

LIQUENES DE CHILE I.

Jorge Redon F.

Instituto de Oceanología.

Facultad de Medicina. Universidad de Valparaíso
Casilla 13-D - Viña del Mar - Chile

Der Alexander von Humboldt - Stiftung für Ihre
grosse Unterstützung in Dankbarkeit gewidmet.

RESUMEN

La presente publicación constituye el inicio de una serie destinada a caracterizar aspectos generales de los líquenes y a describir los taxa que han sido reconocidos para Chile. En esta primera parte se analizan los siguientes capítulos: 1. Introducción; 2. Historia; 3. Morfología y 4. Reproducción y desarrollo.

1. INTRODUCCION

El objetivo de esta publicación consiste en iniciar una serie destinada a revisar, integrar y resumir el conocimiento existente sobre los líquenes en general y sobre los líquenes chilenos en particular. Esta tarea se justifica, debido a la amplia distribución de estos organismos y a las escasas publicaciones disponibles en idioma castellano.

Los líquenes están constituidos por un hongo (micobionte) y un alga (ficobionte) que se desarrollan en íntima simbiosis. La morfología, fisiología y ecología del líquen son, no obstante, diferentes a las de sus dos componentes y corresponden a un tercer organismo, con características propias y fácilmente individualizable. Debido a que en la gran mayoría de los casos, el micobionte realiza el principal aporte estructural y forma los cuerpos reproductores, se le debe considerar como hongo, fundamentalmente Ascomycetes, adaptado a una forma de nutrición autotrófica. En este sentido, representan un extraordinario ejemplo de convergencia evolutiva fisiológica.

A nivel mundial, se estima que existen unas 16.000 especies de hongos Ascomycetes liquenizados (Henssen und Jahns, 1974), en tanto que, los Ascomycetes no liquenizados suman alrededor de 50.000 especies (Müller und Löffler, 1971). En consecuencia, alrededor de un tercio del total de los Ascomycetes han elegido la alternativa simbiótica como forma de vida.

Los líquenes muestran una alta plasticidad

SUMMARY

[*Lichens of Chile*]

This paper begins a series about lichenological studies in order to characterize general aspects of these organisms and to describe the Chilean lichens. The first part concern to the following chapters: 1. Introduction; 2. History; 3. Morphology, and 4. Reproduction and Development.

ecológica, colonizando los más variados sustratos, tales como superficies rocosas, corteza de plantas leñosas y tierra, extendiéndose desde las altas cumbres hasta las zonas intermareales litorales y desde regiones ecuatoriales hasta las polares. Exhiben una alta diversidad morfológica, que comprende desde imperceptibles y tenues costras hasta los grandes representantes foliosos o filamentosos que superan los 50 cm de diámetro o de longitud. Muchas veces contienen pigmentos que les otorgan vistosos colores, destacándose sobre el sustrato, por lo que difícilmente pueden ser confundidos con otros organismos, tales como hongos no liquenizados, algas terrestres, musgos o hepáticas.

El cuerpo vegetativo, denominado *talo*, está formado por hifas fúngicas entrelazadas o constituyendo seudotejidos simples. No existen mecanismos de regulación para la absorción y pérdida de agua o iones, dependiendo completamente de los cambios ambientales, por lo cual, ecológicamente, son muy selectivos a nivel específico. En comparación con otros grupos de plantas, sin embargo, son resistentes a condiciones ambientales severas. Por ello, se han convertido en colonizadores exitosos de regiones polares y desérticas.

Otra característica distintiva de los líquenes consiste en la producción de sustancias químicas que se depositan en forma de cristales sobre las hifas fúngicas. Estas sustancias liquénicas desempeñan un rol importante en las investigaciones taxonómicas y evolutivas realizadas sobre ellos.

La reproducción de los líquenes se efectúa mediante esporas producidas en cuerpos fructíferos

llamados *ascocarpos*⁽¹⁾. Cuando las esporas encuentran un habitat apropiado, germinan originando un micelio reducido. Este micelio no continúa su desarrollo, a menos que las algas que constituyen el ficobionte lleguen casualmente al retículo miceliano y sean retenidas por él. También pueden reproducirse asexualmente por diasporas vegetativas y por fragmentación talina.

El crecimiento de los líquenes es lento, especialmente en las formas crustosas. En regiones frías del planeta, se ha calculado que algunos talos pueden haber alcanzado edades superiores a 4500 años. Esta propiedad ha sido utilizada en la datación de los sustratos rocosos en que se desarrollan.

2. HISTORIA

Los líquenes son probablemente conocidos por el hombre desde épocas muy antiguas. El creador del término "líquen", sin embargo, parece haber sido Teofrasto, discípulo de Aristóteles que vivió entre los siglos IV y III A.C. y a quien se considera el padre de la botánica. Teofrasto asignó este nombre a especies que crecían sobre la corteza de olivos. Posteriormente, en el siglo primero de nuestra Era, *Discorides* y *Plinio* describieron dos especies, que seguramente corresponden a *Rocella tinctoria* y *Usnea barbata*. A continuación, se produce un considerable hiato en la historia de la liquenología; durante varios siglos no se registran contribuciones, etapa que termina con el Renacimiento científico iniciado en Europa a partir del siglo XVI.

Entre los años 1565 y 1798 se efectuaron diversos aportes a través de autores tales como *Mattioli*, *Cesalpino*, *Camerarius*, *Clusius*, *C. Bauhin* y *J. Bauhin*, quienes describieron algunas especies pertenecientes a los géneros *Sticta*, *Usnea*, *Cetraria* y *Cladonia*. *Morrison* (1680-1715) consideró a los líquenes como desechos de árboles, rocas y tierra y los clasificó junto a los musgos en el grupo *Muscofungi*. *Malpighi* en 1686 observó y describió los *soralios*. *Tournefort* (1719) los clasificó en la Clase *Lichenes* y describió 46 especies, aunque entre éstas ubicó una hepática, un musgo y un helecho. En 1729 *Micheli* creó un sistema con 38 Ordenes, basado en el aspecto y consistencia del talo y en la posición de apotecios y *soralios*; consideró a los apotecios como receptáculos florales y a los *soralios* como semillas. *Häll* (1751) clasificó nuevamente a los líquenes junto con los musgos. En 1753 *Linneo* creó un sistema poco adecuado, estableciendo un género dividido en 7 y, posteriormente, en 9 grupos. Consideró a los apotecios como órganos reproductores masculinos y a los *soralios* como femeninos.

Dillenius (1763) pensaba que los *soralios* corresponden al polen de las plantas superiores. Ese mismo año, *Adanson* reunió acertadamente a los líquenes con los hongos. En 1779 *Weber* investigó la estructura de los apotecios. El mismo año, *Georgi* realizó análisis químicos del talo que le permitió descubrir aceites, resinas, gomas, sales y sílice. *Hoffman*, en 1786 supuso que los *soredios* eran semillas, en tanto que *Relham* (1788) sostuvo que los *soralios* eran órganos reproductores masculinos y los apotecios, femeninos. En 1798 *De Candolle* realizó experimentos tendientes a demostrar la forma de nutrición de los líquenes.

En 1791 comienzan las investigaciones de *Acharius*, a quien se considera como padre de la liquenología. Su mayor mérito consistió en fundamentar adecuadamente los estudios sobre estos organismos. Realizó análisis cuidadosos de apotecios, *soralios* y *soredios*. Además, creó una serie de términos de uso actual, tales como *podocio*, *talo*, *apotecio*, *soredio*. En 1808 *Berzelius* descubrió la *liquenina*, sustancia equivalente al almidón que se deposita en algunos órganos talinos. *E. Fries* (1821) clasificó los líquenes en *Gimnocárpicos* y *Angiocárpicos*, basándose en la estructura de los apotecios. *Fee* (1824) estableció un sistema dividido en 18 Ordenes y 66 géneros, utilizando caracteres talinos. En el mismo año, *Eschweiler* distinguió las diferentes formas que presentan las esporas, aunque no tuvo éxito sistemático al tratar de aplicar este carácter en la clasificación. En 1825, *Wallroth* observó por vez primera los *gonidios* (ficobiontes) y distinguió entre líquenes *homómeros* y *heterómeros*. En 1831 *E. Fries* determinó la presencia de ficobiontes de vida libre.

