

INTERACCIONES HONGO-ALGA EN SIMBIOSIS LIQUÉNICAS Y LIQUENOIDES

por

DAVID L. HAWKSWORTH*

Resumen

HAWKSWORTH, D. L. (1989). Interacciones hongo-alga en simbiosis líquénicas y liquenoides. *Anales Jard. Bot. Madrid* 46(1): 235-247.

Las simbiosis entre hongo y alga u hongo y cianobacteria pueden ser de tipo antagonista, comensalista o mutualista. De cualquier manera, estas categorías no son exclusivas y en algunos casos las relaciones pueden cambiar con el tiempo. Los diferentes tipos de simbiosis pueden ser discutidos convenientemente con respecto al número de componentes (biontes) comprometidos en la relación. Simbiosis con dos biontes incluyen las micoficobiosis, los hongos alguicolas parásitos y comensalistas y los líquenes. Las simbiosis de tres biontes pueden comprometer bien a dos componentes fotosintéticos y un hongo, como en cefalodios líquénicos, morfotipos verde-verdeazulados asociados, líquenes alguicolas y líquenes briófilos; o bien a dos componentes fúngicos y un componente fotosintético, como en hongos liquenícolas o híbridos mecánicos. Las simbiosis de cuatro biontes podrían ser de tres componentes fotosintéticos y uno fúngico, cuando se forman cefalodios diferentes; o de dos componentes fotosintéticos y dos componentes fúngicos, como en líquenes liquenícolas; o de tres componentes fúngicos y uno fotosintético, como en el caso de hongos asociados con hongos liquenícolas. También se sospecha la existencia de simbiosis donde se comprometen cinco o más biontes en la formación de híbridos mecánicos. La apreciación de estos tipos diferentes de simbiosis es fundamental para el entendimiento de la biología y evolución de los líquenes. Se discute el problema de definición de "líquen", proponiéndose la siguiente: "Una asociación estable y capaz de mantenerse a sí misma de un micobionte y de un fotobionte, en la cual el micobionte es el exhabitante." Esta definición presenta un cercano paralelismo con las definiciones propuestas para "micorrizas" (especialmente ectomicorrizas) y se considera la significancia de ésta con relación al estudio de las asociaciones líquénicas.

Palabras clave: *Ascomycotina*, simbiosis, algas, cianobacterias, líquenes.

Abstract

HAWKSWORTH, D. L. (1988). Fungi-algae interactions in lichen and lichenoid symbioses. *Anales Jard. Bot. Madrid* 46(1): 235-247 (in Spanish).

Symbioses between fungi and algae or cyanobacteria can be antagonistic, commensalistic, or mutualistic, but these categories are not exclusive and the relationships can vary with age. The different types of symbioses can conveniently be referred to with respect to the number of components (bionts) involved in the association. Symbioses with two bionts include the mycophycobioses, parasitic and algicolous fungi, and lichens. Symbioses with three bionts may involve: either two photosynthetic components and one fungus, as in lichen cephalodia, morphotypes with green/blue green photosynthetic partners, algicolous lichens, and bryophilous lichens; or two fungal components and one photosynthetic partner as in lichenicolous

* CAB International Mycological Institute, Ferry Lane, Kew, Surrey TW9 3AF, U.K.

fungi and mechanical hybrids. Symbioses between four bionts can occur with one fungus and three photosynthetic partners, sometimes forming different cephalodia; or two photosynthetic and two fungal components, as in lichenicolous lichens; or three fungal components and one photosynthetic partner, as in the case of fungi occurring on lichenicolous fungi. Finally there exist symbioses involving five or more bionts in the case of mechanical hybrids. An appreciation of these different types of symbioses is fundamental to the understanding of the biology and evolution of lichens. The problem of the definition of "lichen" is discussed and the following is recommended: "a stable association between a mycobiont and a photobiont, in which the mycobiont is the exhabitant". This definition has some parallels with that proposed for "mycorrhizas" (especially ectomycorrhizas) and this should be borne in mind when studying lichen associations.

Key words: *Ascomycotina*, symbiosis, algae, cyanobacteria, lichens.

INTRODUCCIÓN

La amplitud y complejidad de las simbiosis hongo y alga (o cianobacterias) es asombrosa. Especialmente cuando el término "simbiosis" es utilizado de acuerdo con el criterio de DE BARY (1879), que alude a organismos distintos que viven juntos, ya sea en asociaciones mutualistas, comensalistas o antagonistas. En los últimos diez años, numerosos casos fascinantes han llamado nuestra atención y han

TABLA 1

VARIEDAD DE SIMBIOSIS ALGA-HONGO EN LAS QUE PARTICIPAN DISTINTO NÚMERO DE BIONTES

Número de biontes	Ejemplos
SIMBIOSIS DE DOS BIONTES	
Micobionte como "inhabitante"	Micoficobiosis Parásitos fúngicos en algas
Micobionte como "exhabitante"	Líquenes
SIMBIOSIS DE TRES BIONTES	
Dos fotobiontes: un micobionte	Cefalodios Morfortipos de algas verdes y verde-azuladas Líquenes alguíficos Líquenes briófilos
Dos micobiontes: un fotobionte	Hongos liquenícolas Híbridos mecánicos
SIMBIOSIS DE CUATRO BIONTES	
Tres fotobiontes: un micobionte	Cefalodios
Dos fotobiontes: dos micobiontes	Líquenes liquenícolas
Tres micobiontes: un fotobionte	Hongos sobre hongos liquenícolas
SIMBIOSIS DE CINCO O MÁS BIONTES	Híbridos mecánicos

contribuido, de forma colectiva, a nuestro entendimiento de la naturaleza de las asociaciones líquénicas, proporcionando ideas de su significado evolutivo.

