



**UNIVERSIDAD CENTRAL DE
VENEZUELA FACULTAD DE CIENCIAS
POSTGRADO EN ECOLOGÍA**



Seminario de Grado de Maestría

**HONGOS LIQUENIZADOS: ADAPTACIONES Y
ESTRATEGIAS ECOLÓGICAS**

Elaborado por:

Biol. Mariana Cárdenas-Henao

Tutora:

Dra. Elizabeth Gordon (UCV)

Jurados:

Dr. Efraín Moreno (UPEL)

Dra. Alicia Cáceres (UCV)

Caracas 2017

ÍNDICE

	PÁGINA
Resumen _____	3
Consideraciones iniciales _____	4
Introducción _____	5
1. Los líquenes u hongos liquenizados: aspectos generales _____	7
2. La naturaleza de la relación micobionte-fotobionte _____	11
3. Adaptaciones de los líquenes _____	12
3.1. Adaptaciones morfo-anatómicas _____	13
3.1.1. Forma de crecimiento _____	14
3.1.2. Tipo de talo _____	17
3.2. Adaptaciones fisiológicas _____	18
3.2.1. Tipo de fotobionte _____	18
3.2.2. Metabolitos secundarios _____	21
3.3. Adaptaciones reproductivas _____	23
3.3.1. Reproducción indirecta _____	24
3.3.2. Reproducción directa _____	24
4. Estrategias ecológicas de los líquenes _____	25
4.1. Las adaptaciones morfo-anatómicas en el contexto de las estrategias ecológicas de los líquenes _____	31
4.1.1. La forma de crecimiento y su relación con las estrategias ecológicas _____	31
4.1.2. El tipo de talo y su relación con las estrategias ecológicas _____	34
4.2. Las adaptaciones fisiológicas en el contexto de las estrategias ecológicas de los líquenes _____	34
4.2.1. El tipo de fotobionte y su relación con las estrategias ecológicas _____	34
4.2.2. La producción de metabolitos secundarios y su relación con las estrategias ecológicas _____	36
4.3. Las adaptaciones reproductivas en el contexto de las estrategias ecológicas de los líquenes _____	39
4.3.1. La reproducción indirecta y su relación con las estrategias ecológicas _____	39
4.3.2. La reproducción directa y su relación con las estrategias ecológicas _____	40
5. La liquenización como una estrategia ecológica _____	43
Consideraciones finales _____	46
Literatura citada _____	48
Anexos _____	57
Glosario _____	59

RESUMEN

Los líquenes u hongos liquenizados no son organismos comunes pues su morfología, fisiología y sus aspectos ecológicos son resultado de la asociación entre un hongo y un organismo fotosintético (alga y/o cianobacteria) que forman un ser vivo diferente en función y estructura a sus componentes. El comportamiento ecológico de los líquenes es bastante singular, aunque por su forma de nutrición (fotosíntesis), experimentan limitaciones muy similares a las de otros organismos fotosintéticos. Los líquenes han desarrollado, en su historia evolutiva, adaptaciones morfológicas, anatómicas, fisiológicas y reproductivas que modelan sus estrategias ecológicas, y por lo tanto, su distribución a diferentes escalas espaciales. Hacer un acercamiento a estas adaptaciones básicas y su importancia desde el punto de vista ecológico es el objetivo de este seminario, partiendo desde la interpretación de las estrategias ecológicas propuestas por Grime: estrategias de tipo ruderal, estrés tolerantes y competitivas. Adaptaciones como la forma de crecimiento, el tipo de talo y de fotobionte, así como el los metabolitos secundarios que producen y el tipo de reproducción, pueden hacer que los líquenes se desplacen en un continuo entre estas estrategias ecológicas. Sin embargo, es una combinación de todas estas adaptaciones la que indicará la estrategia adoptada por cada especie. El análisis en conjunto de estas adaptaciones puede constituirse como una herramienta para predecir el tipo de ambientes donde sería factible encontrar a dichas especies o incluso comprender la estructura de las comunidades liquénicas en los ecosistemas, basándose en las presiones ambientales de tipo biótico y abiótico que se presentan en cada uno.

PALABRAS CLAVE: Líquenes, adaptaciones, estrategias ecológicas, formas de crecimiento, tipos de talo, fotobionte, metabolitos secundarios.

CONSIDERACIONES INICIALES

Probablemente, una de las preguntas más importantes desde el punto de vista de la ecología de los líquenes es ¿cómo entender ecológicamente a organismos que realmente no son una sola especie y ni siquiera son, en palabras de Schwendener (1869), “*individuos propiamente dichos*”? En términos taxonómicos, la ciencia los ha clasificado como hongos, pero ¿a qué nivel se comportan como tales y a qué escala puede considerárseles como organismos fotosintéticos? ¿Deben entenderse acaso como organismos fotosintéticos ordinarios?

Esta confusión va más allá de la simple comprensión ecológica de los líquenes, viene desde el entendimiento del concepto de hongo liquenizado en sí e incluye todos los cuestionamientos sobre cuál es la relación real que existe entre los organismos involucrados en esta asociación. Muchas dudas nacen sólo a partir de los diferentes puntos de vista a este respecto.

Quizás la verdadera pregunta es si la comprensión a un nivel individual de los procesos que ocurren dentro de cada talo liquénico nos brinda suficiente información sobre cómo encajan estos organismos en las comunidades a las cuales pertenecen y cómo se relacionan con los factores abióticos a los cuales están expuestos. Esta pregunta es difícil de responder teniendo en cuenta que todas las aproximaciones ecológicas de estos organismos se han hecho en el sentido opuesto: tomando al líquen como un individuo cuyo funcionamiento interno es como el de cualquier otro organismo, y que responde como cualquiera a las presiones ambientales de tipo biótico y abiótico.

Esta fue la inspiración para la elaboración de este seminario, en el cual se intentan desglosar algunas de las adaptaciones que son únicas en los líquenes y cómo éstas pueden influir en las estrategias ecológicas de estos organismos. Sin ánimo de ser reduccionista o de delimitar estos comportamientos ecológicos, este seminario es una mirada desde una escala pequeña para intentar comprender cuáles son los factores internos que pueden afectar el comportamiento ecológico de los líquenes.

INTRODUCCIÓN

Existen numerosas relaciones simbióticas en la naturaleza, pero quizá ninguna tan especial como la que se presenta en los líquenes (Honegger, 1993). Estos organismos están compuestos básicamente por un organismo dominante (un hongo) y por una contraparte fotosintética (alga o cianobacteria) (Hawksworth, 1988; Honegger, 2008). Varias asociaciones en la naturaleza ocurren entre estos dos tipos de organismos (Purvis, 2000), pero sólo en los líquenes existe una estrecha dependencia entre los biontes y es únicamente con la presencia de ambos que se forma el talo liquénico (Hawksworth, 1988).

Dadas las particulares características de esta asociación, los líquenes se han constituido como una de las asociaciones más exitosas en la naturaleza (Seaward, 1977; Ahmadijan 1993). Tal es su éxito que han colonizado todos los ecosistemas terrestres, incluyendo aquellos cuyas condiciones no pueden ser soportadas por otros organismos: lugares con temperaturas muy altas o muy bajas, desiertos o bosques muy lluviosos, zonas prístinas o con un alto nivel de perturbación y contaminación, incluso en los polos, donde representan el grupo más rico y abundante de organismos fotosintéticos (Seaward, 1977; Nimis y col, 2002).

Inclusive se ha demostrado en experimentos de simulación y directamente en el espacio que tanto las esporas como los talos liquénicos pueden sobrevivir fuera de la protección de la capa de ozono. En estas condiciones extremas soportan altas radiaciones y condiciones de vacío, y aun así pueden permanecer viables, reanudando sus actividades metabólicas al regresar a las condiciones ambientales normales (de Vera y col, 2003, 2004; Sancho y col, 2007).

Estos organismos también tienen la capacidad de crecer sobre cualquier sustrato disponible (natural o artificial) incluyendo suelo, corteza de árboles vivos o en descomposición, hojas vivas, rocas, muros de concreto, vidrio, plástico, metal, entre muchos otros (Nimis y col, 2002). Esto es porque no adquieren ningún beneficio adicional del sustrato más allá de ser la superficie sobre la cual se establecen, es decir, no hay extracción de nutrientes del sustrato. Por lo anterior, el papel de los líquenes como organismos pioneros en las

sucesiones primarias ha sido ampliamente reconocido, aunque sus comunidades también son un componente importante de ecosistemas en estado de transición e incluso en las etapas maduras de los mismos (Seaward 1977).

Pese a que los líquenes tienen la capacidad de sobrevivir en condiciones extremas, los requerimientos ecofisiológicos para el mantenimiento de la asociación liquénica son tan específicos que la misma puede verse afectada por un mínimo cambio en las condiciones microambientales. De este modo, los líquenes responden de manera crítica a tales cambios, por lo que sus comunidades son muy susceptibles de reestructurarse y en ocasiones pueden desaparecer por completo cuando ocurren cambios ambientales drásticos (Seaward, 1977; Nimis y Purvis, 2002; Nimis y col, 2002). Esta es la razón por la que el estudio ecológico de los líquenes se ha enfocado en su utilidad como indicadores de cambios ambientales, ya sea de índole natural o antropogénica (Nimis y Purvis, 2002).

Infortunadamente pocos de estos esfuerzos se han enfocado en el conocimiento de la taxonomía y la comprensión de las adaptaciones morfológicas y fisiológicas que les confieren a los líquenes estos comportamientos ecológicos tan particulares. En general, estas adaptaciones morfológicas y fisiológicas se fijan en los individuos y las poblaciones como respuesta a un conjunto de condiciones ambientales. Como consecuencia, emergen patrones de comportamiento ante condiciones específicas, lo que les permite a los organismos sobrevivir y pasar tales características a su descendencia (siempre y cuando éstas sean heredables). El conjunto de características similares o análogas que dan lugar a las adaptaciones de las que emergen dichos patrones son llamadas *estrategias ecológicas* (Grime, 1988). Los estudios sobre las estrategias ecológicas de los líquenes son muy limitados, pues la mayoría de las aproximaciones ecológicas a este grupo se han enfocado en el efecto que tienen las características macro y microclimáticas sobre la estructura de las comunidades. Sin embargo, se ha dejado de lado el análisis de las adaptaciones de estos organismos y cómo la presencia de algunas características puede ser determinante en la estructuración de las comunidades liquénicas.

Adaptaciones morfo-anatómicas y fisiológicas como la forma de crecimiento, el tipo de fotobionte y la producción de metabolitos secundarios, así como las estrategias de reproducción, resultan ser claves en la estructuración de las comunidades liquénicas y en la determinación de las estrategias ecológicas de estos organismos (Rogers, 1990). En este contexto, el presente seminario se enfoca en la descripción general de estas adaptaciones y su potencial importancia en las estrategias ecológicas de los líquenes.

1. LOS LÍQUENES U HONGOS LIQUENIZADOS: ASPECTOS GENERALES

Los líquenes (u hongos liquenizados) son seres vivos poco comunes, pues según la *definición convencional* tienen una naturaleza dual, es decir, están compuestos por dos o más organismos: normalmente un hongo (micobionte) y uno o más organismos fotosintéticos (fotobionte), ya sea un alga verde y/o una cianobacteria (Seaward, 1977; Ahdmadjian, 1993; Lücking y col, 2009; Upreti y col, 2015).

La naturaleza dual de estos organismos fue propuesta por primera vez por Schwendener (1869), aunque inicialmente fue catalogada como una "*noción fantásica*" que lejos de aclarar la verdadera naturaleza de los líquenes "*introduce elementos de confusión deliberada*" (Lindsay, 1876). Hicieron falta algunos años y varios experimentos de cultivo en el laboratorio para que esta visión fuera aceptada (Plitt, 1919; Honegger, 2000; Grube y Spribille, 2012).

Recientemente se ha demostrado que esta definición convencional (que durante casi 150 años ha dominado la biología y la liquenología) ha sido imprecisa, pues un grupo grande de estos organismos muestra un tercer compañero: una levadura (basidiomycete) que se aloja en el córtex superior (Spribille y col, 2016). Se ha sugerido que el papel de esta levadura en la asociación liquénica puede estar relacionada con la formación del córtex superior (Spribille y col, 2016), sin embargo este nuevo descubrimiento requiere más exploración, y con seguridad seguirá revolucionando la liquenología y la biología en general.

Los líquenes son considerados como una *asociación biológica*, por lo que al referirse a ellos se debe tener en cuenta la identidad de todos los biontes involucrados en la misma. Debido a su particular morfología y a su capacidad de hacer fotosíntesis, los líquenes fueron por mucho tiempo ubicados dentro del reino vegetal, pero gracias a los descubrimientos realizados a finales del siglo XIX, los botánicos decidieron ubicarlos en el reino Fungi y empezaron a llamarlos *hongos liquenizados*, pues son hongos que han adquirido un modo especial de nutrición a través de la *liquenización* (Honegger, 2000).

Dentro del reino Fungi, cerca del 50 % de los ascomycetes han sido reportados como liquenizados, mientras que sólo en unos pocos basidiomycetes se ha detectado esta asociación (Nash III, 2008). Estudios filogenéticos sugieren que la liquenización ha evolucionado de manera independiente en muchos linajes tanto de Ascomycota como de Basidiomycota (Honegger, 1993, 2008; Selosse y Le Tacon, 1998; Lutzoni y col, 2001) y la actual clasificación de estas Divisiones dentro del reino Fungi (figuras 1 y 2) parece ser una evidencia de ello (Lücking y col, 2017).

Hasta inicios de la primera década del siglo XXI, se estimaba que la liquenobiota mundial podría alcanzar entre 13.500 (Sipman y Aptroot, 2001) y 40.000 especies (Hawksworth, 2001), agrupadas aproximadamente en 1.000 géneros (Nash III, 2008; Lücking y col, 2009). Feuerer y Hawksworth (2007) mostraron que para entonces ya se habían reconocido cerca de 19.000 especies, y en la última clasificación realizada por Lücking y col (2017) se incluyen 19.387 especies de líquenes (agrupadas en 995 géneros). Actualmente se conocen más de 1.600 especies en Venezuela (entre el 8 y el 9 % de la liquenobiota mundial), y se estima que en el territorio nacional se podrían registrar alrededor de 4.000 especies (cerca del 10 % de lo estimado para el mundo) (Hernández, datos no publicados).

2. LA NATURALEZA DE LA RELACIÓN MICOBIONTE-FOTOBIONTE

La naturaleza de la interacción entre el micobionte y el fotobionte ha sido de amplia discusión a través de la historia. Aunque se sabe con certeza que el micobionte, además de

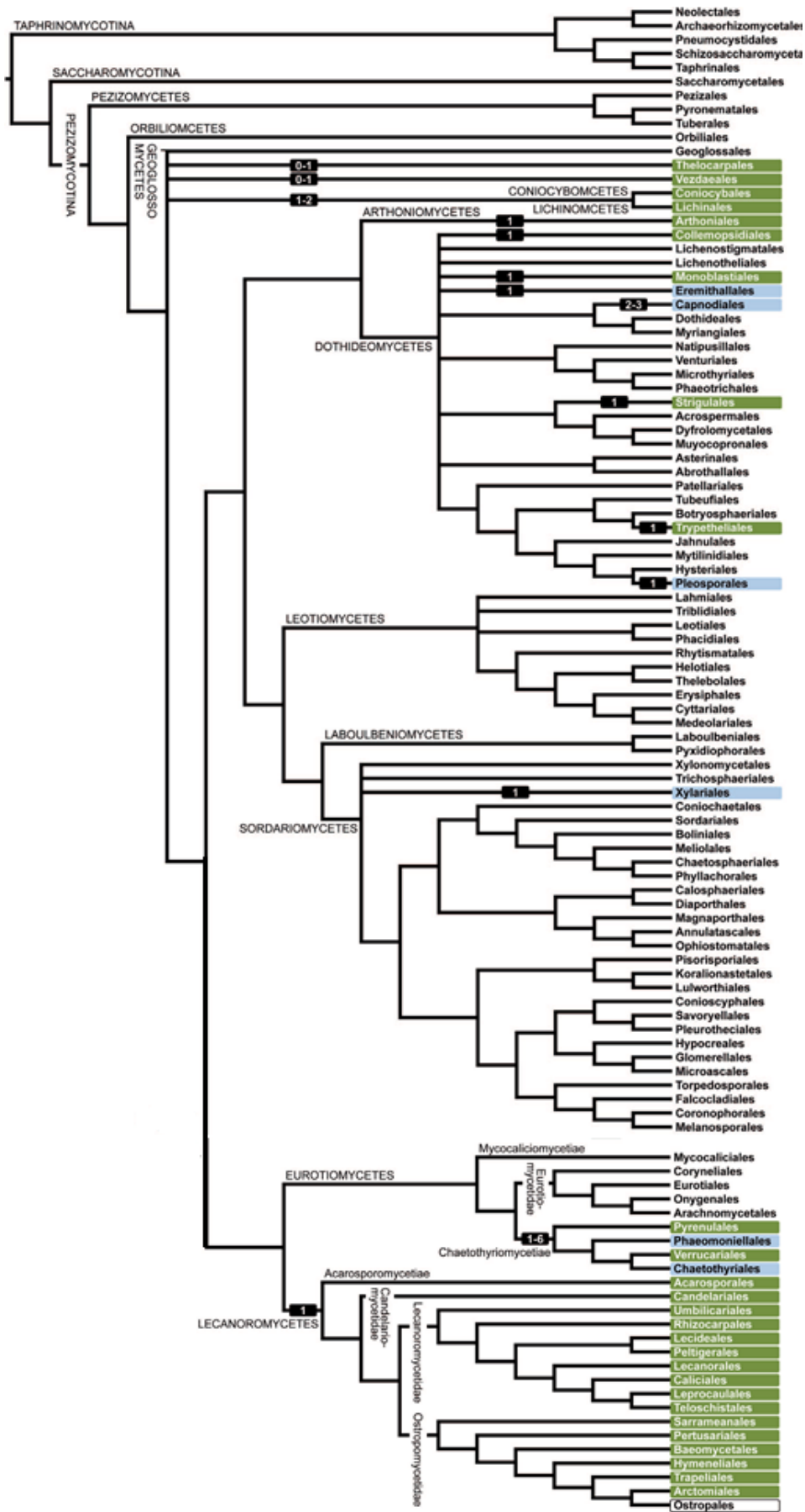


Figura 1. Dendrograma de la clasificación actual de los hongos liquenizados dentro de los órdenes reconocidos actualmente dentro de la División Ascomycota. En verde se resaltan los órdenes en los que todas las especies son liquenizadas, en azul los órdenes que tienen especies liquenizadas y no liquenizadas, y rodeado de un recuadro de líneas negras se muestra el orden en el que se detectó pérdida de la liquenización casi en la totalidad de sus especies. Fuente: Lücking y col (2017).