Los autores anteriormente citados estudiaron las estructuras del talo liquénico solo por medio de lupas. El empleo del microscopio compuesto permitió a la liquenología entrar en una nueva etapa. En 1846 *De Notaris* demuestra la importancia de las esporas para la clasificación de los géneros. Fue seguido en esta línea por *Massalongo* (1853) y *Körber* (1865). *Nylander* (1858), quien se acercó bastante a la teoría dualista (que considera al líquen formado por dos organismos diferentes) aunque más tarde fue su encarnizado opositor, también utilizó las esporas en los procesos de clasificación y determinación taxonómicas, describiendo más de 3.000 nuevas especies para la ciencia; además, descubrió las reacciones colorimétricas del talo que ocurren como consecuencia de la aplicación de determinados reactivos, tan útiles en la determinación taxonómica. *Stizenberger*, entre los años 1858 y 1860 y *Th. Fries* y *Mudd* en 1861, enfatizaron nuevamente el valor y el significado de las esporas en los estudios sistemáticos.

En 1866 *De Bary* emitió tímidamente la hipótesis de que ciertos líquenes consistían en algas penetradas por filamentos de hongos. Sin embargo, no avanzó mayormente en esta dirección, correspondiendo a *Schwendener* el mérito de haber desarrollado la hipótesis dualista, a través de dos Memorias célebres publicadas en 1867 y 1869. Esta teoría encontró

(1) En los escasos *Basidiomycetes* liquenizados existentes (por ejemplo: *Cora pavonia*) el cuerpo fructífero se denomina *basidiocarpo*.

tenaces opositores entre investigadores de renombre, hasta que **Bonnier** (1889) aportó la mejor confirmación a esta hipótesis al lograr la síntesis de un líquen a partir de sus componentes individuales.

En 1903 **Zahlbruckner** y **Fünfstück** contribuyeron con el capítulo de los líquenes a la obra monumental de **Engler** y **Prantl** denominada "Die natürlichen Pflanzenfamilien". Este trabajo importante fue ampliado y editado por segunda vez en 1926. En él, **Zahlbruckner** desarrolló un nuevo sistema de clasificación que tuvo gran aceptación y fue ampliamente utilizado. En 1922 se inició la publicación del "Catalogus Lichenum Universalis" de **Zahlbruckner**, finalizada en forma póstuma en 1940 y que comprende 10 tomos que consignan los nombres y referencias de los taxa descritos hasta esa fecha. Posteriormente, **Mackenzie Lamb** completó este Catálogo hasta el año 1962.

Hesse (1904) y principalmente **Zopf** (1907) iniciaron en forma sistemática las investigaciones sobre el contenido químico de los líquenes, aislando numerosas sustancias características de estos organismos. Posteriormente, **Asahina** (1933-1938) explicó las reacciones colorimétricas descubiertas por **Nyländer** y junto con **Shibata** (1954) publicó un importante volumen sobre las sustancias líquénicas. El más moderno estudio en este sentido ha sido publicado por **Culberson** (1969).

Los estudios sobre ecología de líquenes se han desarrollado con gran intensidad en las últimas tres décadas. Entre las muchas publicaciones sobre este tema, destaca el aporte de **Barkman** (1958) sobre ecología y fitosociología de líquenes epífitos. Importantes contribuciones en ecofisiología han sido realizadas por **Lange** (1965) y colaboradores desde hace unos veinte años.

Desde 1950 **Santesson** ha venido realizando interesantes estudios en taxonomía líquénica, siendo el primero en proponer la inclusión de los líquenes dentro del sistema de los hongos. Este punto de vista, aceptado por la mayoría de los líquenólogos modernos, ha sido reafirmado por **Henssen** (1974), con el apoyo de sus estudios sobre la ontogenia de los ascocarpos. Entre las muchas contribuciones

modernas a la taxonomía, cabe mencionar las de **Mackenzie Lamb** (1963), **Hale** (1967), **Poelt**, (1969), **Ahti**, (1961), **Ahmadjian** (1967) por su parte, ha efectuado valiosos estudios sobre taxonomía, fisiología y cultivo de ficobiontes.

3. MORFOLOGIA

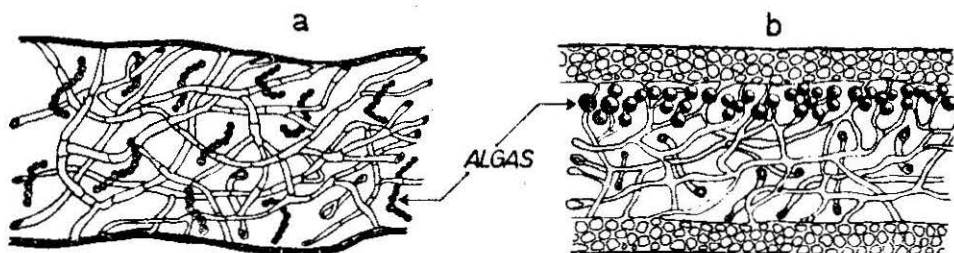
Un líquen considerado en su más simple organización morfológica está constituido por las células de un alga (ficobionte), impropriamente llamadas **gonidias**, envueltas por las células de un hongo (micobionte). Las hifas fúngicas pueden rodear las células algales (**apresorios**) o penetrar en su interior (**haustorios**). En algunos pocos casos, las algas se distribuyen a través de todo el espesor del talo (**líquenes homómeros**), en tanto que en la mayoría de las especies éstas ocupan un estrato delimitado entre la médula y la corteza (**líquenes heterómeros**) (Figura N° 1)

Schwendener (1867) fue el primero en demostrar que los cuerpos verdes del talo líquénico, llamados en esa época **gonidias** o **gonidios**, eran realmente algas clorófitas o cianófitas, semejantes a aquellas de vida libre. Hasta el momento se han descrito alrededor de 30 géneros de algas, presentes en líquenes en condición de ficobiontes (**Ahmadjian**, 1967) (Tabla 1, Figura 2).

Aproximadamente dos tercios de los géneros de algas que se comportan como ficobiontes corresponden a clorófitas, en tanto que, el tercio restante está representado por cianófitas. Los géneros más comunes de clorófitas son **Trebouxia** y **Trentepohlia**; entre las cianófitas predomina el género **Nostoc**. Se estima que el 8% de los líquenes escandinavos contiene algas cianófitas, el 9% algas clorófitas del género **Trentepohlia** y el 83% algas clorófitas de otros géneros, siendo dominante **Trebouxia**. En los trópicos, la proporción de los ficobiontes es la siguiente: 5 a 10% algas cianófitas; 90 a 95% algas

FIGURA N° 1

Corte transversal de un líquen homómero (A) y de un líquen heterómero (B)



clorófitas del género *Trentepohlia* y las restantes, algas clorófitas de otros géneros. La mayoría de los ficobiontes también existen como organismos de vida libre en la naturaleza; solamente los representantes del género *Coccombryx* y algunas especies de *Trebouxia* y *Coccomyxa* no se han encontrado hasta ahora en estado libre.

TABLA 1

Algunos géneros de algas presentes en líquenes como ficobiontes (según Henssen und Jahns (1974), modificado).