En simbiosis mutualistas (biotróficas) existe una relación estable en la cual se benefician ambos componentes; en las simbiosis comensalistas es uno de los socios el que se beneficia, mientras que el segundo no se ve beneficiado o afectado; en las simbiosis antagonistas (parásitas, necrotróficas), sólo uno de los socios sale beneficiado a expensas del otro, al cual generalmente destruye. Sin embargo, estas categorías no son exclusivas; la relación biológica entre organismos puede con el tiempo cambiar de antagonista a mutualista, e incluso organismos adicionales como briófitos pueden llegar a formar parte íntegra de la simbiosis, pero las relaciones fisiológicas y nutricionales de las mismas han sido rara vez investigadas. Por ello, parece apropiado discutir aquí la simbiosis con relación al número de organismos participantes, también denominados biontes (tabla 1); más ejemplos y discusiones de las tres categorías se presentan en HAWKSWORTH (1988a).

SIMBIOSIS DE DOS BIONTES

En simbiosis mutualistas en las que participan un solo micobionte y un fotobionte, cualquiera de los componentes puede ser el "inhabitante", pudiendo vivir total o parcialmente dentro del otro, el "exhabitante" (LAW & LEWIS, 1983).

El micobionte como "inhabitante"

El ejemplo clásico de una situación mutualista en la cual el micobionte es el inhabitante (o "endofito"), es *Mycosphaerella ascophylli* sobre las algas pardas *Ascophyllum nodosum* y *Pelvetia canaliculata*. Los ascomas generalmente se forman en los receptáculos de las algas, y las hifas del micobionte se ramifican entre los tejidos del alga. En la naturaleza no parecen haber sobrevivido algas que no presenten la infección (WEBBER, 1967), pero la fisiología de la simbiosis permanece oscura (KINGHAM & EVANS, 1986).

KOHLMEYER & KOHLMEYER (1972) introdujeron el término "micoficobiosis" para asociaciones mutualistas en las que el alga retiene su forma y continúa reproduciéndose sexualmente. Se conocen muchos ejemplos de este tipo, incluyendo *Turgidosculum ulvae* y *Blindingia minima*, *Blodgettia confervoides* y especies de *Cladophora*, en *Phaeospora lemaneae* y las algas rojas filamentosas de agua dulce pertenecientes al género *Lemaneae* (HAWKSWORTH, 1987).

Es interesante observar que todos los ejemplos anteriores se presentan en lugares sujetos a inmersión periódica. La presencia de un micobionte puede tener así un papel clave, aún no conocido, en la reducción de los efectos fisiológicos de la falta de agua, aumentando así la supervivencia.

El micobionte como "exhabitante"

Simbiosis mutualistas en las que el micobionte es el exhabitante que se reproduce sexualmente y el fotobionte es un alga o cianobacteria, la cual reprime sus mecanismos de reproducción sexual, comprenden casi todos los táxones que de forma incuestionable son aceptados como líquenes por los biólogos. De cualquier manera, las 13.500 especies fúngicas que exhiben este tipo de estilo de vida perte-

necen a grupos sistemáticos diversos, y presentan un grado de complejidad tal, que va desde biontes apenas modificados hasta talos duales que difieren sustancialmente de cada componente cuando crece en solitario.

Las asociaciones de estructura más simple parecen ser bastante casuales, como en los géneros de la familia *Arthopyreniaceae* que viven sobre corteza; la mayoría de las especies de esta familia no están asociadas con ningún alga, algunas presentan pequeñas áreas de *Trentepohlia*, mientras otras se encuentran constantemente liquenizadas; todos estos tipos se pueden observar en un único género, *Mycomicrothelia* (HAWKSWORTH, 1985). En esta familia, los ascomas y las hifas se encuentran íntimamente entremezclados con los tejidos de la corteza, y el hongo implicado se supone que obtiene los nutrientes de la corteza de forma saprobiótica, en adición a aquellos que pueden ser transferidos por cualquier ficobionte presente.

En distintos hongos se observan simbiosis casuales con cianobacterias o algas que no llegan a la producción de estructuras morfológicas especializadas, como por ejemplo en *Acrospermum adeanum*, *Chadefaudia corallinum*, "*Coniosporium*" *aeroalgicola*, *Cudoniella brasiliensis*, *Herpotrichia juniperi*, *Orbilbia luteorubella* y *Tricarina cretea* (HAWKSWORTH, 1988a). En las asociaciones entre cianobacterias y *Didymella lenormandii*, *Endomyces scytonematum*, *Nectria phycophora*, *Phycorella scytonematis* y *Pyrenothrix nigra*, los hongos sólo se encuentran en presencia de géneros determinados de fotobionte, pero no se llegan a formar estructuras morfológicas especializadas. Algunas especies de *Epigloea* producen una estructura más parecida a un talo, pero que sin embargo, carece de una capa cortical diferenciada (DÖBBELER, 1984).

En otros casos, el micobionte envuelve los filamentos del fotobionte, como en *Coenogonium*, *Cystocoleus*, *Dictyonema moorei*, *Ephebe* y *Racodium*, pero la morfología del fotobionte apenas se modifica. Por el contrario, en *Strigula elegans*, cuando las colonias del alga *Cephaleuros virescens* se encuentran liquenizadas, la producción de esporangiosporas es reprimida y la forma del talo es modificada por el micobionte (WARD, 1884). En la producción de talos de *Collema* que no presentan diferenciación en capas, las colonias de *Nostoc* son modificadas por el micobionte, que se ramifica a través de ellas, pero éste es incapaz de determinar completamente la estructura en su totalidad, y las células del fotobionte permanecen dispersas en el talo sin formar una capa diferenciada (DEGELIUS, 1954).

