

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

por

José Alberto Rojas-Fernández, Alirio Balza-Quintero, Vicente Marcano, Paula Andrea Rojas, Delsy Dávila-Vera, Zulma Peña-Contreras, Rosa Virginia Mendoza-Briceño & Ernesto Palacios-Prü†

Centro de Microscopía Electrónica “Dr. Ernesto Palacios Prü”, Universidad de Los Andes, Apartado 163, Mérida 5101-A, Venezuela
cme@ula.ve

Resumen

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. *Anales Jard. Bot. Madrid*: 59-72.

Se hicieron análisis fotoquímicos de compuestos secundarios presentes en líquenes de la zona nival andina venezolana con la finalidad de conocer su capacidad de absorber las radiaciones ultravioletas UVA, UVB y UVC e inferir en la probable función protectora de estos compuestos ante estas radiaciones. Para la separación e identificación de sustancias se utilizaron técnicas espectrofotométricas (UV) y técnicas de cromatografía de capa fina (TLC). Para el estudio climático de la zona nival se utilizaron registros de la *Red Bioclimática del Parque Nacional Sierra Nevada de Mérida*, Programa de la Universidad de Los Andes, Venezuela. Los resultados revelaron que, de las 22 especies encontradas, el 55% presentó una resistencia potencial a la radiación UVC, el 95% a la radiación UVB y el 100% a la radiación UVA. Entre las sustancias identificadas, las que presentaron mayor resistencia a las radiaciones UVA y UVB se caracterizan por presentar enlaces tipo éster entre las unidades fenólicas (dépsidos) y constituyen los productos más abundantes en estos líquenes. Mientras que, las sustancias con enlaces tipo éster y éter entre las dos unidades fenólicas (depsidonas), tienen alta capacidad de absorber radiación UVC, lo cual sugiere que el fenómeno de protección podría ser de origen primitivo.

Palabras clave: sustancias liquénicas, radiación UV, filtro UV, Andes venezolanos.

Introducción

La radiación ultravioleta (UV) se considera un fuerte obstáculo para la aparición y evolución de la vida en

Abstract

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. Secondary metabolites of lichens in the snow zone of the Sierra Nevada in Mérida-Venezuela and their role in the absorption of ultraviolet radiation. *Anales Jard. Bot. Madrid*: 59-72 (in Spanish).

Photochemical analyses of secondary compounds in lichens from the Venezuelan andean snow zone were carried out in order to know the absorbance capacity of UV radiation at the UVA, UVB and UVC ranges and to determine its probable UV protective function. Spectrophotometric (UV) and fine layer chromatographic techniques (TLC) were utilized to separate and identify the compounds. UV radiation values were obtained from the *Red Bioclimática del Parque Nacional Sierra Nevada de Mérida* which constitutes a program supported by the University of Los Andes, Venezuela. Results indicated the existence of 22 species of lichens at the snow zone; 55% of these species showed a strong resistance to UVC radiation, 95% to UVB radiation, whereas the 100% revealed a strong resistance to UVA radiation. The substances that have the highest resistance to UVA and UVB radiation are characterized by having ester bonds among phenolic units depsids and constitute the most abundant products in lichens, whereas the substances having both ester and ether bonds among the two phenolic units depsidones revealed a higher capacity to absorb UVC radiation that could indicate a primitive origin.

Keywords: lichen substances, UV radiation, UV filter, Venezuelan Andes.

nuestro planeta en los períodos en los que la capa de ozono aún no se había formado (Kasting & al., 1997; Cockell, 2000a,b; Cockell, 2002). Se acepta que la capa de ozono comenzó a formarse hace aproximada-

mente 2000 millones de años y alcanzó valores semejantes a los actuales hace 1000 millones de años (García-Pichel, 1998).

La presión selectiva generada por la radiación UV en la superficie terrestre se consideró determinante en la dirección de la evolución microbiana durante el período Arqueano (García-Pichel, 1998; Cockell & Horneck, 2001; Rikkinen, 2007). Esta presión pudo haber tenido un efecto de selección de los microorganismos que lograron sintetizar pigmentos capaces de absorber la radiación UV a fin de proteger moléculas vitales tales como proteínas y ácidos nucleicos. La aparición de estrategias UV protectoras en organismos heterotróficos pudo haber facilitado su existencia en la superficie terrestre antes de 1000 millones de años atrás (Palacios & Marcano, 2003). Los pigmentos actuales hallados en hongos liquenizados y no liquenizados, no solamente absorben la radiación UVA (320-400 nm) y eliminan los radicales libres generados por esta radiación, sino que también absorben radiación en el rango UVB (280-320 nm), la cual es letal para el ADN y proteínas (Jagger, 1967). Por ejemplo, los ácidos carboxílicos, fenólicos y los indoles evitan o reducen el daño que pudieran recibir los hongos liquenizados y no liquenizados expuestos a intensas radiaciones UVB y UVA en zonas de alta montaña o en la Antártida (Harborne, 1964; Onofri, & al., 2004; McEvoy & al., 2006). De manera similar estos pigmentos pueden absorber también las radiaciones UVC (200-280 nm), capacidad que pudo haber tenido relevancia en los comienzos de la vida en la tierra, ya que en la actualidad la atmósfera terrestre absorbe toda la radiación UVC antes de que alcance la biosfera.

Los compuestos secundarios tales como los ácidos carboxílicos fenólicos, las xantonas, los dibenzofuranos como el ácido úsnico y las antraquinonas, que ocupan la corteza de los líquenes y que son sintetizados por éstos a partir de las vías del ácido mevalónico y del acetato polimalonato, presentan absorbanacias que oscilan entre los 200 y 400 nm (Harborne, 1964; Towers, 1964; Marcano & al., 1999; Solhaug & al., 2002), lo que brinda una protección al líquen ante el efecto letal que las radiaciones UVB y UVA puedan causar, principalmente a nivel molecular.

Aunque se cuenta en la actualidad con un registro detallado y revisado de las especies de líquenes distribuidas en los Andes de Venezuela (López-Figueiras, 1986; Marcano, 1994; Marcano & al., 1996), muchas especies presentes en la zona nival son desconocidas. Igualmente se desconocen los extremos climáticos que son capaces de soportar las especies que allí habitan.

Las sustancias presentes en los líquenes de la zona nival de la Sierra Nevada de Mérida y la capacidad que ellos tienen de absorber las intensas radiaciones

UVA y UVB allí existentes, no han sido estudiadas hasta el momento. Tampoco existen registros anuales ni estudios sobre el comportamiento de la radiación UV como en otras zonas alpinas y andinas (Caldwell & al., 1980; Blumthaler & Ambach, 1990; Piazena, 1996; Dvorkin & Steinberger, 1999).

Nuestro objetivo fue determinar la capacidad que tienen las sustancias secundarias sintetizadas por los líquenes presentes en la zona nival de la Sierra Nevada de Mérida-Venezuela, para absorber radiaciones UVA, UVB y UVC y poder inferir sobre su posible función protectora ante los efectos letales que estas radiaciones puedan tener sobre los componentes y funciones celulares del líquen. A través del presente estudio, se espera lograr una mejor comprensión de las características y los límites de las múltiples adaptaciones generadas por los organismos en este piso altitudinal.

Materiales y métodos

Descripción del ambiente extremo seleccionado para este estudio

El estudio se llevó a cabo en el Parque Nacional Sierra Nevada de Mérida, Venezuela, específicamente en el sector de Pico Espejo (4765 m s.n.m). Éste se caracteriza por presentar temperatura media anual de ≤ 2 °C, bajas presiones parciales de O₂, N₂ y CO₂, intensas nevadas nocturnas, deshielo diurno sólo durante la época de sequía y altas radiaciones UVB, UVA y PAR (400-700 nm), [<http://www-imk.fzk.de/asf/mira/Merida/>]. Un incremento de la temperatura promedio en el subsuelo (> 3 °C) a profundidades cada vez mayores (10, 20 y 40 cm) puede facilitar la actividad microbiana de fijación de nitrógeno (Azócar & Monasterio, 1980; Díaz & al., 1997). Debido a las condiciones climáticas extremas allí existentes, las especies dominantes son algunas gramíneas con pigmentos antocianínicos (*Agroslis sp.*, *Calamagroslis sp.*), musgos, microlíquenes y microorganismos diazotófos, fotosintéticos y descomponedores del suelo.

Entre los microorganismos extremófilos conocidos más representativos de este ambiente, figuran cianobacterias de los géneros *Oscillatoria* y *Nostoc*, cromobacterias y varias especies de líquenes saxícolas de los géneros *Alectoria*, *Stereocaulon*, *Umbilicaria*, *Xanthoparmelia*, *Candelariella*, *Lecidea*, *Leprocaulon*, *Pertusaria*, *Rhizocarpon* y *Xanthoria*, entre otras (Marcano & Morales, 1994a, 1995; Marcano & al., 1996, 1997).