Género de algas	Géneros de líquenes
CYANOPHYTA	
<i>Gloeocapsa</i>	<i>Thyrea</i>
<i>Hyella</i>	<i>Arthopyrenia</i>
<i>Dichothrix</i>	<i>Placynthium</i>
<i>Nostoc</i>	Collemataceae, Pannariaceae, Peltigeraceae
<i>Scytonema</i>	<i>Coccomyxa</i> , <i>Cora</i> , <i>Erioderma</i> , <i>Heppia</i> , <i>Parmeliella</i> , <i>Polychidium</i> , <i>Zahbrucknerella</i>
<i>Stigonema</i>	<i>Spilonema</i>
CHLOROPHYTA	
<i>Chlorococcum</i>	<i>Bacidia</i>
<i>Chlorella</i>	<i>Calicium</i> , <i>Lecidea</i>
<i>Coccomyxa</i>	<i>Baeomyces</i> , <i>Peltigera</i>
<i>Gloeocystis</i>	<i>Gyalecta</i>
<i>Myrmecia</i>	<i>Bacidia</i> , <i>Catillaria</i> , <i>Dermatocarpon</i> , <i>Lecidea</i> , <i>Psoroma</i> , <i>Verrucaria</i>
<i>Pseudochlorella</i>	<i>Lecidea</i>
<i>Trebouxia</i>	<i>Alectoria</i> , <i>Buellia</i> , <i>Caloplaca</i> , <i>Cetraria</i> , <i>Cladonia</i> , <i>Lecanora</i> , <i>Lecidea</i> , <i>Parmelia</i> , <i>Physcia</i> , <i>Ramalina</i> , <i>Stereocaulon</i> , <i>Umbilicaria</i> , <i>Usnea</i> , <i>Xanthoria</i>
<i>Cephaleuros</i>	<i>Strigula</i>
<i>Chlorosarcina</i>	<i>Lecidea</i>
<i>Coccombryx</i>	<i>Lecidea</i> , <i>Verrucaria</i>
<i>Phycopeltis</i>	<i>Arthonia</i> , <i>Mazosia</i> , <i>Opegrapha</i> , <i>Porina</i> , <i>Trichothelium</i>
<i>Physolinum</i>	<i>Coenogonium</i>
<i>Pleurococcus</i>	<i>Dermatocarpon</i> , <i>Endocarpon</i> , <i>Lecidea</i> , <i>Thelidium</i> , <i>Verrucaria</i>
<i>Pseudopleurococcus</i>	<i>Verrucaria</i>
<i>Stichococcus</i>	<i>Calicium</i> , <i>Chaenotheca</i> , <i>Coniocybe</i> , <i>Lepraria</i>
<i>Trentepohlia</i>	<i>Chaenotheca</i> , <i>Cystocoleus</i> , <i>Arthoniaceae</i> , <i>Graphidaceae</i> , <i>Gyalectaceae</i> , <i>Lecanactidaceae</i> , <i>Opegraphaceae</i> , <i>Pyrenulaceae</i> , <i>Roccellaceae</i>
XANTHOPHYTA	
<i>Heterococcus</i>	<i>Verrucaria</i>
PHAEOPHYTA	
<i>Petroderma</i>	<i>Verrucaria</i>

La identificación específica de las algas en el talo líquénico es, a menudo, difícil, debido a que las colonias de algas han sido modificadas por el hongo hasta el punto de ser irreconocibles. Hasta el momento, pocos ficobiontes han sido identificados a la luz de la moderna taxonomía algológica, por lo cual, será necesario reexaminar en el futuro muchas publicaciones sobre taxonomía y sistemática de líquenes.

Dentro de un mismo género, por ejemplo, *Pseudocyphellaria*, se presentan especies con cianófitas o clorófitas como ficobiontes, sin que ello represente una modificación de los hábitos respectivos.

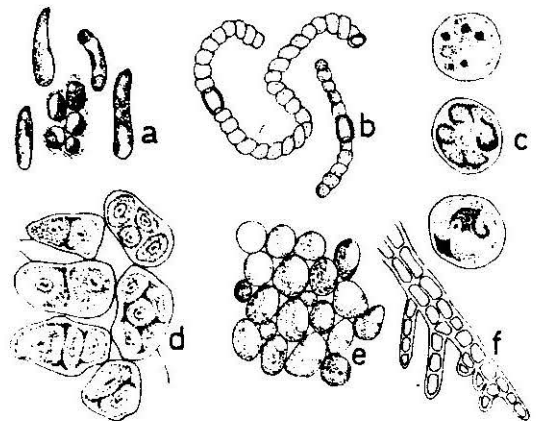
Generalmente, la forma del talo está determinada por el micobionte y las algas ocupan un estrato definido y bien delimitado, dentro del cual, se reproducen por simple división o, menos frecuentemente, por acinetos o aplanosporas. En algunos casos pueden formar parte de órganos tales como los soralios y cefalodios y, más raramente, estar presentes en el himenio de los ascocarpos.

La especificidad del ficobionte respecto al micobionte es variable. En la familia Collemataceae el micobionte se asocia solamente con algas del género *Nostoc*, en tanto que, en la familia Stictaceae puede hacerlo con cianófitas o clorófitas.

Los ficobiontes pueden ser cultivados independientemente en medios líquidos adecuados sin mayor dificultad, siendo entonces posible una segura identificación.

FIGURA Nº 2

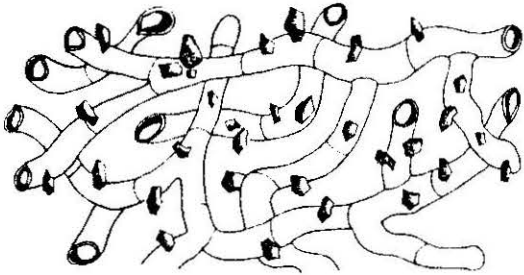
Algunos representantes más comunes de algas que actúan como ficobiontes: a) *Coccomyxa*; b) *Nostoc*; c) *Trebouxia*; d) *Coccombryx*; e) *Chlorella*; f) *Stigonema*.



El segundo constituyente de la simbiosis líquénica es el hongo (micobionte). Las hifas fúngicas están constituidas por células segmentadas y alargadas, usualmente blancas o translúcidas, poco frecuentemente negras y carbonizadas o impregnadas con pigmentos de color amarillo o anaranjado. (Figura N° 3).

FIGURA N° 3

Hifas fúngicas con cristales de sustancias líquénicas en su superficie



El contenido celular de las hifas es difícil de observar y los núcleos son extremadamente pequeños y contienen un número haploide de cromosomas, que aparentemente fluctúa entre 6 y 8. La pared de las hifas llega a ser muy gruesa debido a un proceso de gelificación.

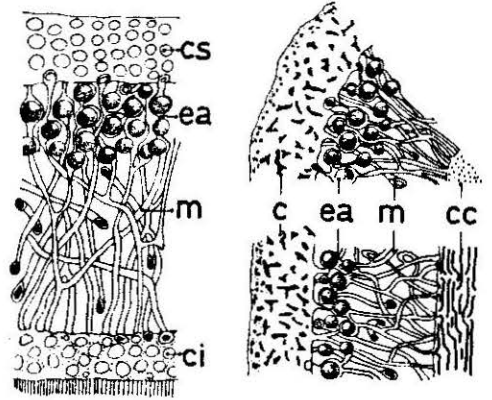
Los micobiontes pertenecen en su gran mayoría a los Ascomycetes, aunque se encuentran tan modificados que no resulta posible identificarlos con hongos de vida libre, a pesar de que conservan la reproducción sexual. A través de la morfología de sus ascocarpos y esporas es posible relacionarlos con distintos grupos de Ascomycetes, a los que probablemente han pertenecido las formas ancestrales. Alrededor de unas 20 especies de líquenes poseen micobiontes pertenecientes a los Basidiomycetes.

El cuerpo vegetativo de los líquenes, denominado **talo**, presenta generalmente un aspecto diferente al de sus biontes considerados individualmente. Está formado por pseudotejidos llamados **plecténquimas**, los cuales se pueden agrupar en cinco categorías principales: **plecténquimas típicos**, **p. anticlinales**, **p. periclinales**, **paraplecténquimas** y **prosoplecténquimas**. (Figura No 4).