En contraste con lo visto anteriormente, en la mayoría de los casos con micobiontes que pertenecen a órdenes exclusiva o predominantemente liquenizados (p. ej.: *Graphidales*, *Gyalectales*, *Lecanorales*, *Opegraphales*, *Peltigerales*, *Teloschistales*), el micobionte parece jugar un papel clave en la configuración del talo. El fotobionte que lo ocupa se encuentra generalmente limitado en una capa del talo bien definida, ya sea éste un talo crustáceo, folioso o fruticuloso. La gran variedad existente de talos morfológicamente complejos puede ser atribuida al micobionte, que se esfuerza en conseguir, de la manera más eficaz, exponer a la luz el área máxima de células del fotobionte, mejorando así su salud y habilidad para propagarse en ambientes por otro lado hostiles.

En cultivo puro, los micobiontes rara vez producen colonias que recuerden al talo compuesto. Las complejas estructuras duales encontradas en la naturaleza son la consecuencia de una interacción de biontes, en los cuales el micobionte tiene un papel dominante e influencia sobre la distribución de las células del foto-

bionte (GREENHALGH & ANGLESEA, 1979). Además, un único micobionte puede producir talos similares (con metabolitos secundarios idénticos) con algas diferentes, como por ejemplo *Trebouxia albulescens* o *T. decolorans* en *Xanthoria parietina* (PIATELLI & DE NICOLA, 1968), y *Stichococcus* o *Trebouxia* en *Chaenotheca carthusiae* (TIBELL, 1982). Igualmente, la misma especie de fotobionte puede presentarse con una variedad de géneros de micobiontes.

Ha sido frecuentemente cuestionado que las asociaciones líquénicas sean verdaderamente mutualistas (SMITH, 1975); de hecho, algunos autores afirman que el fotobionte es parasitado por el micobionte (AHMADJIAN & JACOBS, 1983). Como generalmente el micobionte es sólo capaz de sobrevivir con el fotobionte, y como el fotobionte se desarrolla en ambientes donde no podría sobrevivir solo, la simbiosis ha de ser observada como mutualista. Al evaluar los "beneficios" obtenidos por el fotobionte, es crucial considerar la salud de las poblaciones en lugar de la salud de las células individuales.

SIMBIOSIS DE TRES BIONTES

Dos fotobiontes: un micobionte

Los casos más fácilmente reconocibles de simbiosis mutualistas en los que participan dos fotobiontes y un único micobionte son aquellos que implican la presencia de un alga verde y una cianobacteria. Esto ocurre en alrededor de 500 especies, distribuidas en unos 20 géneros y en cinco órdenes (JAMES & HENSSEN, 1976). Uno de los fotobiontes puede presentarse en el talo en una capa interna separada (p. ej.: *Solorina crocea*), como paquetes internos dispersos (p. ej.: *Lobaria pulmonaria*) o en estructuras externas morfológicamente diferenciadas ("cefalodios"). Este último tipo puede variar desde lóbulos modificados (p. ej.: *Placopsis gelida*), hinchamientos convexos (p. ej.: *Peltigera aphthosa*), en forma de hoja (p. ej.: *Sticta canariensis*, *S. felix*), o en forma de prolongaciones fruticulosas (p. ej.: *Lobaria amplissima*).

La producción de estructuras morfológicas distintas con cianobacterias, como contraposición a las producidas con algas, son de especial interés si se destaca que el talo resultante es consecuencia de la interacción de los biontes. Morfotipos de algas y de cianobacterias pueden encontrarse juntos o como talos de dos biontes independientes. Frecuentemente han recibido nombres científicos diferentes y repetidamente salen a la luz nuevos ejemplos de este tipo de talos (BRODO & RICHARDSON, 1978; RENNER & GALLOWAY, 1982; TØNSBERG & HOLTAN-HARTWIG, 1983). El término "morfotipo" se usa aquí con preferencia al término "ficotipo" y otros términos propuestos, como el componente fotosintético que puede ser tanto un alga como una cianobacteria.

Los segundos fotobiontes son capturados en la naturaleza, y después son progresivamente incorporados al talo (JORDAN & RICKSON, 1971). En hábitats con escasez de nutrientes, la habilidad para incorporar como tercer bionte una cianobacteria que fije el nitrógeno mejorará la salud de la simbiosis original de dos biontes.

Una situación diferente, en la que participan tres biontes, existe en *Pyrenocollema pelvetiae*, donde el micobionte y la cianobacteria asociada crecen de

forma epífita sobre *Pelvetia canaliculata* (KOHLMAYER & KOHLMAYER, 1979). Quizá sea más apropiado definir esta asociación como líquen alguícola obligado; esto es, una simbiosis mutualista dentro de una simbiosis comensalista, que en el caso de *Pelvetia* probablemente no presentara ninguna ventaja.

Al menos 19 géneros de hongos liquenizados incluyen especies exclusivamente asociadas con briófitos (POELT, 1985). El grado de especificidad varía, pero muchos han quedado confinados a musgos o hepáticas en particular y pueden ser considerados como parásitos, matando finalmente al hospedante. Los talos son generalmente superficiales, pero algunos continúan la simbiosis comensalista, de forma que el componente algal o la cianobacteria crecen por debajo de la cutícula de las hojuelas del musgo. En *Veizdaea aestivalis*, el fotobionte clorococal *Leptosira obovata* es sostenido de forma subcuticular en las hojuelas de briófitos vivos durante algún tiempo antes de su muerte (TSCHERMAK-WOESS & POELT, 1976). La corteza del micobionte en este caso no se diferencia, como tampoco en el caso del hifomicete *Velutipila poeltii*, también asociado con el alga clorococal y hojuelas de musgo (HAWKSWORTH, 1987). En *Arthopyrenia endobrya* los filamentos de *Trentepohlia* y el micobionte se desarrollan juntos dentro de las células del talo de las hepáticas (DÖBBELER & POELT, 1981), y en *Nectria phycophora* sobre *Dawsonia grandis*, las células del alga se presentan en depresiones circulares en la pared del ascoma (DÖBBELER, 1978).