Ubicación geográfica de los sitios de muestreo

La ubicación geográfica in situ de la localidad estudiada se realizó utilizando el Sistema de Posiciona-

Tabla 1. Especies de líquenes colectadas en la zona nival de Pico Espejo (4765 m s.n.m), Parque Nacional Sierra Nevada, Mérida-Venezuela. (Total de especies: 22).

<i>Alectoria ochroleuca</i> (Hoffm.) Massalongo.	<i>Pertusaria pertusa</i> (Weigel) Tuck
<i>Candelariella coralliza</i> (Nyl.) H. Magn.	<i>Physcia alba</i> (Fée) Müll. Arg.
<i>Candelariella vitellina</i> (Hoffm.) Müll. Arg.	<i>Rhizocarpon geographicum</i> (L.) DC.
<i>Cladonia coccifera</i> (L.) Willd.	<i>Siphula fastigiata</i> (Nyl.) Nyl.
<i>Cora montana</i> (Sw.) R. Sant.	<i>Stereocaulon strictum</i> Th. Fr.
<i>Hypotrachyna caraccensis</i> (Tayl.) Hale.	<i>Tephromela atra</i> (Huds.) Hafellner
<i>Lecanora atra</i> Nyl	<i>Umbilicaria polyphylla</i> (L.) Baumg.
<i>Lecidea furfuracea</i> var. <i>biatorina</i> Wain.-Vainio.	<i>Umbilicaria polyrrhiza</i> Acharius
<i>Lecidella elaeochroma</i> (Ach.) M. Choisy	<i>Verrucaria nigrescens</i> Pers.-Thomson
<i>Leprocaulon congestum</i> (Nyl.) Lamb & Ward	<i>Xanthoparmelia microspora</i> (Müll. Arg.) Hale
<i>Peltigera canina</i> (L.) Willd.	<i>Xanthoria elegans</i> (Link) Th. Fr.

miento Global (GPS) e imagen satelital LANDSAT. Además, se localizaron planimétricamente las coordenadas 274.429 E; 943.891 N, zona 19, del sitio de muestreo en Pico Espejo.

Obtención de los datos de radiación

Los registros de radiación pertenecen a las estaciones Climáticas ubicadas en el sector Pico Espejo Este y Pico Espejo Oeste correspondientes a la Red Bioclimática del Parque Sierra Nevada de Mérida, que forma parte de un programa científico que coordina el Centro de Microscopía Electrónica de la Universidad de Los Andes y cuenta con el apoyo de NASA Ames Research Center de los Estados Unidos (<http://cme.farm.ula.ve/red.html>). Se midieron la temperatura, humedad relativa, intensidad de luz y CO₂ mediante sensores marca HOBO (USA) y la intensidad de la radiación UVB y UVA con sensores especializados marca Thies (Alemania). La información se obtuvo utilizando el programa para Windows, Box Car 3.7. La Red Bioclimática del Parque Sierra Nevada de Mérida viene operando de manera continua desde el 15 de marzo de 2001.

Recolección de las muestras de líquenes

Se colectaron muestras de líquenes empleando técnicas de campo (Marcano & al., 1996). Las especies de líquenes foliáceos y fruticulosos fueron separadas de las superficies rocosas y de las grietas, humedeciéndolas con agua y utilizando una espátula. Para recolectar las especies crustáceas se empleó martillo y cincel, con el fin de removerlas junto al substrato rocoso. Luego se empaquetaron en bolsas de papel y se sometieron a desecación a temperaturas no mayores de 45 °C durante dos días, a fin de prevenir la descomposición de los compuestos liquénicos.

Análisis de metabolitos secundarios mediante técnicas cromatográficas y espectrofotométricas

Para el análisis químico de las sustancias liquénicas se utilizó la técnica de cromatografía en capa fina (TLC) (Culberson & al., 1981; Elix & al., 1987). Inicialmente se colocaron pequeños fragmentos del líquen en tubos de ensayo de 10 × 100 mm y se añadieron 2 ml de acetona para análisis. Posteriormente se redujo el extracto por evaporación durante 24 horas, a temperatura ambiente y se añadieron 0,5 ml de acetona para análisis, a fin de obtener una solución concentrada que fue sembrada con un tubo capilar sobre la placa de sílica gel [60F254 Merck (10 × 10 cm)]. Para desarrollar las placas se utilizaron dos sistemas de solvente: tolueno/dioxano/ácido acético (180:45:5) y tolueno/ácido acético (170:30). Luego se colocó un papel filtro saturado con el solvente, rodeando las paredes internas del tanque para TLC. Al emplear estos sistemas se preequilibraron las placas con vapor de ácido fórmico al 60%. Una vez transcurrido el tiempo, las placas fueron secadas a 60 °C durante 5 minutos, reveladas por atomización con una solución de H₂SO₄ al 10% v/v, secadas a 110 °C durante 10 minutos y visualizadas bajo una lámpara de luz UV (modelo UVGL-25; multibanda UV 254-365 nm). Se determinaron sus respectivos R_f, con el fin de compararlos con el de las sustancias liquénicas patrones de composición química ya conocidas por TLC y caracterizadas a través de técnicas espectroscópicas de infrarrojo (FTIR), masa (MS) y resonancia magnética nuclear (RMN) (Marcano & al., 1999).

Por otro lado, se hicieron réplicas de las placas que no fueron reveladas y se visualizaron con luz UV (254 y 365 nm). Se extrajo la muestra mediante raspado de la sílica gel y se preparó un extracto en etanol de la

Tabla 2. Especies de líquenes potencialmente resistentes¹ y potencialmente vulnerables² a la radiación ultravioleta (UV), colectadas en la zona nival de Pico Espejo (4765 m s.n.m), Parque Nacional Sierra Nevada, Mérida-Venezuela.

Especies de líquenes	Radiación ultravioleta		
	UVC	UVB	UVA
<i>Alectoria ochroleuca</i>	**	***	***
<i>Candelariella coralliza</i>	++	***	***
<i>Candelariella vitellina</i>	***	***	**
<i>Cladonia coccifera</i>	*	***	***
<i>Cora montana</i>	***	***	***
<i>Hypotrachyna caraccensis</i>	***	***	***
<i>Lecanora atra</i>	+++	+	**
<i>Lecidea furfuracea</i> var. <i>biatorina</i>	*	**	***
<i>Lecidella elaeochroma</i>	***	***	***
<i>Leprocaulon congestum</i>	+	***	***
<i>Peltigera canina</i>	***	***	***
<i>Pertusaria pertusa</i>	++	***	***
<i>Physcia alba</i>	++	***	**
<i>Rhizocarpon geographicum</i>	++	***	***
<i>Siphula fastigiata</i>	**	***	***
<i>Stereocaulon strictum</i>	***	***	***
<i>Tephromela atra</i>	**	***	**
<i>Umbilicaria polyphylla</i>	++	**	***
<i>Umbilicaria polyrrhiza</i>	++	**	**
<i>Verrucaria nigrescens</i>	++	***	***
<i>Xanthoparmelia microspora</i>	+	***	***
<i>Xanthoria elegans</i>	***	***	***
Número de especies resistentes	12(55%)	21(95%)	22(100%)
Número de especies vulnerables	10(45%)	1(5%)	0(0%)

¹ Estimación cualitativa de la resistencia basada en los coeficientes de absorción molar y niveles de absorbancia en el espectro UV para los extractos totales de cada especie. (*, Baja resistencia; **, mediana resistencia; ***, alta resistencia).

² Estimación cualitativa de la vulnerabilidad basada en los coeficientes de absorción molar y niveles de absorbancia en el espectro UV para los extractos totales de cada especie. (+, Baja vulnerabilidad; ++, mediana vulnerabilidad; + + +, alta vulnerabilidad).

misma, el cual fue analizado por espectrofotometría en longitudes de onda de 322 y 212 nm. Se usaron muestras control para hacer una curva patrón de absorbancia frente a la concentración utilizada. De esta manera se pudo interpolar el valor de la absorbancia obtenido para cada muestra y se calculó la concentración de la misma, la cual fue expresada por peso seco de la muestra.

Complementariamente a lo antes expuesto, se obtuvo una serie de espectros en la región comprendida entre los 200 y 400 nm de extractos totales en acetona practicados a los compuestos de las especies liquénicas colectadas a fin de conocer su capacidad de absorbancia en esa región del espectro. También se determinaron los coeficientes de extinción molar de cada una de las sustancias puras extraídas a fin de hacer

comparaciones que permitieran determinar cuantitativamente las capacidades de absorción de la radiación UV en determinadas regiones del espectro, en el rango UVA se usó acetona para análisis y en los rangos UVB y UVC se usó etanol (Tablas 5 y 6). Para tal fin se utilizó un espectrofotómetro Shimadzu UV-VIS acoplado a un PC portátil con un programa de análisis de espectros UV.

Resultados

El resultado de las colecciones indicaron la presencia de un total de 22 especies liquénicas (Tabla 1). Entre las especies más abundantes en esta zona figuran: *Umbilicaria polyphylla*, *Umbilicaria polyrrhiza*, *Rhizocarpon geographicum* y *Xanthoparmelia microspora*.