A diferencia de los talos homómeros, en los que no existe estratificación, en los talos heterómeros es posible reconocer tres unidades estructurales claramente diferenciables: **corteza**, **médula** y **estrato algal**. (Figura N° 5)

FIGURA N° 5

Estructura de líquenes heterómeros: **c)** corteza; **cs)** corteza superior; **ea)** estrato algal; **m)** médula; **ci)** corteza inferior; **cc)** cordón central.



El talo líquénico se puede clasificar en tres categorías principales, de acuerdo a su forma: **crustoso**, **folioso** y **fruticuloso**. (Figura N° 6). Existen,

FIGURA N° 4

Seudotejidos presentes en los talos líquénicos: **a)** Plecténquimas típicos, **b)** p. anticlinales, **c)** p. periclinales, **d)** paraplecténquimas y **e)** prosoplecténquimas.

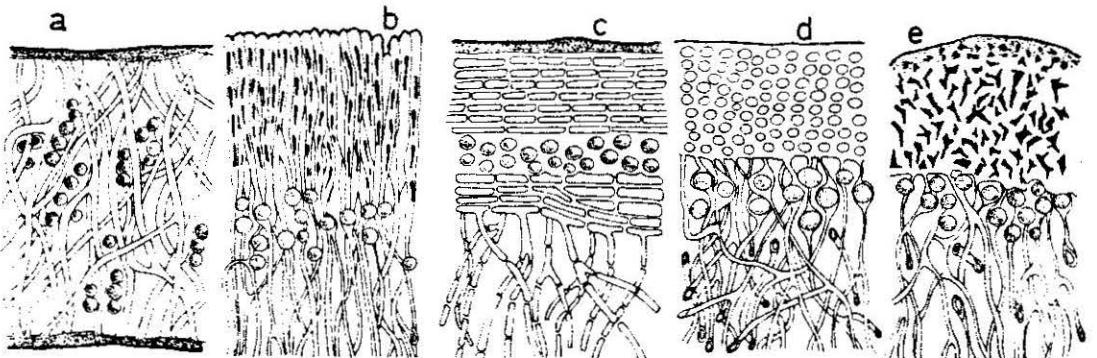
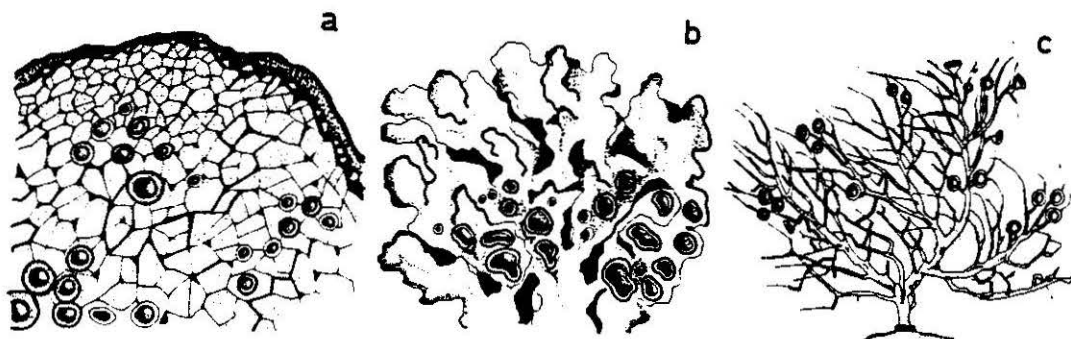


FIGURA N° 6

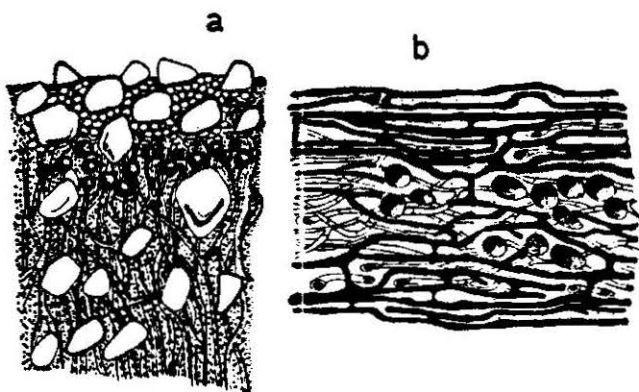
Talos crustoso (a); folioso (b) y fruticulososo (c)



sin embargo, numerosas formas de transición entre estos tres tipos principales, tales como talos **placoides**, que representan una transición entre crustosos y foliosos y talos **pulvinados**, intermediarios entre crustosos y fruticulosos. Los líquenes crustosos pueden ser **homómeros** o **heterómeros** y se adhieren íntimamente al sustrato a través de las hifas de la médula, creciendo como una costra en la superficie de rocas o cortezas leñosas (**epilíticos** y **epifloédicos**, respectivamente) o penetrando al interior de estos sustratos (**endolíticos** y **endofloédicos**, respectivamente). (Figura N° 7).

FIGURA N° 7

Líquenes endolíticos (a) y endofloédicos (b)



Los líquenes foliosos se caracterizan por presentar una estructura **dorsiventral** y **aplanada**, siendo su mayor parte **heterómeros**. Es posible distinguir dos grupos: **forma típica**, lobulada o laciniada y fijada al sustrato por medio de **ricines** o **tomento** y **forma umbilicada**, adherida al sustrato por medio de un **ombligo central** o **gonfo**. Los talos foliosos poseen, por lo general, **corteza superior** e **inferior**. (Figura N° 8).

Los talos fruticulosos son siempre **heterómeros** y crecen **erguidos** sobre el sustrato, como pequeños **arbolitos**, o como **filamentos colgantes** de las ramas. El eje central y las ramificaciones pueden ser **cilíndricos** o **aplanados**. En algunos representantes existe un **talo primario**, crustoso, escamoso o folioso y un **talo secundario** fruticulososo, que puede ser un **podocio** o un **seudopodocio** (Figura N° 9). En algunos casos, el podocio puede terminar en una **copa (escifo)**, sobre la que se desarrollan los **ascocarpos**; en otros casos puede presentar **ápices aguzados** (Figura N° 10).

El talo fruticulososo se caracteriza por su estructura **radial**, por ser **huevo** o **sólido** y **cilíndrico** o **aplanado** en **sección transversal**. (Figura N° 11).

En cualquiera de las formas de crecimiento exhibidas por los líquenes, puede presentarse modificaciones **talinas** regulares, llamadas **organos anexos**, descritas en la **Tabla 2** y representadas en la **Figura N° 12**.

Algunos líquenes crustosos y escamosos desarrollan una **delgada capa** de hifas carbonizadas por debajo del talo, que se proyecta más allá del margen, denominada **hipotalo** o **protalo**. (Figura N° 13).

FIGURA N° 8

Talos foliosos: formas típica (a y b) y umbilicada (c y d)

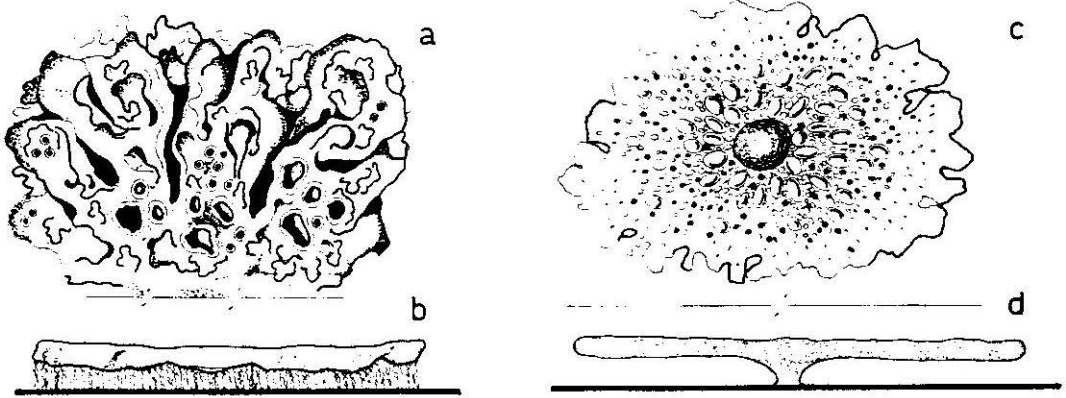


FIGURA N° 9

Talos primario y secundario en el género Cladonia

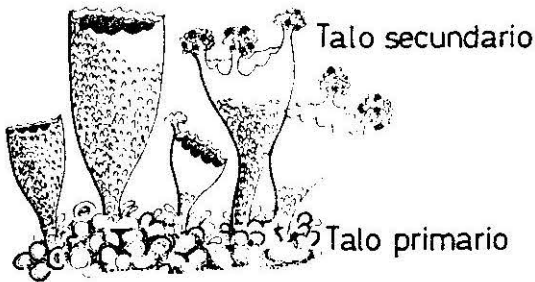


FIGURA N° 10

Diferentes tipos de podocios en el género Cladonia. a), c) y e) sin escifos; b), d), f) y g) con escifos.