Así, el componente briofítico en estas simbiosis de tres biontes con frecuencia es de vida corta, y no parece que presente ninguna ventaja ante la presencia de los biontes adicionales. Consecuentemente, coincido con POELT (1985) en que estas asociaciones deberían ser consideradas como líquenes parásitos briófilos, incluso cuando ellos sólo se pueden desarrollar ante la presencia de un briófito apropiado. Estas asociaciones pueden compararse con líquenes foliícolas subcuticulares en hojas de fanerógamas tropicales, donde las hojas que los mantienen continúan la fotosíntesis sin morirse.

Dos micobiontes: un fotobionte

Los hongos liquenícolas, alrededor de 300 géneros y 1.000 especies, presentan una diversidad de relaciones biológicas con sus hospedantes de tipo de simbiosis mutualista de dos biontes. Estas relaciones varían desde parásitas hasta comensalistas, o incluso mutualistas y saprofitas (HAWKSWORTH, 1982a). Hongos simbióticos parásitos pueden producir un daño considerable, hasta causar la muerte del talo (p. ej.: *Athelia arachnoidea*, *Lichenonium erodens*, *Nectriella santesonii*, *Nesolechia oxyspora*), o la formación de manchas necróticas localizadas (p. ej.: *Cornutispora lichenicola*, "*Phragmonaevia*" *peltigerae*).

En los hongos liquenícolas comensalistas, un micobionte adicional coexiste con la ya existente simbiosis mutualista, probablemente compartiendo los productos del fotobionte de forma directa o indirecta, pero no causando daño ni beneficio a las simbiosis mutualistas hospedantes.

Hongos liquenícolas que no causan daño a sus hospedantes y persisten sobre ellos han sido durante mucho tiempo denominados "parasimbiontes", pero con el concepto de "simbiosis" más amplio aceptado en la actualidad, el término "parasimbionte" resulta superfluo y dichos hongos son más apropiadamente denominados "comensalistas". Entre los numerosos ejemplos están *Arthonia glaucomarina*

(sobre *Lecanora rupicola*), *Skyttea cruciata* (sobre *Diploicia canescens*), *Sphinctrina turbinata* (sobre especies corticícolas de *Pertusaria*) y *Weddellomyces epicalopismum* (sobre especies placodioides de *Caloplaca*). Como resultado de la interacción, en otras circunstancias se producen formas de desarrollo del tipo de agallas, por ejemplo *Bachmanniomyces uncialicola* (sobre *Cladonia uncialis*, etc.), *Plectocarpon pseudosticta* (sobre especies de *Pseudocyphellaria*), *Polycoccum galligenum* (sobre *Physcia caesia*) y *Refractohillum galligenum* (sobre *Nephroma laevigatum*). Los procesos fisiológicos y morfoenergéticos en estos casos están sin aclarar, siendo esta una línea interesante para la investigación.

Una modificación del hábito liquenícola ha sido observada en casos en los que un micobionte inicialmente parasita una asociación dual ya existente, eliminando progresivamente el micobionte primario, y tomando posesión del fotobionte para producir un talo mutualista por sí mismo. Este fenómeno está probablemente distribuido más ampliamente de lo que generalmente se supone. Casos seleccionados son *Arthrurhaphis citrinella* (sobre *Baeomyces rufus*), *Blarneya hibernica* (sobre *Enterographa* y *Lecanactis*), *Diploschistes caesioplumbeus* (sobre *Lecanora gangaleoides*), y *Lecidea insidiosa* (sobre *Lecanora varia*). En *Chaenothecopsis consociata* (sobre *Chaenotheca chrysocephala*), TSCHERMAK-WOESS (1980) descubrieron que el fotobionte de *Chaenotheca*, *Trebouxia simplex*, era más tarde reemplazado por *Dictyochloropsis symbiontica*; y en *Diploschistes muscorum* (sobre *Cladonia*), FRIEDL (1987) encontró que el fotobionte de *Cladonia*, *Trebouxia irregularis*, se utilizaba inicialmente, siendo después intercambiado por *T. showmanii*.

SIMBIOSIS DE CUATRO BIONTES

Tres fotobiontes: un micobionte

Esta situación se presenta en *Nephroma arcticum*, donde fue encontrado un talo con dos cianobacterias morfológicamente distintas en áreas internas separadas en adición al fotobionte principal *Coccomyxa* (JORDAN & RICKSON, 1971); pueden ocurrir casos paralelos en *Peltigera* (BRODO & RICHARDSON, 1978).

Mientras casos en los que los tres fotobiontes participantes sean morfológicamente distinguidos con facilidad parecen ser raros, es probable que situaciones paralelas en las que participan fotobiontes del mismo género sean más frecuentes de lo que generalmente se supone. Se necesitarían estudios en cultivo para elucidar en este caso.

Dos fotobiontes: dos micobiontes

En hongos liquenizados liquenícolas obligados se pueden observar ejemplos en los que participan dos fotobiontes, cada uno asociado con micobionte distinto. Este grupo biológico no ha recibido la atención que se merece en relación con su amplia existencia. POELT & DOPPLEBAUR (1956) elaboraron una lista de 100 especies liquénicas liquenícolas, pero su número real probablemente sea dos o tres veces mayor.

