

SOBRE LA BIOLOGÍA DE LOS LÍQUENES

I. ANATOMÍA, MORFOLOGÍA Y ESTRUCTURAS VEGETATIVAS

E. Barreno y V. J. Rico *

RESUMEN

El avance que se ha producido durante las últimas décadas en lo relativo al conocimiento y comprensión de los líquenes, desde el punto de vista anatómico, morfológico, químico, filogenético, etc., ha conducido al desarrollo de nuevos conceptos en la interpretación de estos organismos duales, y con ello a la proliferación de términos que los expresan de una manera más precisa. En este trabajo se realiza una recopilación crítica de muchas de las nuevas concepciones, en lo que se refiere a las estructuras vegetativas, basado fundamentalmente en la propia observación y experiencia. También se proponen una serie de términos no incluidos en el Diccionario de Botánica de Font Quer, con la finalidad de incorporar a la terminología liquenológica vocablos, más precisos, en castellano.

ABSTRACT

On the Biology of Lichens. I. Anatomy, Morphology and Vegetative Structures.

The advances achieved during the last decades with respect to the knowledge and comprehension of the Lichens, from different points of view (anatomical, morphological, chemical, phylogenetical, etc.), has led to the development of new concepts to interpret these dual organisms. In this work, a critic collection of many of the new conceptions, referred to the Vegetative Structures and mainly based on our own observations and experiences, is included. In order to incorporate more precise Spanish words to the lichen terminology, a series of new terms no incorporated in the Font Quer's Botany Dictionary are proposed.

1. INTRODUCCION

Los líquenes comenzaron a ser considerados como integrantes del mundo de los hongos a partir de 1866 (HALE, 1967). Es desde esta fecha, cuando se introducen ca-

racteres, microscópicos, químicos y aquellos que hacen referencia a la estructura de los ascocarpos. Son por tanto los caracteres referidos al componente fúngico y aquellos fruto de la simbiosis, como los químicos, los que han venido delimitando el estado

* Departamento de Botánica. Facultad de Farmacia. Universidad Complutense. Madrid-3.

en el que actualmente se encuentra la sistemática de los líquenes.

Una de las cuestiones más discutidas, todavía hoy, es la de la propia identidad del complejo liquénico. Actualmente se incluyen en distintos rangos taxonómicos dentro de la clasificación de los hongos (POELT & VĚZDA, 1981), lo que deja atrás un largo período en el que la división Lichenes era mantenida, de forma muy artificial, tanto por los micólogos como por los liquenólogos. El aumento de información, sobre todo en lo que se refiere a estructuras vegetativas, anatomía del talo, ontogenia y organización de los ascocarpos, ultraestructura de ascos y esporas, quimiotaxonomía, etc. y, en gran medida, el transvase de estos conocimientos entre una y otra metodologías (desde AINSWORTH (1971) hasta REYNOLDS, (1981)) es lo que ha permitido reconocer con mayor claridad sus relaciones de semejanza y adquirir una visión de conjunto más real. No obstante todavía quedan secuelas de las situaciones pasadas, una de ellas es el desacuerdo existente en la definición del concepto «Líquén».

Durante la asamblea general de la Asociación Internacional de Liquenología (IAL), celebrada dentro el 13º Congreso Internacional de Botánica de Sydney en 1981, se propusieron cinco definiciones, de las cuales ninguna fue mayoritariamente aceptada pero tampoco rechazada. Estas son las siguientes:

- Un líquén es una asociación de un hongo y un simbiote fotosintético cuyo resultado es un talo estable y de una estructura específica. Propuesta por el Comité Terminológico de la IAL.
- Un líquén es una asociación estable de un hongo y un alga. Propuesta por: D.L. Hawksworth.
- Un líquén es una asociación hongo-alga estable que da como resultado un talo que, por lo general, difiere significativamente de cualquiera de los simbioses en estado de vida libre (no liquenizados). Casos excepcionales de asociaciones hongo-alga que forman talos rudimentarios o mal definidos, son considerados como líquenes si el simbiote fúngico

(micosimbionte) parece emparentado con otro taxon que forme auténtico líquén. Propuesta por: I. M. Brodo.

- Un líquén es una asociación de un hongo, y unas veces, un alga y, otras, una cyanobacteria (ocasionalmente ambos), que producen una estructura estable. Propuesto por: A.L. Huber y D.K. Kidbey.
- Un líquén es una asociación simbiótica y estable de un hongo especializado y dominante, con un alga, en la que los dos simbioses forman un talo concreto con una estructura peculiar. Propuesta por Wet Jiang-Chun.

En las últimas décadas el salto conceptual que se ha producido en la valoración de los caracteres de los hongos, al tratar de sentar otras bases más reales de cara a elaborar un sistema natural, ha incidido de forma directa en el estudio de los *Ascomycetes* (*Ascomycotina*) y su clasificación (WEBSTER, 1980; REYNOLDS, ed. 1981) y por tanto la de los ascolíquenes que constituyen el grupo más numeroso. Una de las bases fundamentales de este salto lo constituye la teoría propuesta por LUTRELL (1951) que utiliza 3 caracteres fundamentales en la determinación de las relaciones básicas existentes entre las distintas especies de *Pyrenomycetes*: (1) los que hacen referencia a la naturaleza de la pared de los ascocarpos, (2) estructura de los ascos (uni-, bitunicados) y (3) el desarrollo ontogénico del «centrum» y sus componentes. Todo ello pone de manifiesto las relaciones existentes entre los ascos y el resto de los componentes del ascocarpo, como portadores que son de los caracteres taxonómicos esenciales. En los líquenes, el talo y los cuerpos fructíferos poseen una estructura predominantemente fúngica, siendo el hongo el que se reproduce sexualmente.