El análisis espectrofotométrico de los extractos to-

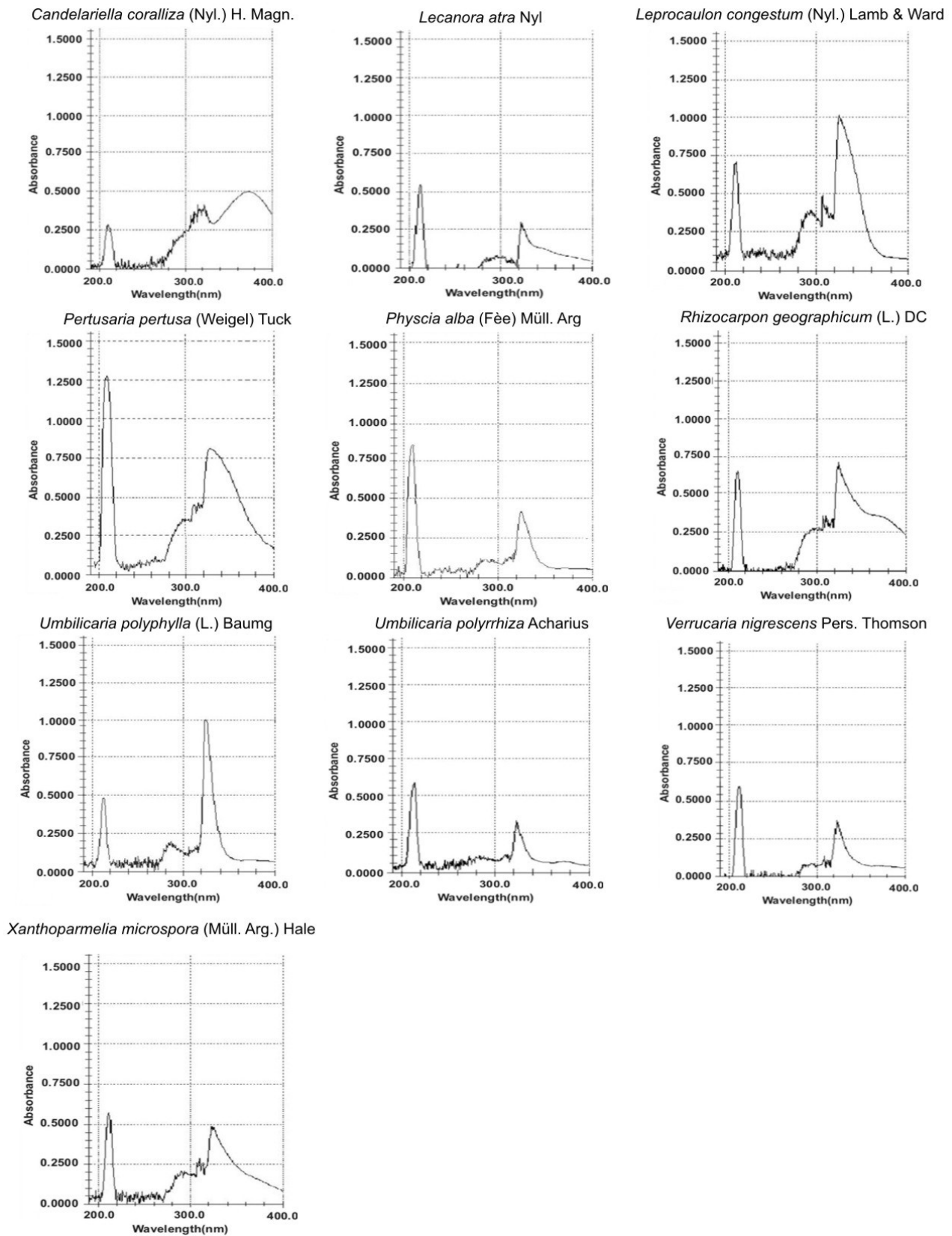


Fig. 1. Espectros de absorción de extractos totales acetónicos correspondientes a líquenes potencialmente vulnerables a las radiaciones UVC, UVB y UVA procedentes de Pico Espejo, Parque Nacional Sierra Nevada, Mérida-Venezuela.

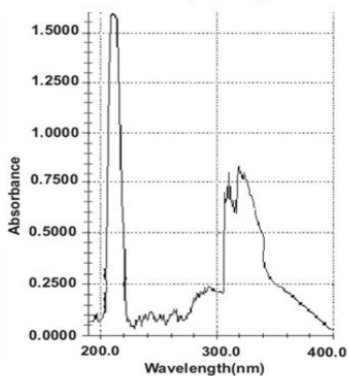
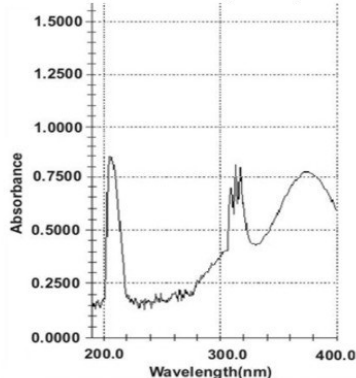
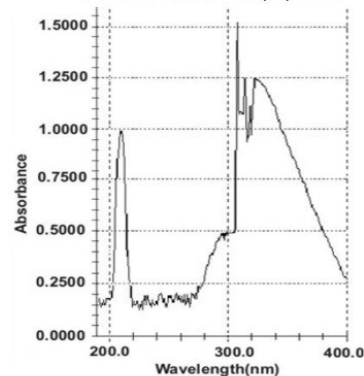
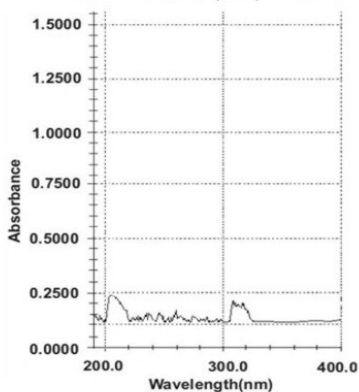
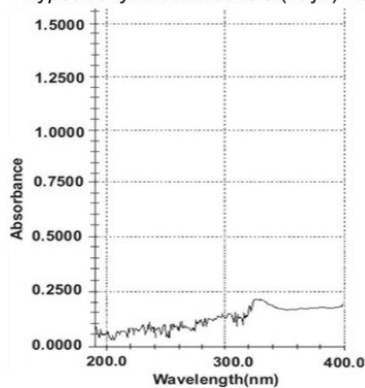
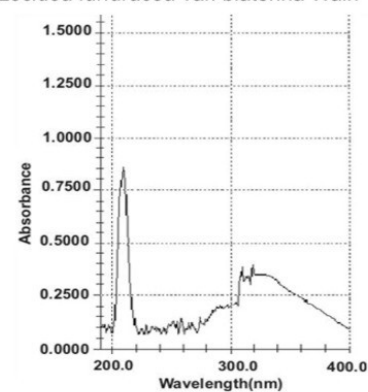
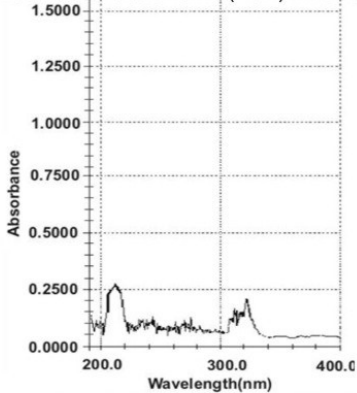
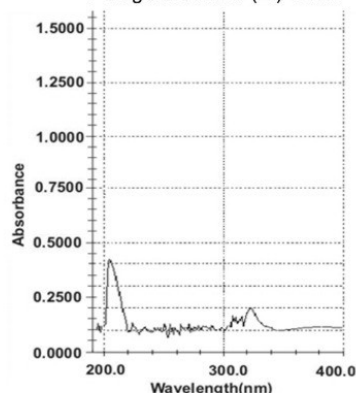
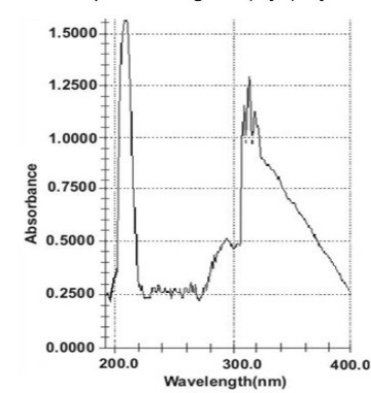
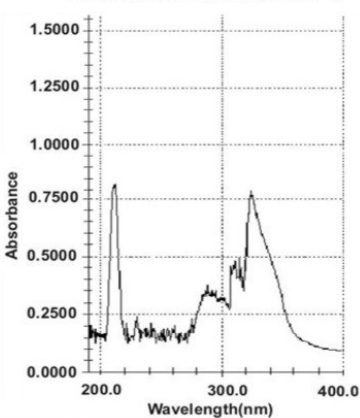
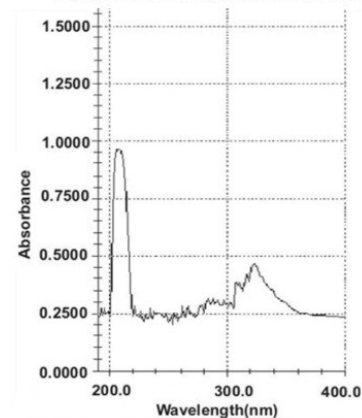
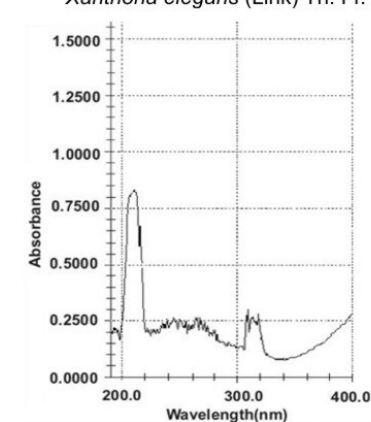
Alectoria ochroleuca (Hoffm.) Massalongo*Candelariella vitellina* (Hoffm.) Müll. Arg*Cladonia coccifera* (L.) Willd*Cora montana* (Sw.) R. Sant*Hypotrachyna caraccensis* (Tayl.) Hale*Lecidea furfuracea* var. *biatorina* Wain*Lecidella elaeochroma* (Ach.) M. Choisy.*Peltigera canina* (L.) Willd.*Siphula fastigiata* (Nyl.) Nyl.*Stereocaulon strictum* Th. Fr.*Tephromela atra* (Huds.) Hafellner.*Xanthoria elegans* (Link) Th. Fr.