En contraste con casos tales como el de *Diploschistes*, donde un hongo parasita inicialmente un talo ya liquenizado (ver anteriormente), los líquenes liquení-

colas mantienen un fotobionte diferente, frecuentemente en un talo conspicuo, como en *Lecidea insularis* (sobre *Lecanora rupicola*) y *Verrucaria aspiciliicola* (sobre *Aspicilia calcarea*).

En *Buellia badia* (sobre *Parmelia annexa* y *P. verruculifera*), *Buellia pulverulenta* (sobre *Physconia distorta*) HAFELLNER & POELT (1980), *Rhizocarpon vorax* (sobre *Pertusaria*) POELT & HAFELLNER (1982), el talo del liquen liquenícola permanece cubierto por la corteza del hospedante.

Como el estado de salud del hospedante en todos estos casos presumiblemente no mejora, estas simbiosis son más apropiadamente consideradas como comensalistas o líquenes parásitos.

Tres micobiontes: un fotobionte

Esta situación, que evidentemente es muy rara, puede ocurrir en la asociación de un hifomicete *Trichoconis lichenicola* y las agallas causadas por el ascomicete *Pyrenidium actinellum* sobre *Peltigera collina* (HAWKSWORTH, 1980).

¿SIMBIOSIS DE CINCO O MÁS BIONTES?

Actualmente parecen muy probables en la Naturaleza las asociaciones que incluyen cinco o más biontes. Estas pueden surgir a través de la producción de "híbridos mecánicos" (HAWKSWORTH, 1978), donde biontes de propágulos diferentes crecen juntos formando una estructura individual. Este fenómeno fue documentado por primera vez en *Cladia* (JAHNS, 1972); podría explicar la existencia de algunos talos complejos de *Alectoria* (BRODO, 1978), y ha sido muy bien documentado en *Hypogymnia physodes* y *Usnea filipendula* por SCHUSTER (1985). También se han documentado casos de híbridos mecánicos intergenéricos e interespecíficos en *Physcia adscendens*, *P. tenella* y *Xanthoria parietina* (SCHUSTER & *al.*, 1985; OTT, 1987).

En estos, y en ejemplos similares, los propágulos asexuales que crecen juntos pueden derivarse del mismo talo parental, en cuyo caso los biontes pueden muy bien ser genotípicamente idénticos (esto es, provenientes del mismo clon). Sin embargo, LARSON & CAREY (1986) encontraron que talos grandes e individuales de *Umbilicaria vellea* y *U. mammulata* no son uniformes con respecto a parámetros fisiológicos y perfiles isoenzimáticos; los talos jóvenes parecen ser mayormente monomórficos, mientras talos mayores y más viejos son altamente polimórficos. Estos resultados deberían ser convenientemente explicados con el concepto de "híbrido mecánico", siendo incorporadas con el tiempo razas fisiológicas adicionales del micobionte.

SIGNIFICADO EVOLUTIVO

La formación de simbiosis mutualistas con fotobiontes, incluyendo árboles de un bosque, orquídeas, endófitos de otras plantas vasculares, hepáticas, algas y cianobacterias, se encuentra tan ampliamente extendida entre los hongos que podría confirmar la existencia de una mayor ventaja desde el punto de vista evolu-

tivo. En una apreciación conservadora, del total de 64.200 especies fúngicas (HAWKSWORTH & *al.*, 1983), alrededor de un 30% (19.000 especies) han adoptado este tipo de asociación, más de 5.000 (8%) como micorrizas (MALLOCH & *al.*, 1980) y 13.500 especies (21%) como asociaciones liquénicas.

Entre los mayores grupos de hongos, la distribución de las especies implicadas en asociaciones liquénicas está bastante lejos de ser regular: el 98% pertenece a la subdivisión *Ascomycotina*, pero mientras que 16 de los 46 órdenes habitualmente aceptados (ERIKSSON & HAWKSWORTH, 1986) incluyen al menos algunos representantes liquenizados, sólo seis son exclusivamente liquenizados. Existen relativamente pocos himenomicetes liquenizados (p. ej.: *Dictyonema*, *Multiclavula*, *Omphalina* pp.), probablemente un líquen mastigomicete (*Geosiphon pyriformes*) y alrededor de 50 géneros de hongos conidiales liquenizados (VOBIS & HAWKSWORTH, 1981; HAWKSWORTH & POELT, 1986). Adicionalmente, alrededor de 20 géneros incluyen ambas especies liquenizadas y otras con medios de nutrición diferentes (HAWKSWORTH & HILL, 1984). La clara impresión que se obtiene es que desde el punto de vista evolutivo se trata de una estrategia significativa, la cual está constantemente evolucionando en algunos hongos (p. ej.: *Himenomicetes*, *Helotiales*), pero perdiéndose en otras (p. ej.: algunos *Caliciales* y *Lecanorales*).