Otro punto importante que se plantea en el estudio de los líquenes, es el del tipo de relación que se establece entre alga y hongo. Esta es, en todo caso, de tipo nutricional, incluíble dentro de las que se dan en *Eumycota* (WEBSTER, 1980). Este mismo autor, al igual que otros micólogos modernos, incluye a los líquenes dentro del concepto de hongos biotróficos facultativos

hasta generalmente obligados, siendo los nutrientes sintetizados por las células del alga de los que se surten (CRESPO, 1983). En cambio otros autores, como HALE (1967), HENSSEN & JAHNS (1974) y POELT (1973 a), prefieren utilizar el término «simbiosis», en el sentido clásico de DE BARY (in FONT QUER, 1953) que incluye una serie de conceptos como: parasitismo, parasimbiosis o polisimbiosis (HALE, 1967), dado que este concepto es más amplio y comprende, por el momento, a la gran mayoría de las relaciones que puedan darse en estos organismos duales. Así en un mismo género, como *Lecidea* o *Rhizocarpon*, pueden presentarse talos calificados de autótrofos, epiparásitos, endoparásitos, parasimbiotes o incluso aquellos que liquenizan con dificultad (HONEGGER, 1980). La parasimbiosis y el parasitismo, en los líquenes, están muy relacionados entre sí de tal forma que su sucesión puede ser considerada como una vía de liquenización (HAFELLNER, 1979). Un hongo liquenícola puede volverse parásito por vía parasimbiótica al valerse del alga del hospedante, y posteriormente liquenizar en un talo autótrofo. Los hongos liquenícolas y parasimbiotes de los líquenes se encuentran muy relacionados con especies que crecen sobre musgos o algas marinas (HALE, 1967). Con ésto se puede concluir que los anteriores conceptos sobre la relación de alga y hongo en los líquenes, contienen elementos de veracidad, pero a su vez ninguno de ellos puede, de hecho, comprender el complejo de actividades fisiológicas que hace de la simbiosis liquénica una «empresa muy próspera en la evolución de algas y hongos» (HALE, 1967).

Uno de los frutos más importantes de esta relación dual, la simbiosis liquénica, lo constituye la peculiar composición química de los talos estables. Tanto el hongo como el alga, en simbiosis, sintetizan una serie de productos intracelulares que no son específicos de ellos, sino que se dan en hongos y algas de vida libre e incluso en plantas superiores. Son los productos extracelulares, depositados en la superficie de las hifas o en el interior de las células del micobionte, los que constituyen un ejem-

plo único en el mundo vegetal. Estos compuestos son generalmente insolubles en agua y, con la excepción de oxalatos y carbonatos no se conocen en otros vegetales (HENSSEN & JAHNS, 1974).

Por tanto, dada la poca importancia concedida al ficobionte a nivel de división, subdivisión y orden (POELT, 1973 a) y desde el punto de vista de la actual sistemática, los ascolíquenes se incluyen dentro de la división *Eumycota*, en la subdivisión *Ascomycotina* (WEBSTER, 1980; POELT & VÉZDA, 1981), obviando los basidiolíquenes. La problemática vuelve a aparecer a nivel de clase, mientras algunos autores incluyen la mayoría de los ascolíquenes dentro de la clase *Discomycetes* (WEBSTER, 1980), otros (HENSSEN & JAHNS, 1974; POELT & VÉZDA, 1981) no se pronuncian por el momento, clasificando los hongos liquenizados en órdenes y sin incluir éstos en clases. Son todavía necesarios muchos estudios comparados de estructura de los ascos, ascocarpos y su ontogenia, para poder incluir un determinado orden de líquenes en una clase concreta. En muchos casos tanto órdenes como clases tendrían que redefinirse, o crearse como nuevos, en función de los resultados de estos estudios (POELT, 1973 b).

Los líquenes durante períodos desfavorables pierden, para sobrevivir, su capacidad de crecimiento, permaneciendo en lo que POELT (1973 a) denominó como «estados especiales de resistencia». Además como organismos longevos que son, están sujetos durante largos años a los efectos de unos factores medio-ambientales extremos y, en muchos casos, hostiles. Esto podría inducir a considerables modificaciones morfológicas que produjeran una secuencia de variaciones fenotípicas tan grande, sobre todo en géneros de talos crustáceos, que lleguen a expresarse genotípicamente diferenciando especies o incluso grupos (POELT, 1965). Por el contrario existen fenotipos de determinadas especies que, cuando se desarrollan en hábitats diferentes, pueden parecer tan distintos que solo tras un detallado análisis son reconocidos como pertenecientes al mismo taxon específico e incluso a la misma población.

También se pueden dar cambios fenotípicos convergentes y distintas especies en idéntico hábitat pueden parecer similares (POELT 1973 a). De todo lo expuesto se deduce que estas cuestiones tan importantes acerca de la verdadera naturaleza de los líquenes siguen estando pendientes de estudios comparativos y sobre todo de un mayor conocimiento del comportamiento fisiológico de los líquenes y sus relaciones con la morfología y anatomía que presentan.

Vistos los nuevos avances en lo que se refiere a la biología de los líquenes y la dispersión de la información existente, a veces de difícil acceso, hemos tratado en este trabajo de hacer un esfuerzo en la recopilación de las distintas concepciones, fundamentalmente centrada en los aspectos anatómicos y morfológicos del talo. La casi totalidad de lo que se expone en este artículo ha sido estudiado y comprobado en el laboratorio por nosotros mismos y por ello, en ocasiones, se vierten también experiencias propias al respecto. Cuestiones tan importantes como las relacionadas con las sustancias liquénicas o los tipos de relaciones ecofisiológicas, entre otras, requieren materiales y metodologías completamente distintas a las que tenemos a nuestro alcance, lo que nos ha impedido adquirir estos conocimientos a través de la propia experiencia y por eso no se incluyen en este apartado. Estamos elaborando también lo relativo a aspectos de la organización de los ascocarpos que desarrollan los hongos liquenizados y que ofreceremos en otra ocasión.

2. ANATOMIA Y MORFOLOGIA DEL TALO

La vida en simbiosis de algunos hongos superiores con una alga, es una especialización encaminada a la obtención de sustancias orgánicas, y se da en grupos taxonómicos de hongos muy diferentes y no demasiado emparentados filogenéticamente (HENSSEN & JAHNS, 1974). Para la mayoría de estos hongos la simbiosis es obligatoria ya que en la naturaleza no se han encontrado, hasta ahora, separados del

alga o, en todo caso, fructificados; en el laboratorio, al cultivarlos, en ausencia del ficobionte no fructifican y degeneran, de todas formas el número de experimentos de este tipo y el número de táxones usados ha sido muy reducido. El alga, en cambio, no es estrictamente específica para cada micobionte ya que diferentes hongos liquenizados pueden presentar el mismo ficobionte y es capaz de realizar su ciclo vital completo fuera de la simbiosis, tanto en la naturaleza como al cultivarlas aisladamente (AHMADJIAN, 1973).