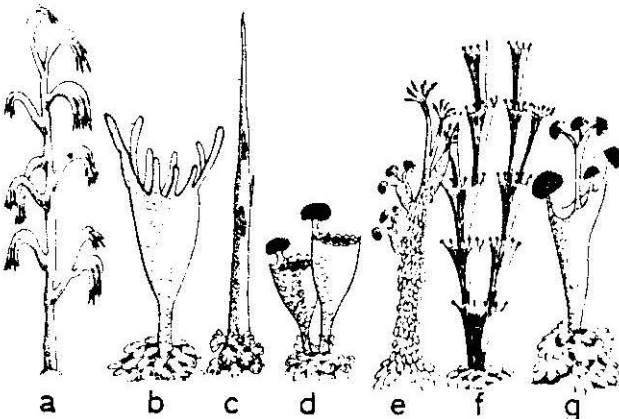


FIGURA N° 11

Simetría radial del talo fruticuloso: c) corteza; ea) estrato algal; m) médula; cc) cordón central

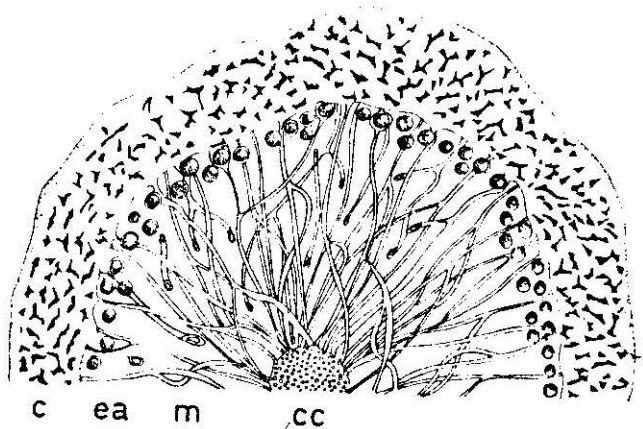


TABLA 2

Principales órganos anexos presentes en los líquenes.

Cefalodios = Organos variados morfológicamente, externos o internos, consistentes en agrupaciones de algas cianófitas. Se presentan en especies cuyo ficobionte es un alga clorófitas. Su función es la fijación de nitrógeno atmosférico (Figuras N°s 12-a y 12-b).

Cifelas = Poros revestidos por una membrana, ubicados en la superficie inferior de algunos líquenes foliosos. Parecen tener una función de aireación, relacionada con la respiración. (Figura N° 12-c).

Cilios = Organos filamentosos ubicados en el borde del talo o en el margen de algunos ascocarpos. Podrían funcionar en el proceso de retención o condensación de agua. (Figura Nº 12-d).

Ricines = Organos constituidos por conjuntos de hifas ubicadas en la superficie inferior de algunos líquenes. Permiten la fijación al sustrato. (Figura Nº 12-e).

Seudocifelas = Poros más pequeños e irregulares que las cifelas, sin membrana, presentes en la superficie superior o inferior de algunos líquenes, probablemente ejerciendo igual función que las cifelas. (Figura Nº 12-f).

Tomento = Conjunto de pelos simples ubicados en la superficie inferior o superior de algunos talos foliosos, constituidos por hifas no compactadas.

FIGURA Nº 13

Hipotalo o protalo en Buellia

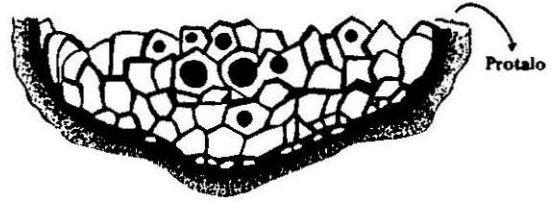
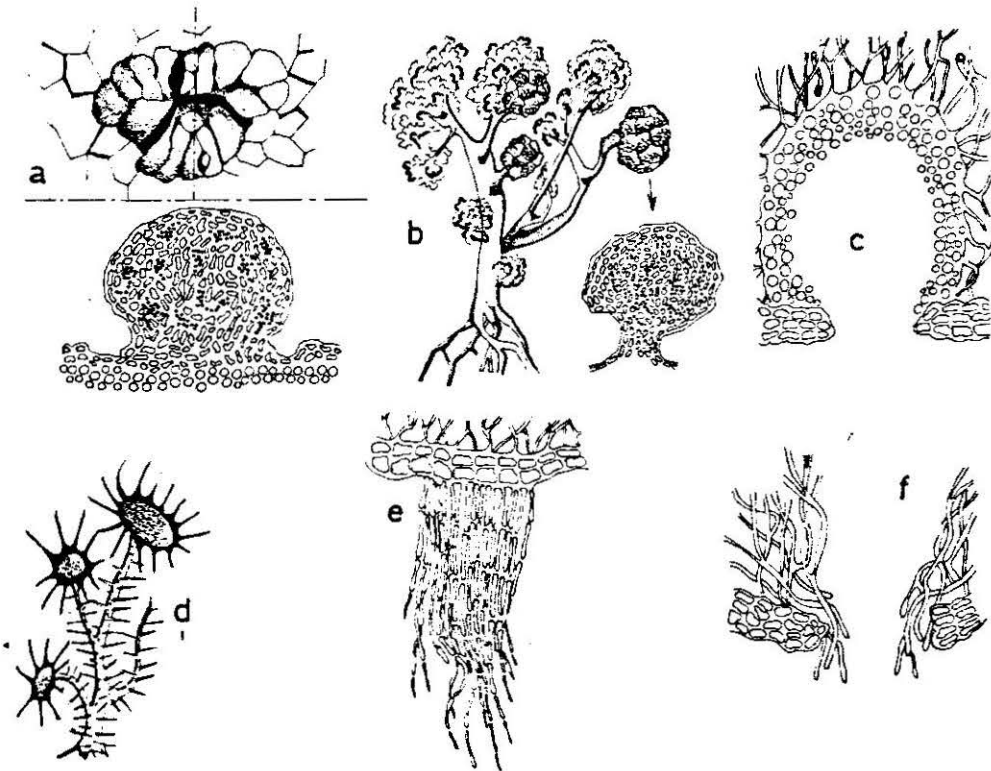


FIGURA Nº 12

Organos anexos presentes en los líquenes: cefalodios externos en Placopsis (a) y Stereocaulon (b); cifelas (c) en Stictia; cilios (d) en Usnea; ricines (e) en Peltigera; pseudocifelas (f) en Pseudocyphellaria.

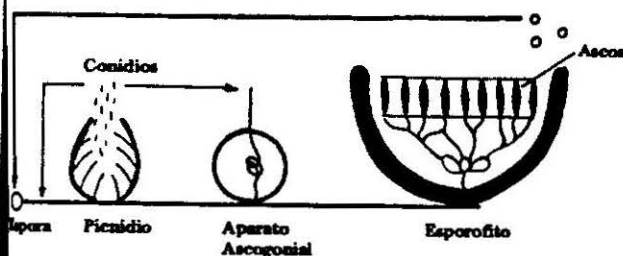


4.- REPRODUCCION Y DESARROLLO.