El estilo de vida liquénico es muy antiguo, como ha sido sugerido a través de consideraciones coevolutivas (HAWKSWORTH, 1988b) y estudios fitogenéticos que relacionan distribuciones actuales y movimientos continentales (SHEARD, 1977; SHIPMAN, 1983; TEHLER, 1983). Parece probable que muchas de las familias, géneros, y en algunos casos especies e incluso quimiotipos mayormente liquenizados, evolucionaron en tiempos del Permo-Triásico, hace unos 190-280 millones de años, antes del dominio de las fanerógamas en el Cretácico (hace 65-136 millones de años). En el intento de presentar en conjunto los órdenes de la subdivisión *Ascomycotina* en relación con su biología, se encontró que el orden *Peltigerales* viene a ocupar una posición más o menos central (DICK & HAWKSWORTH, 1985). En otros terrenos, también se subrayó, y de forma independiente por ERIKSSON (1981) y HAWKSWORTH (1982b), que este orden presenta un significado particular en la evolución de los ascomicetes, e incluye algunos géneros que son esencialmente terrícolas, aunque capaces de propagarse sobre cortezas rugosas y árboles; esto es, se presentan generalmente en hábitats primarios, los cuales han existido antes del aumento de las fanerógamas. También puede ser relevante el hecho de que, en este grupo de líquenes, los fotobiontes son regularmente cianobacterias; las cianobacterias podrían haber surgido en el Precámbrico, hace unos 3.500 millones de años (WALSH & LOWE, 1985), y consecuentemente podrían haber sido algunos de los primeros fotobiontes potenciales disponibles para cualquier hongo que surgiese.

HACIA UNA DEFINICIÓN DE "LIQUEN"

Una consideración de la amplitud de situaciones biológicas en simbiosis hongo-alga es un primer requisito para intentar proveer una definición inequívoca del término "líquen". Desde que en los años 1860 se puso de manifiesto la naturaleza dual de los líquenes, los biólogos han luchado para producir una definición ampliamente aceptada (tabla 2).

TABLA 2

SELECCIÓN DE DEFINICIONES YA PROPUESTAS Y COMENTARIOS
SOBRE LA DEFINICIÓN DE "LIQUEN", EN INGLÉS

-
- ... *it is quite impossible to distinguish some lichens from fungi...*
BERKELEY (in Lindsay, 1869)
- ... *a fungus which lives during all or part of its life in parasitic relation with the algal host and also sustains a relation with an organic or an inorganic host.*
FINK (1913)
- ... *a fungus ... exclusively or sometimes living with, but not apparently harming, an alga and which is studied by lichenologists.*
HAWKSWORTH (1978)
- ... *an association of a fungus and an alga in which the two organisms are so intertwined as to form a single thallus...*
ALEXOPOULOS & MIMS (1979)
- ... *an association of a fungus and a photosynthetic symbiont resulting in a stable thallus of specific structure.*
AHMADJIAN (1982a)
- ... *a fungal-algal association which forms a thallus that does not resemble either symbiont in the free-living (= unlichenized) state.*
AHMADJIAN (1982b)
- ... *a stable self-supporting association of a fungus (mycobiont) and an alga or cyanobacterium (photobiont).*
HAWKSWORTH & al. (1983)
- ... *associations between fungi as hosts and algae or cyanobacteria as symbionts.*
SMITH & DOUGLAS (1987)
- ... *a stable self-supporting association of a mycobiont and a photobiont in which the mycobiont is the exhabitant.*
HAWKSWORTH (1988a)
-

La definición de AHMADJIAN (1982a), basada en las discusiones de un comité y los subsiguientes votos de la Asociación Internacional de Liquenología, no es satisfactoria, ya que existe la necesidad de definir "talo de estructura específica". Basándonos en esta definición, líquenes filamentosos, como *Cystocoleus*, algunos talos crustáceos o leprosos pobremente formados (por ejemplo, en algunas especies de *Micarea*) y muchos líquenes pirenocárpicos inmersos en cortezas o en rocas serían excluidos. Continuarán los debates sobre casos como *Mycosphaerella ascophyllii* y *Turgidosculum ulvae* (las "micoficobiosis"), y asociaciones más casuales (ver arriba).

No resulta factible producir una definición totalmente satisfactoria en una situación dinámica cambiante como a la que nos enfrentamos. De cualquier

manera, muchos liquenólogos tienden a excluir las micoficobiosis (y casos como *Epigloea* y *Velutipila*), los cuales encajan con la definición propuesta por HAWKSWORTH & al. (1983). En estos casos, el fotobionte es el "exhabitante"; las hifas del micobionte se ramifican a través del fotobionte. Si se tiene en cuenta esta importante dicotomía, se puede producir una definición más aceptable para aquellos que deseen seguir considerando "los líquenes" independientemente en investigaciones florísticas y ecológicas.

"Un liquen es una asociación estable de un micobionte y de un fotobionte, capaz de mantenerse a sí misma y en la cual el micobionte es el exhabitante".

Es importante resaltar que esta definición no representa un único tipo biológico de asociación. En adición al mutualismo con algas (o cianobacterias) alcanzado en algunos géneros y perdido en otros, las estrategias biológicas pueden ser facultativas o cambiar con el tiempo. Biólogos en general y micólogos en particular necesitan reconocer que se puede alcanzar una única definición, la cual puede inequívocamente categorizar cada relación mutualista hongo-alga descubierta; si fuera posible, se debería adoptar una terminología simbiológica amplia.

Existen numerosos paralelismos en la definición, clasificación, naturaleza polifilética, estructura, fisiología y nutrición de carbohidratos de simbiosis líquénicas y micorrizas. De cualquier forma, científicos que trabajan con micorrizas tradicionalmente se han considerado en primer lugar micólogos o científicos forestales y no "micorrizólogos". Esto ha dado como resultado un acercamiento amplio e integrado a las asociaciones mutualistas. Por el contrario, la tendencia de los que estudian los líquenes a considerarse a sí mismos como liquenólogos en lugar de micólogos o algólogos, ha dado como resultado un acercamiento introspectivo, el cual ha limitado el desarrollo de nuestro entendimiento de estas simbiosis fascinantes desde el punto de vista biológico, como ya fuera subrayado por SANTESSON (1967). Los liquenólogos han de ser impulsados a considerarse a sí mismos primero como micólogos o algólogos. A la inversa, micólogos y algólogos han de convencerse de la necesidad de integrar completamente los líquenes en sus programas de educación e investigación; ellos tienen mucho que aportar.