Fig. 2. Espectros de absorción de extractos totales acetónicos correspondientes a líquenes potencialmente resistentes a las radiaciones UVC, UVB y UVA procedentes del Parque Nacional Sierra Nevada de Mérida, sector Pico Espejo.

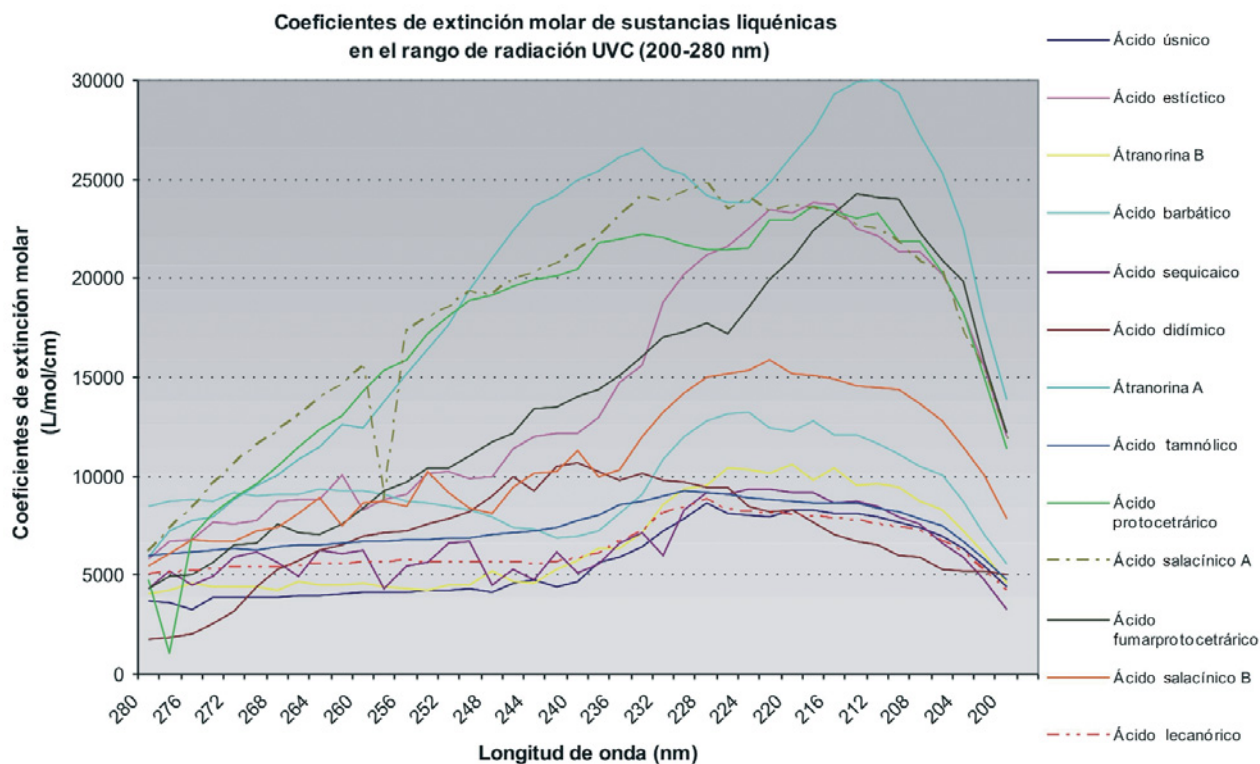


Fig. 3. Coeficientes de extinción molar de sustancias liquénicas en el rango de radiación UVC en etanol, estimados para metabolitos secundarios aislados de especies liquénicas procedentes de Pico Espejo, Mérida-Venezuela.

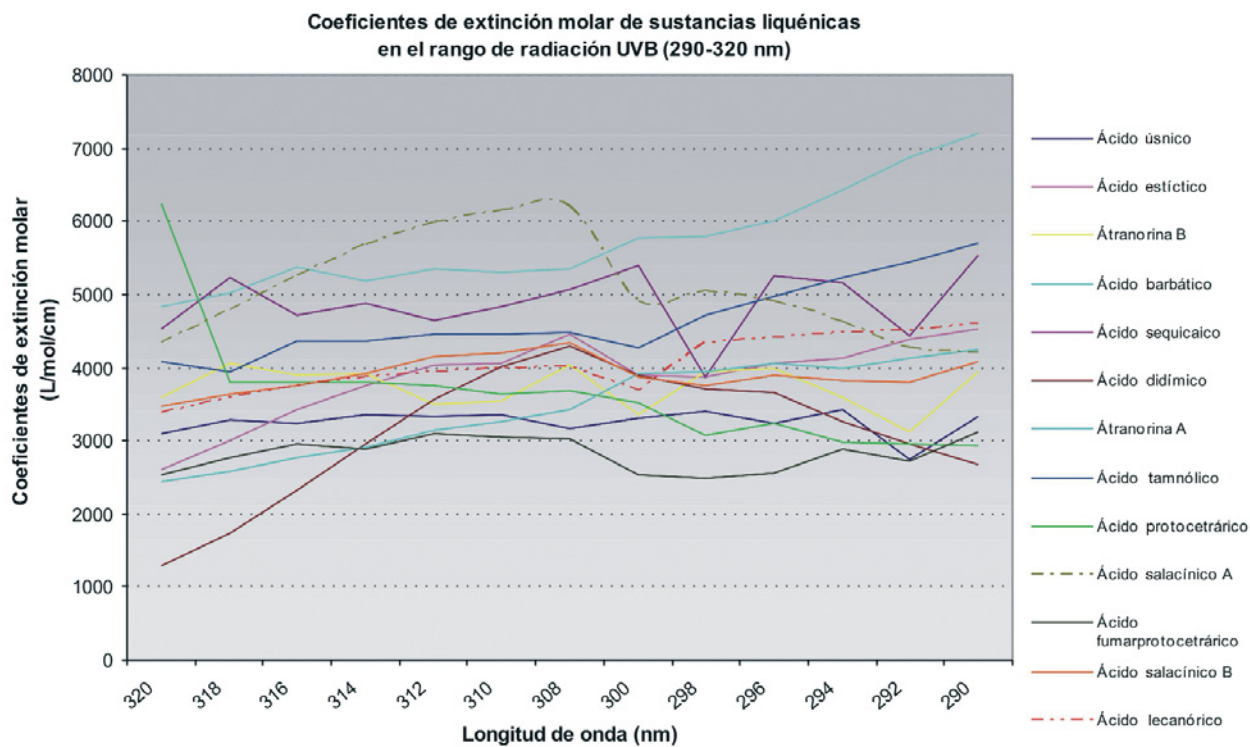


Fig. 4. Coeficientes de extinción molar de sustancias liquénicas en el rango de radiación UVB en etanol, estimados para metabolitos secundarios aislados de especies liquénicas procedentes de Pico Espejo, Mérida-Venezuela.