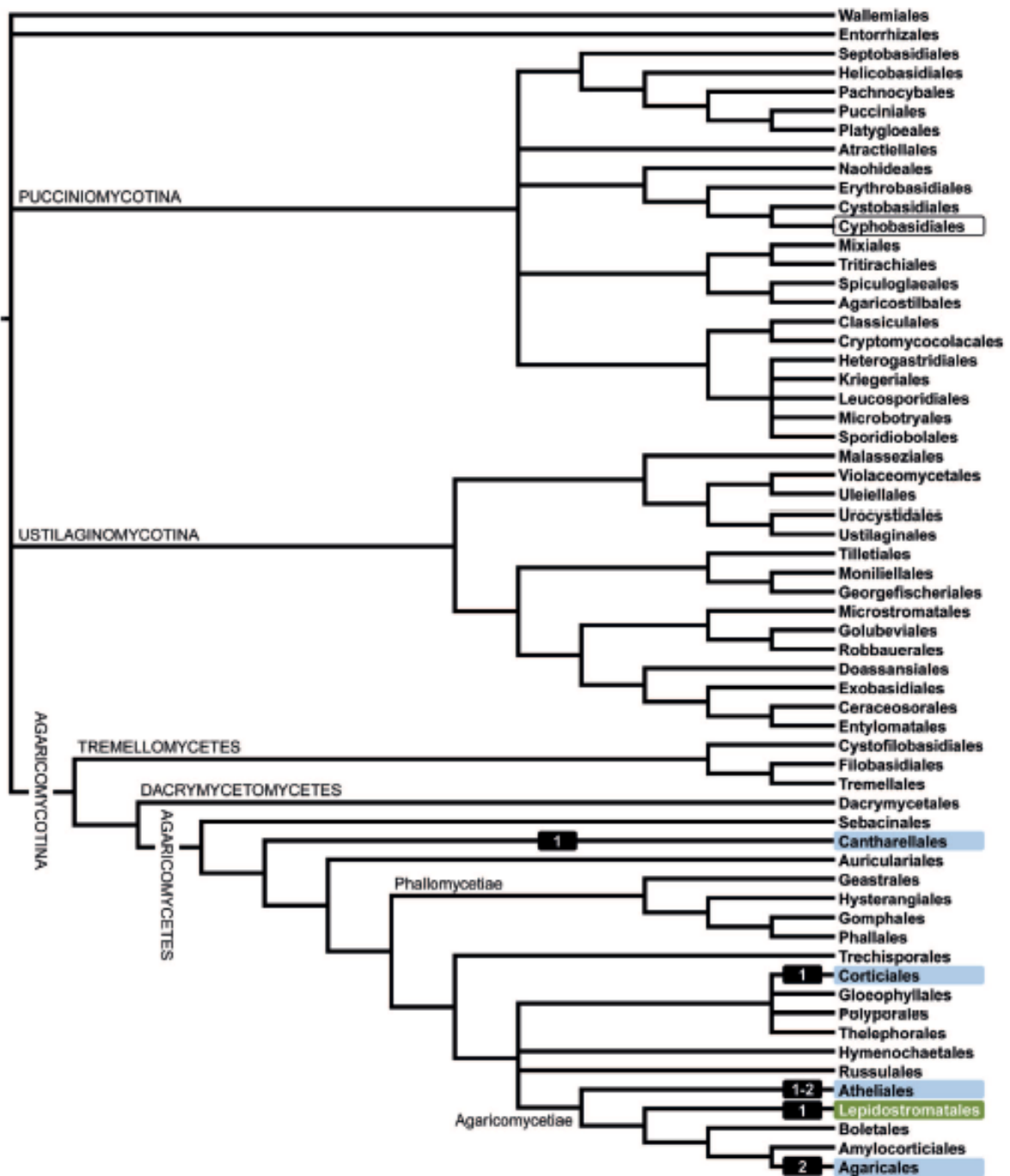


Figura 2. Dendrograma de la clasificación actual de los hongos liqúenzados dentro de los órdenes reconocidos actualmente dentro de Basidiomycota. En verde se resalta el orden en el que casi todas sus especies son liqúenzadas, en azul los órdenes en los que se presentan algunas especies liqúenzadas y rodeado de un recuadro de líneas negras se presenta el orden al que pertenece la levadura encontrada en el córtex superior de Parmeliaceae por Spribille y col (2016). Fuente: Lücking y col (2017).

tener una mayor longevidad que sus parientes no liquenizados (Poelt, 1994), obtiene carbohidratos y, en algunos casos, nitrógeno fijado de la atmósfera a través del fotobionte. Sin embargo, más allá de un aumento en el tamaño de las células del fotobionte y del resguardo que brinda el hongo a las mismas, no es claro el tipo de beneficio que obtiene el organismo fotosintético (Purvis, 2000; Rikkinen 2002). De hecho, parece que más que beneficios para el fotobionte, éste parece ser perjudicado por la asociación con el hongo: sus células no sólo pierden la pared celular, sino que su reproducción sexual al interior del talo es casi ausente (Purvis, 2000) e incluso su reproducción asexual es fuertemente regulada, restringiéndola únicamente a los márgenes del talo (Honegger, 1991). Esto sugiere que esta asociación está más cercana al parasitismo.

Fue Schwendener (1869) quien por primera vez habló de la asociación liquénica como un parasitismo (Sapp, 1994; Honegger, 2000). En sus palabras:

“(...) los líquenes no son individuos en todo el sentido de la palabra; son colonias que consisten en miles de individuos entre los cuales uno solo ejerce el dominio, mientras que mantiene a los demás en cautiverio, quienes preparan los alimentos para ellos mismos y su organismo dominante. Este organismo dominante es un hongo ascomycete que acostumbra a vivir del trabajo de otros; sus esclavos son algas verdes (...)” (Schwendener, 1869).

Con este punto de partida, un sector importante de la liquenología ha catalogado esta interacción como un *parasitismo controlado*: una relación en la que el micobionte recibe un mayor beneficio neto a partir de una relación víctima-explotador. El micobionte parasita al fotobionte a través de haustorios que extraen los carbohidratos producto de la fotosíntesis, pero no extermina al "hospedero" sino que mantiene una población constante que le permite al "huésped" sobrevivir indefinidamente (Hawksworth, 1988; Ahmadjian, 1993).

Sin embargo, de acuerdo con la mayoría de los estudios ultraestructurales, los líquenes han sido calificados como organismos verdaderamente simbióticos, representando una relación mutualista ideal (Honegger, 2000). La capacidad de colonizar ambientes en los que los

biontes de manera individual no podrían sobrevivir parece ser el beneficio que compensa los costos asociados a la liquenización (Seaward, 1977; Ahmadjian, 1993; Gargas y col, 1995; Purvis, 2000; Upreti y col, 2015). Ante esto, la pregunta que subyace es si sólo este beneficio podría compensar los costos de la asociación y si dicha asociación es siempre de la misma naturaleza para todas las especies en todos los ambientes. Quizá la interacción fotobionte-micobionte se encuentra en un continuo entre el mutualismo y el parasitismo (Rikkinen, 2002).

En este sentido, para esclarecer la naturaleza de la relación específica en cada caso es necesario realizar análisis de costo-beneficio para ambos biontes, y determinar si el *fitness* del alga se ve incrementado con la relación. Algunos autores proponen que al realizar estos análisis no se debe considerar a las células del fotobionte de manera individual, sino que debe estudiarse la población dentro del talo liquénico (Hawksworth, 1988).

3. ADAPTACIONES DE LOS LÍQUENES

Todos los organismos presentan adaptaciones morfológicas y fisiológicas a las presiones del ambiente particular en el que habitan, y éstas varían no sólo entre especies sino también entre individuos. La naturaleza de los líquenes es muy especial, pues muchos aspectos de su morfología, fisiología y reproducción dependen estrictamente de la presencia de sus componentes básicos (mico y fotobionte). La formación del talo liquénico ocurre siempre y cuando exista la relación fisiológica entre los biontes y que el crecimiento de los mismos sea balanceado, es decir, que su biomasa aumente de manera sincrónica (Honegger, 1991; Gargas y col, 1995; Lücking y col, 2009).

A continuación se presentan las adaptaciones más relevantes de la asociación liquénica.

3.1. ADAPTACIONES MORFO-ANATÓMICAS

El talo de un líquen es una estructura de altísima complejidad que tiene muy pocas cosas en común con la estructura de sus biontes en estado aposimbótico (*i.e.* de no liquenización) (Jahns, 1973; Hale, 1974; Hawksworth, 1988; Büdel y Scheidegger, 2008). Generalmente

el micobionte es quien determina la morfología del líquen, asegura la obtención de luz y facilita el intercambio de gases del fotobionte (Hawksworth, 1988; Honegger 1993, 2008). Por lo anterior, la forma y estructura determinada por el hongo es vital para establecer las habilidades de obtención de recursos del talo liquénico.

En los líquenes normalmente se puede distinguir una estructura anatómica general (figura 3) que consta de una capa superior formada por hifas densamente empaquetadas que protegen de la radiación directa a la capa de algas que se encuentran restringidas a esa zona. Debajo de ésta se encuentra la médula, formada por hifas sueltas, y finalmente el córtex inferior y las estructuras de adherencia, ambas formadas por hifas (Jahns, 1973). Esta estructura general puede variar en la disposición y la presencia o ausencia de algunos componentes, variaciones que están relacionadas con la forma del crecimiento y el tipo de talo.

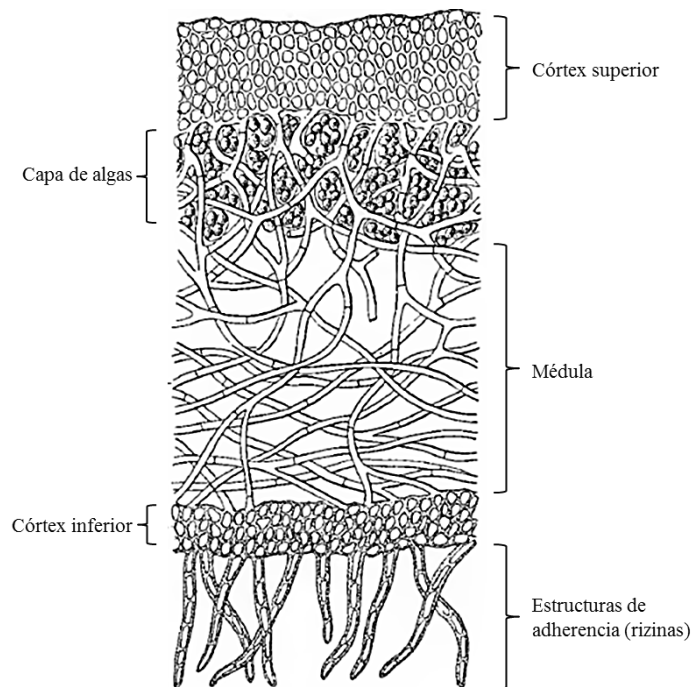


Figura 3. Estructura anatómica general de los líquenes. Fuente: Schneider (1897)

3.1.1. FORMA DE CRECIMIENTO

De manera tradicional y básica, los líquenes son clasificados en tres formas de crecimiento: crustáceos, foliáceos y fruticulosos, aunque éstas son sólo puntos de referencia en un

continuo de hábitos y formas que simplemente describen el paso de una estructura primitiva a una altamente estructurada (Hale, 1974). Los *líquenes crustáceos* (figura 4) carecen de estructuras de adherencia (ricinas) y tienen una estructura dorsiventral que se compone de un córtex superior, seguido de una capa de células del fotobionte y una capa de hifas entrelazadas (médula) que entra en contacto directo con el sustrato (Hale, 1974; Büdel y Scheidegger, 2008).

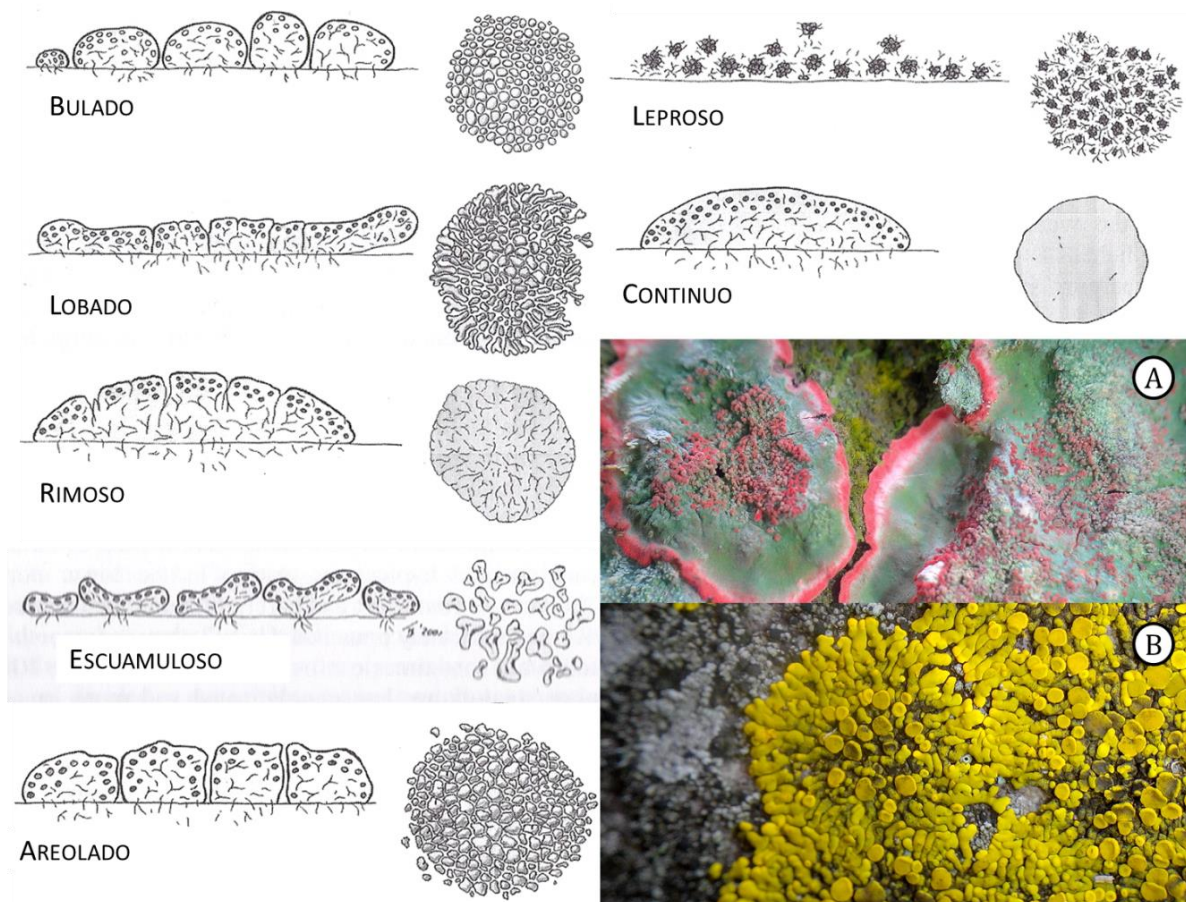


Figura 4. Esquema de las diferentes variantes de líquenes crustáceos, su vista lateral (corte longitudinal) y de su superficie (Fuente: Ryan y col, 2002). Tienen en común su estructura dorsiventral, la carencia de estructuras de adherencia y su estrecha relación con el sustrato. Ejemplos de talos crustáceos: A) *Herpothallon rubrocinctum* (lobado); B) *Candelina* sp. (bulado).

Los *líquenes foliáceos* (figura 5) tienen una estructura general similar a la de los crustáceos (dorsiventral), aunque bajo la médula usualmente se encuentra un córtex inferior en el que se originan las ricinas, las cuales están esparcidas en toda la parte inferior del talo (Hale, 1974; Büdel y Scheidegger, 2008).

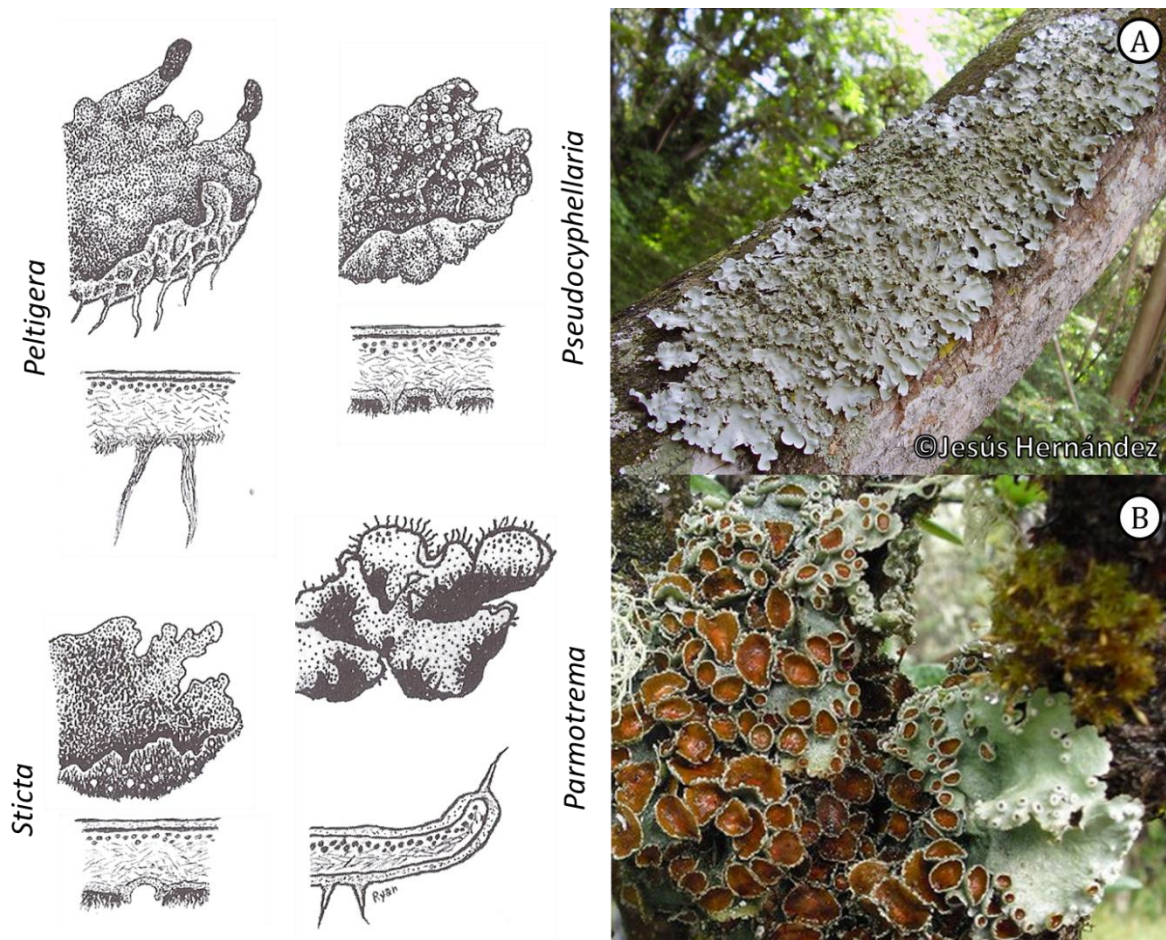


Figura 5. Esquema de diferentes tipos de líquenes foliáceos (izquierda), su vista general y lateral (corte longitudinal) (Fuente: Ryan y col, 2002). Tienen en común su estructura dorsiventral, la presencia de estructuras de adherencia y su talo poco adherido al sustrato por múltiples puntos. Ejemplos de talos foliáceos: A) *Parmotrema tinctorum*; B) Parmeliaceae.