AGRADECIMIENTOS

Quedo agradecido al Sr. P. W. James y al Dr. K. A. Pirozynski por sus comentarios; a la Srta. M. B. Aguirre, por la traducción del texto al español y procesamiento del mismo, y a la Sra. M. S. Rainbow, por su asistencia en el procesamiento del texto.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AHMADJIAN, V. (1982a). Algal-fungal symbioses. *Progr. Phycol. Res.* 1: 179-233.
 AHMADJIAN, V. (1982b). Definition of the term lichen. *Internat. Lichen. Newsl.* 15(2): 18-19.
 AHMADJIAN, V. & J. B. JACOBS (1983). Algal-fungal relationships in lichens: recognition, synthesis and development. In: L. J. Goff (Ed.), *Algal Symbiosis*: 147-172. Cambridge University Press. Cambridge.
 ALEXOPOULOS, C. J. & C. W. MIMS (1979). *Introductory Mycology*. Third edition. John Wiley Ed. New York.
 BRODO, I. M. (1978). Changing concepts regarding chemical diversity in lichens. *Lichenologist* 10: 1-11.
 BRODO, I. M. & D. H. S. RICHARDSON (1978). Chimeroid associations in the genus *Peltigera*. *Lichenologist* 10: 157-170.
 DE BARY, A. (1879). *Die Erscheinung der Symbiose*. Strasbourg.

- DEGELIUS, G. (1954). The lichen genus *Collema* in Europe. *Symb. Bot. Upsal.* 13(2): 1-499.
- DICK, M. W. & D. L. HAWKSWORTH (1985). A synopsis of the biology of the Ascomycotina. *Bot. J. Linn. Soc.* 91: 175-179.
- DÖBBELER, P. (1978). Moosbewöhnende Ascomyceten I. Die Pyrenocarpen, den Gametophyten Basiedelnden Arten. *Mitt. Bot. Staatssamml., München* 14: 1-360.
- DÖBBELER, P. (1984). Symbiosen zwischen Gallertalgen und Gallertpilzen der Gattung *Epigloea* (Ascomycetes). *Beih. Nova Hedwigia* 79: 203-239.
- DÖBBELER, P. & J. POELT (1981). *Arthopyrenia endobrya* spec. nov., eine hepaticole Flechte mit intrazellulärem Thallus aus Brasilien. *Pl. Syst. Evol.* 138: 275-281.
- ERIKSSON, O. (1981). The families of bitunicate ascomycetes. *Opera Bot.* 60: 1-220.
- ERIKSSON, O. & D. L. HAWKSWORTH (1986). Outline of the ascomycetes-1986. *Syst. Ascomycetum* 5: 185-324.
- FINK, B. (1913). The nature and classification of lichens II. The lichen and the algal host. *Mycologia* 5: 97-166.
- FRIEDL, T. (1987). Thallus development and phycobionts of the parasitic lichen *Diplochistes muscorum*. *Lichenologist* 19: 183-191.
- GREENHALGH, G. N. & D. ANGLESEA (1979). The distribution of algal cells in lichen thalli. *Lichenologist* 11: 283-292.
- HAFELLNER, J. & J. POELT (1980). Der "Flechtenparasit" *Buellia pulverulenta* - eine bleibend intereparasitische Flechte. *Phyton (Horn)* 20: 129-133.
- HAWKSWORTH, D. L. (1978). The taxonomy of lichen-forming fungi: reflections on some fundamental problems. In: H. E. Street (Ed.), *Essays in Plant Taxonomy*: 211-243. Academic Press. London.
- HAWKSWORTH, D. L. (1980). Notes on some fungi occurring on *Peltigera*, with a key to accepted species. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 74: 363-386.
- HAWKSWORTH, D. L. (1982a). Secondary fungi in lichen symbioses: parasites, saprophytes and parasymbionts. *J. Hattori Bot. Lab.* 52: 357-366.
- HAWKSWORTH, D. L. (1982b). Co-evolution and the detection of ancestry in lichens. *J. Hattori Bot. Lab.* 52: 323-329.
- HAWKSWORTH, D. L. (1985). A redistribution of the species referred to the ascomycete genus *Microthelia*. *Bull. Brit. Mus. (Natural History), Bot.* 14: 43-181.
- HAWKSWORTH, D. L. (1987). Observations on three algicolous microfungi. *Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh* 44: 549-560.
- HAWKSWORTH, D. L. (1988a). The variety of fungal-algal symbioses, their evolutionary significance, and the nature of lichens. *Bot. J. Linn. Soc.* 96: 3-20.
- HAWKSWORTH, D. L. (1988b). Coevolution of fungi with algae and cyanobacteria in lichen associations. In: K. A. Pirozynski & D. L. Hawksworth (Eds.), *Coevolution of Fungi with Plants and Animals*: 125-148. Academic Press. London.
- HAWKSWORTH, D. L. & D. J. HILL (1984). *The Lichen-Forming Fungi*. Blackie. Glasgow & London.
- HAWKSWORTH, D. L. & J. POELT (1986). Five additional genera of conidial lichen-forming fungi from Europe. *Pl. Syst. Evol.* 154: 195-211.
- HAWKSWORTH, D. L., B. C. SUTTON & G. C. AINSWORTH (1983). *Ainsworth & Bisby's Dictionary of the Fungi*, ed. 7. CAB International Mycological Institute. Kew.
- JAHNS, H. M. (1972). Individualität und Variabilität in der Flechtengattung *Cladia* Nyl. *Herzogia* 2: 227-290.
- JAMES, P. W. & A. HENSSEN (1976). The morphological and taxonomic significance of cephalodia. In: D. H. Brown, D. L. Hawksworth & R. H. Bailey (Eds.), *Lichenology: Progress and Problems*: 27-77. Academic Press. London & New York.
- JORDAN, W. P. & F. R. RICKSON (1971). Cyanophyte cephalodia in the lichen genus *Nephroma*. *Amer. J. Bot.* 58: 562-568.
- KINGHAM, D. L. & L. V. EVANS (1986). *Pelvetia-Mycosphaerella* interrelationship. In: S. T. Moss (Ed.), *The Biology of Marine Fungi*: 177-187. Cambridge University Press. Cambridge.
- KOHLMEYER, J. & E. KOHLMEYER (1972). Is *Ascophyllum nodosum* lichenized? *Bot. Mar.* 15: 109-112.
- KOHLMEYER, J. & E. KOHLMEYER (1979). *Marine Mycology. The higher fungi*. Academic Press. New York.
- LARSON, D. W. & C. K. CAREY (1986). Phenotypic variation within "individual" thalli. *Amer. J. Bot.* 73: 214-223.
- LAW, R. & D. H. LEWIS (1983). Biotic environments and maintenance of sex²—some evidence from mutualistic symbioses. *Biol. J. Linn. Soc.* 20: 249-276.
- LINDSAY, W. L. (1869). Observations on new lichenicolous microfungi. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh* 25: 513-555.