La reproducción en los líquenes tiene lugar a través de procesos sexuales o asexuales. Los primeros tienen lugar cuando se completa el ciclo vital de hongo y se originan los cuerpos fructíferos que contienen las esporas (Figura N° 14)

FIGURA N° 14

Esquema básico de la reproducción sexual en los Ascomycetes.



La mayoría de los líquenes son Ascomycetes liquenizados, cuyos cuerpos fructíferos se denominan ascocarpos. Existen diversos tipos de ascocarpos de acuerdo a su forma y estructura. (Tabla 3, Figura N° 15).

TABLA 3

Clasificación de los diversos tipos de ascocarpos.

apotecios
macedios
discoidales
lecanorinos
lecideinos
biatorinos
zeorinos
peritecios
histerotecios o lirelas
seudotecios

Los ascocarpos indicados en la Tabla 3, con excepción de los seudotecios, pertenecen a un grupo de hongos denominados Ascohimeniales (Nannfeldt, 1932), que se caracterizan por la presencia de un himenio o tecio. El himenio está constituido por hifas estériles denominadas paráfisis y parafisoides, entre las cuales se ubican los ascos que contienen las esporas (Figura N° 16). Los seudotecios, por el contrario, carecen de himenio y verdaderas paráfisis, estando formados por un estroma provisto de lóculos o cavidades dentro de las cuales se disponen los ascos. Existen muy pocos líquenes con seudotecios, los

cuales pertenecen al grupo de hongos Ascoloculares (Nannfeldt, 1932).

Los apotecios llamados macedios generalmente se ubican en el extremo de estípites y se caracterizan por que los ascos se desintegran en la madurez y las esporas se ubican en el himenio constituyendo una masa carbonosa. Este tipo de apotecio es característico y exclusivo del Orden Caliciales (Figura N° 15-a).

Los apotecios discoidales, generalmente sésiles, más raramente inmersos, a veces en el extremo de podocios o seudopodocios, se distinguen entre sí por el color y por la naturaleza del margen. Los apotecios lecanorinos (Figura N° 15-b), se caracterizan por presentar un margen talino provisto de algas, que rodea al himenio; el epitecio puede ser carbonoso o pigmentado, originando discos negros o de variados colores. En los apotecios lecideinos (negros) o biatorinos (coloreados) existe un margen propio que rodea al himenio, desprovisto de algas y falta un margen talino (Figura N° 15-c). Los apotecios zeorinos, característicos del Orden Gyalectales, se caracterizan por la presencia de un margen propio y de un margen talino.

Los peritecios son ascocarpos en forma de botella, más pequeños que los apotecios, generalmente inmersos, provistos de un poro u ostiolo a través del cual son eyectadas las esporas. En este proceso participan un conjunto de hifas cortas, denominadas perifísias, que se ubican en el canal del ostiolo, cuya función es empujar las esporas hacia el exterior. Los peritecios poseen un paratecio coriáceo de color oscuro que rodea totalmente al himenio. A veces, existe además un estrato talino carbonizado, llamado involucrélo, que rodea parcialmente al paratecio en su parte superior (Figura N° 15-d). Los Ordenes Sphaeriales y Verrucariales forman solamente peritecios como cuerpos fructíferos.

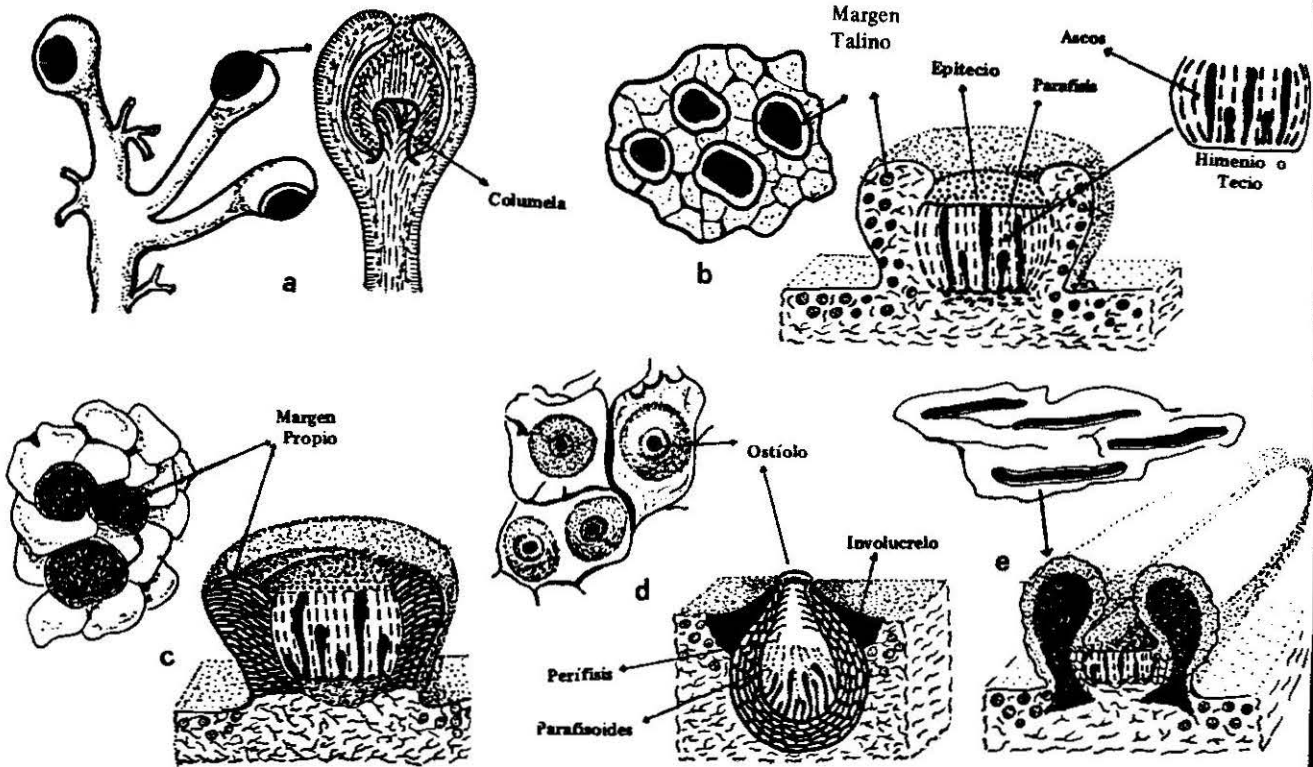
Los histerotecios o lirelas son apotecios o peritecios, lineales o ramificados, que se han alargado considerablemente, transformándose el disco o el poro en una ranura, generalmente delimitada por un paratecio carbonoso. Las familias Graphidaceae y Opegraphaceae, no relacionadas filogenéticamente entre sí, generan exclusivamente este tipo de ascocarpo. (Figura N° 15-e).

La morfología y anatomía de los ascocarpos juega un rol muy importante en la taxonomía de los líquenes, ya que a diferencia de los hongos no liquenizados, tienden a ser perennes, esporulando por períodos de varios años.

La ontogenia de los ascocarpos ha resultado ser un carácter muy útil en la clasificación de los hongos liquenizados (Henssen und Jahns, 1974). Desafortunadamente, la apariencia del himenio o la estructura de los ascos en la madurez no pueden correlacionarse con el desarrollo ontogenético inicial del ascocarpo. La ontogenia de los cuerpos fructíferos se conoce sólo en algunas pocas familias de líquenes. En las especies de Ascohimeniales, la primera señal del desarrollo del ascocarpo es un filamento ascogonial enrollado o simplemente un grupo compacto de células en la médula o en el

FIGURA N° 15

Representación esquemática de algunos tipos de ascocarpos en líquenes: macedios (a); apotecios lecanorinos (b); apotecios lecideinos (c); peritecios (d); histerotecios (e)



estrato algal, conectada por un largo tricógino que se extiende a la superficie del talo y sobresale 10 a 20 micrones. Los ascogonios se encuentran a menudo en racimos o masas y son uni o plurinucleados. Posteriormente, el tricógino degenera y el tejido ascogonial prolifera en una masa de células binucleadas, de las cuales posteriormente derivan los ascos. El tejido periférico al tejido ascogonial contribuye a la formación del hipotecio, paráfisis y estructuras excipulares. (Figura N° 15).