Por su parte, los *líquenes fruticulosos* (figura 6) tienen estructuras tridimensionales con forma de arbusto (cilíndrica o aplanada) o de dedos cilíndricos (Hale, 1974). Dentro de este grupo también se incluyen los líquenes de crecimiento mixto, que tienen un talo primario (usualmente crustáceo o escuamuloso) y un talo secundario fruticuloso (Hale, 1974). La estructura general de este tipo de talo es variada, pero usualmente tiene córtex superior en la capa más externa, y en la capa más interna se puede encontrar un centro macizo compuesto por médula, o un interior hueco delimitado por el córtex inferior (Hale, 1974; Büdel y Scheidegger, 2008).

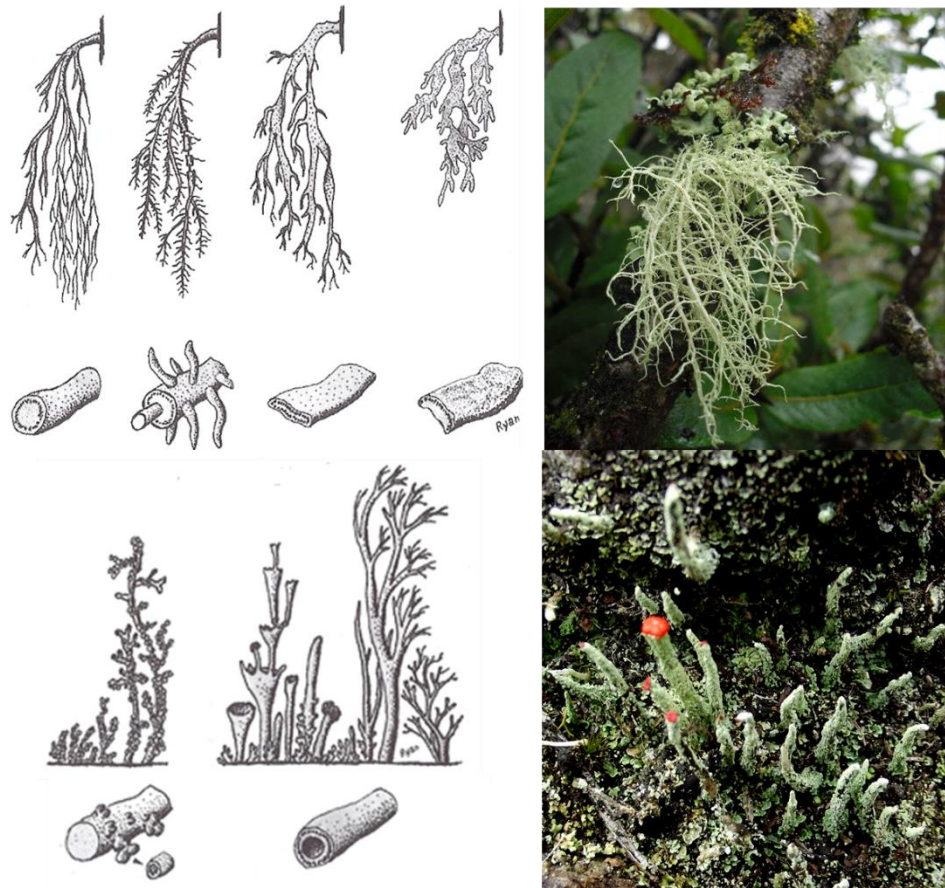


Figura 6. Esquema de diferentes tipos de líquenes fructiculosos (izquierda), su vista general y lateral (corte longitudinal) (Fuente: Ryan y col, 2002). Tienen en común su estructura general, cilíndrica o aplanada, en la que normalmente la parte más externa es el córtex superior, adhiriéndose al sustrato por un solo punto.

Ejemplos de talos fructiculosos: A) *Usnea* sp.; B) *Cladonia* sp.

Las formas de crecimiento de los líquenes tienen varias implicaciones ecológicas en términos de la eficiencia en la adquisición o retención de los recursos más importantes para un organismo fotosintético: la luz y el agua. Por ejemplo, los líquenes fructiculosos tienen una mayor relación superficie-volumen, por lo que son más susceptibles a perder agua, lo que hace que estos se distribuyan en zonas muy húmedas donde esta desventaja no representa un costo muy elevado (Looman, 1964).

3.1.2. TIPO DE TALO

Existen dos tipos de talo que se distinguen por su organización anatómica: los *talos homómeros* (que se restringen únicamente a los talos gelatinosos, algunos crustáceos y foliáceos), en los que la capa medular y el fotobionte no tienen estratificación (figura 7a), y

los *talos heterómeros*, los cuales sí presentan una estratificación al interior del talo (Hale, 1974; Büdel y Scheidegger, 2008) (figura 7b).

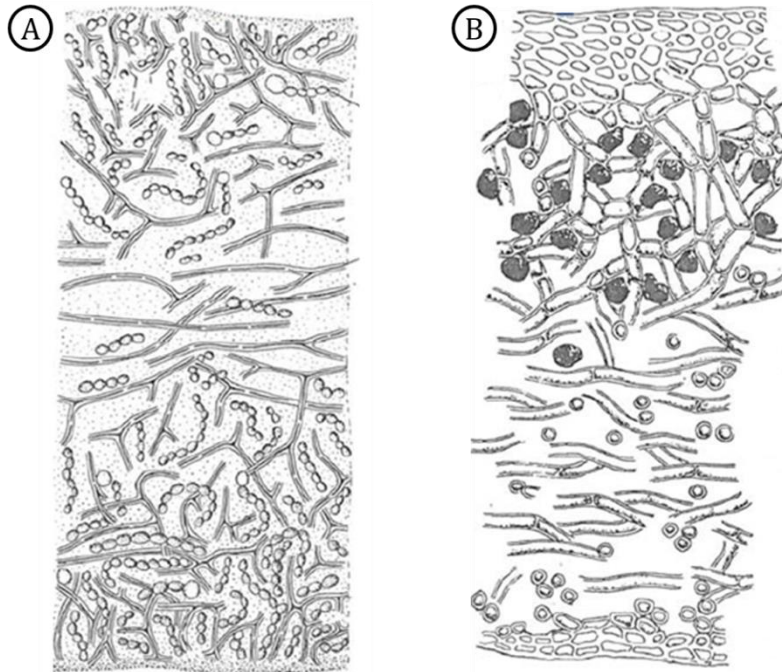


Figura 7. Esquema del corte longitudinal de los dos tipos principales de talos: (A) talo homómero, en el que el fotobionte (cadenas de óvalos) se encuentra distribuido en todo el talo, y (B) talo heterómero, en el que la estructura es claramente estratificada y las células del fotobionte (figuras redondeadas grises), se encuentran concentradas en una sola capa debajo del córtex superior. Fuente: Nguyen y col (2003).

Los talos gelatinosos (homómeros en su organización) tienen la capacidad de absorber mucha más agua que los talos no gelatinosos y heterómeros (Kappen, 1973; Büdel y Scheidegger 2008). Esto debido a que el fotobionte (normalmente una cianobacteria) se distribuye en todo el talo y produce gran cantidad de mucílago (Rikkinen, 2002). Según Lange y Tenhunen (1981), la difusión de CO_2 se ve muy limitada en momentos de súper-saturación del talo, lo que en última instancia se convierte en un factor limitante para la realización de la fotosíntesis; sin embargo, se ha demostrado que en algunos taxa, esta hipersaturación puede actuar como activador de la fotosíntesis, lo que podría estar más relacionado con la turgencia de las células del fotobionte que con el tipo de talo (ver sección 3.2.1 - Tipo de fotobionte).

En los talos estratificados, la complejidad es mucho mayor que en los talos homómeros, pues tanto el grosor como la disposición de la capa de células del fotobionte tienen relevancia al momento de analizar la distribución macro y microclimática de las especies. La estratificación parece ser una adaptación ante las diferentes condiciones lumínicas pues permite que el grosor de las diferentes capas varíe dependiendo de las condiciones ambientales. Se ha demostrado que el grosor del córtex superior está positivamente correlacionado con la incidencia de luz, y el aumento en el grosor no sólo protege al fotobionte de daños por alta luminosidad sino que protege al talo de la desecación (Looman, 1964; Kappen, 1973). Adicionalmente, los líquenes heterómeros poseen estructuras accesorias como la *pruina*, una capa de polvo principalmente carbonatado que se encuentra sobre el córtex superior y con frecuencia sobre las estructuras de reproducción. Su función va desde la defensa mecánica ante la herbivoría hasta la protección del talo de altas intensidades lumínicas y la desecación (Looman, 1964; Büdel y Scheidegger, 2008).

3.2. ADAPTACIONES FISIOLÓGICAS

3.2.1. TIPO DE FOTOBIONTE

Cerca de 40 géneros de fotobiontes se han reportado en la simbiosis liquénica, la mayoría de ellos algas pertenecientes al Phylum Chlorophyta, aunque también pueden asociarse con cianobacterias. Los géneros dominantes en esta simbiosis son: *Trebouxia*, *Trentepohlia* (eucariotas) y *Nostoc* (cianobacteria) (Rikkinen, 2002; Friedl y Büdel, 2008; Lücking y col, 2009). Con frecuencia a los líquenes con cianobacterias se les llama *cianolíquenes*, para diferenciarlos de los que se asocian con algas.

Los líquenes se caracterizan por la carencia de membranas o cutículas protectoras, por lo que la estructura que cubre a la capa fotosintética es semipermeable a las condiciones externas, por lo que las células del fotobionte no se encuentran completamente aisladas de los factores ambientales circundantes. En este sentido, la luminosidad, la temperatura y la disponibilidad de agua y nutrientes, influyen en gran medida la fotosíntesis neta del fotobionte y en última instancia la productividad de la asociación liquénica (Rikkinen, 2002).

Teniendo en cuenta lo anterior, resulta natural que el micobionte se asocie con mayor potencial de éxito con un fotobionte adaptado a las condiciones locales, incrementando el *fitness* de la asociación como una unidad (Rikkinen, 2002; Peksa y Škaloud, 2011). Las limitaciones fisiológicas y rangos de tolerancia del fotobionte pueden influir de manera importante en la ecología de la asociación liquénica. La identidad del fotobionte parece adquirir mayor relevancia pues se ha demostrado que estos rangos de tolerancia y sus preferencias ecológicas asociadas están relacionadas filogenéticamente (Peksa y Škaloud, 2011).

Uno de los aspectos más relevantes es el estado (líquido o vapor) y la cantidad de agua disponible que requiere el fotobionte para la activación de la fotosíntesis. Si el fotobionte es eucariota (alga verde), la asimilación de CO₂ y el beneficio neto de la fotosíntesis es positivo aún utilizando el vapor de agua (*i.e.* cuando hay baja resistencia a la difusión de CO₂) (Honegger, 1991). En contraste, los fotobiontes procariotas (cianobacteria) requieren una mayor saturación de agua para activar la asimilación de CO₂ (Honegger, 1991), lo cual sólo se da en presencia de agua líquida (*i.e.* cuando hay alta resistencia a la difusión de CO₂) (Lange y col, 1986). Aunque este comportamiento diferencial entre las algas y las cianobacterias no se da exclusivamente en la simbiosis liquénica (Lange y col, 1986), la habilidad de alcanzar estas mínimas tasas fotosintéticas positivas con vapor de agua o con agua líquida, resulta ser un factor determinante en la distribución de las especies de líquenes, particularmente teniendo en cuenta la naturaleza poiquilohídrica de estos organismos.

También se ha comprobado que el Nitrógeno (N) disponible es un factor que afecta el desarrollo de los líquenes y que depende del tipo de fotobionte: los cianolíquenes tienden a tener concentraciones de N tres veces más altas que los que tienen ficobiontes (independientemente del tipo de ambiente en el que se encuentren), aunque la eficiencia fotosintética es mayor en los líquenes con algas verdes que en aquellos que tienen cianobacterias (Palmqvist y col, 2002).

Algunos líquenes pueden presentar más de un fotobionte, incluyendo tanto algas como cianobacterias ubicadas en diferentes zonas de un mismo talo, con lo cual obtiene los beneficios de tener ambos tipos de fotobionte (Honegger, 1993; Rikkinen, 2002). En estos casos, las algas son el fotobionte dominante y el talo tiene zonas específicas en las que se encuentra restringida una masa de cianobacterias. A estas zonas de acumulación de cianobiontes se les llama *cefalodios* (figura 8a), estructuras que pueden ser diferentes en coloración a las áreas donde hay poblaciones exclusivamente de algas (Honegger, 1993).

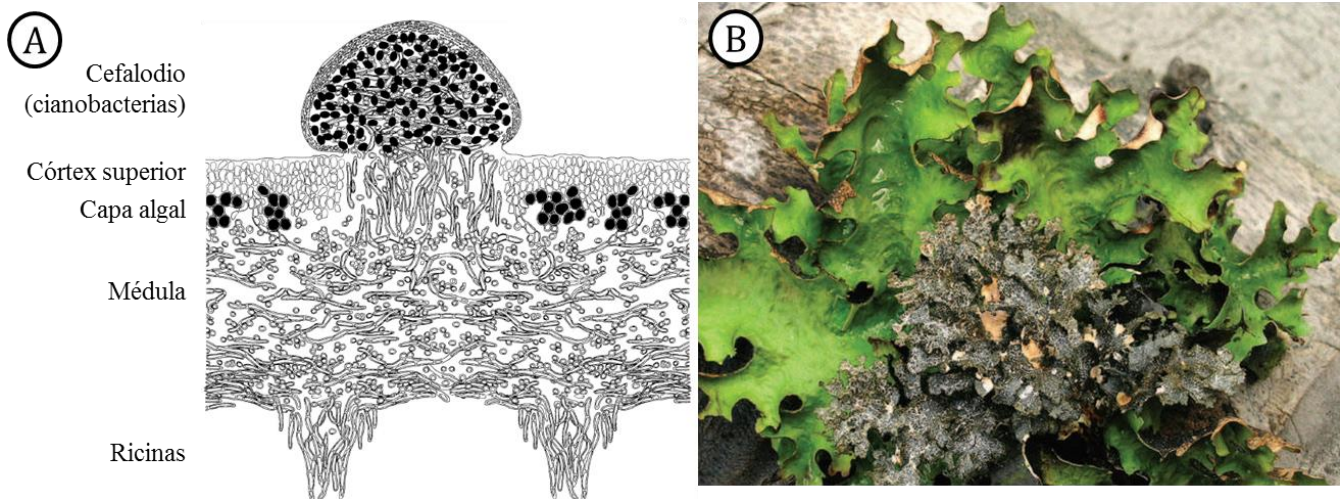


Figura 8. Cefalodios y fotosimbiodemas. A) Corte de un liquen con cefalodio, en el que los cianobiontes se acumulan en una capa diferente a la capa de algas (Rikkinen, 2002); B) aspecto de un fotosimbiodema de *Sticta* aff. *subscrobiculata*, la forma cianomorfa (gris-azulada) se diferencia morfológicamente del morfotipo con ficobionte (verde) (Moncada y col, 2013).

En ocasiones, los cefalodios pueden desarrollarse de tal forma que llegan a influenciar drásticamente la morfología externa del talo (Weber, 1977; Honegger, 1993; Rikkinen, 2002). Este es el caso de *Sticta filix* y otras Lobariaceae que no sólo cambian su coloración como producto de su relación facultativa con algas y cianobacterias, sino que modifican la forma de crecimiento de foliáceo a fructiculoso (Weber, 1977; Jørgensen, 1998; Moncada y col, 2013). Cuando el cefalodio presenta una diferenciación morfológica muy notoria se les llama *fotosimbiodema* (figura 7b), y aunque sea la misma especie de hongo, éste expresa distintas formas de crecimiento en presencia de los diferentes fotobiontes con los que puede asociarse (Honegger, 1993; Rikkinen, 2002).

Otro aspecto a tener en cuenta en este sentido es la diversidad de fotobiontes en la asociación. Algunos autores aseguran que los micobiontes tienen diferentes grados de especificidad en la asociación. Por ejemplo, algunos micobiontes del género *Lecanora* se pueden asociar con un grupo amplio de especies de *Trebouxia* (Blaha y col, 2006). Cuando una especie de micobionte puede asociarse con una amplia variedad de fotobiontes, normalmente forman líquenes más generalistas o con requerimientos ecológicos menos específicos (Blaha y col, 2006), lo cual sugiere que el tipo e identidad del fotobionte tiene incidencias ecológicas importantes.

3.2.2. METABOLITOS SECUNDARIOS

Una de las características más importantes e interesantes de los líquenes es que producto de la relación fisiológica entre el fotobionte y el micobionte, se producen metabolitos secundarios que no se encuentran en otros organismos o relaciones en la naturaleza (Rundel, 1978; Gardner y Mueller, 1981; Lawrey, 1986; Culberson y Culberson, 1994; Huneck y Yoshimura, 1996). Se cree que los metabolitos secundarios son principalmente productos de un metabolismo primario desbalanceado, lo que se da como resultado del crecimiento lento de estos organismos (Shukla y col, 2014).

Actualmente se reconocen más de 700 metabolitos secundarios, 350 de ellos exclusivos de la simbiosis liquénica (Lawrey, 1995; Huneck y Yoshimura, 1996). La naturaleza y estructura de estos compuestos es variada, sin embargo se ha establecido que la mayoría de ellos son ácidos fenólicos suaves, por lo que normalmente son catalogados como *ácidos liquénicos* (Lawrey, 1995; Huneck y Yoshimura, 1996). Estas sustancias se han detectado aproximadamente en el 33 % de todas las especies de hongos liquenizados conocidas hasta el momento (Elix y Stocker-Wörgötter, 2009).