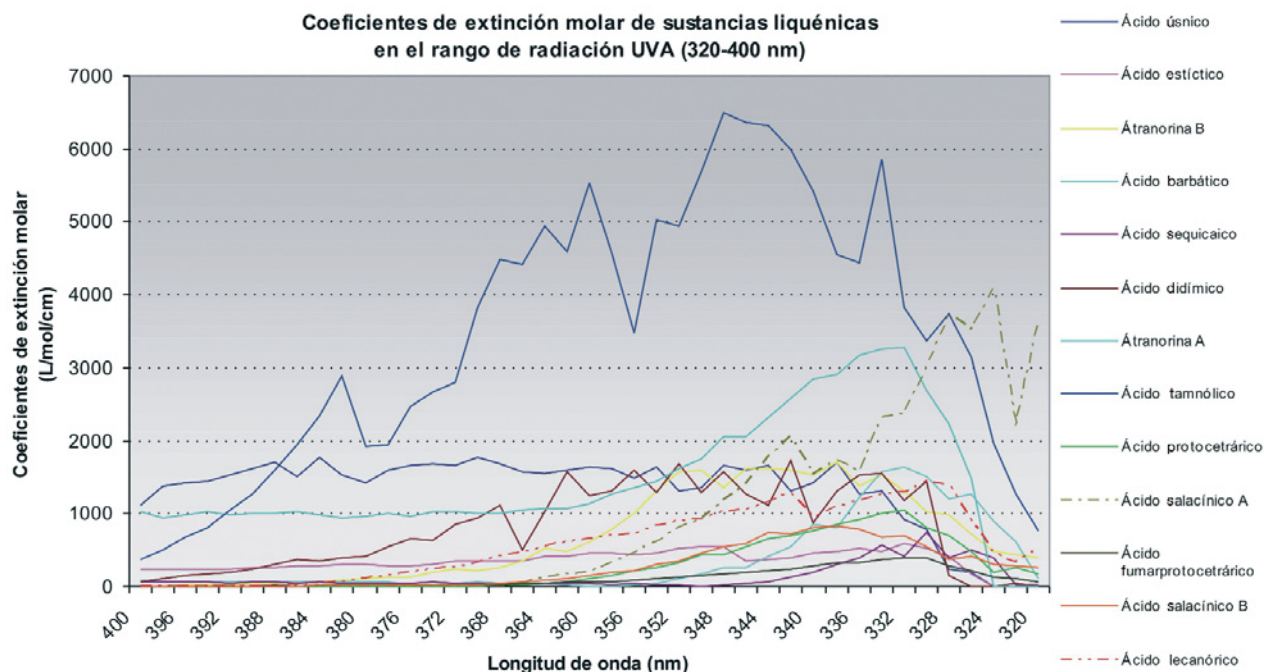


Fig. 5. Coeficientes de extinción molar de sustancias líquénicas en el rango de radiación UVA en acetona, estimados para metabolitos secundarios aislados de especies líquénicas procedentes de Pico Espejo, Mérida-Venezuela.

Tabla 3. Coeficientes de extinción molar de sustancias líquénicas presentes en líquenes de la zona nival de Pico Espejo (dépsidos, dep-sidonas y dibenzofuranos) para longitudes de onda de importancia bioquímica (220, 260 y 280 nm).

Sustancias líquénicas	ϵ 220 nm L/mol/cm	ϵ 260 nm L/mol/cm	ϵ 280 nm L/mol/cm
Atranorina A	26187,480	12420,540	5912,940
Atranorina B	10569,565	4624,591	4032,696
Ácido barbático	12252,724	9271,241	8512,759
Ácido didímico	8254,364	7009,818	1776,000
Ácido estictico	23326,097	8332,921	5816,318
Ácido fumarprotocetrárico	20986,169	8382,720	4354,987
Ácido lecanórico	8026,248	5625,709	5026,207
Ácido protocetrárico	22935,228	14299,697	4758,828
Ácido salacínico A	23659,378	15549,100	6133,633
Ácido salacínico B	15198,514	8642,106	5482,678
Ácido sequicaico	9203,777	6267,084	4356,921
Ácido tamnólico	8746,500	6696,375	5998,125
Ácido úsnico	8300,229	4140,286	3744,686

tales en acetona reveló que un 55% de las especies encontradas presentan una resistencia potencial en el rango UVC, un 95% en el rango del espectro UVB, y todas las especies mostraron resistencia en el rango UVA del espectro (Tabla 2).

Particularmente, el análisis de los espectros de absorción de los extractos totales reveló que la especie

Lecanora atra presenta total vulnerabilidad a la radiación UVC, indicada por su baja absorbancia en el rango de 220 y 280 nm. (Fig. 1). De igual manera, las especies *Verrucaria nigrescens.*, *Candelariella coralliza*, *Umbilicaria polyrrhiza*, *Umbilicaria polyphylla* y *Physcia alba* mostraron una marcada vulnerabilidad en el rango de la radiación UVC (Fig. 1). Por otra parte, las

Tabla 4. Picos máximos de absorbancia en el espectro ultravioleta de metabolitos secundarios (dépsidos, depsidonas y dibenzofuranos) presentes en especies liquénicas colectadas en la zona nival de Pico Espejo, Parque Nacional Sierra Nevada, Mérida-Venezuela.

Sustancias liquénicas	UV λ máx. (nm)	UVC λ máx. (200-280) nm	UVB λ máx. (290-320) nm	UVA λ máx. (320-400) nm
Átranorina	324,5	212,0	308,0	324,5
Ácido barbático	325,5	212,0	296,0	325,5
Ácido didímico A	322,5	213,3	310,0	322,5
Ácido didímico B	324,5	280,0	309,3	324,5
Ácido divaricático	212,0	212,0	0,0	322,5
Ácido estíctico	211,5	211,5	307,0	322,5
Ácido fumarprotocetrárico	324,5	212,5	300,0	324,5
Ácido lecanórico	325,0	210,0	308,0	325,0
Ácido protocetrárico	212,0	212,0	307,5	322,5
Ácido salacínico B	211,5	211,5	315,0	324,5
Ácido sequicaico	322,5	212,0	307,6	322,5
Ácido tamnólico	324,5	211,0	306,6	324,5
Ácido úsnico	321,0	212,0	312,0	321,0

especies *Cladonia coccifera*, *Siphula fastigiata*, *Candelariella vitellina*, *Alectoria ochroleuca* y *Stereocaulon strictum* presentaron la más alta resistencia potencial al efecto que la radiación UVB y UVA pueda generar sobre esas especies, dada su alta absorbancia (Fig. 2). También las especies *Pertusaria pertusa*, *Rhizocarpon geographicum* y *Leprocaulon congestum* mostraron una alta absorbancia en este rango del espectro pero al mismo tiempo son vulnerables en el rango del espectro UVC (Fig. 1).

Los coeficientes de extinción molar de las sustancias liquénicas analizadas revelaron que en el rango UVC del espectro son las depsidonas (ácidos salacínicos, protocetrárico, estíctico y fumarprotocetrárico) y el dépsido atranorina A los que presentaron mayor absorbancia, mientras que los dépsidos (ácidos barbático, tamnólico, lecanórico y atranorina B) mostraron la más baja absorbancia (Fig. 3). En el rango UVB del espectro, fueron los dépsidos los que mostraron la más alta absorbancia (ácidos barbático, sequicaico, tamnólico y lecanórico), aunque también el ácido salacínico A presenta alta absorbancia. En el rango UVA del espectro, se encontró que dos dépsidos (ácido tamnólico y atranorina) y dos dibenzofuranos (ácido úsnico y didímico) presentaron los más altos niveles de absorbancia, en comparación con las depsidonas, que mostraron los niveles más bajos (Fig. 5). En las longitudes de onda de importancia bioquímica (220 nm para las proteínas, 260 nm para el ADN y 280 nm para los aminoácidos aromáticos), los ácidos salacínico, protocetrárico, barbático, atranorina A y estíctico presentaron los más altos coeficientes de extinción

molar (Tabla 3). Las longitudes de onda en el espectro ultravioleta donde las sustancias liquénicas presentaron la más alta absorbancia se encuentran entre 210 y 325,5 nm (Tabla 4).

Discusión

En la cordillera andina del estado de Mérida, la radiación UVB aumenta a una razón de 18 milivatios/m² por cada 100 m de altitud, lo que significa que existe un incremento, desde el nivel del mar hasta los 5000 m de altitud, de aproximadamente el 50%. Las condiciones de elevada radiación UV y PAR sumado a las bajas temperaturas en la zona nival determinan la presencia de líquenes con adaptaciones particulares para evitar los posibles daños causados sobre sus membranas y biomoléculas e inactivación enzimática (Jagger, 1985; Mancinelli & White, 2000; Rothschild & Mancinelli, 2001).

Las especies liquénicas que se encuentran en la zona nival de Pico Espejo están expuestas a intensas radiaciones ultravioletas, por lo que han desarrollado en este ambiente extremo metabolitos secundarios (ácidos salacínico, protocetrárico, barbático y estíctico) que poseen la capacidad de absorber la radiación ultravioleta, protegiendo al líquen de mutaciones y cambios en su estructura y en general en su funcionamiento desde el punto de vista bioquímico (Tabla 3).