Los ascos son los órganos del ascocarpo, dentro de los cuales se forman las esporas, los cuales se calcifican en tres grupos: prototunicados, de paredes delgadas y desprovistos de mecanismos de expulsión de las esporas; unitunicados, engrosados en su extremo apical, generalmente provistos de un anillo o casquete amiloide que favorece el proceso de expulsión de las esporas, y bitunicados, los cuales se separan en dos capas al alcanzar la madurez (endo y exoasco) (Figura N° 16).

Las esporas (ascosporas) son los cuerpos que se producen como resultado de la división meiótica y ecuatorial del cigoto en los ascos primarios. Los ascos contienen normalmente ocho esporas, pero en determinados casos puede fluctuar esta cifra entre

uno y más de cien. Las esporas son incoloras o pardas y su tamaño varía desde uno a 500 micrones. La septación es un aspecto muy útil en su clasificación: simples o unicelulares, bicelulares, polariloculares, transversalmente septadas y muriformes (Figura N° 17). Las esporas juegan un rol muy importante en la taxonomía de los líquenes. Cuando las esporas se instalan sobre un sustrato adecuado, germinan y dan origen a un micelio microscópico, el cual debe atrapar las algas que corresponden al ficobionte; de lo contrario el micelio degenera y perece. Este proceso se conoce como liquenización y aún no ha sido observado en la naturaleza.

La reproducción asexual y la dispersión vegetativa desempeñan funciones muy importantes en los líquenes. En la Tabla 4 se describen los correspondientes mecanismos.

Las especies poseedoras de soralios e isidios son bastante frecuentes en la naturaleza, lo que permite suponer que se trata de medios de dispersión muy exitosos. Es posible suponer, que a través del proceso evolutivos, diferentes grupos de líquenes han perdido la capacidad de desarrollar ascocarpos, limitando su reproducción a la generación de diasporas vegetativas.

FIGURA N° 16

Representación de los diversos tipos de ascos: prototunicado (a); unitunicado (b); bitunicado (c)

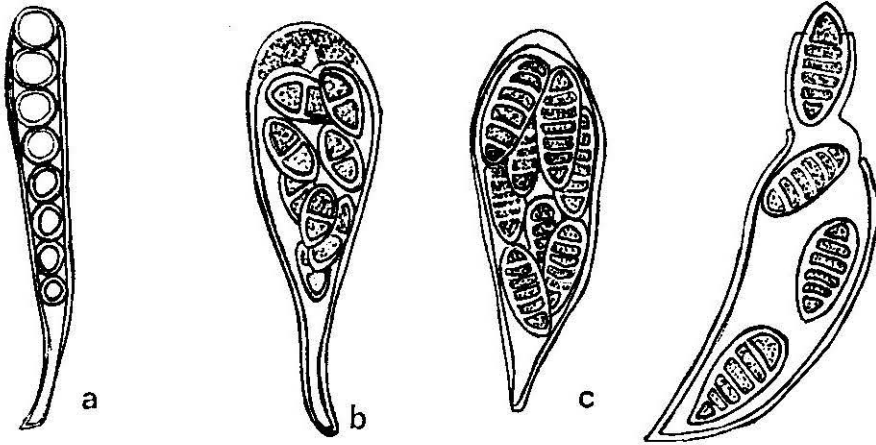


FIGURA N° 17

Diferentes tipos de esporas: unicelulares (a); polariloculares (b); bicelulares (c); transversalmente septadas (d); muriformes (e)

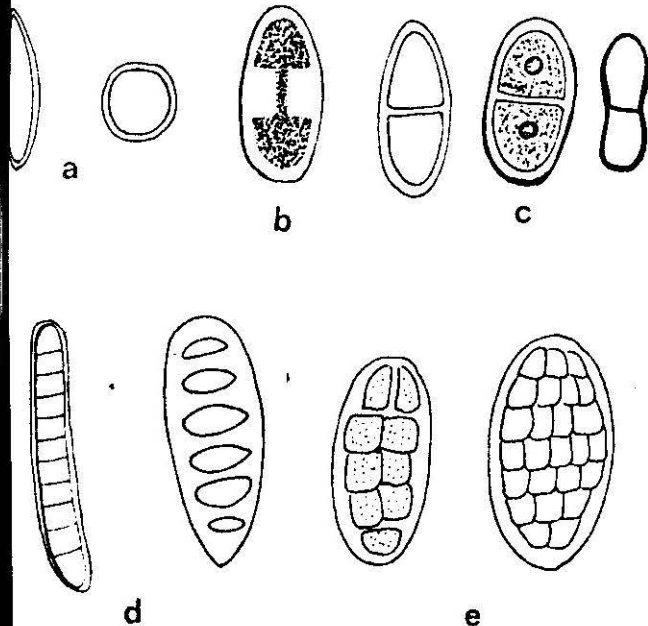


TABLA 4

Reproducción asexual y dispersión vegetativa en líquenes

algas himeniales = algas diferentes al ficobionte ubicadas en el himenio de algunas pocas especies de líquenes. La propagación simultánea de esporas y algas podría representar una ventaja significativa.

fragmentos talinos = en algunas especies fruticulosas (*Cladina*) el talo se fragmenta con facilidad; cada fragmento puede dar origen a un nuevo individuo. (Figura N° 18-a).

isidios = protuberancias talinas, frecuentes en la superficie superior de líquenes foliosos, cilíndricas, coralinas, digitiformes o aplanadas. (Figura N° 18-b).

picnidios = órganos de pequeño tamaño, esféricos o en forma de botella, generalmente inmersos en el talo y carbonosos. En su interior se generan los conidios a partir de conidióforos. Los conidios presentan variadas formas y tamaños; podrían representar esporas asexuales

y, excepcionalmente, actúan como espermios. (Figura N° 18-c).

soralios = órganos de formas variadas, ubicados en la superficie superior de forma crustosas y foliosas y en la superficie externa de líquenes fruticulosos. Consisten en masas pulverulentas o granuladas de diasporas vegetativas denominadas **soredios**, consistentes en algas rodeadas por hifas. (Figura N° 18-d).

El crecimiento de los líquenes es muy lento. Las condiciones del habitat, en especial el microclima, son básicas en relación a la tasa de crecimiento. (Figura N° 19).

FIGURA N° 19

Tasas de crecimiento de *Xanthoria elegans* en diferentes habitat (Según Hooker, 1980).