Estos compuestos han sido ampliamente estudiados desde el punto de vista químico, incluyendo las rutas metabólicas que dan lugar a su formación y su naturaleza química (Elix y Stocker-Wörgötter, 2009), constituyéndose como una herramienta taxonómica de gran valor. Sin embargo, el papel ecológico de estos compuestos (de origen adaptativo o

no) quizá es una de las preguntas más importantes que aún sigue abierta en el estudio de la ecofisiología de los líquenes (Rundel, 1978).

La utilidad taxonómica de la presencia de metabolitos secundarios en los líquenes ha sido fuertemente criticada, pues hasta hace unos años no se sabía con certeza si la producción de estas sustancias está definida genéticamente o si era producto de una expresión fisiológica ante diferentes condiciones ambientales (Culberson y Culberson, 1994; Galloway, 1994; Huneck y Yoshimura, 1996; Elix y Stocker-Wörgötter, 2009; Leavitt y col, 2011). En este sentido, algunas investigaciones han determinado que la producción de grupos afines de ácidos liquénicos (quimiosíndromes) y la variación de la síntesis de dichos grupos entre los taxa parece ser genética, pues la naturaleza de la sustancia puede ser de valor adaptativo y por lo tanto ser favorecida por la selección natural. Sin embargo, la inducción de las vías de síntesis que llevan a un grupo particular de compuestos secundarios es influenciada tanto por factores fisiológicos como ambientales (Rundel, 1978; Culberson y Culberson, 1976; Elix y Stocker-Wörgötter, 2009; Stocker-Wörgötter, 2010).

A pesar de que en la mayoría de los casos no se tiene certeza del papel ecológico de los ácidos liquénicos, se pueden diferenciar *tipos de sustancias* que pueden explicar el papel de estos compuestos en el comportamiento ecológico de los líquenes: *a*) sustancias que sirven como un filtro ante la radiación solar; *b*) compuestos desgastantes o erosivos químicos (*e.g.* de los sustratos sobre los cuales crecen los líquenes); *c*) sustancias alelopáticas y, *d*) compuestos que sirven como defensa ante la herbivoría (Rundel, 1978; Lawrey, 1986, 1995). En la tabla 1 se muestran algunos ácidos liquénicos de los que se tiene evidencia sobre sus papeles ecológicos. Esta diferenciación entre grupos de sustancias (que no necesariamente están relacionadas químicamente), puede ser la solución para comprender cómo la presencia de algunos metabolitos secundarios afecta el comportamiento ecológico de los líquenes.

3.1. ADAPTACIONES REPRODUCTIVAS

En los líquenes se presenta toda una variedad de estrategias reproductivas. Algunas involucran a cada bionte por separado, como la reproducción exclusivamente asexual del

Tabla 1. Algunos metabolitos secundarios y sus papeles ecológicos registrados en la literatura.

Papel ecológico	Metabolito secundario	Fuente
Protección ante rayos UV	Ácido barbático, ácido girofórico, ácido leprárico, ácido protocetrárico; ácido salacínico, ácido stíctico, ácido úsnico, ácido protocetrárico, atranorina, calycina, lichexantona, parietina.	Hill y Woolhouse (1966), Rundel (1969), Culberson y Culberson (1994), Huneck y Yoshimura (1996), Huneck (1999), Rojas-Fernández y col (2008), Lohézic-Lé Dééhat y col (2013), Nguyen y col (2013), Shukla y col (2014).
Efecto alelopático	Ácido barbático, ácido difractaico, ácido divaricático, ácido evérnico, ácido fumarprotocetrárico, ácido lecanórico, ácido orselínico, ácido úsnico, ácido vulpínico, atranorina.	Gardner y Mueller (1981), Nishitoba y col (1987), Lawrey (1986), Huneck (1999), Shukla y col (2014).
Defensa contra la herbivoría	Ácido caperático, ácido pinástrico, ácido protocetrárico, ácido psorómico, ácido vulpínico.	Gardner y Mueller (1981), Lawrey (1983a), Gauslaa (2005).

alga dentro del talo o la reproducción asexual por medio de conidiosporas del micobionte (Purvis, 2000; Büdel y Scheidegger, 2008). También hay mecanismos de reproducción que involucran a ambos biontes. En el anexo 1 se muestra un resumen de las estructuras reproductivas asociadas a los diferentes tipos de reproducción que se han registrado en los líquenes. En este documento sólo se abordarán los mecanismos reproductivos más conocidos y con mayor incidencia desde el punto de vista ecológico: la reproducción indirecta (o generativa) y la reproducción directa (o vegetativa).

3.1.1. REPRODUCCIÓN INDIRECTA

En su mayoría, los hongos formadores de líquenes se reproducen sexualmente (Honegger, 1993), a esto se le llama reproducción indirecta o generativa (Büdel y Scheidegger, 2008). Aunque aparentemente los costos energéticos de este tipo de reproducción son bastante elevados, las mutaciones deletéreas acumuladas en los talos de reproducción asexual hacen que la reproducción sexual siga siendo muy frecuente y evolutivamente exitosa (Aanen y Hoekstra, 2007; Xu, 2007).

En la reproducción indirecta se producen estructuras especializadas (ascomas o basidiomas –anexo 1–) en las que se producen esporas (ascosporas o basidiosporas) producto de la división meiótica. Este tipo de estructuras sólo pueden producirse en talos bien establecidos y sólo después de alcanzar cierto tamaño en un ambiente estable (Hestmark, 1992; Honegger, 1993; Ramstad y Hestmark, 2001; Pringle y col, 2003; Grube y Spribille, 2012).

El atributo más importante de este tipo de reproducción es que es inherente y específica del micobionte, lo que implica que una vez se producen y liberan las esporas, éstas deben encontrar un fotobionte para restablecer su estado liquenizado. Al parecer, esto es un proceso complejo en la naturaleza pues las especies de fotobiontes más comunes no son abundantes fuera del estado simbiótico (Bowler y Rundel, 1975; Tehler, 1982; Honegger, 1993). Pese a esto, la mayoría de los líquenes han adoptado este modo de reproducción, lo cual indica que es una estrategia exitosa y viable para estos organismos (Bowler y Rundel, 1975).

3.1.2. REPRODUCCIÓN DIRECTA

Una estrategia que tienen los líquenes para contrarrestar el impase biológico de encontrar un fotobionte compatible, es la dispersión mediante la fragmentación del talo o con propágulos simbióticos (Bowler y Rundel, 1975; Wornik y Grube, 2010), a esto se le llama reproducción directa o vegetativa. Debido a que los líquenes requieren de todos sus componentes para formar el talo, este tipo de reproducción es particularmente importante (Lawrey, 1980).

La naturaleza asexual de la reproducción directa hace que la progenie esté compuesta por clones de ambos biontes, lo que resulta en una baja variabilidad genética de sus poblaciones. Sin embargo, en algunos casos se ha mostrado que existe una tasa de mutación somática importante en el fotobionte y el micobionte (Dal Grande y col, 2012), por lo que ésta podría representar una estrategia bastante exitosa, tanto en la dispersión como en términos de diversidad genética.

La reproducción directa consiste en la formación de una estructura especializada que contiene hifas del micobionte y células del fotobionte en estado de liquenización (Bowler y Rundel, 1975; Büdel y Scheidegger, 2008). Estas estructuras son bastante comunes en algunos taxa, y aunque existen varios tipos, existen dos clases principales: soledios e isidios (Honegger, 1993; Dal Grande y col, 2012). La presencia de este tipo de estructuras parece ser un carácter derivado en los líquenes (Bowler y Rundel, 1975).

La diferencia básica entre los isidios (figura 9) y los soledios (figura 10) es que los primeros poseen una estructura anatómica estratificada semejante a la del talo maduro e incluye parte del córtex superior, mientras que los soledios son masas amorfas compuestas por células del fotobionte envueltas en hifas (Wornik y Grube, 2010).

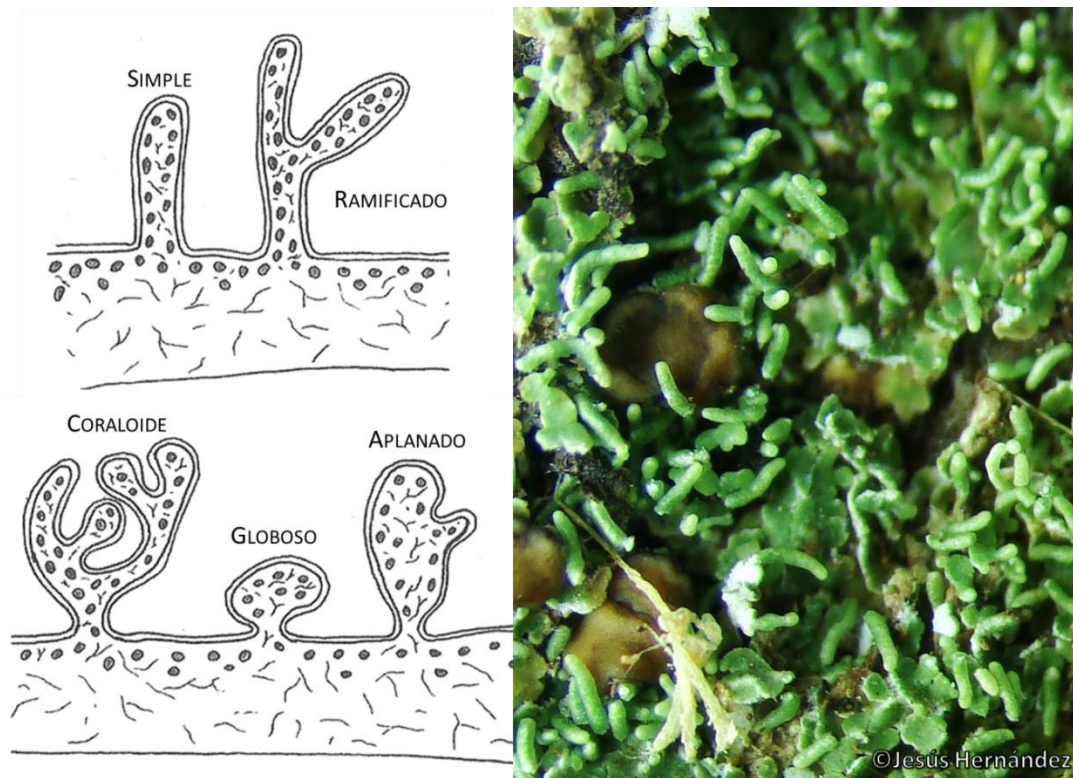


Figura 9. A la izquierda: esquema general de varios tipos de isidios; las estructuras redondeadas representan el fotobionte, mientras que la doble línea representa el córtex superior (Fuente: Ryan y col, 2002). A la derecha: aspecto general de los isidios cilíndricos y simples de *Phyllopsora* sp.

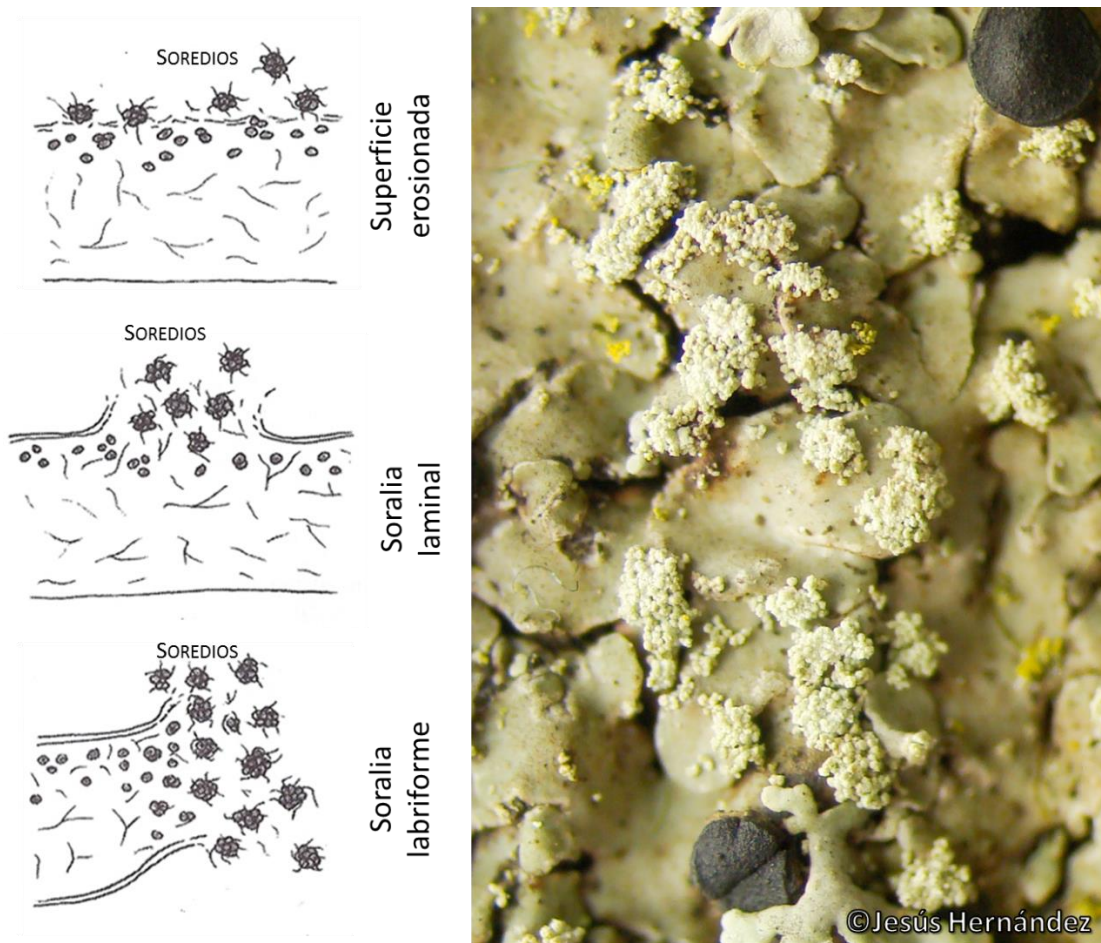


Figura 10. A la izquierda: esquema general de tipos de soralia (lugar de donde salen los soredios): los pequeños paquetes están compuestos por fotobiontes (estructuras redondeadas) e hifas de la médula (líneas que rodean el cúmulo de fotobiontes) (Fuente: Ryan y col, 2002). A la derecha: aspecto general de la soralia laminal y marginal de *Pyxine cocoes*; cada granulo es un soredio.

Hasta hace muy poco la diferencia morfológica entre los isidios y los soredios parecía ecológica o funcionalmente insignificante, sin embargo, con el descubrimiento de un nuevo bionte en la asociación líquénica que se aloja en el córtex superior y que presuntamente tiene un papel fundamental en la formación del mismo (Spribille y col, 2016), la capacidad de producir isidios en lugar de soredios (como forma de reproducción vegetativa) podría ser ventajoso para el organismo, pues el propágulo presentaría también el tercer bionte. No obstante, esta diferencia ecológica es sólo una suposición, al menos hasta corroborar tanto la presencia de esta levadura en más especies de hongos liquenizados (hasta ahora se ha detectado sólo en algunas Parmeliaceae) como su función en la formación del córtex superior (Spribille y col, 2016).

4. ESTRATEGIAS ECOLÓGICAS DE LOS LÍQUENES

Los organismos presentan características específicas que les permiten sobrevivir, reproducirse, dispersarse y establecerse bajo ciertas condiciones. Ante la heterogeneidad de condiciones bióticas y abióticas presentes en los ecosistemas, emergen patrones de especialización evolutiva y ecológica que son responsables de la estructuración y dinámica de las comunidades biológicas presentes en dichos ecosistemas (Grime, 1988). El conjunto de características similares o análogas que dan lugar a las adaptaciones de las que emergen dichos patrones son llamadas *estrategias ecológicas* (Grime, 1988). Este modelo fue propuesto por Grime (1974) y fue un punto de partida para el análisis de las estrategias adaptativas de las plantas.

Grime (1974, 1977, 1988) estableció que la biomasa de las plantas es limitada por dos factores: el *estrés*, que se refiere a aquellos que limitan la producción primaria (*i.e.* exceso o déficit de luz, temperatura, humedad o nutrientes), y la *perturbación*, que incluye los factores de pérdida de biomasa a través de la destrucción total o parcial (*i.e.* herbivoría, cosecha, enfermedades, daño ocasionado por el viento o el fuego y erosión del suelo). En este contexto, el gradiente ambiental se mueve entre dos estados (*i.e.* alto y bajo) de los factores involucrados, en interacción con la competencia (Grime, 1977).

Debido a que no es posible encontrar comunidades estables en estados de perturbación y estrés alto, según el modelo de Grime (1974) el equilibrio *viable* de las comunidades entre la perturbación, el estrés y la competencia ocupa un área triangular, y las características de las plantas serán predecibles dependiendo del área de la superficie triangular en la que se ubiquen (Grime, 1988) (figura 11).

De acuerdo con esto, las estrategias ecológicas serán determinadas por el nivel de perturbación y estrés que los organismos pueden soportar. Así, las plantas que se encuentran asociadas a ambientes de alta perturbación y bajo estrés, tienen una *estrategia ruderal*, aquellas que se distribuyen en ambientes de alto nivel de estrés y baja perturbación aplican *estrategias tolerantes al estrés*, en tanto que las que se encuentran en zonas con bajos niveles de estrés y perturbación, tienen *estrategias competitivas* (Grime, 1974, 1977,

1988; Rogers, 1989, 1990; Craine, 2005). Las características generales de los organismos asociados a cada estrategia se resumen en la tabla 2.