En lo que se refiere a biomasa, el micobionte es el componente dominante en la simbiosis y es además el responsable de las complicadas estructuras talinas, aunque la influencia del alga es vital en orden a los resultados morfológicos finales. Los modelos estructurales vegetativos alcanzan, en los líquenes, un alto nivel de diferenciación paralelo, en muchos casos, al de algunas estructuras de plantas superiores (JAHNS, 1973). El ficobionte, en un reducido número de casos, puede llegar a dominar en biomasa, en esta ocasión siempre se trata de algas verde-azuladas (*Cyanophyta*).

En la simbiosis liquénica, el hongo es el único que realiza procesos de reproducción sexual y en el caso de ascolíquenes ésta es bastante semejante a la del resto de los ascomicetes no liquenizados. No obstante, solo se originan dos tipos de estructuras reproductoras: por un lado los filamentos microsporógenos (=conidióforos o fialidios) que producen mitoexósporas (=picnidiósporas, conidiósporas o esparmacios) que pueden ejercer la función de micrósporas (HENSSEN, 1981) y se originan en unos mitoesporocistes llamados Picnidios; y por otro, filamentos procedentes del ascogonio (ascogoniales) originando los ascos, que contienen a las ascósporas, en el interior de una fructificación llamada ascocarpo (LETROUIT-GALINOU, 1973). De todo lo anteriormente expuesto se puede deducir que es el hongo liquenizado el que cobra mayor importancia en los distintos aspectos del estudio de los líquenes.

A. Tipos de tejidos

El talo de los ascolíquenes, que es por otro lado el conjunto más representado e importante en la flora líquénica, tanto del globo como de la Península Ibérica, exhibe una enorme complejidad de formas y colores.

Los plecténquimas o falsos tejidos son formados por el hongo, y como ocurre en la mayor parte de los talófitos, el proceso tiene lugar por medio del entrelazamiento, anastomosis, ramificación, hinchamiento de paredes celulares, etc., postgénito de las hifas. Las células de los filamentos fúngicos pueden presentar aspectos muy diversos: multiangulares, globosas, elipsoidales, cilíndricas, etc. y como consecuencia se producen una gran variedad de morfologías y consistencia en los plecténquimas. El máximo de complicación de éstos se alcanza en los talos de biotipo foliáceo y fruticulado, donde en muchos casos adquieren el valor de carácter taxonómico fundamental.

La terminología adecuada para expresar cada concepto en este terreno, es a veces confusa y contradictoria, por esto hemos tratado de condensar principalmente la aportada en los últimos años por HANNEMANN (1973), HENSSEN & JAHNS (1974) y HALE (1976), que en base a nuestra propia experiencia nos parecen las más concretas:

- I. PARAPLECTENQUIMA (= Pseudoparenquima). Está formado por células \pm isodiamétricas estrechamente encajonadas unas con otras, de pared gelatinizada o no. Como consecuencia la individualización de las hifas es difícil y generalmente son indistinguibles unas de otras. La morfología al m.o. (Fig. 1, a y b) es muy constante, independientemente de la orientación de las hifas (anticlinales o periclinales) y de la del corte (transversal o longitudinal). Puede ocurrir, sobre todo hacia la superficie del talo, que la pared de las células se haga más gruesa, en comparación al tamaño del estrato, se carbonice (como ocurre en muchos excípulos) y tomen una simetría más irregular.

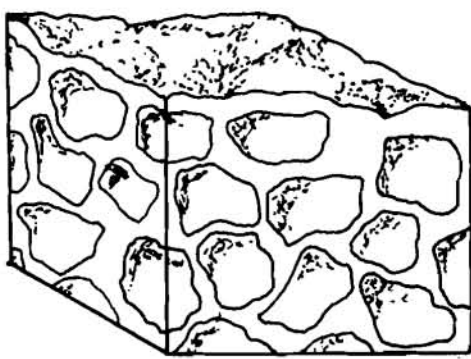
DAHL (1952) usa el término -Platismoide- para expresar esta última característica.

Normalmente este tejido está confinado al córtex constituyendo una capa de protección y soporte. Puede presentarse en capas uni- (gen. *Leptogium*) o pluriestratificadas (la mayoría de los géneros con biotipos foliáceos y fruticulosos). En algunas familias como p.e. *Aspiciliaceae*, de biotipos crustáceos, un carácter taxonómico fundamental es justamente la presencia de este tipo de plecténquima no solo en el córtex, sino también en otras estructuras talinas. En la familia *Collemaaceae*, por ejemplo, el excípulo del ascocarpo es paraplectenquimático.

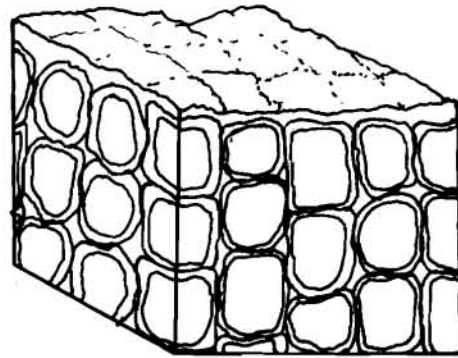
- II. PROSOPLECTENQUIMA (= Pseudocolénquima, Scleroplecténquima, Siroplecténquima p.p.). Formado por hifas con células \pm alargadas (anisodiamétricas) con pared, por lo general, fuertemente gelatinizada y en algunos casos el lumen es bastante reducido.

Como en el tipo anterior y de manera más frecuente suele ser difícil el individualizar las hifas. Estas pueden situarse paralelas entre sí, estar entremezcladas de forma \pm desordenada o en forma de red y con una orientación desde periclinal hasta anticlinal. Dependiendo de la orientación de las hifas o del corte, la visualización de estos prosoplecténquimas al m.o. es muy diferente, por ello es conveniente para comprender la disposición espacial de las hifas el realizar cortes transversales y longitudinales (Fig. 1 c y d).