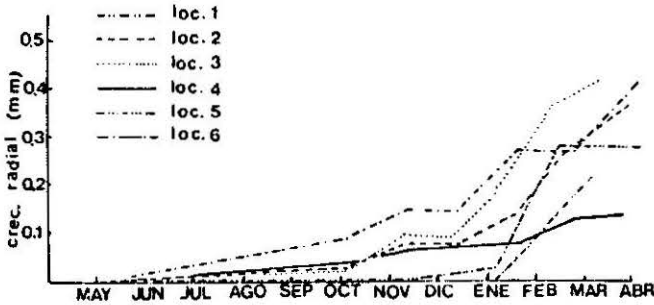
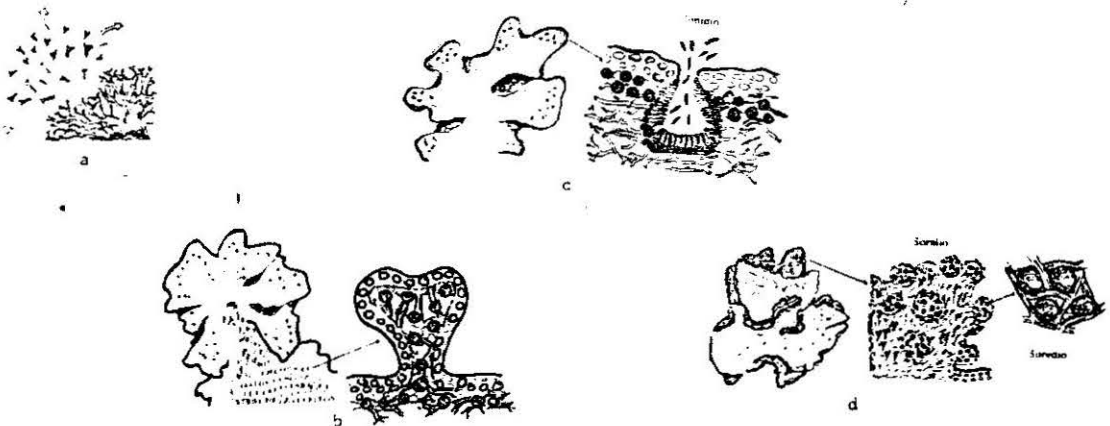


FIGURA N° 18

Representación esquemática de diferentes formas de reproducción asexual y dispersión vegetativa en líquenes: fragmentos talinos (a); isidios (b); picnidios (c); soralios y soredios (d).



Las dos formas de crecimiento son: **ortotrópica** o vertical, característica de las formas fruticulosas y **plagiotrópica** o radial, propia de las formas crustosas y foliosas. En la **Tabla 5** se señalan algunas tasas de crecimiento en líquenes que se desarrollan en diferentes zonas climáticas.

TABLA 5

Tasa de crecimiento anual de algunos líquenes fruticulosos (F), foliosos (FO) y crustosos (C) en diferentes zonas climáticas: (a) nivel subalpino; (b) bosque boreal de coníferas; (c) zona templada; (d) zona árida (según Henssen und Janhs. (1974), modificado)

Crecimiento ortotrópico	mm. anuales
<i>Cladonia coccifera</i> (F) (a)	1.6 – 2.0
<i>Cladonia deformis</i> (F) (a)	0.5 – 3.0
<i>Cladonia rangiferina</i> (F) (a)	2.0 – 5.0
Crecimiento plagiotrópico	
<i>Parmelia conspersa</i> (FO) (b)	0.8 – 3.4
<i>Parmelia conspersa</i> (FO) (c)	5.0 – 8.0
<i>Peltigera rufescens</i> (FO) (a)	25.0 – 27.0
<i>Caloplaca aurantia</i> (C) (d)	0.68
<i>Haematomma ventosum</i> (C) (a)	0.1 – 0.3
<i>Rhizocarpon geographicum</i> (C) (a)	0.25 – 0.6

Se conocen dos métodos para estimar el crecimiento radial: directos e indirectos. Los primeros utilizan la aplicación de una escala y de fotografías directamente sobre el sustrato sobre el que crece el líquen y repiten el procedimiento a través de prolongados períodos de tiempo (Frey, 1959; Hakulinen,

1966; Hale, 1970; Hocker, 1980). Los métodos indirectos intentan datar la edad del substrato y con esa información, medir la edad de los líquenes que sobre él crecen. Beschel (1950, 1957, 1961) aplicó estos métodos a líquenes crustosos que se desarrollan sobre bloques morrénicos, con el objeto de determinar la fecha de regresión de algunos glaciares del hemisferio

norte. Así, fundó una nueva rama de la liquenología llamada **Liquenometría**. Follmann (1965) usó esta metodología para datar los monumentos pétreos de isla de Pascua, denominados moais. Aunque estas dataciones no pueden considerarse exactas, son de utilidad al complementarse con otros métodos de datación.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece la valiosa colaboración de la Fundación Alexander von Humboldt, por el otorgamiento de dos becas de investigación, desarrolladas en la República Federal de Alemania.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- Ahmadjian, V., 1967. "A guide to the algae occurring as lichen symbionts: isolation, culture, cultural physiology and identification". *Phycologia* 6 : 127.
- Ahti, T., 1961. "Taxonomic studies on reindeer lichens (*Cladonia* subgenus *Cladina*)". *Suomal. eläin-ja kasvit. Seur. van. kasvit. Julk.*, 32. 1-160.
- Barkman, J.J., 1958. "Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes". Assen, Holanda.
- Bary, A. de, 1866. "Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten und Myxomycetes". Leipzig.
- Beschel, R. E., 1950. "Flechten als Altersstabs rezenten Moränen". *Zschr. Gletscherk. Glazialgeol.*, vol. 1, 152-161.
- Beschel, R. E., 1957. "Lichenometrie im Gletschervarfeld". *Ver. Schtz. Alpenpfl., Jb.*, vol. 22, 164-185.
- Beschel, R. E., 1961. "Dating rock surfaces by lichen growth and its application to glaciology and physiography (Lichenometry)". En: *Geology of the Arctic*. Univ. of Toronto Press: 1044-62.
- Culberson, C. F., 1969. "Chemical and Botanical Guide to Lichen Products". The Univ. of North Carolina Press, Chapel Hill.
- Follmann, G., 1965. "Das Alter der Steinriesen auf der Osterinsel. Flechtenstudien als Hilfsmittel der Datierung". *Umschau* 12 : 374.
- Frey, E., 1959. "Die Flechtenflora und -vegetation des Nationalparks im Unterengadin". *Ergebn. wiss. Unters. schweiz. Nat. Park, N. F.* 6: 240.
- Hakulinen, R., 1966. "Über die Wachstumsgeschwindigkeit einiger Laubflechten". *Ann. Bot. Fenn.* 3 : 167.
- Hale, M. E., 1967. "The Biology of Lichens". Arnold, London.
- Hale, M. E., 1970. "Single-lobe growth-rate patterns in the lichen *Parmelia caperata*". *Bryologist* 73 : 72.
- Henssen, A. und H. M. Jahns, 1974. "Lichenes. Eine Einführung in die Flechtenkunde". Georg Thieme Verlag.
- Hooker, T. N., 1980. "Factors affecting the growth of antarctic crustose lichens". *Br. Antarct. Surv. Bull.* 50, 1-19.
- Lamb, I. M., 1963. "Index nominum lichenum". Ronald Press, New York.
- Lange, O.L. 1965. "Der CO₂-Gaswechsel von Flechten bei tiefen Temperaturen". *Planta* 64, 1.
- Müller, E. und W. Löffler, 1971. "Mykologie" 2. Aufl., Thieme Verlag, Stuttgart.
- Nannfeldt, J. A. 1932. "Studien über die Morphologie und Systematik der nichtlichensierten Inoperculaten Dyscomyceten". *Nova Acta Regiae Soc. Sci. Upsal.*, Ser. IV, 8, 2.
- Poelt, J., 1969. "Bestimmungsschlüssel europäischer Flechten". Verlag von J. Cramer.
- Santesson, R., 1950. "The new systematics of lichenized Fungi". *Proceed. Ser. Intern. Bot. Congr. Stockholm*.
- Schwendener, S., 1867. "Über die Natur der Flechten". *Verh. schweiz. naturf. ges. Rheinfelden*.
- Zahlbruckner, A., 1922-1940. "Catalogus lichenum universalis". Bd. I-X. Bomträger, Leipzig.

FE DE ERRATAS

UBICACION	DICE
Pág. 145 col. 2 línea 22 ...	de 4 veces las 700 especies conocidas. Este Index es un buen comienzo. A nuestro juicio debieran seguirle ahora publicaciones acerca de especies regionales, en lo posible ilustradas, para contribuir al conocimiento masivo de nuestro acervo micológico.
	<u>DEBE DECIR:</u>
	de 4 veces las casi 700 especies conocidas. Este Index es un buen comienzo. A nuestro juicio debieran seguirle ahora publicaciones acerca de micofloras regionales, en lo posible ilustradas, para contribuir al conocimiento cabal de nuestro acervo micológico.