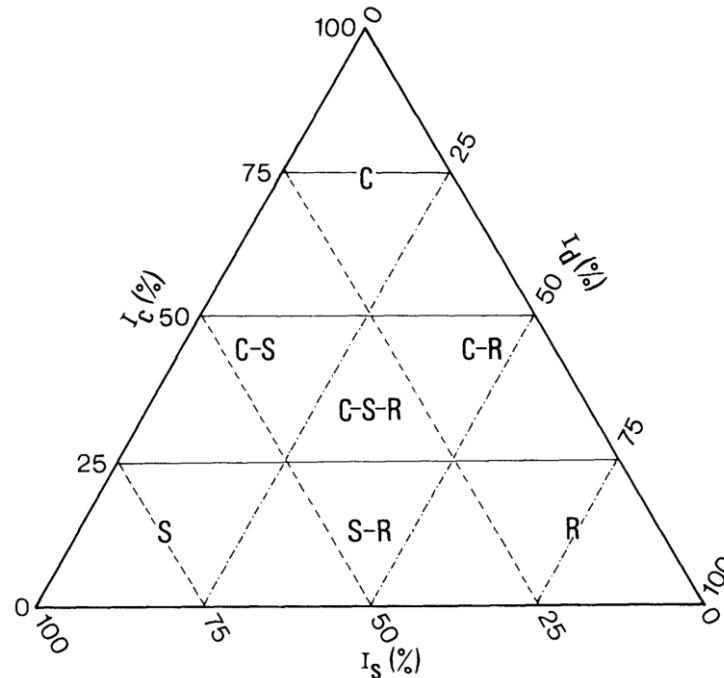


Figura 11. Triángulo de Grime que describe el modelo de ordenación triangular entre las tres estrategias ecológicas de las plantas: estrategia competitiva (C), estrategia estrés tolerante (S), estrategia ruderal (R). Cada eje (I_c , I_s e I_d) representa el porcentaje de importancia de cada factor (c: competencia, s: estrés y d: perturbación) en la estrategia ecológica de cada planta. Zonas triangulares internas con las letras C, S y R definen zonas de equilibrio en donde las plantas pueden presentar estrategias secundarias (combinación de dos o tres estrategias). Fuente: Grime (1977).

Los atributos morfológicos, fisiológicos y reproductivos son en gran medida responsables de las estrategias ecológicas de los organismos y son la clave en la comprensión de las condiciones de vida en las que estos habitan (Rogers, 1990; Gaßmann y Ott, 2000). De allí que al momento de establecer cuantitativamente una estrategia ecológica, se analicen las características que puedan ser de importancia adaptativa y ecológica (Rogers, 1990), aunque estas variarán dependiendo del tipo de organismo que sea objeto de estudio.

Aunque los líquenes son formalmente una asociación biológica, tienen cualidades y limitaciones ecológicas individuales muy similares a las plantas debido a que son organismos sésiles y fotosintéticos (Armstrong y Welch, 2007). Por esta razón, las estrategias ecológicas de líquenes y plantas son casi equivalentes, pese a que los líquenes

Tabla 2. Factores que limitan la producción de biomasa y características de los organismos asociados a las diferentes estrategias ecológicas.

Estrategia Ecológica	Grado de Estrés	Grado de perturbación	Características generales de los organismos
Competitiva	Bajo	Bajo	Características variadas relacionadas con la monopolización de recursos, normalmente con tasas de crecimiento muy altas y/o tasas de reproducción alta, aunque usualmente la reproducción es desplazada por la necesidad de generar material vegetativo que permita la monopolización de recursos (Grime, 1988).
Tolerante al estrés	Alto	Bajo	Tienen estructuras de reserva, tasas de crecimiento y reproducción bajas, perennes y oportunistas. Normalmente tienen características convergentes asociadas con el tipo de estrés común al que se encuentran expuestas (Grime, 1988).
Ruderal	Bajo	Alto	Tasa de crecimiento muy alta y/o una tasa reproductiva alta y temprana en su desarrollo (Grime, 1988; Craine, 2005).

no extraen nutrientes del sustrato en el cual se establecen, sino que adquieren los nutrientes de la atmósfera.

Investigaciones realizadas en la década de 1980 y principios de 1990 (Rogers y Barnes, 1986; Rogers, 1988, 1989, 1990), mostraron que en términos de estrategias ecológicas, los líquenes tienen comportamientos muy variados (figura 12). Estos estudios relacionan características intrínsecas de los líquenes, con estrategias ecológicas específicas y patrones temporales, como el traslado de una comunidad de tipo ruderal en etapas tempranas de la sucesión, hasta comunidades competitivas en etapas sucesionales más avanzadas (Rogers, 1988).

Topham (1977) fue el primero en proponer la aplicación del modelo de ordenación triangular de Grime (1977) para establecer las estrategias ecológicas de las comunidades de líquenes. Uno de los aportes más importantes de Topham (1977) fue la distinción de las características de los líquenes que deben tomarse en cuenta para el análisis de triangulación.

Topham (1977) consideró que las características de mayor relevancia para comprender la variabilidad de la habilidad competitiva de los líquenes son: tamaño de los propágulos (*e.g.* esporas, soledios, isidios), el sustrato sobre el que se establecen, la capacidad de crecimiento sobre otros líquenes (*e.g.* muy adherido o poco adherido al sustrato), forma de crecimiento (*e.g.* crustáceo, foliáceo, fruticuloso) y las dimensiones del talo (*e.g.* grosor para líquenes crustáceos y foliáceos, y altura del talo para líquenes fruticulosos). Varios años después, Rogers (1990) propuso que los atributos de mayor relevancia son el modo de reproducción (directa o indirecta) y las estructuras de propagación (isidios o soledios), al igual que la forma de crecimiento y el sustrato sobre el que crecen estos organismos.

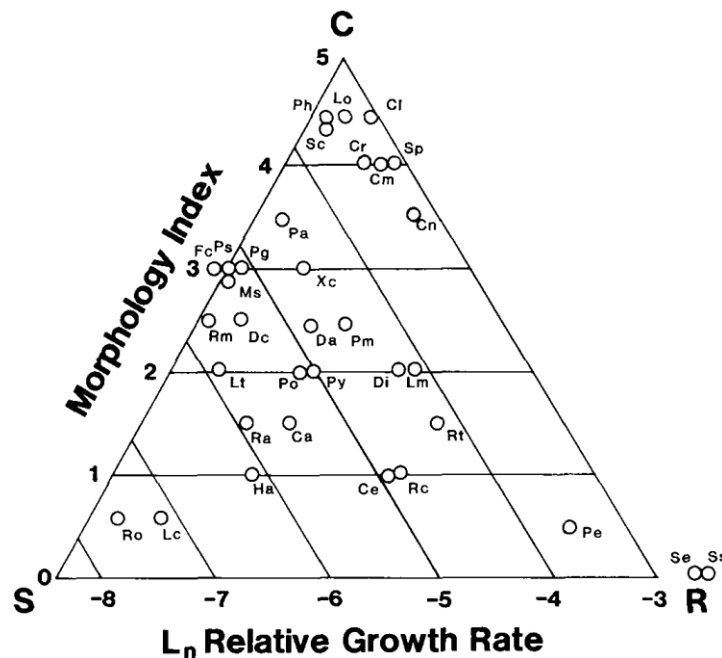


Figura 12. Triangulación de la estrategias ecológicas de 34 especies de hongos liquenizados. Cada círculo representa una especie diferente. Fuente: Rogers (1990).

Las adaptaciones de tipo morfo-anatómico (*e.g.* forma de crecimiento, tipo de talo), fisiológico (*e.g.* tipo de fotobionte, producción de metabolitos secundarios) y reproductivo (*e.g.* reproducción directa o indirecta), se consideran las de mayor relevancia en el estudio de las estrategias ecológicas de los líquenes. Estas características son las que determinan su capacidad de dispersión, establecimiento y sus habilidades competitivas. Teniendo en cuenta lo anterior, a continuación se discutirá cada adaptación en el contexto del análisis de las estrategias ecológicas.

4.1. ADAPTACIONES MORFO-ANATÓMICAS EN EL CONTEXTO DE LAS ESTRATEGIAS ECOLÓGICAS DE LOS LÍQUENES

4.1.1. FORMA DE CRECIMIENTO Y SU RELACIÓN CON LAS ESTRATEGIAS ECOLÓGICAS

Según Rogers (1990), la forma de crecimiento de los líquenes tiene una relación clara con la estrategia ecológica a la que estos responden. Uno de los factores más determinantes en este sentido es que los líquenes fruticulosos tienen crecen a mayor velocidad que los foliáceos y estos a su vez que los crustáceos (Rogers, 1988).

Los líquenes crustáceos suelen tener estrategias desde ruderales hasta tolerantes al estrés (figura 13), es decir, que varían entre zonas con alta perturbación y bajo estrés, hasta aquellas de baja perturbación y alto estrés (Rogers, 1990). Esto se debe a que los líquenes con esta forma tienen tasas de crecimiento promedio más bajas entre los líquenes, lo que los hace menos competitivos ante formas foliáceas y fruticulosas.

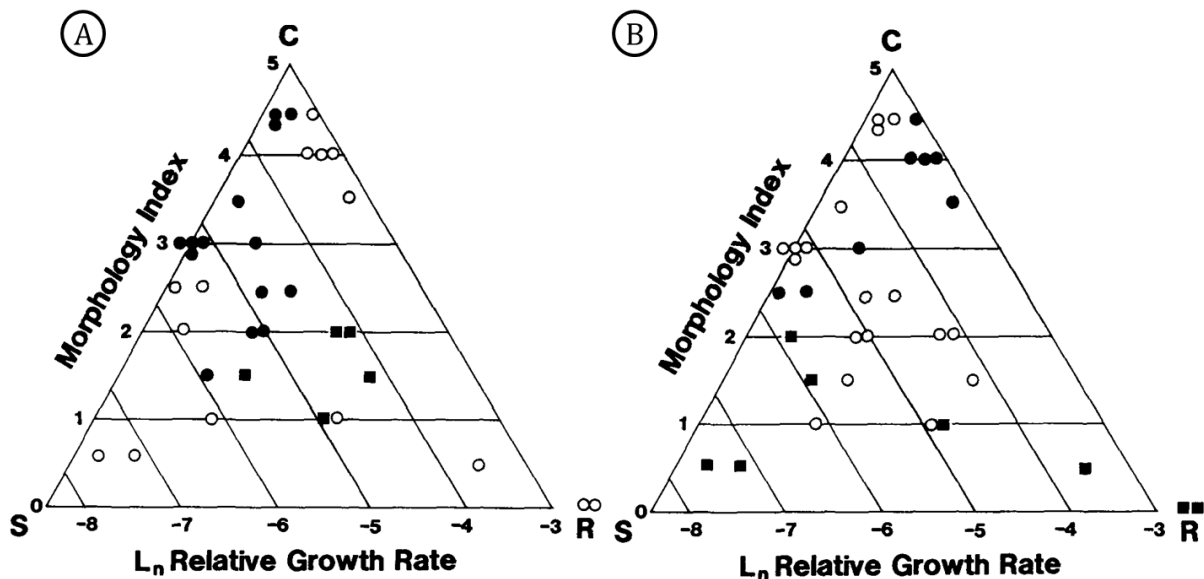


Figura 13. Triangulación de las estrategias ecológicas de 34 especies de líquenes con diferentes formas de crecimiento. a) Líquenes foliáceos (círculos negros) y placoides (cuadrados negros); b) líquenes fruticulosos (círculos negros) y crustáceos (cuadrados negros). Los círculos blancos representan líquenes cuya forma de crecimiento no se analiza en el triángulo. Fuente: Rogers (1990).

En los bosques tropicales se ha observado que los líquenes crustáceos suelen encontrarse en el sotobosque (Cornelissen y Ter Steege, 1989; Kelly y col, 2004), un área con alto estrés por baja incidencia de luz pero baja perturbación en términos de fluctuación de temperatura o humedad. En la distribución altitudinal de los líquenes crustáceos se ha observado un patrón similar, donde se distribuyen principalmente hacia los ecosistemas de zonas bajas (Dietrich y Scheidegger, 1997), así como en áreas secas y altamente iluminadas (como bosques secos o xerofíticos) (Looman, 1964), representando su estrategia tolerante al estrés por baja humedad y exceso de luz.

Según Rogers (1988, 1990), los líquenes foliáceos pueden presentar las tres estrategias ecológicas, con mayor sesgo hacia el comportamiento competitivo (figura 13). Este sesgo podría deberse a que, por su estructura, estos líquenes pueden crecer por encima de líquenes crustáceos u otros foliáceos (Armstrong y Welch, 2007). Sin embargo, parece que el crecimiento foliáceo debe ser acompañado por otras adaptaciones (más allá de la forma y la tasa de crecimiento) para definir con mayor claridad la estrategia ecológica de cada especie en particular.

Esto se evidencia en la distribución vertical de las comunidades de líquenes foliáceos, los cuales se encuentran en un amplio rango de alturas sobre los árboles, pero con mayor frecuencia hacia el dosel del bosque, donde se encuentran las especies más competitivas (líquenes fruticulosos) (Cornelissen y Ter Steege, 1989; Kelly y col, 2004). En su distribución altitudinal ocurre algo similar, pues no muestran un patrón de aumento o disminución al aumentar la altitud (Dietrich y Scheidegger, 1997).

De acuerdo con Rogers (1990) los líquenes fruticulosos tienen estrategias ecológicas competitivas (figura 13) y se distribuyen en áreas con baja perturbación y bajo estrés. Normalmente, los líquenes fruticulosos se encuentran en zonas sin limitación de agua o luz (bajo estrés por limitación de recursos), pues su habilidad de crecimiento acelerado les permite crecer por encima de otros líquenes y monopolizar recursos básicos como la luz (Armstrong y Welch, 2007).

Por esta razón, los líquenes fruticulosos suelen tener una mayor riqueza y abundancia en el dosel de los bosques y en ecosistemas de altura (Cornelissen y Ter Steege, 1989; Dietrich y Scheidegger, 1997; Kelly y col, 2004). Aunque en estos sitios hay mayor fluctuación de temperatura y humedad, pueden soportar la alta incidencia de luz y aprovechar la humedad en forma de vapor de agua muy eficientemente (Looman, 1964), de manera que pueden incentivar su crecimiento y reproducción, lo cual es típico de los organismos con estrategias competitivas.

En estudios de uso de líquenes como indicadores de calidad atmosférica, en los que evalúan las comunidades liquénicas en ambientes con gradientes de estrés por contaminación, se ha establecido que los líquenes fruticulosos suelen ser los más sensibles a estos ambientes estresantes, mientras que los crustáceos son los más resistentes a estas condiciones. Los foliáceos responden de manera muy variable a este agente de estrés, desde altamente resistentes a muy sensibles (Wetmore, 1981). Lo anterior concuerda con las estrategias ecológicas establecidas para las tres formas de crecimiento. Este principio ecológico es de tal importancia que ha sido incluido en modelos lineales para el cálculo y clasificación de la calidad atmosférica usando la riqueza y forma de crecimiento de los líquenes, tales como el Factor de Clasificación Ambiental (FCA) propuesto por Käffer y col (2011).

La forma de crecimiento no sólo es de importancia al momento de la competencia por el sustrato, sino que también tiene implicaciones en el tipo de ambientes que pueden colonizar: los líquenes crustáceos son más resistentes a la sequía y están especialmente adaptados a los climas continentales secos, mientras que las formas foliáceas requieren más humedad y habitan en climas húmedos y subhúmedos (Looman, 1964). Los líquenes fruticulosos requieren alta humedad, principalmente en forma de vapor de agua, por lo que suelen ser muy comunes en áreas con alta humedad atmosférica y de alta incidencia de neblina (Looman, 1964).

4.1.2. TIPO DE TALO Y SU RELACIÓN CON LAS ESTRATEGIAS ECOLÓGICAS

Los efectos que tiene el tipo de talo sobre las estrategias ecológicas de los líquenes no se han investigado. Sin embargo, se consideran en este trabajo como un rasgo morfo-

anatómico de relevancia pues tiene implicaciones en la eficiencia de la fotosíntesis y por ende en la producción de alimento para el establecimiento, crecimiento, desarrollo, reproducción, dispersión y en última instancia, en la distribución de los hongos liquenizados. Los talos heterómeros presentan capas especializadas cuyo grosor es variable, y se ha observado que bajo condiciones ambientales de alta irradianza, las especies de líquenes tienen el córtex superior más grueso. Esta característica le confiere mayor protección a la capa de fotobiontes ante fenómenos como la desecación y la radiación UV, e incluso en ocasiones permite la acumulación de metabolitos secundarios especializados para mitigar ambos factores (Nguyen y col, 2013). Esto los hace más resistentes a condiciones de alta luminosidad, lo que con la protección adecuada podría derivar en estrategias ecológicas de tipo competitivo frente a los talos homómeros, los cuales pueden sobrevivir en condiciones de baja luminosidad, es decir, adquieren estrategias tolerantes al estrés por limitación del recurso luz.

4.2. ADAPTACIONES FISIOLÓGICAS EN EL CONTEXTO DE LAS ESTRATEGIAS ECOLÓGICAS DE LOS LÍQUENES

4.2.1. TIPO DE FOTOBIONTE Y SU RELACIÓN CON LAS ESTRATEGIAS ECOLÓGICAS

Aunque el efecto que tiene el tipo o la identidad específica del fotobionte sobre las estrategias ecológicas de los líquenes no ha sido estudiado, este puede ser considerado como un factor importante que limite su comportamiento ecológico. Por ejemplo, los cianolíquenes suelen encontrarse en ambientes con bajas intensidades de luz, alta humedad, y muy pobres en nutrientes, pues además de requerir agua en forma líquida para realizar la fotosíntesis y activar este proceso con un flujo muy bajo de fotones, pueden fijar nitrógeno atmosférico a través de su fotobionte (Hawksworth, 1988; Rikkinen, 2002).

Así, los cianolíquenes suelen adquirir estrategias ecológicas tolerantes al estrés ante la deficiencia de luz y nutrientes, comparados con aquellos que tienen como fotobionte un alga verde, los cuales se encuentran normalmente en ambientes más ricos en estos recursos, lo que les daría características de organismos con estrategias de tipo competitivo. Los cianolíquenes requieren agua en estado líquido para activar la fotosíntesis (Honegger, 1991)

lo que hace que estos organismos sean menos competitivos que aquellos que tienen algas, dado que son menos eficientes a una baja disponibilidad del recurso.

Sin embargo, si el fotobionte es una cianobacteria o un alga parece no ser suficiente para determinar el tipo de estrategia ecológica que adquieren los líquenes. La identidad y los requerimientos de cada especie, grupo o complejo de fotobiontes puede ser un mejor indicador por dos razones básicas: primero, que linajes específicos de fotobiontes con requerimientos ecológicos similares se encuentran asociados a micobiontes que tienen similitudes ecológicas pero que no están relacionados taxonómicamente (Nelsen y Gargas, 2008; Peksa y Škaloud, 2011), y segundo, que el *patrón general* es que existe una alta especificidad en el fotobionte requerido por el micobionte para desarrollar el talo líquénico (Rikkinen, 2002, 2003).

En algunos taxa (*e.g.* género *Cladonia*, Cladoniaceae) se ha demostrado que el nivel de especificidad en la asociación micobionte-fotobionte varía dependiendo de la especie de micobionte, por lo que las especies de líquenes varían en un continuo entre generalistas y especialistas (Yahr y col, 2004). Quizá la clave está en comprender que un micobionte no necesariamente es “generalista” por asociarse con varios clados de fotobiontes; si estos clados divergentes tienen similitudes ecológicas, el micobionte podría catalogarse como un “especialista” en términos de los rangos de tolerancia experimentados por el fotobionte (Yahr y col, 2004).