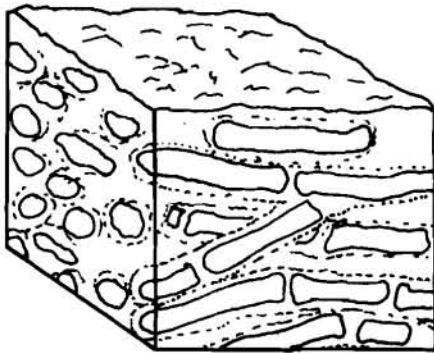
Existen casos extremos de prosoplecténquimas donde la luz de las hifas está tan reducida, que solo puede ser visualizada por medio de una tinción con azul de lactofenol, ya que la mayor biomasa se corresponde con los polisacáridos insolubles en agua (HALE, 1976) que segregan las paredes de las hifas y constituyen el cemento de unión entre las mismas.



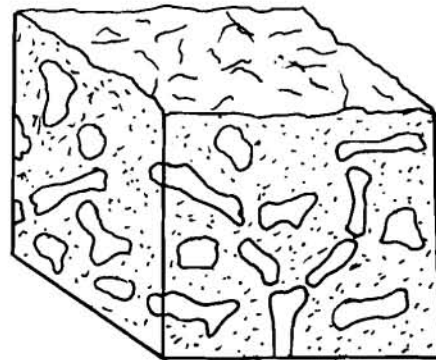
a



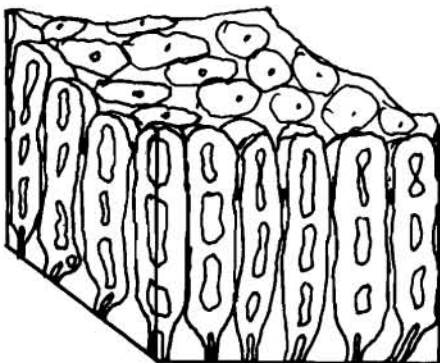
b



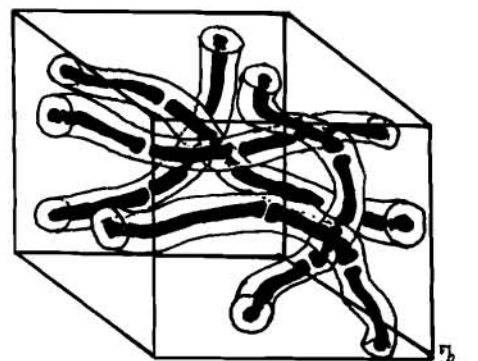
c



d



e



f

FIGURA 1.-Representación esquemática de los principales tipos de plecténquimas. *a-* y *b-* paraplecténquima. *c-* y *d-* prosoplecténquima. *e-* plecténquima en empalizada. *f-* plecténquima medular.

Este tipo de tejido constituye, en muchas ocasiones, el soporte básico de los talos líquénicos y es además el más frecuente entre aquellos líquenes con mayor grado de diferenciación morfológica. La localización más frecuente, dentro del talo, es en la capa cortical o bien en órganos apendiculares tales como las rizinas s. ampl.

III. PLECTENQUIMA EN EMPALIZADA (=Tejido Fastigial). Es relativamente común en las capas corticales, en contacto con el exterior, de algunos macrolíquenes (gen. *Rocella*, *Pseudovernia*). Constituido por cortas hifas que emergen desde la capa gonidial perpendicularmente a la superficie (anticlinales), paralelas entre sí hasta ligeramente entremezcladas, con la pared, por lo general, distinguible, poco aglutinadas y con células de tamaño y forma \pm regular (Fig. 1 e).

IV. PLECTENQUIMA MEDULAR (=Tejido Aracnoide, Chalaroplecténquima, Siroplecténquima p.p.). Como al tejido anterior, no se le ha dado un nombre especial. No se trata de un tejido de sostén y es posible que sea el principal lugar donde se realizan las funciones metabólicas de almacenamiento y transmisión de carbohidra-

tos (HALE, 1976). En muchos casos no es considerado como un plecténquima, sino como un simple micelio, ya que está formado por hifas \pm libres entre sí, entrelazadas dejando grandes intersticios y de orientación variable, aunque domine normalmente la periclinal (Fig. 1 f); no obstante su supuesta función y el que siempre se sitúe en la médula con esa morfología, son características suficientes como para denominarlo falso tejido (HANNEMANN, 1973).

La estructura de los plecténquimas es constante en cuanto a la definición que de ellos hemos hecho, pero existe una variabilidad inherente a la hifa como unidad estructural. Estas variaciones particulares ya han sido expresadas anteriormente (anticlinales, paralelas, multiangulares, etc.). Pero existe un intento de tipificación que conviene destacar, y es el que trata la relación de grosor lumen-pared celular, propuesta por FREY (1936). Según este autor las hifas se pueden clasificar en:

- LEPTODERMAS, pared de la hifa claramente más fina que el lumen (Fig. 2 a).
- MESODERMAS, pared de la hifa con aproximadamente el mismo grosor que el lumen (Fig. 2 b).
- PAQUIDERMAS, pared de la hifa más gruesa que el lumen (Fig. 2 c).

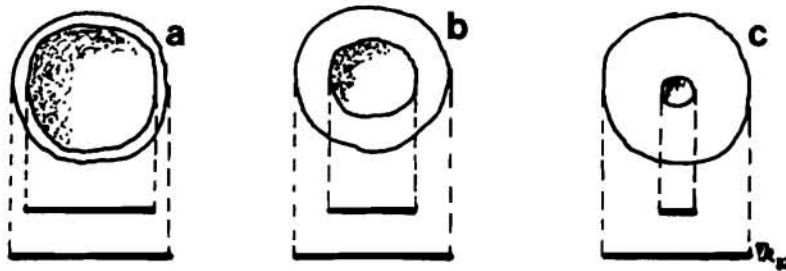


FIGURA 2.—Representación esquemática de cortes transversales de hifas y su relación lumen-pared celular. a.—leptoderma. b.—mesoderma. c.—paquiderma.

B. Estructura del talo

El proceso de liquenización, puede encontrarse en diferentes grados de estabilización, en función de lo cual se originarán determinadas y específicas estructuras en los distintos grupos de líquenes. Pero en ciertos casos en que esta relación no está definitivamente estabilizada, la anatomía y morfología de estos líquenes recuerdan o bien a las del alga o bien a las del hongo en estado de vida libre.

