios norte y sur. Las áreas disyuntas, separadas por grandes distancias sin la aparición de la especie son muy frecuentes. También es común que taxones de óptimo mediterráneo lleguen al sur de Suecia al abrigo de la corriente del Golfo que todavía alcanza las costas, o que líquenes tropicales se extiendan por las zonas oceánicas y térmicas del mundo templado.

También son frecuentes las áreas relictas de acontecimientos paleohistóricos con cambios climáticos, tales como los nunataks durante las glaciaciones cuaternarias y la recolonización de territorios. En la Antártida se está demostrando que algunos líquenes de la misma especie presentan poblaciones que representan a las más antiguas refugiadas y otras a distintos periodos de reintroducción a partir de bancos de diásporas de zonas muy alejadas, incluidas las montañas del hemisferio norte. Más información sobre algunos elementos biogeográficos en el capítulo de factores ecológicos.

5.6. LAS SUSTANCIAS LIQUÉNICAS

Se han descrito más de 700 metabolitos secundarios exclusivos de líquenes, denominados habitualmente como sustancias liquénicas, lo que nuevamente pone de manifiesto el carácter morfogenético de esta simbiosis. Entre ellos se incluyen ácidos grasos alifáticos; ácidos débiles con anillos fenólicos, derivados de las series del orcinol y del β -orcinol: paradépsidos, metadépsidos, depsidonas, depsonas; ésteres bencílicos, dibenzofuranos, ácidos úsnicos, xantonas, antraquinonas, terpenoides y derivados del ácido pulvínico. Existen dos vías principales de síntesis de estos compuestos: la del ácido shikímico y la del acetato polimalonato, siendo esta última la más utilizada. Estas sustancias constituyen caracteres de primer orden en la taxonomía actual de los líquenes, ya que la mayor parte de ellos los sintetizan como resultado de la simbiosis, la inmensa mayoría se acumulan en la zona externa de la pared de las hifas de la médula, la capa de fotobionte o el córtex, nuca en las del fotobionte. Algunas de las sustancias liquénicas más comunes y conocidas son: en el córtex: atranorina, parietina, los ácidos úsnico, vulpínico y rizocárpico, algunas liquenxantonas; en la médula los ácidos: lecanórico, girofórico, fumarprotocetrárico, protocetrárico, norestíctico, estíctico, psorómico, salazínico, rodocladónico, tamnólico, barbático, escumático, etc. Ciertas sustancias se encuentran preferentemente en el córtex y en el epitecio, como es el caso de las cinco primeras. Además, excepto la atranorina, proporcionan colores específicos: así, el ácido úsnico da una coloración verde amarillenta (*Usnea*, *Xanthoparmelia*, *Ramalina*), la parietina desde amarillo anaranjado a rojo ferruginoso (*Caloplaca*, *Xanthoria*) y el ácido rizocárpico es amarillo vivo (*Rhizocarpon*, *Acarospora*, *Pleopsideium*).

Para algunos de estos compuestos se conocen propiedades tales como la hidrofobia del ácido fumarprotocetrárico, siendo más sintetizado en especies de ambientes húmedos o sometidas a la contaminación ácida; o la hidrofilia del ácido norestíctico, que es más común en los líquenes de climas xéricos. Sin embargo, se desconocen las verdaderas funciones de estas sustancias, aunque se supone que

tienen un papel importante en la defensa del talo frente a las infecciones de microorganismos, la alteración de los sustratos o protección frente a ciertas radiaciones u oxidaciones. Es conveniente destacar que en medios heliófilos y nitrófilos predominan las especies con parietina, o que en los hábitats muy soleados y expuestos, son los ácidos úsnico, rizocárpico y vulpínico los más comunes. Curiosamente, los líquenes resintetizados en laboratorio no suelen producir ni ácido úsnico ni atranorina, lo que podría sugerir el papel que tienen estas sustancias en la protección del aparato fotosintético de las algas frente a las radiaciones ultravioletas.