En este sentido sería importante no sólo establecer la identidad del hongo, sino del fotobionte y sus requerimientos. Un ejemplo interesante es el género *Trebouxia*, un grupo de algas muy frecuentes en asociaciones líquénicas, que se establece con más éxito en condiciones de baja luminosidad (Gaßmann y Ott, 2000). Los líquenes con este fotobionte tienen mayor capacidad de establecimiento donde las especies competitivas no son abundantes, por lo que podrían estar relacionados con estrategias tolerantes al estrés por baja luminosidad.

Otro caso interesante es el de *Lepraria*, un género de hongo liquenizado con talo pulverulento y homómero, que normalmente se encuentra en zonas secas y con baja luminosidad (Peksa y Škaloud, 2011). Lo primero es debido a la poca protección que recibe el fotobionte en un talo sin estratificación, estructura que es determinada básicamente por el micobionte. Sin embargo, el micobionte compensa la falta de luz a través de su asociación con un fotobionte más eficiente que está adaptado a ambientes sombreados y que puede usar el agua en forma de vapor para realizar la fotosíntesis (un alga verde del género *Asterochloris*) (Peksa y Škaloud, 2011), lo que lo convierte en tolerante al estrés por limitación de ambos recursos.

La especificidad de la selección del fotobionte por parte del micobionte y los rangos de tolerancia experimentados por el primero, podrían considerarse dentro de los factores más importantes en la determinación de la estrategia ecológica de estos organismos y, en última instancia, en la estructuración de las comunidades de líquenes (Rikinen, 2002, 2003; Yahr y col, 2004). El fotobionte puede influenciar directa o indirectamente la estrategia ecológica de los hongos liquenizados, ya sea modificando su tolerancia a la limitación de luz o agua (influencia directa), o modificando la forma de crecimiento, que en última instancia tiene efectos sobre la tolerancia a las mismas limitaciones (influencia indirecta).

4.2.2. METABOLITOS SECUNDARIOS Y SU RELACIÓN CON LAS ESTRATEGIAS ECOLÓGICAS

Uno de los postulados más importantes alrededor de la presencia o cantidad de ácidos liquénicos en un talo es que ésta no está correlacionada con la tasa de crecimiento (Rundel, 1978), lo que sugiere que es la naturaleza del compuesto (*i.e.* el tipo de sustancia) lo que influencia la estrategia ecológica. Sin embargo, se ha demostrado que la presencia de ciertos compuestos aumenta la supervivencia, el éxito reproductivo e incluso la productividad (Rundel, 1978), lo que puede incrementar la habilidad competitiva de los líquenes o su *performance* bajo situaciones de estrés ambiental.

Rogers (1990) planteó que el número de grupos químicos biogénicamente relacionados producidos en los talos, se relaciona con su estrategia ecológica. Aunque en dicho estudio

no se tuvo en cuenta la naturaleza específica de los compuestos, el patrón general es que a mayor complejidad química menores son las probabilidades de adquirir una estrategia ruderal (Rogers, 1990). Esto implica que en ambientes de alta perturbación y bajo estrés, los líquenes suelen tener una química más sencilla o ausencia de ácidos liquénicos.

Se infiere que la presencia de ácidos liquénicos está relacionada con estrategias competitivas o de tolerancia al estrés, lo cual concuerda con los papeles ecológicos que presumiblemente tienen algunos ácidos liquénicos (Rundel, 1978), incluyendo los efectos alelopáticos (favoreciendo la estrategia competitiva) y la protección del talo a la pérdida o potencial ganancia de agua (estrategia tolerante al estrés hídrico por exceso o por defecto), o la protección del fotobionte ante altas radiaciones UV (estrategia tolerante al estrés por exceso de luz) (Rundel, 1978).

Pero no sólo es la naturaleza de los compuestos lo que determina su importancia ecológica, sino también el área del talo en la que éstos se concentran. Por ejemplo, el ácido girofórico, que ha sido catalogado como una sustancia hidrofóbica, tiende a acumularse en el córtex superior de *Ochrolechia frigida*, especialmente en la base de unas estructuras superficiales llamadas gránulos (Gaßmann y Ott, 2000). En esta posición y dada su naturaleza hidrofóbica, el ácido girofórico permite que el talo retenga agua por más tiempo o evite la excesiva obtención de la misma, de forma que el fotobionte se mantenga fotosintéticamente activo por más tiempo. Esta característica permite que *O. frígida* colonice zonas de humedad muy variable.

La concentración de la mayoría de las sustancias liquénicas del córtex superior normalmente varía en respuesta a los cambios en la cantidad de luz incidente sobre los talos (Rundel, 1978), lo que podría estar relacionado con la regulación de la cantidad de luz que llega a la capa de fotobiontes ubicada justo debajo del córtex superior (Lawrey, 1986). Esto sugiere que de algún modo hubo una selección sobre los metabolitos secundarios dependiendo de su posición y naturaleza química ante la presencia de un factor de estrés ambiental. La presencia de este tipo de sustancias favorecería las estrategias tolerantes al estrés.

Este es el caso del ácido úsnico en *Cladonia subtenuis*, el cual varía su concentración desde 0.1 % en lugares sombreados hasta 2.8 % en lugares con alta incidencia de luz (Rundel, 1969). Un patrón similar se ha encontrado en estudios realizados sobre la relación de los gradientes de luz y la parietina en Teloschistaceae (Hill y Woolhouse, 1966), aunque la concentración de este compuesto depende exclusivamente de las condiciones ambientales a las que están expuestos los talos (Rundel, 1978). Uno de los hallazgos más interesantes en este sentido es en el caso de los líquenes que tienen como fotobionte algas del género *Trebouxia* (algas con preferencia por áreas de baja luminosidad). Este tipo de líquenes sólo se encuentran en áreas con altas luminosidades si poseen metabolitos secundarios en el córtex superior que filtren la luz (Rundel, 1969, 1978), evitando la disminución en la eficiencia fotosintética.

En el caso de los compuestos alelopáticos, estos no sólo son efectivos para favorecer la estrategia competitiva de los líquenes ante otros líquenes, sino también con otros organismos que son mucho más eficientes en la monopolización de recursos, como por ejemplo, briófitos (Gardner y Mueller, 1981; Lawrey, 1986) y algunas plantas vasculares (Pyatt, 1967; Huneck, 1999). Aunque los líquenes son muy poco competitivos comparados con plantas vasculares, la producción de sustancias alelopáticas logra detener el crecimiento de las plántulas a través de la inhibición de la formación de micorrizas (Rundel, 1978) o retardando la germinación de las esporas (en el caso de los briófitos) o semillas (Pyatt, 1967; Gardner y Mueller, 1981; Lawrey, 1986).

Aunque no se considera que los líquenes sean un recurso importante para los herbívoros (Rundel, 1978; Lawrey, 1983a), Rogers (1990) planteó que la presencia de ciertas sustancias liquénicas previene la herbivoría. Los compuestos liquénicos tóxicos o que disminuyen la palatabilidad podrían promover una estrategia ruderal (Gerson y Seaward, 1977; Lawrey, 1986; Rundel, 1978). Aunque no se conocen con certeza los compuestos específicos que evitan la herbivoría, aparentemente el efecto inhibitorio ante esta presión ambiental puede ser muy variable (Lawrey, 1983a). Esto se ha demostrado en los ácidos vulpínico y pinástrico, derivados del ácido pulvínico (Gerson y Seaward, 1977; Stephenson

y Rundel, 1979; Lawrey, 1983b, 1986; Rundel, 1978), compuestos que son efectivos únicamente ante algunos herbívoros, por lo que los resultados obtenidos han sido poco consistentes.

Considerando únicamente la complejidad química, Gauslaa (2005) mostró que los líquenes que tienen menor producción de metabolitos secundarios (en términos de diversidad y cantidad), no son diferencialmente preferidos por los herbívoros en comparación con los que producen gran cantidad de compuestos. Sin embargo, una vez que dichos compuestos son removidos, los talos se vuelven más susceptibles a la herbivoría que aquellos que tienen menor complejidad química (Gauslaa, 2005). En este contexto, es importante seguir realizando estudios en los que se pueda establecer si el tipo de metabolito secundario (y no sólo la presencia o ausencia de los mismos) afecta la estrategia ecológica de los líquenes y cómo lo hace de acuerdo con su naturaleza química.

4.3. ADAPTACIONES REPRODUCTIVAS EN EL CONTEXTO DE LAS ESTRATEGIAS ECOLÓGICAS DE LOS LÍQUENES

4.3.1. REPRODUCCIÓN INDIRECTA Y SU RELACIÓN CON LAS ESTRATEGIAS ECOLÓGICAS

Las especies con reproducción indirecta, tienden a tener estrategias ecológicas de tipo ruderal y son menos competitivas que las especies con reproducción asexual (Rogers, 1990). Esto se debe a que sus diásporas pueden alejarse más de su comunidad de origen y potencialmente ocupar lugares que no han sido ocupados por otros líquenes (Hestmark, 1992; Ellis y Coppins, 2007a). Lo anterior concuerda con el principio general del modelo de competencia que postula que la habilidad competitiva de los organismos está correlacionada negativamente con su capacidad de dispersarse y colonizar nuevos lugares (Armstrong y Welch, 2007).

Los líquenes con reproducción indirecta suelen correlacionarse negativamente con la altitud (Dietrich y Scheidegger, 1997), entendiendo que hacia las zonas altas hay mayores factores de estrés, mientras que hacia las zonas bajas aumenta la competencia, especialmente con

otros organismos fotosintéticos que son más eficientes que los líquenes. Los líquenes con reproducción indirecta compensan su baja competitividad con una capacidad de reproducción, dispersión y colonización más eficiente.

Este tipo de reproducción tiene un mayor valor adaptativo en ambientes cambiantes, por lo que normalmente en condiciones de alta perturbación las comunidades suelen reproducirse sexualmente (Williams, 1975). De hecho, se ha demostrado que las especies de líquenes con reproducción sexual tienden a ser más resistentes a factores de perturbación a gran escala como la fragmentación o la pérdida de hábitat, pues la resistencia a este tipo de perturbaciones está relacionada con la habilidad de dispersión (Ellis y Coppins, 2007b). La dispersión por medio de esporas es más eficiente en términos de distancia que mediante propágulos simbióticos. Las esporas son más pequeñas y gracias a ciertos mecanismos de expulsión, logran dispersarse a más de 20 m de distancia de su comunidad de origen (Dal Grande y col, 2012), a diferencia de los soledios o isidios, que por su mayor tamaño y carencia de mecanismos de expulsión, colonizan exitosamente lugares más cercanos a su talo madre (Bowler y Rundel, 1975).

4.3.2. REPRODUCCIÓN DIRECTA Y SU RELACIÓN CON LAS ESTRATEGIAS ECOLÓGICAS

Rogers (1990) estableció que la ausencia, presencia o tipo de estructuras involucradas en la reproducción directa tienen relación con las estrategias ecológicas adoptadas por los líquenes. Por ejemplo, los isidios suelen encontrarse en especies con estrategias competitivas (Rogers, 1990) (figura 14). La presencia de estas estructuras disminuye la limitación causada por la necesidad de encontrar un fotobionte compatible, pero al ser de mayor tamaño y poca capacidad de dispersión (en comparación con las esporas) este proceso sólo actúa localmente permitiendo que la misma especie monopolice los recursos en un solo ambiente (Hestmark, 1992; Rikkinen, 2003; Scheidegger y Werth, 2009).

Las especies soledadas se encuentran asociadas a estrategias tolerantes al estrés, mientras que las especies que no presentan estructuras de reproducción directa no tienen una estrategia ecológica definida (Rogers, 1990) (figura 14). Sin embargo, parece que las

especies sin estas estructuras suelen tener mayor tasa de crecimiento que aquellas que sí las tienen, mientras que las especies con isidios o soledios tienen mayor tasa de supervivencia (Bowler y Rundel, 1975; Rogers, 1990).

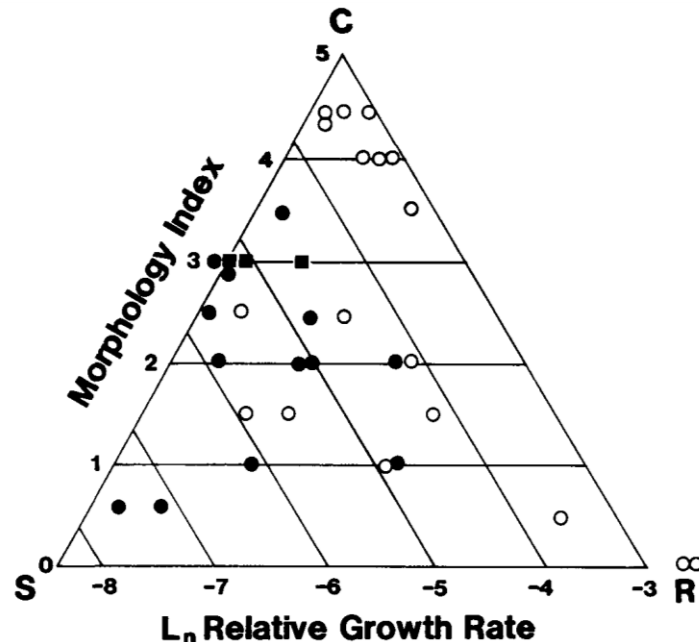


Figura 14. Triangulación de las estrategias ecológicas de 34 especies de líquenes con diferentes estructuras de reproducción directa. Se muestran los líquenes con soledios (círculos negros), con isidios (cuadrados negros) y aquellos que no presentaron estructuras reproductivas de tipo vegetativo (círculos blancos). Fuente: Rogers (1990).

Esto representa la compensación de capacidad de dispersión y establecimiento (colonización) ante la habilidad competitiva de las especies con mayor tasa de crecimiento (que no tienen estructuras de reproducción vegetativa). En este contexto, se ha establecido que los líquenes con estructuras de reproducción vegetativa predominan en ambientes con altos niveles de estrés (Lawrey, 1991), tales como zonas altamente contaminadas y ecosistemas de altura (LeBlanc y De Sloover, 1970; Dietrich y Scheidegger, 1997; Seymour y col, 2005), y esto es debido a que tienen una alta capacidad de dispersión y establecimiento.

Lo anterior también se ha evidenciado en estudios realizados en líquenes crustáceos. Durante la sucesión, cuando la estructura de la comunidad liquénica cambia hacia una que favorece las estrategias ecológicas de tipo competitivo (*i.e.* aumento en cobertura de

líquenes foliáceos y fruticulosos), los líquenes crustáceos cambian la composición de su comunidad a una en la que predominan las especies con reproducción asexual (Ellis y Coppins, 2007a). Este cambio de composición es una respuesta al estrés por disminución de luz para los líquenes crustáceos, ocasionada por la sombra de líquenes foliáceos o fruticulosos.

En general, los propágulos de tipo vegetativo permiten al micobionte dispersarse independientemente de la disponibilidad de fotobiontes (Honegger, 1993; Wornik y Grube, 2010). Incluso, especies morfológica y químicamente muy similares se han encontrado en estados de reproducción indirecta en zonas muy restringidas, mientras que su par con reproducción directa presenta una amplia distribución (Bowler y Rundel, 1975; Honegger, 1993; Tibell, 1994; Wornik y Grube, 2010). Esto puede tener dos enfoques: primero, que al no depender de la obtención de un fotobionte compatible, la dispersión se vea menos limitada, o segundo, que las especies con reproducción directa suelen tener requerimientos más generalistas que aquellas con reproducción indirecta (Bowler y Rundel, 1975).

Sin embargo, otros autores aseguran que la progenie de las especies que se reproducen asexualmente tienen los mismos rangos de tolerancia que su talo parental, por lo que resulta natural pensar que estas especies perpetúan un legado altamente nicho-especialista a las condiciones específicas del área donde se distribuye (Lawrey, 1980; Wornik y Grube, 2010; Dal Grande y col, 2012). Esto sugiere que las implicaciones ecológicas de tener una reproducción de tipo directa o indirecta (o ambas) puede ser un rasgo clave para entender la distribución geográfica de las especies de líquenes y sus estrategias ecológicas.

Las habilidades de reproducción directa o indirecta no son mutuamente excluyentes, pues existen especies que tienen ambos modos de reproducción. En estos casos se ha establecido que la aparición secuencial de los diferentes tipos de reproducción puede estar determinada por factores poblacionales como la densidad. Se ha observado que cuando se incrementa la densidad de líquenes sobre un sustrato, esto aumenta la competencia por el espacio y como respuesta, las poblaciones generan propágulos de tipo sexual. Esto permite alejar las esporas de su población original para que colonicen otros espacios disponibles, lo que

suaviza la competencia intraespecífica en ambientes saturados (Hestmark, 1992; Ramstad y Hestmark, 2001).

Un ejemplo interesante es la variación de las estrategias reproductivas en *Parmotrema* (Parmeliaceae) en gradientes latitudinales. Lawrey (1980) demostró que las especies únicamente sexuales o asexuales están concentradas en los trópicos, mientras que las que poseen ambos tipos de reproducción se distribuyen en las zonas templadas. Aunque desarrollar ambos tipos de reproducción es energéticamente más costoso, esto contribuye a mantener las densidades poblaciones estables mientras las condiciones son adversas para la consecución del fotobionte. En los trópicos, donde hay mayor competencia por los recursos en lugar de factores de estrés específicos y estacionales, es más favorable (en términos energéticos) mantener una sola estrategia reproductiva.

Las estrategias de reproducción (directa o indirecta) parecen cumplir papeles ecológicos complementarios: la reproducción por medio de propágulos vegetativos promueve la colonización de los sustratos locales aumentando la capacidad competitiva de las poblaciones ante otras especies, mientras que la reproducción sexual a través de esporas permite la dispersión hacia zonas más lejanas, aportando a la variabilidad genética de la especie (Seymour y col, 2005).

5. LA LIQUENIZACIÓN COMO UNA ESTRATEGIA ECOLÓGICA

La liquenización es una estrategia nutricional en la que el hongo obtiene carbono a partir de una población de algas y/o cianobacterias (Honegger, 1993, 2008). Esta estrategia se ha considerado ecológicamente obligada en muchos hongos formadores de líquenes, pero fisiológicamente facultativa en condiciones de cultivo (Honegger, 2008). De hecho, cuando se desarrollan en el laboratorio, los micobiontes aposimbóticos crecen en forma de una colonia indiferenciada, muy diferente a la estructura ordenada que alcanza cuando se encuentra con el fotobionte (Hawksworth, 1988; Honegger, 2008). Aunque aparentemente no hay cambios citológicos en los ascomycetes liquenizados respecto a los no liquenizados, (de los que aparentemente sólo difieren en su estrategia nutricional) (Honegger, 2008), a un

nivel macroscópico, la estructura del líquen sólo es posible cuando existe la asociación con el fotobionte.