A pesar de que en la superficie terrestre solamente penetra un 4% de la totalidad de la radiación UVB, la intensidad de esta radiación puede ser suficiente para

Tabla 5. Coeficientes de extinción molar de sustancias líquénicas, en acetona para el rango UVA (320-400 nm), presentes en líquenes de la zona nival de Pico Espejo.

Longitud de onda	ϵ Ácido úsnico	ϵ Ácido estictico	ϵ Átranorina B	ϵ Ácido barbático	ϵ Ácido sequitcaico	ϵ Ácido difimico	ϵ Átranorina A	ϵ Ácido tannólico	ϵ Ácido prototetrátrico	ϵ Ácido salacínico A	ϵ Ácido fumarprototetrátrico	ϵ Ácido salacínico B	ϵ Ácido lecanórico
400	1120,575	244,962	6,476	76,596	58,297	66,667	1037,850	378,592	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
398	1382,592	236,054	6,476	70,468	59,107	104,000	935,000	501,634	0,000	0,000	4,130	0,000	0,000
396	1412,254	241,992	18,133	75,064	55,868	154,667	981,750	686,197	0,000	0,000	7,080	0,000	0,000
394	1440,268	244,962	18,133	68,936	56,678	165,333	1037,850	799,775	0,000	0,000	8,260	0,000	0,000
392	1530,903	247,931	27,200	68,936	54,249	186,667	981,750	1041,127	0,000	0,000	8,850	3,695	0,000
390	1626,481	262,777	37,562	62,809	55,868	240,000	1009,800	1268,282	0,000	0,000	9,440	5,543	0,000
388	1698,989	273,169	45,333	64,340	56,678	316,000	1009,800	1599,549	0,000	0,000	12,980	8,006	4,137
386	1516,072	276,138	56,990	67,404	52,630	362,667	1019,150	1945,014	0,000	0,000	10,620	9,854	22,751
384	1764,905	283,562	67,352	56,681	57,488	357,333	991,100	2337,803	0,000	0,000	15,340	16,013	51,707
382	1525,959	296,923	81,600	65,872	42,913	394,667	944,350	2882,028	0,000	0,000	17,110	17,860	74,459
380	1415,550	301,377	115,276	59,745	51,820	421,333	972,400	1921,352	0,000	0,000	19,470	22,171	105,483
378	1606,707	289,500	128,229	67,404	51,820	544,000	1009,800	1945,014	0,000	0,000	21,240	25,867	159,259
376	1661,087	283,562	138,590	24,511	51,010	662,667	972,400	2475,042	0,000	0,000	20,650	32,025	202,693
374	1682,510	307,315	186,514	24,511	61,536	632,000	1019,150	2664,338	0,000	0,000	18,880	23,403	231,649
372	1661,087	339,977	235,733	42,894	49,391	844,000	1028,500	2792,113	0,000	0,000	21,830	25,251	268,878
370	1763,257	344,431	217,600	58,213	48,581	942,667	1009,800	3833,239	4,607	0,000	27,730	32,025	335,063
368	1690,750	356,308	270,705	39,830	44,533	1118,667	1009,800	4486,310	16,586	0,000	31,270	43,727	409,522
366	1572,101	357,792	341,943	45,957	46,962	497,333	1047,200	4410,592	23,958	51,353	37,760	57,276	463,298
364	1542,438	409,754	515,505	45,957	41,294	1032,000	1065,900	4950,085	47,915	133,518	45,430	77,600	541,893
362	1590,228	420,146	485,714	16,851	43,723	1582,667	1075,250	4599,887	73,716	179,735	55,460	98,540	603,941
360	1634,721	464,685	623,010	7,660	37,246	1245,333	1140,700	5527,437	108,731	205,412	66,080	145,962	665,990
358	1623,186	454,292	784,914	9,191	31,578	1314,667	1262,250	4576,225	154,803	328,659	74,930	193,384	705,288
356	1497,945	436,477	1016,762	24,511	34,007	1592,000	1365,100	3478,310	211,933	467,312	89,680	229,105	721,834
354	1646,256	460,231	1301,714	52,085	29,958	1281,333	1439,900	5025,803	272,749	616,235	106,790	311,016	835,590
352	1321,619	519,615	1568,533	111,830	14,574	1674,667	1617,550	4945,352	333,565	811,376	128,030	349,200	897,639
350	1346,338	555,246	1586,667	176,170	4,048	1293,333	1757,800	5688,338	434,924	924,353	151,630	465,600	922,459
348	1657,792	549,308	1353,524	269,617	14,574	1581,333	2057,000	6497,577	436,767	1170,847	172,280	543,200	1023,805
346	1605,059	350,369	1628,114	269,617	41,294	1268,000	2066,350	6369,803	547,341	1407,071	203,550	592,470	1042,420
344	1670,975	363,731	1624,229	416,681	73,681	1122,667	2328,150	6327,211	664,365	1771,676	222,430	748,902	1168,585
342	1301,844	400,846	1604,800	554,553	123,882	1721,333	2580,600	5995,944	707,673	2048,982	247,210	732,273	1288,546
340	1413,902	451,323	1527,086	847,149	204,850	878,667	2842,400	5432,789	758,353	1530,318	287,920	819,111	947,278
338	1717,116	475,077	1700,648	801,191	295,535	1322,667	2898,500	4547,831	858,791	1725,459	326,270	825,886	1096,195
336	1275,478	524,069	1383,314	1219,404	401,604	1528,000	3169,650	4434,254	915,921	1571,400	336,300	783,390	1178,927
334	1306,788	486,954	1527,086	1584,000	564,351	1544,000	3253,800	5853,972	1008,987	2321,153	375,830	687,930	1276,137
332	926,122	598,300	1303,010	1645,277	410,510	1185,333	3272,500	3828,507	1059,667	2351,965	393,530	699,016	1282,341
330	795,938	534,462	1037,486	1504,340	734,385	1441,333	2692,800	3374,197	820,090	2988,741	384,090	555,517	1449,873
328	232,354	426,085	992,152	1204,085	388,649	152,000	2225,300	3748,056	706,752	3723,088	287,920	361,517	1389,893
326	192,805	179,638	721,448	1277,617	497,147	0,000	1486,650	3156,507	489,290	3527,947	227,740	420,025	899,707
324	0,000	0,000	484,419	903,830	384,600	0,000	0,000	1959,211	199,954	4097,965	137,470	304,857	459,161
322	0,000	0,000	431,314	618,894	22,671	48,000	0,000	1268,282	264,456	2197,906	118,590	293,156	332,995
320	0,000	0,000	385,981	105,702	17,003	0,000	0,000	771,380	168,625	3635,788	70,800	255,587	500,527

Tabla 6. Coeficientes de extinción molar de sustancias liquénicas, en etanol para el rango UVB (200-280 nm) y UVC (290-320 nm), presentes en líquenes de la zona nival de Pico Espejo.