Entre las sustancias de almacenamiento se encuentran diferentes aminoácidos, proteínas, polialcoholes y polisacáridos. Otras sustancias de gran importancia taxonómica y bien conocidas son ciertos polisacáridos como la liquenina o la isoliquenina y los galactomananos.

5.6a. *Los test microquímicos en la identificación*

Muchas de estas sustancias líquénicas pueden ser detectadas macroscópicamente gracias a los colores que adquieren al ser puestas en contacto con diversos reactivos químicos, o la fluorescencia que producen bajo las radiaciones UV de longitud de onda (λ) 254 nm o 366 nm. Estos caracteres no son suficientes para la separación entre las especies, pero son de gran valor en la identificación de las mismas. Para mayor ampliación de esta información recomendamos el capítulo correspondiente de Brodo et al. (2001); Orange et al. (2001); Nash III et al. (2002).

Los test de microcristalización se basan en la extracción mediante algún solvente (por lo general se usa acetona) de las sustancias y su posterior microcristalización al evaporarse aquél; se analiza la forma de los cristales; es muy válido para algunos compuestos, además de barato pero no muy fiable. Los tests de coloración con reactivos se han venido usando regularmente en Liquenología desde el siglo pasado y se pueden realizar por la adición directa (con micropipeta o pincel fino) de unas gotas de los mismos en el talo, el apotecio, los soralios, etc., aunque, en ciertos casos en los que las sustancias a detectar se encuentran en zonas muy determinadas, p. ej., tholus del asco, zona anfitecial del excípulo, zona basal de la médula, etc., se requiere la observación microscópica de una sección del líquen, poniendo una gota del reactivo en uno de los lados del cubreobjetos y en el otro una pequeña pieza de papel de filtro para favorecer el paso; siempre observando con los binoculares o el microscopio. Se ha elaborado una tabla que sintetiza algunas de las sustancias líquénicas más frecuentes y reacciones que producen con los reactivos más comunes y bajo luz ultravioleta.

Los reactivos que se suelen utilizar y que siempre aparecen referidos por sus siglas, son:

- **K** (solución 10% de hidróxido de potasio en agua). Suele producir reacciones desde el amarillo hasta el rojo o pardo. Es también útil porque disuelve la gelatina de las estructuras del micobionte en observaciones microscópicas y hacer aplastamientos. En algunos casos, se usa como pretratamiento antes de la adición de Lugol, para detectar mejor las zonas amiloides de los ascos (K/I, IKI), en este caso entre los reactivos hay que pasar agua. El ácido no-restíctico se puede identificar muy bien con K porque es el inicio que forma cristales microscópicos rojos, la parietina se detecta por la intensa reacción rojo violácea.
- **C** (lejía comercial sin diluir). Da coloraciones rosas, rojas, naranjas o verdes, pero en ocasiones la reacción es fugaz y se debe observar cuidadosamente; sirve para detectar, entre otros, los ácidos lecanórico y girofórico cuando da rojo sangre \pm fugaz. Se deteriora fácilmente, por lo que hay que renovarlo.
- **KC** o **CK**. En este caso se aplica primero un reactivo y a continuación el otro, sirve por ej. para ácido alectórico o ácido fisódico.
- **PD** (cristales de parafenilendiamina disueltos en alcohol). Proporciona coloraciones desde el amarillo al rojo ferruginoso. Es muy volátil y mancha la piel, la ropa y el papel. Debe usarse con precaución, ya que es un probado carcinógeno. Por ello, como alternativa, se usa la solución de Steiner, que es más estable y puede usarse por un periodo de 3-4 meses (1g de parafenilendiamina, 10 g de sulfito de sodio, 5 ml de detergente y 100 ml de agua). La atranorina reacciona dando un color amarillo que se torna rojizo, pero también el ácido fumarprotocetrárico.
- **I** (solución iodada, 1,5% de I en 10% de IK = Lugol, o bien más ligera sólo 0,5-1% de I). Da coloraciones azuladas, verdosas o rojizas y es especialmente útil para la diferenciación de las estructuras del asco (paredes, tholus, capa periascal) o de la gelatina del himenio. Sola o en distintas combinaciones con K. Cuando la coloración es muy intensa se debe pasar agua para diluirla y poder observar mejor las estructuras; lo mismo cuando se hacen las reacciones K/I o IKI. También se usa como reactivo en algunas estructuras talinas o esporas.
- **N** (solución acuosa al 50% de ácido nítrico). Da un color rojo púrpura con ciertos pigmentos de los apotecios o de los talos; verde esmeralda en el epitecio de las *Aspicilia* y sirve para diferenciar *Melanelia* de *Neofuscelia*, pues la segunda produce un tono verde azulado con los pigmentos corticales al añadirle este reactivo.