Uno de los aspectos más interesantes es que en algunos grupos de hongos la liquenización es una estrategia facultativa cuya adopción depende de las condiciones ambientales (Hawksworth, 2005). Este es el caso de *Stictis*, un género que no había sido reconocido como hongo formador de líquenes (Hawksworth, 2005), pero cuyos cuerpos fructíferos son anatómicamente idénticos a los de hongos liquenizados del género *Conotrema* (aunque la morfología general es bastante diferente). Esto llevó a realizar estudios moleculares que determinaron que ambos son el mismo género (*Stictis*) pero que tiene la capacidad de liquenizarse o no, y con la liquenización adquiere una morfología externa diferente (Wedin y col, 2004).

La adopción de la liquenización (aunque de manera facultativa) le permite a este grupo colonizar mayor variedad de ambientes (Hawksworth, 2005), incluyendo mantenerse en una misma área aunque cambien las condiciones durante el avance de las etapas serales en la sucesión ecológica (Wedin y col, 2004). Esta habilidad de modificar las asociaciones con el cambio de las condiciones ambientales, es lo que hace a los líquenes tan exitosos (Grube y Spribille, 2012).

La variabilidad en los grupos formadores de líquenes sugiere que es primariamente una estrategia ecológica que se convirtió en una estrategia adaptativa convergente y exitosa, pues a pesar de sus elevados costos energéticos, la asociación le permite a los biontes colonizar áreas que muchos otros organismos no han podido colonizar (Selosse, 2002).

Se ha propuesto que la asociación líquénica pudo ser clave durante las primeras etapas de la colonización de hongos y algas hacia los ambientes terrestres (Selosse y Le Tacon, 1998). Esto reforzaría que los líquenes tienen estrategias tolerantes al estrés por factores como: 1) poca o nula disponibilidad de materia orgánica y nutrientes en los suelos, 2) aumento en la radiación de rayos UV, y 3) mayor fluctuación de temperatura comparado con los ambientes acuáticos (Selosse y Le Tacon, 1998). Esto tiene sentido a la luz de los estudios preliminares realizados por Grime (1974, 1977), en los que indica que las características

particulares de los líquenes (*i.e.* longevidad, baja tasa de crecimiento y comportamiento oportunístico) están relacionadas con estrategias *tolerantes al estrés* (figura 15).

Este comportamiento se evidencia en la distribución de la biota fotosintética epífita de los Andes venezolanos (Kelly y col, 2004). Estos estudios sugieren que los líquenes se convierten en un grupo dominante justamente en el dosel de los árboles, donde las condiciones de humedad y temperatura son más fluctuantes y la radiación solar es muy alta, mostrando claramente una estrategia tolerante al estrés. Este mismo patrón fue observado por Cornelissen y Ter Steege (1964) en bosques bajos de Guyana.

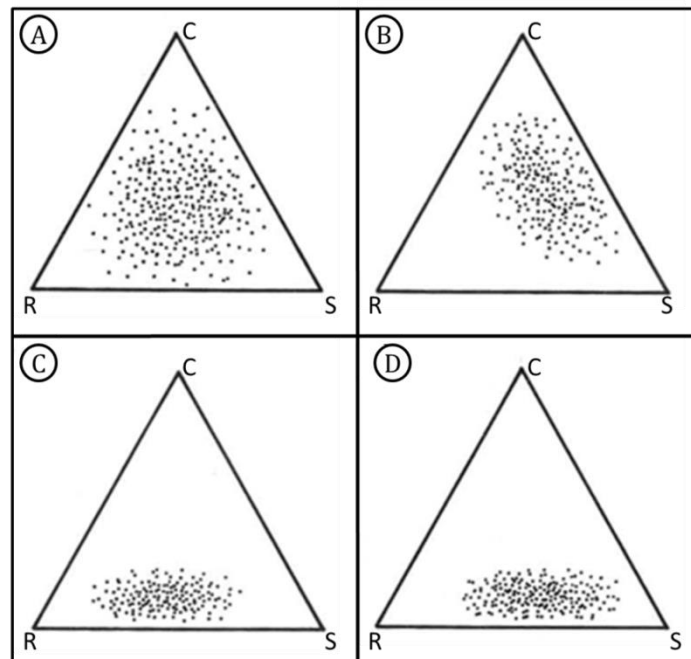


Figura 15. Triangulación de las estrategias ecológicas de plantas herbáceas (A), árboles y arbustos (B), briófitos (C) y líquenes (D). Adaptado de: Grime (1988).

CONSIDERACIONES FINALES

La especial naturaleza de la asociación liquénica, la respuesta diferencial de cada uno de sus biontes a las condiciones ambientales y la alta dependencia que existe entre sus componentes, son sólo algunas de las razones por las que los líquenes presentan tanta variabilidad en sus comportamientos ecológicos. Ciertamente estos comportamientos están lejos de ser *discretos* (*i.e.* no son puntuales o definidos como variables discretas) y, al igual que los factores bióticos y abióticos ambientales, se desplazan en un *continuo*. De allí que para comprender el comportamiento ecológico de los líquenes es importante tener en cuenta cada detalle.

Grime (1974) propone que la interpretación de los comportamientos ecológicos debe ser de manera *discreta*. Pese a que su visión parece un poco reduccionista, asumir que los comportamientos ecológicos son *discretos* facilita su comprensión y, con esto, la interpretación del mundo natural. En estos casos lo más indicado es resaltar los patrones que emergen teniendo en consideración que dichos patrones siempre tienen una o varias excepciones.

En el desarrollo de esta revisión, se realizó un acercamiento *discreto* a los patrones de las estrategias ecológicas que se han identificado en los hongos liquenizados, y como sus adaptaciones más relevantes tienen incidencia en tales estrategias. Como resultado, se observaron algunos patrones, los cuales se resumen en la tabla 3. Estos patrones son producto de un análisis por separado de cada una de las adaptaciones (el cual es el objetivo del presente seminario), pero con seguridad algunas especies de hongos liquenizados pueden presentar una variedad de adaptaciones que favorecen individualmente estrategias ecológicas diferentes.

La pregunta clave es si hay adaptaciones que hacen que la especie se encuentre más cercana a una estrategia ecológica. Ante esto, es natural preguntarse si existe una jerarquía de importancia entre las adaptaciones y si esta jerarquía cambia en diferentes condiciones ambientales.

Aunque responder a estas preguntas no es el objetivo del presente seminario, es importante tener en cuenta que cualquier aproximación ecológica a los líquenes llevará necesariamente a una profunda reflexión sobre cuáles son los factores de mayor importancia a cada nivel espacial de análisis, aun cuando históricamente se ha asumido que el microclima es el factor estructurador más importante en la distribución de las especies de líquenes a todas las escalas.

Tabla 3. Resumen de los efectos de las adaptaciones de los hongos liquenizados sobre la estrategia ecológica adquirida por los mismos.

Adaptación		Estrategia ecológica			
		Estrés tolerante	Ruderal	Competitiva	
Morfo-anatómica	Forma de crecimiento	Crustáceo	×	×	
		Foliáceo	×	×	×
		Fruticulosos			×
	Tipo de talo	Homómero	×		
Heterómero				×	
Fisiológica	Tipo de fotobionte	Ficobionte		×	
		Cianobionte	×		
	Metabolitos secundarios*	Filtros solares	×		
		Alelopáticos			×
	Anti-herbivoría		×		
Reproductiva	Reproducción indirecta	**	×		
	Reproducción directa	Soredios	×		
		Isidios			×

*Más allá de la presencia, ausencia o tipo de metabolitos secundarios, es importante tener en cuenta la identidad, naturaleza y vía de síntesis de los mismos.

**Hay muchos tipos de ascomas y basidiomas (resumidos en el anexo 1), sin embargo en este documento no se tienen en cuenta por separado, sino como parte de una estrategia general de reproducción sexual.

LITERATURA CITADA

1. Aanen, D. K., Hoekstra, R. F. 2007. Why sex is good: on fungi and beyond. *En*: Heitman, J., Kronstad, J. W., Taylor, J. W., Casselton, L. A. (Eds.). *Sex in fungi. Molecular determination and evolutionary implications*. Primera edición. ASM Press. Washington, USA. 527 – 534 pp.
2. Ahmadjian, V. 1993. *The lichen symbiosis*. Primera edición. John Wiley & Sons Inc. New York, USA. 251 p.
3. Armstrong, R. A., Welch, A. R. 2007. Competition in lichen communities. *Symbiosis* **43**: 1 – 12.
4. Blaha, J., Baloch, E., Grube, M. 2006. High photobiont diversity associated with the euryoecious lichen-forming ascomycete *Lecanora rupicola* (Lecanoraceae, Ascomycota). *Biol. J. Linn. Soc.* **88**: 283 – 293.
5. Bowler, P. A., Rundel, P. W. 1975. Reproductive strategies in lichens. *Bot. J. Linn. Soc.* **70**: 325 – 340.
6. Büdel, B., Scheidegger C. 2008. Thallus morphology and anatomy. *En*: Nash III, T. H. (Ed.). *Lichen Biology*. Segunda edición. Cambridge University Press. Cambridge, UK. 40 – 68 pp.
7. Cornelissen, J. H. C., Ter Steege H. 1989. Distribution and ecology of epiphytic bryophytes and lichens in dry evergreen forest of Guyana. *J. Trop. Ecol.* **5 (2)**: 131 – 150.
8. Craine, J. M. 2005. Reconciling plant strategy theories of grime and Tilman. *J. Ecol.* **93**: 1041 – 1052.
9. Culberson, C. F., Culberson, W. L. 1976. Chemosyndromic variation in lichens. *Syst. Bot.* **1 (4)**: 325 – 339.
10. Culberson, W. L., Culberson, C. F. 1994. Secondary metabolites as a tool in Ascomycete systematics: lichenized fungi. *En*: Hawksworth, D. L. (Ed.). *Ascomycete Systematics: Problems and Perspectives in the Nineties*. Primera edición. Springer Science+Business Media. New York, USA. 155 – 163 pp.
11. Dal Grande, F., Widmer, I., Wagner, H. H., Scheidegger, C. 2012. Vertical and horizontal photobiont transmission within populations of a lichen symbiosis. *Mol. Ecol.* **21**: 3159 – 3172.

12. de Vera, J.-P., Horneck, G., Rettberg, P., Ott, S. 2003. The potential of the lichen symbiosis to cope with extreme conditions of outer space – I. influence of UV radiation and space vacuum on the vitality of lichen symbiosis and germination capacity. *Int. J. Astrobiol.* **1** (4): 285 – 293.
13. de Vera, J.-P., Horneck, Rettberg, G. P., Ott, S. 2004. The potential of the lichen symbiosis to cope with the extreme conditions of outer space II: germination capacity of lichen ascospores in response to simulated space conditions. *Adv. Space Res.* **33**: 1236 – 1246.
14. Dietrich, M., Scheidegger C. 1997. Frequency, diversity and ecological strategies of epiphytic lichens in the swiss Central Plateau and the Pre-Alps. *Lichenologist* **29** (3): 237 – 258.
15. Ellis, C. J., Coppins, B. J. 2007a. Reproductive strategy and the compositional dynamics of crustose lichen communities on aspen (*Populus tremula* L.) in Scotland. *Lichenologist* **39** (4): 377 – 391.
16. Ellis, C. J., Coppins, B. J. 2007b. 19th century woodland structure controls stand-scale epiphyte diversity in present-day Scotland. *Divers. Dist.* **13**: 84 – 91.
17. Elix, J. A., Stocker-Wörgötter, E. 2009. Biochemistry and secondary metabolites. *En*: Nash III, T. H. (Ed.). *Lichen Biology*. Segunda edición. Cambridge University Press. Cambridge, UK. 104 – 133 pp.
18. Feuerer, T., Hawksworth, D. L. 2007. Biodiversity of lichens, including a world-wide analysis of checklist data based on Takhtajan's floristic regions. *Biodivers. Conserv.* **16**: 85 – 98.
19. Friedl, T., Büdel. B. 2008. Photobionts. *En*: Nash III, T. H. (Ed.). *Lichen Biology*. Segunda edición. Cambridge University Press. Cambridge, UK. 9 – 26 pp.
20. Galloway, D. J. 1994. Biogeography and ancestry of lichens and other ascomycetes. *En*: Hawksworth, D. L. (Ed.). *Acomycete Systematics: Problems and Perspectives in the Nineties*. Primera edición. Springer Science+Business Media. New York, USA. 175 – 184 pp.
21. Gardner, C. R., Mueller, D. M. J. 1981. Factors affecting the toxicity of several lichen acids: effect of pH and lichen acid concentration. *Am. J. Bot.* **68** (1): 87 – 95.
22. Gargas, A.; DePriest, P. T., Grube, M., Tehler, A. 1995. Multiple origins of lichen symbioses in fungi suggested by SSU rDNA phylogeny. *Science* **268**: 1492 – 1495.
23. Gauslaa, Y. 2005. Lichen palatability depends on investments in herbivore defence. *Oecologia* **143**: 94 – 105.

24. Gaßmann, A., Ott, S. 2000. Growth strategy and the gradual symbiotic interactions of the lichen *Ochrolechia frigida*. *Plant Biol.* **2**: 368 – 378.
25. Gerson, U., Seaward, M. R. D. 1977. Lichen-invertebrate associations. *En*: Seaward, M. R. D. (Ed.). *Lichen Ecology*. Primera edición. Academic Press Inc.. London, UK. 67 – 119 pp.
26. Grime, J. P. 1974. Vegetation classification by reference to strategies. *Nature* **250**: 26 – 31.
27. Grime, J. P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Am. Nat.* **111 (982)**: 1169 – 1194.
28. Grime, J. P. 1988. The C-S-R model of primary plant strategies-origins, implications and tests. *En*: Gottlieb, L. D. & S. K. Jain (Eds.). *Plant Evolutionary Biology*. Primera edición. Chapman and Hall Publishers. New York, USA. 371 – 393 pp.
29. Grube, M., Hawksworth, D. L. 2007. Trouble with lichens: the re-evaluation and re-interpretation of thallus form and fruit body types in the molecular era. *Mycol. Res.* **3**: 1116 – 1132.
30. Grube, M., Spribille, T. 2012. Exploring symbiont management in lichens. *Mol. Biol.* **21**: 3098 – 3099.
31. Hale, M. E. 1974. *The biology of lichens*. Segunda edición. Edward Arnold (Publishers). London, UK.
32. Hawksworth, D. L. 1988. The variety of fungal-algal symbioses, their evolutionary significance, and the nature of lichens. *Bot. J. Linn. Soc.* **96**: 3 – 20.
33. Hawksworth, D. L. 2001. The magnitude of fungal diversity: the 1.5 million species revisited. *Mycol. Res.* **105 (12)**: 1422 – 1432.
34. Hawksworth, D. L. 2005. To be or not to be a lichen. *Nature* **433**: 468.
35. Hestmark, G. 1992. Sex, size, competition and escape – strategies of reproduction and dispersal in *Lasallia pustulata* (Umbilicariaceae, Ascomycetes). *Oecologia* **92**: 305 – 312.
36. Hill, D. J., Woolhouse, W. 1966. Aspects of autoecology of *Xanthoria parietina* Agg. *Lichenologist* **3**: 207 – 214.
37. Honegger, R. 1991. Functional aspects of the lichen symbiosis. *Annu. Rev. Plant Phys.* **42**: 553 – 578.
38. Honegger, R. 1993. Developmental biology of lichens. *New Phytol.* **125**: 659 – 677.

39. Honegger, R. 2000. Great discoveries in bryology and lichenology. Simon Schwendener (1829 - 1919) and the dual hypothesis of lichens. *Bryologist* **103 (2)**: 307 – 313.
40. Honegger, R. 2008. Mycobionts. *En*: Nash III, T. H. (Ed.). Lichen Biology. Segunda edición. Cambridge University Press. Cambridge, UK. 27 – 39 pp.
41. Huneck, S. 1999. The significance of lichens and their metabolites. *Naturwissenschaften* **80**: 559 – 570.
42. Huneck, S., Yoshimura, I. 1996. Identification of lichen substances. Primera edición. Springer. Berlín, Alemania.
43. Jahns, H. M. 1973. Anatomy, morphology and development. *En*: Ahmadjian, V. y Hale, M. E. The Lichens. Primera edición. Academic Press. Londres, UK. 3 – 58 pp.
44. Jørgensen, P. M. 1988. What shall we do with the blue-green counterparts? *Lichenologist* **30 (4-5)**: 351 – 356.
45. Käffer, M. I., de Azevedo Martins, S. M., Alves, C., Camejo, V., Fachel, J., Ferrão, V. M. 2011. Corticolous lichens as environmental indicators in urban areas in southern Brazil. *Ecol. Indic.* **11**: 1319 – 1332.
46. Kappen, L. 1973. Response to extreme environments. *En*: Ahmdjian, V., Hale, M. E. The Lichens. Primera edición. Academic Press. New York, USA. 311 – 380 pp.
47. Kelly, D. L., O'Donovan, G., Feehan, J., Murphy, S., Drangeid, S. O., Marcano-Berti, L. 2004. The epiphyte communities of a montane rain forest in the Andes of Venezuela: patterns in the distribution of the flora. *J. Trop. Ecol.* **20**: 643 – 666.
48. Lange, O. L., Kilian, E., Ziegler, H. 1986. Water vapor uptake and photosynthesis of lichens: performance differences in species with green algae and blue-green algae as phycobionts. *Oecologia* **71**: 104 – 110.
49. Lange, O. L., Tenhunen, J. D. 1981. Moisture content and CO₂ exchange of lichens. II. Depression of net photosynthesis in *Ramalina maciformis* at high water content is caused by increased thallus carbon dioxide diffusion resistance. *Oecologia* **51**: 426 – 429.
50. Lawrey, J. D. 1980. Sexual and asexual reproductive patterns in *Parmotrema* (Parmeliaceae) that correlate with latitude. *Bryologist* **83 (3)**: 344 – 350.
51. Lawrey, J. D. 1983a. Lichen herbivore preferences: a test of two hypotheses. *Am. J. Bot.* **70 (80)**: 1188 – 1194.