Longitud de onda	ϵ Ácido úsnico	ϵ Ácido estíctico	ϵ Átranorina B	ϵ Ácido barbático	ϵ Ácido sequoico	ϵ Ácido didímico	ϵ Átranorina A	ϵ Ácido tannólico	ϵ Ácido protocetrárico	ϵ Ácido salacínico A	ϵ Ácido fumarprotocetrárico	ϵ Ácido salacínico B	ϵ Ácido lecanórico
320	3086,171	2607,839	3593,652	4829,276	4526,065	1291,636	2434,740	4087,125	6244,510	4338,056	2542,507	3463,494	3371,884
318	3285,200	3010,800	4065,217	5018,897	5225,972	1742,364	2580,600	3945,375	3807,062	4790,722	2760,676	3639,282	3594,484
316	3228,686	3428,967	3896,104	5361,828	4715,623	2327,636	2760,120	4354,875	3791,586	5258,478	2962,062	3753,306	3746,257
314	3344,171	3748,294	3922,122	5192,379	4876,019	2960,000	2917,200	4373,250	3807,062	5665,878	2886,542	3910,090	3877,793
312	3341,714	4044,812	3486,330	5341,655	4651,465	3572,182	3141,600	4446,750	3745,159	5982,744	3096,320	4147,641	3946,091
310	3363,829	4052,415	3535,113	5301,310	4838,107	4022,909	3253,800	4452,000	3629,090	6141,178	3054,364	4195,151	3981,505
308	3174,629	4455,376	4032,696	5353,759	5059,744	4292,000	3422,100	4478,250	3683,255	6201,533	3037,582	4347,184	4019,448
306	1059,029	2174,467	1268,348	1379,793	1329,823	1607,818	1481,040	968,625	1586,276	2097,356	1518,791	1762,629	885,341
304	1007,429	2098,436	1213,061	1295,069	1236,502	1466,545	1380,060	903,000	1454,731	1961,556	1669,831	1710,367	829,691
302	963,200	2014,803	1222,817	1202,276	1189,842	1352,182	1178,100	845,250	1338,662	1780,489	1350,969	1629,600	774,041
300	3314,686	3892,752	3366,000	5773,345	5406,781	3901,818	3927,000	4270,875	3513,021	4903,889	2534,116	3881,584	3693,136
298	3398,229	3869,942	3941,635	5789,483	3878,651	3713,455	3938,220	4711,875	3071,959	5054,778	2483,769	3753,306	4348,289
296	3226,229	4067,621	3983,913	5995,241	5252,219	3659,636	4050,420	4971,750	3242,193	4911,433	2559,289	3886,335	4408,998
294	3425,257	4120,842	3580,643	6426,931	5170,563	3262,727	3994,320	5231,625	2986,841	4617,200	2886,542	3819,820	4477,295
292	2734,800	4386,948	3131,843	6862,655	4426,912	2953,273	4117,740	5431,125	2955,890	4262,611	2727,111	3796,065	4507,650
290	3326,971	4523,803	3948,139	7205,586	5540,930	2684,182	4252,380	5701,500	2924,938	4202,256	3121,493	4085,878	4598,714
288	3275,371	4447,773	3274,939	7479,931	4759,367	2273,818	4431,900	5664,750	3079,697	4398,411	3297,707	4114,384	4641,716
286	3496,514	4751,894	3883,096	7641,310	5657,581	2045,091	4420,680	5848,500	3133,862	4473,856	3507,484	4271,167	4727,720
284	3528,457	5223,282	3853,826	8177,897	3164,163	1971,091	5172,420	5869,500	3427,903	4941,611	3230,578	4594,237	4856,727
282	3582,514	5436,167	3473,322	8641,862	5616,753	1998,000	5441,700	5948,250	4232,648	5703,600	3423,573	4741,518	4957,909
280	3744,686	5816,318	4032,696	8512,759	4356,921	1776,000	5912,940	5998,125	4758,828	6133,633	4354,987	5482,678	5026,207
278	3636,571	6690,667	4218,070	8762,897	5164,730	1870,182	7192,020	6116,250	1052,359	7303,022	4959,147	6076,555	5142,566
276	3268,000	6812,315	4553,043	8787,103	4526,065	2031,636	7753,020	6139,875	6948,662	8396,967	5068,231	6770,204	5205,805
274	3847,886	7648,648	4396,939	8734,655	4905,181	2529,455	7921,320	6271,125	8086,138	9649,344	5664,000	6694,188	5261,455
272	3845,429	7595,427	4406,696	9182,483	5893,800	3161,818	8830,140	6370,875	8945,048	10630,122	6511,502	6679,935	5349,989
270	3897,029	7777,900	4390,435	9004,966	6191,260	4392,909	9503,340	6250,125	9656,938	11595,811	6595,413	7221,551	5385,402
268	3914,229	8743,485	4273,357	9089,690	5631,335	5334,727	10019,460	6457,500	10500,372	12289,900	7593,956	7449,600	5425,875
266	3926,514	8827,118	4657,113	9053,379	4899,349	5704,727	10816,080	6489,000	11483,090	13082,067	7149,227	8148,000	5463,818
264	3992,857	8796,706	4510,765	9360,000	6229,172	6269,818	11489,280	6559,875	12326,524	13942,133	7014,969	8884,408	5532,116
262	4024,800	10043,603	4484,748	9279,310	6106,688	6505,273	12656,160	6601,875	13030,676	14689,033	7577,173	7501,861	5562,470
260	4140,286	8332,921	4624,591	9271,241	6267,084	7009,818	12420,540	6696,375	14299,697	15549,100	8382,720	8642,106	5625,709
258	4142,743	8865,133	4429,461	9085,655	4301,512	7177,455	13789,380	6699,000	15328,841	8608,211	9280,569	8751,380	5651,005
256	4172,229	9116,033	4286,365	8714,483	5468,023	7238,545	15203,100	6751,500	15839,545	17329,589	9716,907	8504,327	5711,714
254	4250,857	10188,061	4195,304	8670,103	5677,995	7568,182	16448,520	6830,250	17178,207	18008,589	10371,413	10257,453	5688,948
252	4265,600	10226,076	4504,261	8468,379	6608,288	7857,455	17671,500	6856,500	18075,807	18498,978	10396,587	9197,976	5635,827
250	4280,343	9861,130	4533,530	8290,862	6666,614	8200,545	19444,260	6909,000	18849,600	19321,322	11034,311	8409,306	5638,357
248	4132,914	9982,779	5174,209	7911,621	4531,898	8980,909	21037,500	7024,500	19151,379	19177,978	11722,382	8095,739	5610,532
246	4631,714	11404,545	4715,652	7383,103	5307,628	9976,545	22372,680	7121,625	19576,966	19962,600	12183,893	9473,535	5605,473
244	4771,771	11967,170	4556,296	7298,379	4800,195	9283,636	23651,760	7279,125	19971,600	20279,467	13392,213	10110,171	5559,941

Tabla 6. (Continuación).

Longitud de onda	ε Ácido úsnico	ε Ácido estictico	ε Átraronina B	ε Ácido barbático	ε Ácido sequitico	ε Ácido didimico	ε Átraronina A	ε Ácido tannólico	ε Ácido protocetrárico	ε Ácido salacínico A	ε Ácido fumarprotocetrárico	ε Ácido salacínico B	ε Ácido lecanórico
242	4427,771	12180,055	5284,783	6882,828	6162,098	10541,636	24190,320	7381,500	20134,097	20717,044	13509,689	10195,690	5615,591
240	4712,800	12218,070	5769,357	6979,655	5106,405	10669,455	24953,280	7785,750	20459,090	21441,311	14063,502	11283,673	5825,543
238	5676,000	12932,755	6354,748	7245,931	5578,842	10191,818	25379,640	8032,500	21751,324	22044,867	14348,800	9981,894	6108,852
236	5904,514	14696,658	6312,470	8113,345	6649,116	9761,273	26086,500	8536,500	21937,034	23101,089	15053,653	10290,710	6667,882
234	6408,229	15639,433	7122,261	9053,379	7115,721	10158,182	26524,080	8759,625	22200,124	24157,311	16102,542	11982,073	7229,441
232	7241,200	18779,485	8517,443	10876,966	5960,874	9821,818	25559,160	8969,625	22037,628	23863,078	17050,738	13198,335	8076,839
230	7813,714	20201,252	9379,270	11982,414	8290,981	9747,818	25278,660	9282,000	21673,945	24353,467	17310,862	14162,792	8347,500
228	8678,629	21174,439	9528,870	12829,655	9212,526	9411,455	24145,440	9208,500	21449,545	24813,678	17763,982	15027,478	8866,057
226	8113,486	21577,400	10439,478	13112,069	9052,130	9398,000	23853,720	9087,750	21472,759	23485,856	17184,996	15155,755	8274,143
224	8012,743	22497,367	10293,130	13273,448	9390,419	8489,818	23797,620	8948,625	21534,662	24066,778	18502,400	15393,306	8167,902
222	7934,114	23493,364	10133,774	12426,207	9314,595	8240,909	24829,860	8806,875	22981,655	23342,511	19920,498	15868,408	8132,489
220	8300,229	23326,097	10569,565	12252,724	9203,777	8254,364	26187,480	8746,500	22935,228	23659,378	20986,169	15198,514	8026,248
218	8285,486	23812,691	9834,574	12781,241	9157,116	7662,364	27421,680	8675,625	23654,855	23546,211	22421,049	15108,245	7960,480
216	8115,943	23698,645	10426,470	12067,138	8687,595	7056,909	29261,760	8612,625	23345,338	23304,789	23285,333	14870,694	7866,886
214	8076,629	22466,955	9532,122	12055,034	8705,093	6740,727	29923,740	8620,500	23012,607	22663,511	24250,311	14571,380	7768,234
212	7919,371	22117,215	9584,157	11687,897	8428,047	6491,818	30013,500	8400,000	23252,483	22482,444	24090,880	14476,359	7631,639
210	7715,429	21334,103	9418,296	11127,103	7952,693	6041,091	29407,620	8211,000	21875,131	21818,533	23973,404	14348,082	7403,980
208	7371,429	21372,118	8748,348	10461,414	7611,488	5899,818	27287,040	7835,625	21898,345	20860,389	22553,920	13640,180	7274,973
206	6973,371	20224,061	8306,052	10074,103	6593,707	5260,727	25357,200	7520,625	20257,903	20422,811	20910,649	12818,253	6695,707
204	6314,857	18308,097	7278,365	8750,793	5955,042	5206,909	22518,540	6709,500	18238,303	17337,133	19870,151	11464,212	6144,266
202	5489,257	15494,976	6058,800	7084,552	4765,200	5166,545	17907,120	5803,875	14988,372	15390,667	15800,462	10053,159	5210,864
200	4427,771	12027,994	4598,574	5535,310	3245,819	5045,455	13867,920	4722,375	11359,283	11905,133	12158,720	7839,184	4201,575

producir mutaciones y cambios en la estructura del ADN en el espectro de absorción de los aminoácidos (Jagger, 1985). El triptófano, que es un aminoácido aromático, presenta su más alta absorbancia en los 280 nm. También la tirosina y la cistina presentan una alta absorbancia en los 280 nm. De este modo proteínas conformadas por residuos de estos aminoácidos, pudieran experimentar cambios estructurales y funcionales cuando son expuestas a intensas radiaciones UV, como ocurre en ambientes de alta montaña tropical (Caldwell & al., 1980), lo cual pudiera generar una alteración de algunos procesos fisiológicos esenciales.