Por último, señalar que existen métodos más fiables para la identificación de las sustancias liquénicas: la cromatografía en capa fina, TLC, la más popular y usada, y la cromatografía líquida de alta resolución, HPLC, la más segura pero costosa.

TABLA 5.6b. Algunas de las sustancias liquénicas más frecuentes y reacciones que producen con los reactivos más comunes y bajo la luz ultravioleta (Brodo et al. 2001; Orange et al. 2001)

Química	PD	K	C	KC	UV
Ácidos grasos					
Ácido caperático	—	—	—	—	—
Ácido protoliquesterínico	—	—	—	—	—
Dépsidos del Orcinol					
Ácido evérnico	—	—	—	—	B
Ácido girofórico	—	—	RS	R	±B
Ácido lecanórico	—	—	R	R	—
Ácido meroclorofoico	—	—	RS-V	RS-V	±B
Ácido olivetórico	—	—	R	R	B
Ácido perlatólico	—	—	—	—	B
Esfaeroforina	—	—	—	—	B
Depsidonas del Orcinol					
Ácido alectorónico	—	—	—	R	B
Ácido lobárico	—	—	—	R/V	B
Ácido fisódico	—	—	—	RS	±B
Dépsidos del β-Orcinol					
Atranorina	A pálido	A pálido	—	—	-/ ±B débil
Ácido baeomicésico	A intenso	A pálido	—	-/A	A
Complejo ácido barbático	—	—	-/N	RS-N	±B
Ácido escumático	—	—	—	—	B
Ácido tamnólico	N	A intenso	—	—	—
Depsidonas del β-Orcinol					
Argopsina	N-R	—	—	—	—
Ácido fumarprotocetrárico	R	±M	—	—	—
Ácido norestictico	A-N	R oscuro	—	N/A	—
Pannarina	N	—	—	—	—
Ácido fisodálico	R-N	-/±M	—	—	—
Ácido protocetrárico	R-N	—	—	RS	—
Ácido psorómico	A brillante	—	—	—	B
Ácido salacínico	N	R oscuro	—	N/A	—
Complejo ácido estictico	N	A	—	—	—
Dibenzofuranos y ácidos úsnicos					
Ácido pannárico	—	—	Ol-VE	Ol oscuro-VE	—
Ácido úsnico	—	—	—	A-N	AT
Xantonas					
Artotelina	—	—	N	N	—
Liquenxantona	—	—	—	—	A
Antraquinonas					
Parietina	—	R V	—	—	—
Triterpenoides					
Zeorina	—	—	—	—	—
Ácido pulvínico y derivados					
Calicina	—	-/¿RS?	—	—	N oscuro mate
Ácido rizocárpico	—	—	—	—	N
Ácido vulpínico	—	—	—	—	—

A = Amarillo; AZ = Azul; B = Blanco; ± B = Blanquecino; N = Naranja; Ol = Oliváceo; AT = Atenuación; ± M = Parduzco; R = Rojo; RS = Rosa; V = Violáceo; VE = Verde

5.7. LOS LÍQUENES Y SU UTILIZACIÓN POR EL HOMBRE

Muchas sustancias líquénicas tienen un interés farmacológico, bromatológico, industrial, etc., que ya era conocido en la antigüedad. Algunas son capaces de producir reacciones alérgicas, como dermatitis de contacto y eczemas. En la actualidad, son importantes los líquenes en la industria de la perfumería de calidad y en la farmacéutica, que busca sobre todo moléculas orgánicas nuevas con propiedades antibacterianas, antivirales y anticancerígenas.