- MALLOCH, D. W., K. A. PIROZYNSKI & P. H. RAVEN (1980). Ecological and evolutionary significance of mycorrhizal symbioses in vascular plants (a review). *Proc. Nat. Acad. Sci., U.S.A.* 77: 2113-2118.
- OTTO (1987). Reproductive strategies in lichens. *Biblioth. lichenol.* 25: 81-93.
- PIATTELLI, M. & M. G. DE NICOLA (1968). Anthraquinone pigments from *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. *Phytochem.* 7: 1183-1187.
- POELT, J. (1985). Über auf Moosen parasitischen Flechten. *Sydowia* 38: 241-254.
- POELT, J. & H. DOPPLEBAUR (1956). Über Parasitische Flechten. *Planta* 46: 467-480.
- POELT, J. & J. HAFELLNER (1982). Rhizocarpon vorax spec. nov. (Lichenes) und seine Beutegenossen auf Pertusaria. *Herzogia* 6: 309-321.
- RENNER, B. & D. J. GALLOWAY (1982). Phycosymbiodemes in Pseudocyphellaria in New Zealand. *Mycotaxon* 16: 197-231.
- SANTESSON, R. (1967). On taxonomical and biological relations between lichens and non-lichenized fungi. *Bot. Not.* 120: 497-498.
- SCHUSTER, G. (1985). Die Jugendentwicklung von Flechten, ein Indikator für Klimabedingen und Umweltbelastung. *Biblioth. lichenol.* 20: 1-206.
- SCHUSTER, G., S. OTT & H. M. JAHNS (1985). Artificial cultures of lichens in the natural environment. *Lichenologist* 17: 247-253.
- SHEARD, J. W. (1977). Paleogeography, chemistry and taxonomy of the lichenized ascomycetes *Dimelela* and *Thamnolia*. *Bryologist* 80: 100-118.
- SHIPMAN, H. (1983). A monograph of the lichen family Megalosporaceae. *Biblioth. lichenol.* 18: 1-241.
- SMITH, D. C. (1975). Symbiosis and the biology of lichenized fungi. *Symp. Soc. Exp. Biol.* 29: 373-405.
- SMITH, D. C. & A. E. DOUGLAS (1987). *The Biology of Symbiosis*. Edward Arnold, London.
- TEHLER, A. (1983). The genera *Dirina* and *Roccellina* (Roccellaceae). *Op. Bot.* 70: 1-86.
- TIBELL, L. (1982). Caliciales of Costa Rica. *Lichenologist* 14: 219-254.
- TØNSBERG, T. & J. HOLTAN-HARTWIG (1983). Phycotype pairs in *Nephroma*, *Peltigera* and *Lobaria* in Norway. *Nord. J. Bot.* 3: 681-688.
- TSCHERMAK-WOESS, E. (1980). *Chaenothecopsis consociata*-kein parasitische-Pilze, son der lichenisiert mit *Dictyochloropsis symbiontica* spec. nova. *Pl. Syst. Evol.* 136: 287-306.
- TSCHERMAK-WOESS, E. & J. POELT (1976). *Vezdaea*, a peculiar lichen genus, and its phycobiont. In: D. H. Brown, D. L. Hawksworth & R. H. Bailey (Eds.), *Lychenology: Progress and Problems*: 89-105. Academic Press, London.
- VOBIS, G. & D. L. HAWKSWORTH (1981). Conidial lichen-forming fungi. In: G. T. Cole & [W.] B. Kendrick (Eds.), *The Biology of Conidial Fungi* 1: 245-273. Academic Press, New York.
- WALSH, M. M. & D. R. LOWE (1985). Filamentous microfossils from the 3,500-Myr-old Onverwacht Group, Barberton Mountain Land, South Africa. *Nature* 314: 530-532.
- WARD, H. M. (1884). Structure, development and life-history of a tropical epiphyllous lichen (*Strigula complanata* Fee, fide Rev. J. M. Crombie). *Trans. Linn. Soc. London, Bot.* 2: 87-119.
- WEBBER, F. C. (1967). Observations on the structure, life history and biology of *Mycosphaerella ascophylli*. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 50: 583-601.

Aceptado para publicación: 16-VI-1988