En la Tabla 4 se muestran los picos máximos de absorbancia, en las longitudes de onda del espectro ultravioleta para los metabolitos secundarios de las especies de líquenes colectadas en Pico Espejo ante el efecto letal que las radiaciones UVB y UVA puedan causar. Por ejemplo, los valores de absorbancia entre 280 y 320 nm sugieren un efecto protector para los aminoácidos aromáticos, proteínas, ácidos nucleicos, purinas y pirimidinas.

De cualquier forma, a pesar de que la radiación UVA penetra en un 96% a la superficie terrestre, vemos que las especies adaptadas a vivir en ambientes expuestos a una intensa radiación en la región del ultravioleta, han podido desarrollar eficientes respuestas adaptativas, a través de la capacidad de los metabolitos secundarios para absorber la radiación ultravioleta. Se conoce que esta capacidad es propia de moléculas con dobles enlaces conjugados que forman estructuras aromáticas.

La pronunciada capacidad de absorbancia ante la radiación UV en las regiones UVB y UVA que presentan las sustancias localizadas en los líquenes de la zona nival andina y además la alta frecuencia con que estas sustancias están presentes en las especies estudiadas (95%) sugiere la existencia de una respuesta adaptativa al ambiente nival.

Los coeficientes de extinción molar de las sustancias liquénicas analizadas revelaron que en el rango UVC son las depsidonas las que presentan la mayor absorbancia, mientras que los dépsidos mostraron la más baja absorbancia (Figs. 3-5). Recordemos que las depsidonas están constituidas por dos anillos aromáticos fenólicos unidos a través de un enlace éster y adicionalmente un enlace éter, mientras que los dépsidos que presentan las mismas características carecen del enlace éter. La presencia del enlace éter adicional en las depsidonas está relacionado con la capacidad de absorber la radiación UVC y sugiere la antigüedad que estas sustancias podrían tener, probablemente superior a los 2000 millones de años, es decir, anterior a la formación de la capa de ozono en nuestro planeta.

Agradecimientos

Esta investigación ha sido parcialmente financiada por el CDCHT, Universidad de Los Andes, a través del Proyecto M-689-00-03-A. Expresamos nuestro reconocimiento al personal del Sistema Teleférico de Mérida, por facilitarnos el acceso al Parque Nacional Sierra Nevada, Mérida, Venezuela. De igual manera agradecemos la colaboración de Emiliza Labarca-Villasmil y de Saraid Rivera.

Referencias bibliográficas

- Azócar, A. & Monasterio, M. 1980. Caracterización ecológica del clima en el páramo de Mucubají. In: Monasterio, M. (ed.), *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*. Ediciones de la Universidad de Los Andes, Mérida, pp. 207-223.
- Blumthaler, M. & Ambach, W. 1990. Indication of increasing solar Ultraviolet-B radiation flux in alpine regions. *Science* 248: 206-208.
- Caldwell, M., Robberecht, R. & Billings, W. 1980. A steep latitudinal gradient of solar ultraviolet-B radiation in the arctic-alpine life zone. *Ecology* 61: 600-611.
- Cockell, C.S. 2000a. The ultraviolet history of the terrestrial planets: Implications for biological evolution. *Planetary and Space Science* 48: 203-214.
- Cockell, C.S. 2000b. Ultraviolet radiation and the photobiology of Earth's early oceans. *Origins of Life and Evolution of Biospheres* 30: 467-499.
- Cockell, C.S. & Horneck, G. 2001. The history of the UV radiation climate of the Earth-Theoretical and space-based observations. *Photochemistry and Photobiology* 73: 447-451.
- Culberson, C., Culberson, W. & Johnson, A. 1981. A standardized TLC analysis of β -borcinol depsidones. *The Bryologist* 84: 16-29.
- Díaz, A., Péfaur, J. & Durant, P. 1997. Ecology of South American páramos with emphasis on the fauna of the Venezuelan moorland. In: Wielgolaski, F.E. (ed.), *Ecosystem of the World 3: Polar and Alpine Tundra, Elsevier*, Amsterdam, pp. 263-310.
- Dworkin, A.Y. & Steinberger, E.H. 1999. Modeling the altitude effect on solar UV radiation. *Solar Energy* 65: 181-187.
- Elix, J.A., Johnson, J. & Parker, J.L. 1987. *Metabolites Users Manual*. Second edition, Department of Chemistry, The Faculties, Australian National University, Canberra, Australia, p. 56.
- García-Pichel, F. 1998. Solar ultraviolet and the evolutionary history of cyanobacteria. *Origins of Life and Evolution of the Biosphere* 28: 321-347.
- Harborne, J.B. 1964. *Biochemistry of phenolic compounds*. Academic Press, New York, pp. 129.
- Jagger, J. 1967. Introduction to Research in UV Photobiology, pp. 57.
- Jagger, J. 1985. *Solar-UV actions on living cells*. Praeger Scientific, New York, pp. 202.
- López-Figueiras, M. 1986. Censo de Macrolíquenes de los Estados Falcón, Lara, Mérida, Táchira y Trujillo. Facultad de Farmacia. Universidad de Los Andes. Mérida, pp. 204.
- Kasting, J.F., Whittet, D.C. & Sheldon, W.R. 1997. Ultraviolet radiation from F and K stars and implications for planetary habitability. *Origins of Life and Evolution of the Biosphere* 27: 413-420.
- Mancinelli, R.L. & White, M.R. 2000. Inhibition of denitrification by ultraviolet radiation. *Advances in Space Research* 26(12): 2041-2046.
- Marcano, V. 1994. Introducción al estudio de los líquenes Andinos Venezolanos, Volumen I. Publicaciones de FUNDACITE Mérida, *Immecca Press*, Mérida, pp. 1-338.
- Marcano, V. & Morales, A. 1994a. El género *Alectoria* Ach. (Ascomicetes liquenizados) en Los Andes de Venezuela. *Ernstia* 4: 89-100.

- Marcano, V. & Morales, A. 1995. Revisión del género *Umbilicaria* (Ascomycetes liquenizados) en Venezuela. *Ernstia* 4: 21-35.
- Marcano, V., Morales, A., Sipman, H. & Calderón, L. 1996. A first checklist of the lichen-forming fungi of the Venezuelan Andes. *Tropical Bryology* 12: 193-235.
- Marcano, V., Galiz, L., Mohali, S. & al. 1997. Revisión del género *Leprocaulon* Nyl. ex Lamy (Lichenes Imperfecti) en Venezuela. *Tropical Bryology* 13: 47-56.
- Marcano, V., Morales, A. & Rodríguez, V. 1999. Occurrence of usnic acid in *Usnea laevis* Nylander (Lichenized Ascomycetes) from the Venezuelan Andes. *Journal of Ethnopharmacology* 66: 343-346.
- McEvoy, M., Solhaug, A.K. & Gauslaa, Y. 2006. Ambient UV irradiation induces a blue pigment in *Xanthoparmelia stenophylla*. *The Lichenologist* 38: 285-289.
- Onofri, S., Selbmann, L., Zucconi L. & Pagano, S. 2004. Antarctic microfungi as models for exobiology. *Planetary and Space Science* 52: 229-237.
- Palacios, E. & Marcano, V. 2003. Introducción a la astrobiología. Desde el origen de la vida hasta el cerebro humano. En: Astrobiología. Desde las primeras moléculas hasta la aparición de la sinapsis. Universidad de Los Andes. Venezuela, pp. 3-33.
- Piazena, H. 1996. The effect of altitude upon solar UV-B and UV-A irradiance in the tropical Chilean Andes. *Solar Energy* 57: 133-140.
- Rikkinen, J. 2007. Photobiont-mediated lichen guilds. *Comparative Biochemistry and Physiology-Part A: Molecular & Integrative Physiology* 146: 219-220.
- Rothschild, L.J. & Mancinelli, R.L. 2001. Life in extreme environments. *Nature* 409: 1092-1101.
- Solhaug, A.K., Gauslaa, Y., Nybakken, L. & Bilger, W. 2002. Induction of pigment synthesis by UV irradiation in lichens. *13th Congress of the Federation of European Societies of Plant Physiology. Under the Aegis of the University of Crete*. Editor Kalliopi A. Roubelakis-Angelakis.
- Towers, G.H.N. 1964. Metabolism of phenolics in higher plants and microorganisms. In: Harborne, J.B. (ed.), *Biochemistry of phenolic compounds*, Academic Press, New York, pp. 249-294.

Editora asociada: A. Crespo

Recibido: 5-X-2007

Aceptado: 6-V-2008