52. Lawrey, J. D. 1983b. Vulpinic and pinastric acid as lichens antiherbivore compounds: contrary evidence. *Bryologist* **86** (4): 365 – 369.
53. Lawrey, J. D. 1986. Ecological role of lichen substances. *Bryologist* **89** (2): 111 – 122.
54. Lawrey, J. D. 1991. Biotic interactions in lichen community development: a review. *Lichenologist* **23** (3): 205 – 214.
55. Lawrey, J. D. 1995. Lichen allelopathy: a review. *ACS Sym. Ser.* **582**: 26 – 38.
56. Leavitt, S. D., Johnson, L., St. Clair, L. L. 2011. Species delimitation and evolution in morphologically and chemically diverse communities of the lichen-forming genus *Xanthoparmelia* (Parmeliaceae, Ascomycota) in western North America. *Am. J. Bot.* **98** (2): 175 – 188.
57. LeBlanc, F., De Sloover, J. 1970. Relation between industrialization and the distribution and growth of epiphytic lichens and mosses in Montreal. *Can. J. Botany* **48**: 1485 – 1496.
58. Lindsay, W. L. 1876. The true nature of lichens. Letters to the editor. *Nature* **13** (326): 247 – 248.
59. Looman, J. 1964. Ecology of lichen and bryophyte communities in Saskatchewan. *Ecology* **45** (3): 481 - 491.
60. Lohézic-Le Dévéhat, F., Legouin, B., Couteau, C., Boustie, J., Coiffard, L. 2013. Lichenic extracts and metabolites as UV filters. *J. Photoch. Photobio. B* **120**: 17 – 28.
61. Lücking, R.; Hodkinson, B. P., Leavitt, S. D. 2017. The 2016 classification of lichenized fungi in the Ascomycota and Basidiomycota - Approaching one thousand genera. *Bryologist* **119** (4): 361 – 416.
62. Lücking, R., Lawrey, J. D., Sikaroodi, M., Gillevet, P. M., Chaves, J. L., Sipman, H. J. M., Bungartz, F. 2009. Do lichens domesticate photobionts like farmers domesticate crops? Evidence from a previously unrecognized lineage of filamentous cyanobacteria. *Am. J. Bot.* **96** (8): 1409 – 1418.
63. Lutzoni, F., Pagel, M., Reeb, V. 2001. Major fungal lineages are derived from lichen symbiotic ancestors. *Nature* **411**: 937 – 940.
64. Moncada, B., Coca, L. F., Lücking, R. 2013. Neotropical members of *Sticta* (lichenized Ascomycota: Lobariaceae) forming photosymbiodemes, with the description of seven new species. *Bryologist* **116** (2): 169 – 200.

65. Nash III, T. H. 2008. Introduction. *En*: Nash III, T. H. (Ed.). *Lichen Biology*. Segunda edición. Cambridge University Press. Cambridge, UK. 1 – 8 pp.
66. Nelsen, M. P., Gargas, A. 2008. Dissociation and horizontal transmission of codispersing lichen symbionts in the genus *Lepraria* (Lecanorales: Stereocaulaceae). *New Phytol.* **177**: 264 – 275.
67. Nguyen, K. H., Chollet-Krugler, M., Gouault, N., Tomasi, S. 2013. UV-protectant metabolites from lichens and their symbiotic partners. *Nat. Prod. Rep.* **30**: 1490 – 1508.
68. Nimis, P. L., Scheidegger, C., Wolseley, P. A. 2002. Monitoring with lichens - Monitoring lichens. An Introduction. *En*: Nimis, P. L., Scheidegger, C., Wolseley, P. A. (Eds.). *Monitoring with lichens – Monitoring lichens*. Primera edición. Kluwer Academic Publishers. Wales, UK. 1 – 4 pp.
69. Nimis, P. L., Purvis, O. W. 2002. Monitoring lichens as indicators of pollution. An introduction. *En*: Nimis, P. L., Scheidegger, C., Wolseley, P. A. (Eds.). *Monitoring with lichens – Monitoring lichens*. Primera edición. Kluwer Academic Publishers. Wales, UK. 8 – 10 pp.
70. Nishitoba, Y., Nishimura, H., Nishiyama, T., Mizutani, J. 1987. Lichen acids, plant growth inhibitors from *Usnea longissima*. *Phytochemistry* **26 (12)**: 3181 – 3185.
71. Palmqvist, K., Dahlman, L., Valladares, F., Tehler, A., Sancho, L. G., Mattsson, J.-E. 2002. CO₂ exchange and thallus nitrogen across 75 contrasting lichen associations from different climate zones. *Oecologia* **133**: 295 – 306.
72. Peksa, O., Škaloud, P. 2011. Do photobionts influence the ecology of lichens? A case study of environmental preferences in symbiotic green alga *Asterochloris* (Trebouxiophyceae). *Mol. Ecol.* **20**: 3936 – 3948.
73. Plitt, C. C. 1919. A short history of lichenology. *Bryologist* **22 (6)**: 77 – 85.
74. Poelt, J. 1994. Different species types in lichenized ascomycetes. *En*: Hawksworth, D. L. (Ed.). *Ascomycete Systematics: Problems and Perspectives in the Nineties*. Primera edición. Springer Science+Business Media. New York, USA. 273 – 278 pp.
75. Pringle, A., Chen, D., Taylor, J. W. 2003. Sexual fecundity is correlated to size in the lichenized fungus *Xanthoparmelia cumberlandia*. *Bryologist* **106 (2)**: 221 – 225.
76. Purvis, W. 2000. *Lichens*. Primera edición. The Natural History Museum. London, UK.

77. Pyatt, F. B. 1967. The inhibitory influence of *Peltigera canina* on the germination of graminaceous seeds and the subsequent growth of the seedlings. *Bryologist* **70** (3): 326 – 329.
78. Ramstad, S., Hestmark, G. 2001. Population structure and size-dependent reproductive effort in *Umbilicaria spodochoa*. *Mycologia* **93** (3): 453 – 458.
79. Rikkinen, J. 2002. Cyanolichens: an evolutionary overview. En: Rai, A. N., Bergman, B., Ramussen, U. (Eds.). Cyanobacteria in symbiosis. Primera edición. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht, Holanda. 31 – 72 pp.
80. Rikkinen, J. 2003. Ecological and evolutionary role of photobiont-mediated guilds in lichens. *Symbiosis* **34**: 99 – 110.
81. Rogers, R. W., Barnes, A. 1986. Leaf demography of the rainforest shrub *Wilkiea macrophylla* and its implications for the ecology of foliicolous lichens. *Aust. J. Ecol.* **11**: 341 – 345.
82. Rogers, R. W. 1988. Succession and survival strategies in lichens populations on a palm trunk. *J. Ecol.* **76** (3): 759 – 776.
83. Rogers, R. W. 1989. Colonization, growth, and survival strategies of lichens on leaves in a subtropical forest. *Aust. J. Ecol.* **14**: 327 – 333.
84. Rogers, R. W. 1990. Ecological strategies of lichens. *Lichenologist* **22** (2): 149 – 162.
85. Rojas-Fernández, J. A., Balza-Quintero, A., Marcano, V., Rojas, P. A., Dávila-Vera, D., Peña-Contreras, Z., Mendoza-Briceño, R. V., Palacios-Prü, E. 2008. Metabolitos secundarios de líquenes de la zona nival de la Sierra Nevada de Mérida-Venezuela y su papel en la absorción de la radiación ultravioleta. *An. Jardín Bot. Madrid* **65** (1): 59 – 72.
86. Rundel, P. W. 1969. Clinal variation in the production of Usnic Acid in *Cladonia subtenuis* along light gradients. *Bryologist* **72** (1): 40 – 44.
87. Rundel, P. W. 1978. The ecological role of secondary lichen substances. *Biochem. Syst. Ecol.* **6**: 157 – 170.
88. Ryan, B. D., Bungartz, F., Nash III, T. H. 2002. Morphology and anatomy of the lichen thallus. En: Nash III, T. H., Ryan, B. D., Gries, C., Bungartz, F. (Eds.). Lichen flora of the greater Sonoran Desert region. Vol. 1. Primera edición. Lichens Unlimited. Tempe, USA. 8 – 24 pp.

89. Sancho, L. G., de la Torre, R., Horneck, G., Ascaso, C., de los Ríos, A., Pintado, A., Wierzechos, J., Schuster, M. 2007. Lichens survive in space: results from the 2005 LICHENS experiment. *Astrobiology* **7 (3)**: 443 – 454.
90. Sapp, J. 1994. Evolution by association. A history of symbiosis. Primera edición. Oxford University Press. New York, USA. 255 p.
91. Scheidegger, C., Werth, S. 2009. Conservation strategies for lichens: insights from population biology. *Fungal Biol.-UK* **23**: 55 – 66.
92. Schneider, A. 1897. A Text-book of General Lichenology. Primera edición. Willard N. Clute & Company. Binghamton, US. 414 p.
93. Schwendener, S. 1869. Die algentypen der flechtengonidien. Programm für die rectoratsfeier der Universität. Universität buchdruckerei von C. Schultze. 47 p.
94. Seaward, M. R. D. (Ed.). 1977. Lichen Ecology. Primera edición. Academic Press Inc.. London, UK.
95. Selosse, M.-A. 2002. *Prototaxites*: a 400 MYR old giant fossil, a saprophytic Holobasidiomycete, or a lichen? *Mycol. Res.* **106**: 642 – 644.
96. Selosse, M.-A., Le Tacon, F. 1998. The land flora: a phototroph-fungus partnership? *TREE* **13 (1)**: 15 – 20.
97. Seymour, F. A.; P. D. Crittenden & P. S. Dyer. 2005. Sex in the extremes: lichen forming fungi. *Mycologist* **19 (2)**: 51 – 58.
98. Shukla, V., Upreti, D. K., Bajpai, R. 2014. Lichens to biomonitor the environment. Primera edición. Springer. New Delhi, India.
99. Sipman, H. J. M., Aptroot, A. 2001. Where are the missing lichens? *Mycol. Res.* **105 (12)**: 1433 – 1439.
100. Spribille, T., Tuovinen, V., Resl, P., Vanderpool, D., Wolinski, H., Aime, M. C., Schneider K., Stabentheiner, E., Toome-Heller, M., Thor, G., Mayrhofer, H., Johannesson, H., McCutcheon, J. P. 2016. Basidiomycete yeasts in the cortex of ascomycete macrolichens. *Science* **353 (6298)**: 488 – 492.
101. Stephenson, N. L., Rundel, P. W. 1979. Quantitative variation and the ecological role of vulpinic acid and atanorin in the thallus of *Letharia vulpina*. *Biochem. Syst. Ecol.* **7**: 263 – 267.

- 102.** Stocker-Wörgötter, E. 2010. Stress and developmental strategies in lichens. *En:* Seckbach, J., Grube, M. (Eds.). *Symbioses and stress: joint ventures in biology, cellular origin, life in extreme habitats and astrobiology* (17). 525 – 546 pp.
- 103.** Tehler, A. 1982. The species pair concept in lichenology. *TAXON* **31** (4): 708 – 714.
- 104.** Tibell, L. B. 1994. Distributions patterns and dispersal strategies of Caliciales. *Bot. J. Linn. Soc.* **116**: 159 – 202.
- 105.** Topham, P. B. 1977. Colonization, growth, succession and competition. *En:* Seaward, M. R. D. (Ed.). *Lichen Ecology*. Primera edición. Academic Press Inc.. London, UK. 33 – 68 pp.
- 106.** Upreti, D. K., Divakar, P. K., Shukla, V., Bajpai, R. (Eds.). 2015. Recent advances in lichenology. Modern methods and approaches in biomonitoring and bioprospection. Vol. 1. Primera edición. Springer. New Dehli, India.
- 107.** Weber, W. A. 1977. Environmental modification and lichen taxonomy. *En:* Seaward, M. R. D. (Ed.). *Lichen Ecology*. Primera edición. Academic Press Inc. London, UK. 9 – 29 pp.
- 108.** Wedin, M., Döring, H., Gilenstam, G. 2004. Saprotrophy and lichenization as options for the same fungal species on different substrata: environmental plasticity and fungal lifestyles in the *Stictis-Conotrema* complex. *New Phytol.* **164**: 459 – 465.
- 109.** Wetmore, C. M. Lichens and air quality in Big Bend National Park, Texas. *Bryologist* **84** (3): 426 – 433.
- 110.** Williams, G. C. 1975. Sex and evolution. Primera edición. Princeton University Press. New Jersey, USA.
- 111.** Wornik, S., Grube, M. 2010. Joint dispersal does not imply maintenance of partnership in lichen symbioses. *Microb. Ecol.* **59**: 150 – 157.
- 112.** Xu, J. 2007. Origin, evolution, and extinction of asexual fungi: Experimental tests using *Cryptococcus neoformans*. *En:* Heitman, J., Kronstad, J. W., Taylor, J. W., Casselton, L. A. (Eds.). *Sex in fungi. Molecular determination and evolutionary implications*. Primera edición. ASM Press. Washington, USA. 461 – 475 pp.
- 113.** Yahr, R., Vilgalys, R., Depriest, P. T. 2004. Strong fungal specificity and selectivity for algal symbionts in Florida scrub *Cladonia* lichens. *Mol. Ecol.* **13**: 3367 – 3378.

ANEXOS

ANEXO 1

Tabla 4. Estructuras de reproducción sexuales y asexuales de micobiontes, fotobiontes y simbióticas detectadas en hongos liquenizados. Adaptado de: Büdel & Scheidegger (2008).

Bionte en el que se desarrollan	Tipo de reproducción asociada	Estructura	Descripción
Fotobionte	Asexual o vegetativa	Zoospora	Células hijas y móviles del ficobionte.
Micobionte	Sexual o generativa	Apotecio	Ascoma en forma de copa o disco en el que el himenio se encuentra expuesto.
		Peritecio	Ascoma completamente cerrado (himenio no expuesto) con un orificio (ostiolo) a través del cual salen las ascosporas.
		Talinocarpia	Tejido generativo muy reducido generado entre las células del micobionte y el fotobionte.
		Picnoascocarpo	Tipo ontogénico especial de ascoma originado a partir de la transformación de picnidios.
		Histerotecio o lirela	Tipo especial de ascoma con la misma estructura funcional que un apotecio pero alargado.
Asexual o vegetativa	Asexual o vegetativa	Basidioma	Estructuras de reproducción sexual típicas de basidiomicetes (en las que se forman basidiosporas), las cuales ostentan diferentes formas y sólo se presenta en los basidiolíquenes.
		Talospora	Espora asexual del hongo generada en la superficie del talo o en órganos anexos.
		Picnidio	Receptáculos globosos que se generan al interior del talo y en el cual se encuentran las conidiosporas, esporas asexuales no móviles del hongo.

Tabla 4. (Cont.) Estructuras de reproducción sexuales y asexuales de micobiontes, fotobiontes y simbióticas detectadas en hongos liquenizados. Adaptado de: Büdel & Scheidegger (2008).

Bionte en el que se desarrollan	Tipo de reproducción asociada	Estructura	Descripción
		Goniocisto	Talo diminuto y granular con una capa simple paraplectenquimatososa (hifas del micobionte) y numerosas células del fotobionte.
		Fragmento	Fragmento de la parte marginal del talo que se desprende y establece para formar un nuevo talo genéticamente idéntico al talo madre.
		Filidio	Fragmento reducido, corticado, aplanado y dorsiventral generado en el margen del talo.
		Bulbillo	Estructura globosa con varias capas paraplectenquimatosas y pocas células del fotobionte.
		Blastidio	Proliferaciones pseudocorticadas generadas en fenocórtex superior o inferior.
		Isidio	Protuberancia generada en el córtex superior que tiene parte del córtex superior y parte de la capa de fotobiontes.
Simbiótico (ambos biontes en conjunto)	Asexual o vegetativa	Pseudoisidio	Estructura en forma de isidio pero sin capa de fotobiontes.
		Polisidio	Protuberancia corticada producto del sobrecrecimiento del talo.
		Esquizidio	Porciones aplanadas compuestas de córtex superior y capa de fotobiontes.
		Soredio	Acumulación no corticada de hifas y células de fotobionte originada en la médula.
		Consoredio	Agregaciones de soredios incompletamente separados.
		Parasoredio	Acumulación de córtex desintegrado y capa de fotobiontes.
		Soredio isidioide	Protuberancia secundaria corticada producida en espacios similares a la soralia.
		Dactilidio	Protuberancia fenocorticada compuesta de córtex superior y calpa de fotobiontes.
		Tlaidio	Estructura similar a un isidio que en su interior produce gránulos similares a soredios.

GLOSARIO

Aposimbiótico: estado no liquenizado, en el que el micobionte y/o el fotobionte se encuentran fuera de la relación simbiótica (aunque no necesariamente en vida libre, también se refiere a cada bionte por separado en condiciones de cultivo en el laboratorio).

Bionte: cada uno de los organismos que viven como parte de la relación simbiótica de liquenización. Se refiere tanto al (los) micobionte (s) como al (los) fotobionte (s).

Cefalodio: acumulación de células de cianobacterias en una capa o zona diferente a la capa de fotobiontes en el talo de un liquen cuyo fotobionte principal es una alga.

Cianobionte: cianobacteria involucrada en la relación liquénica.

Córtex: capa pseudoparenquimática o prosoplenquimática formada únicamente por hifas del micobionte. Se encuentra en la parte más externa del talo y normalmente actúa como protectora del mismo. Se distinguen dos tipos: córtex inferior (si se encuentra en la parte abaxial del talo) y córtex superior (que se encuentra en la parte adaxial del talo).

Fenocórtex (fenocorticado): capa similar al córtex pero que contiene células muertas del fotobionte.

Ficobionte: se refiere al fotobionte cuando éste es un alga.

Fotobionte: bionte fotosintético involucrado en la relación liquénica. Normalmente se usa este término para no discriminar entre fotobionte y cianobionte.

Fotosimbiodema: tipo especializado y morfológicamente diferenciado de cefalodio, en el que su morfología difiere notablemente del hongo liquenizado con su fotobionte principal (alga).

Metabolitos primarios: compuestos intracelulares producidos por el alga o por el hongo que comúnmente son solubles en agua, como las proteínas, aminoácidos, polioles, carotenoides, polisacáridos y vitaminas. Estos normalmente se encuentran en cada bionte en estado aposimbótico.

Metabolitos secundarios: compuestos orgánicos extracelulares que se depositan en la superficie de las hifas. Comúnmente no son solubles en agua y son producidos por el hongo como respuesta a su relación fisiológica con el alga.

Micobionte: hongo (ascomycete o basidiomycete) involucrado en la relación liquénica.

Poiquilohídrico: organismo que no tiene mecanismos para regular el contenido de agua de su interior y depende exclusivamente de la humedad del ambiente externo.

Quimiotipo: grupo sin rango taxonómico dentro de un taxón (generalmente una especie) con los mismos metabolitos secundarios.

Quimiosíndrome: conjunto de metabolitos secundarios biogenéticamente relacionados producidos por una especie.

Soralia: espacio físico en el que se hace la rotura del córtex superior a través de la cual salen los soredios formados en la médula.

Talo: cuerpo vegetativo de un hongo liquenizado.