Hasta ahora no se ha formulado una teoría, lo suficientemente fundamentada y generalizable, que relacione la estructura del talo con las posibles líneas evolutivas y origen mono o polifilético de los líquenes. Aunque de forma intuitiva todos los autores coinciden en aceptar el polifiletismo de este grupo de organismos (AINSWORTH, 1971; POELT & VĚZDA, 1981).

De una manera un tanto artificial, pero cómoda, se han distinguido tradicionalmente (OZENDA & CLAUZADE, 1970; JAHNS, 1973; HENSSEN & JAHNS, 1974) como tipos fundamentales de estructuras los siguientes:

- I. ESTRUCTURA HOMOMERA. Es característica de los talos gelatinosos, de organización más simple e indiferenciados, en los que el ficobionte (p.e. *Nostoc*) está irregularmente distribuido en cenobios filamentosos que desarrollan una matriz gelatinosa donde crece el micobionte. Esta estructura se encuentra relegada, en su sentido más estricto, al género *Collema*. Sin embargo hay que resaltar que, dentro de la misma familia (*Collemataceae*), se observa una complicación en el género *Leptogium*, donde aparece un estrato paraplectenquímico corticando al resto del talo, es lo que se denomina «Estructura Celúlica» que como señalaba ya DEGELIUS (1954) parece que puede representar el paso a la heteromería (Fig. 3 a y b).
- II. ESTRUCTURA HETEROMERA. Es la más corriente y compleja. El ficobionte queda restringido a una capa particular y delimitada por otras capas diferenciadas en las que no aparecen los

gonidios. Normalmente los estratos se suceden horizontalmente (Estructura Heterómera Estratificada), pero una variante viene dada en algunos de los táxones con biotipo fruticuloso, en donde las capas se disponen radialmente alrededor de un eje central (Estructura Heterómera Radiada). Ver Fig. 3 c, d, e y g.

Existen otros dos tipos que podemos considerar extremos y que a veces son confundidos con los modelos estructurales básicos y en muchas ocasiones recuerdan al talo de algas y hongos de vida libre. Así ocurre en el género *Lepraria*, en el que no se aprecia una estructura diferenciada sino pulverulento-granulosa, donde el micelio y los gonidios se encuentran laxamente entremezclados (Estructura Lepraroide). A veces ocurre en talos de otros géneros, probablemente por influencia de factores externos al líquen, p.e. efectos de la contaminación ambiental o falta de luz, ya que cuando estos factores no inciden la estructura no se altera.

Otro caso es el de la Estructura Filamentosa, a veces referida a la homómera, que presentan algunos líquenes con talos de biotipo fruticuloso de pequeño tamaño y que están formados por filamentos del alga (*Scytonema*, *Stigonema*), causante de este tipo morfológico, envueltos por unas pocas hifas del hongo (Fig. 3 f). Esta estructura se da en un reducido número de táxones incluidos en la familia *Lichinaceae*.

Ya que la gran mayoría de los líquenes presentan la estructura más compleja, heterómera, es conveniente detenerse en la descripción de cada una de las capas o estratos que presentan estos talos. De fuera a dentro son:

- II.a. EPICORTEX (=Capa Epinecral). Se trata de un estrato sin células, compuesto por una fina capa de polisacáridos que recubre la parte exterior del talo y se sitúa directamente en contacto con el medio ambiente (HALE,

1976). Se le supone análoga función que a la cutícula en plantas superiores. Muchos táxones liquénicos no poseen esta capa de protección, sino que las células fuertemente empaquetadas de las hifas corticales son las encargadas de hacer frente al medio. Ninguno de los autores consultados hasta ahora, relaciona a la pruina, que está constituida por gránulos de aspecto escamoso, fruto de la acumulación de carbonatos y oxalatos y que aparecen cubriendo exteriormente a cierto número de talos, con esta capa sino con el córtex, a pesar de no poseer ninguna célula (JAHNS, 1973). (Fig. 3 g).

- II.b. CORTEX. La mayoría de los líquenes se encuentran protegidos por una capa cortical de células del hongo, muchas veces diferencialmente pigmentada, siempre recubriendo la parte superior del talo (Córtex Superior) e inmediatamente debajo del epicórtex, si existe. A veces también cubre la cara inferior (Córtex Inferior), como es el caso de algunos talos sin estructura radiada. El grosor de esta capa varía según los táxones y no siempre forma un estrato continuo, sino que puede quedar interrumpido por penetraciones de la capa gonidial u otras estructuras más específicas (hendiduras, pseudocifelas, cilios, etc.). El córtex puede estar formado por cualquier tipo de plecténquima de los descritos con anterioridad. Ocasionalmente dos tejidos diferentes pueden combinarse en esta capa, sobre todo en talos fruticulosos (*Coelocaulon*, *Cetraria*, etc.) pudiéndose diferenciar por su distinta orientación (Fig. 3 c).

No existe, por ahora, un criterio lo suficientemente claro

como para poder definir y denominar los distintos tipos de córtex de los talos liquénicos, ya que se han venido estudiando por simple comparación pero sin tratar de interrelacionarlos o de establecer sus relaciones naturales. No obstante existen un par de términos que sirven para definir extremos de variación de la estructura cortical: «Pseudocórtex» (DEGELIUS, 1954), originariamente descrito para nombrar la capa cortical de algunos táxones del género *Collema* y que está compuesto por células algo engrosadas del ápice de las hifas, en número variable, irregularmente desarrolladas y no constante ni claramente delimitadas con respecto a las hifas del interior del talo. HANNEMANN (1973), describe un «Corticoides» (=Scheinrinde p.p. sensu POELT, 1958) en el que la estructura del córtex está un tanto alterada por la presencia de células algales de la capa gonidial, las células de las hifas del hongo no están bien definidas y se encuentran bastante dispersas. Este último tipo es frecuente en muchos talos crustáceos en los que tanto el córtex como la médula y la capa gonidial están estructuralmente influenciados por el ficobionte y son difíciles de separar entre sí. La diferencia fundamental entre estos dos conceptos viene dada por el tipo de alga constituyente del líquen. En el primer caso se trata del género *Nostoc* (verde-azulada) y en el otro son clorofíceas (*Trebouxia*, *Trentepohlia*, etc.) las que intervienen. No obstante la semejanza de las dos estructuras es manifiesta. (Fig. 3 a).