El uso medicinal se deriva de su efectividad en el tratamiento de catarros, gripes, hemorragias y hematomas. *Cetraria islandica* (liquen de Islandia) fue muy utilizada en las montañas cantábricas y lo es ahora en la farmacopea europea, donde se venden pastillas y tés contra la tos y la congestión alveolar. Pero más importantes son las propiedades antibióticas y antivirales de muchos compuestos líquénicos, principalmente del ácido úsnico, las cuales actúan en el desacoplamiento de la fosforilación oxidativa del metabolismo celular y fueron descubiertas por el profesor español F. BUSTINZA; son muy efectivas porque las células animales son menos permeables a este antibiótico que los microorganismos. Otros se están administrando como antiinflamatorios no esteroideos, ya que carecen de los efectos secundarios adversos de las cortisonas. La actividad antitumoral de algunos polisacáridos líquénicos (homoglucanos D) ha despertado el interés por los géneros *Umbilicaria*, *Lobaria*, *Usnea* y *Sticta*, en la lucha contra algunos tipos de cáncer.

En el campo de la perfumería, las especies más utilizadas son *Pseudevernia furfuracea* y *Evernia prunastri*, que tienen la propiedad de fijar las esencias, dan un aroma a tierra fresca y proporcionan las «notas bajas» de los perfumes de calidad, imposibles de obtener por vía de síntesis. Su utilización en este campo está en alza a pesar de su alto precio. Como se necesitan grandes cantidades de líquenes para obtener los extractos, si no se regula su recolección, el daño medioambiental puede ser importante y dada la lentitud de crecimiento de los líquenes es difícil que se regeneren la cobertura original.

Otro campo de explotación de los líquenes, muy utilizado en otros tiempos, es el de los tintes naturales, dado que, al contrario de lo que sucede con los obtenidos de plantas, no necesitan mordiente; por tanto, no dañan las fibras naturales y además las protegen contra la acción de microorganismos e insectos, de modo que los tejidos no se apollan y tardan mucho en degradarse. El famoso rojo púrpura de las túnicas romanas se obtenía a partir de las especies de *Rocella* (orchillas), especialmente abundantes en las zonas costeras de las Islas Canarias, razón por la que se organizaron numerosas expediciones desde el antiguo Imperio Romano. En Escocia, los tonos rojizos se obtenían a partir de *Ochrolechia tartarea*, pero para los tonos pardos usaban *Pseudevernia furfuracea* y *Parmelia omphalodes* que, en conjunto, confirieron fama mundial a los paños ingleses. Para

obtener las gamas de los tonos rosados a malvas son buenas las especies de *Umbilicaria*.

Cabe señalar que algunos líquenes se han usado como potentes venenos; es el caso de *Letharia vulpina* o *Bryoria tortuosa*, que viven como epífitos en zonas frías y cuyos rápidos y enérgicos efectos, debidos al ácido vulpínico, son ya leyenda. La Liquenometría se ha desarrollado como un método posible para datar superficies rocosas y restos arqueológicos, relacionándolos con el tamaño y la edad de los líquenes que los colonizan.

Algunos líquenes de la taiga y de la tundra árticas, como diversas especies del género *Cladina*, sobre todo *C. stellaris* (liquen de reno), constituyen una fuente imprescindible de alimento para los rumiantes de esas zonas, siendo asimismo recolectados para trabajos de floristería y decoración. Diversas especies de *Umbilicaria*, *Lobaria* y *Ramalina* se utilizan para sopas y ensaladas. En ciertos desiertos norteafricanos y estepas frías del mundo holártico, existen varias especies de *Aspicilia* de vida vagante que, al carecer de sustancias liquénicas, ser ricas en polisacáridos y tener gran biomasa, sirven como alimento por el ganado ovino; p. ej., *Aspicilia esculenta* es identificada como el maná de la Biblia, y otras especies próximas son relativamente abundantes en las parameras ibéricas, pastadas por merinas y otras razas de ganado ovino.