- II.c. CAPA GONIDIAL (Capa Algina). Aquí es donde se hace patente la dualidad del complejo liquénico. La relación entre alga y hongo varía en función del tipo

e intensidad del contacto. Puede ocurrir que el hongo no se encuentre en relación directa con el alga, sino que presione contra las células del ficobionte mediante una formación llamada «Apresorio» (JAHNS, 1973). Otras veces el haustorio penetra a través de la membrana de la célula algal.

Obviamente esta capa queda delimitada por la presencia del alga. Su posición y grosor varía en los distintos géneros, situándose siempre donde la intensidad lumínica es suficiente, que es por lo general, inmediatamente debajo del córtex superior. Puede estar desarrollada desde en capas continuas y con \pm igual grosor, hasta en capas irregulares, o en glomérulos aislados a lo largo del talo.

La multiplicación del alga, dentro de la capa, se hace por aplanósporas o por simple división mitótica de las células (JAHNS, 1973).

El ficobionte más corriente en los líquenes es unicelular y verde perteneciente al género *Trebouxia*. HENSSEN & JAHNS (1974) calculan que el 83% de los líquenes de Escandinavia llevan etas algas. Otros géneros de gonidios verdes no son raros, como el filamentosos *Trentepohlia* o el unicelular *Pleurococcus*, en talos crustáceos comprendiendo un 9% de la flora. Las algas cianofíceas se integran en el 8% restante de los talos de la flora líquénica escandinava, y se incluyen géneros como *Nostoc*, *Scytonema*, *Stigonema*, etc. propios de talos gelatinosos, filamentosos y foliáceos pero con tonalidades oscuras.

A pesar de que existen claves para la determinación de los géneros del ficobionte que entra a formar parte del talo líquénico

(AHMADJIAN, 1967), los conocimientos actuales sobre la especiación y constancia del alga son extremadamente limitados y muchos miles de líquenes quedan por ser estudiados.

II.d. MEDULA. Es normalmente el plecténquima medular el encargado de formar este estrato, aunque en otros casos, y dependiendo de los géneros, puedan intervenir un proso- o un paraplecténquima. Dadas las características del tejido que la forma, posee una gran capacidad de almacenamiento de agua y sustancias líquénicas, además de cristales de oxalato cálcico que se depositan extracelularmente, en la pared de las hifas (JAHNS, 1973). Es preferentemente en la médula donde se acumulan la mayor parte de las sustancias líquénicas y es también generalmente en esta capa donde se originan y desarrollan, en sus primeros estadios y hasta que salen al exterior, los ascocarpos (OZENDA & CLAUZADE, 1970; LETROUIT - GALINOU, 1966; HENSSEN, 1981) extendiéndose más o menos pronto hacia la capa gonidial y el córtex.

El grosor del estrato varía también según los géneros aunque hay que destacar que suele ser una capa comparativamente más grande que el resto. Está delimitada en la parte superior: por la capa gonidial, con la que está en contacto directo, e incluso con el córtex superior si aquella es discontinua. Por la inferior con: el sustrato, en el caso de los líquenes crustáceos; directamente con el ambiente aéreo, en los fruticulosos sin cortex inferior (p. e. *Evernia*); con el cortex inferior, si se trata de talos foliáceos que lo posean o, de nuevo con la capa gonidial

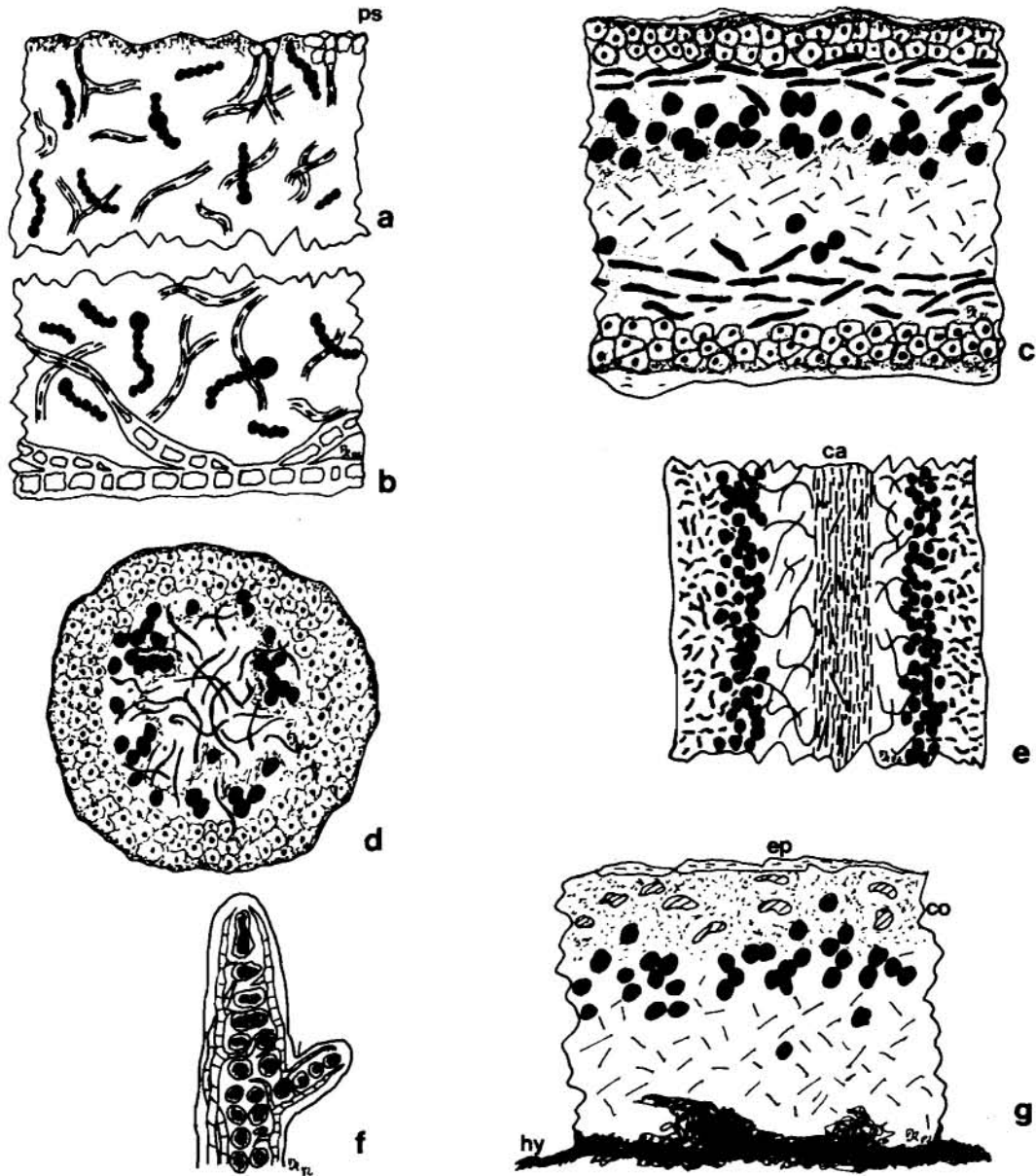


FIGURA 3.—Representación esquemática de las distintas estructuras de un talo liquénico. *a*- sección transversal de un talo homómero, *Collema flaccidum*, con pseudocórtex (ps.) *b*- corte transversal de un talo celular, *Leptogium teretiusculum*, con córtex paraplectenquimático uniestratificado. *c*- corte transversal de un talo heterómero estratificado, *Cetraria islandica*, presentando dos estratos corticales de distinta orientación. *d*- corte transversal de *Pseudephebe pubescens*, estructura heterómera radiada. *e*- sección longitudinal de un talo heterómero radiado, *Usnea barbata*, con cordón axial (ca) prosoplectenquimático. *f*- corte longitudinal de un talo filamentososo, *Epebe lanata*. *g*- corte transversal de una porción de talo, heterómero y crustáceo, de *Lecidea lapicida* en el que se observa: epicórtex (ep), corticoide (co) e hipotalo (hy).

en el caso de algunos fruticulosos de estructura estratificada y siempre en la radiada. Existen otros dos tipos de estratos (¿formaciones?) que, dependiendo de los autores (OZENDA & CLAUZADE, 1970; JAHNS, 1973; HENSSEN & JAHNS, 1974; HALE, 1976) son adjudicados o no a la médula.

En algunos líquenes fruticulosos de estructura radiada (*Usnea*) se distingue en el centro del talo un «Cordón Axial» formado por hifas prosoplectenquimáticas, densas y orientadas longitudinalmente, lo que produce una considerable solidez y flexibilidad al talo en estado húmedo (JAHNS, 1973; MOTYKA, 1936-1938). Otros autores consideran, a este cordón de las usneas, como una parte bien definida de la médula, médula interna (OZENDA & CLAUZADE, 1970), o como una simple continuación de aquella sin denominación específica (POELT, 1969). En otros grupos este cordón está sustituido por una capa de tejido gelatinoso o esponjoso (*Ramalina*, *Alectoria*, *Cladonia*, etc...) (Fig. 3 d, y e).

Destacamos, por su abundancia en líquenes crustáceos, una estructura libre de algas llamada «hipotalo» (=protalo, prototalo, p.p.), que consiste en una fina capa de hifas, compuestas por células más o menos irregulares, anastomosadas y con la pared carbonizada. Un factor importante del mayor o menor desarrollo de este estrato lo juega la naturaleza del sustrato (WEBER, 1977), en sustratos duros aparece más desarrollado que en blandos. Se puede situar tanto en el córtex inferior, como entre las areolas del talo, extendiéndose irregularmente sobre el sustrato (gen. *Rhizocar-*

pon) o inmediatamente debajo de la médula que por otro lado es su posición más normal. En cuanto a su origen existen distintas opiniones, según los autores (JAHNS, 1973; RUNEMARK, 1956; POELT, 1969; HENSSEN & JAHNS, 1974), pero lo que parece claro es que varía según los táxones, en unos evoluciona a partir de la médula y en otros posiblemente del córtex, en función de sus relaciones con el sustrato y competencia por espacio con otros líquenes de la comunidad. Parece jugar un papel importante en la colonización de rocas y cortezas. (Fig. 3 g).

C. Formas biológicas (Formas de crecimiento, biotipos)

Fue a principios del siglo XIX cuando se realizaron los primeros ensayos para sistematizar los líquenes, tomando como base las diferentes formas de crecimiento que adoptan estos talófitos, separando las clases en función de los principales biotipos (ACHARIUS, 1798; MASSALONGO, 1855, etc. in POELT, 1973a). Así reconocieron tres formas de líquenes que podían crecer tanto en rocas como árboles o suelos: aquellos que forman una fina costra ± bien desarrollada y difícilmente separable del sustrato (crustáceos); los que con forma ± de hoja se encontraban más laxamente unidos al sustrato (foliáceos); y por último aquellos que creciendo ± ascendentemente, pueden ramificarse hasta adquirir una forma de pequeño arbusto (fruticulosos). Hasta principios de este siglo se han venido utilizando estos conceptos ± modificados, para diferenciar incluso familias (HARMAND, 1905-1913; ZAHLBURCKNER, 1922-1940).

Ciertamente, las formas de crecimiento en los talos liquénicos no pueden considerarse como caracteres fundamentales en taxonomía. Por ejemplo, los líquenes foliáceos no forman un grupo taxonómico en el que todas las especies se encuentren estre-

chamente relacionadas, sino que constituyen simplemente una unidad morfológica o fisiológica. En una misma familia, y a veces en un mismo género, pueden presentarse distintas especies con diferentes biotipos, ya sean crustáceos, foliáceos o fruticulosos.

Pero no solo se da el hecho de que dos especies con el mismo biotipo no se encuentren taxonómicamente relacionadas, sino que existen numerosas formas de crecimiento intermedias entre las tres fundamentales. Estas formas biológicas tradicionales no constituyen nada más que puntos en una escala continua de diferenciación de talos, desde primitivos hasta altamente estructurados (HALE, 1967). Algunos autores (REINKE, 1894-1896 in JAHNS, 1973) consideran a los líquenes fruticulosos como los que ocupan los puntos más altos en el desarrollo de las diversas líneas paralelas de la evolución de estos talófitos. Esta teoría, aunque sugestiva, no se corresponde con la realidad ya que la estructura de los talos foliáceos no es menos complicada que la de los fruticulosos, por el contrario algunas estructuras altamente diferenciadas solo se encuentran en táxones foliáceos, como las cifelas en el género *Sticta*. No ocurre así con los líquenes crustáceos, que pueden ser considerados como más primitivos o, en todo caso, secundariamente derivados (POELT, 1973a). Como consecuencia, se puede decir que, estas formas de crecimiento se caracterizan por poseer una particular combinación de sus distintas capas (cortical, medular, gonidial), y por un diferente desarrollo de sus estructuras vegetativas. La apariencia externa y la estructura interna son en todos los casos interdependientes.

A pesar de todas las objeciones mencionadas, creemos conveniente una separación de los líquenes en biotipos. La forma de crecimiento es la característica más obvia para distinguir especies de líquenes, además de que suelen ser el punto de partida más común de las claves artificiales de determinación.

Como antes se comentaba, existe una gran variabilidad entre las formas clásicas de crecimiento. Atendiendo a esto y según los diferentes autores (KLEMENT, 1955;

HALE, 1967; JAHNS, 1973; HENNSSEN & JAHNS, 1974), los biotipos fundamentales, con sus características y variaciones más constantes dentro de cada grupo, que se pueden reconocer son los siguientes:

I. FORMAS CRUSTÁCEAS

Son aquellas que no poseen nunca córtex inferior, se encuentran en íntimo contacto con el sustrato y son difícilmente separables de él. Se sujetan al sustrato, ya sea suelo, roca o corteza de árboles, a través de las hifas de la médula o de las del hipotalo (protalo), si éste está presente. Aunque presentan estas características en común, los talos crustáceos, se diferencian mucho unos de otros.

En bastantes ocasiones, puede ocurrir que un talo de una determinada especie, no esté formado por un solo individuo, sino que sean varios fusionados entre sí (JAHNS, 1973). Esto sucede sobre todo en los talos denominados como «crustáceos simples» (p.e. gen. *Arthonia*), considerados como los menos diferenciados, suelen ser de estructura homómera. Carecen de verdadero córtex superior, en ocasiones son de aspecto pulverulento, y las hifas del hongo se extienden sobre el sustrato en un fino micelio que engloba al alga.

Un ejemplo extremo del tipo crustáceo lo constituyen aquellos líquenes que se desarrollan casi completamente dentro del sustrato. Cuando crecen dentro de la roca se les denomina endolíticos, si es en el suelo se trataría de talos endógeos, y por último en corteza de árboles se les conoce como líquenes endofleódicos. En algunas ocasiones el talo de estos líquenes se ve como una simple diferencia de coloración respecto al sustrato, pero por lo general solo los ascocarpos son los que, ya sea en la superficie o en pequeñas hendiduras del sustrato, indican la presencia de estos talófitos. Las hifas de los líquenes endolíticos, excretan sustancias liquénicas capaces de disolver la roca con lo que se hace posible que el alga y el hongo penetren varios mm. en ella (HENNSSEN & JAHNS, 1974; POMAR & al., 1975). Los talos endolíticos suelen ser exclusivos de rocas calizas.

Un talo crustáceo simple puede crecer y engrosar llegando a ocupar grandes superficies. Cuando esto ocurre y el talo se fisura con unas hendiduras \pm profundas y largas, se le denomina crustáceo rimoso. La mayoría de las veces es el sustrato el que influye en la adquisición de estas hendiduras; así p. ejem. *Lecidea lapicida* aparece en los esquistos con un talo rimoso, donde las fisuras se corresponden con grietas o láminas de mica. Estos líquenes crustáceos rimosos, son frecuentemente en \pm homómeros o poseen un corticoide o córtex nunca bien desarrollado.

Una gran parte de los líquenes crustáceos poseen un talo formado por pequeños fragmentos, de morfología variable, denominados areolas. Un talo con estas estructuras se denominaría crustáceo areolado o hendido-areolado (OZENDA & CLAUZADE, 1970). Es muy corriente, en líquenes con este biotipo, el desarrollo de hipotalo. Esta capa determina distintas estrategias de crecimiento y podría significar, en algunos grupos como p. ejemplo el género *Dermatocarpon* s. amplo, el paso hacia la adquisición de otras estructuras, como el fieltro de rizohifas (ver órganos apendiculares) que les permitiría colonizar distintos sustratos.

Los líquenes con pequeñas areolas son con frecuencia \pm homómeros. Con la aparición de grandes areolas aparece también la primera diferenciación en capas. El ficobionte se acumula en la parte superior del talo, y por encima se forma una especie de córtex (corticoide) a partir de células de las hifas medulares que se necrosan y gelatinizan. Durante el desarrollo del talo este corticoide se puede transformar en auténtico córtex, como ocurre en algunas *Lecanora* y en el género *Acarospora* (MAGNUSSON, 1929). La formación de estas areolas, puede ser fruto, tras un engrosamiento del talo, de una alternancia de períodos húmedos y secos. Es decir, cuando el ambiente está seco el talo se retrae, se encoge, y cuando está húmedo se hincha (HILL, 1981). De esta forma, y al igual que ocurre con el barro cuando se seca, pueden desarrollarse las hendiduras \pm descontroladamente. No obstante hay que tener en cuenta no solo los distintos grupos de líquenes que los desarrollan, sino también los dife-

rentes sustratos sobre los que crecen. Así p. ejem. en el género *Rhizocarpon* cualquier especie se areola en cualquier sustrato. En cambio *Lecidea lapicida* que en los esquistos posee un talo rimoso, en las cuarcitas se areola.

La morfología de las areolas es muy variada, lo que ocasiona que en algunos casos se las diferencie nominalmente. Así cuando se inflan formando esferas o semiesferas, de tal forma que aprovechan al máximo su superficie de exposición, se dice que están buladas y que el talo es bulado (1) (HERTEL, 1967).

En algunos líquenes crustáceos las areolas son reemplazadas hacia la periferia por pequeños lóbulos. Esta sería ya una de las formas intermedias entre los biotipos foliáceo y crustáceo (JAHNS, 1973). Se han definido y diferenciado muchos tipos en función de la distribución y forma de los lóbulos. Vamos a destacar aquellas formas denominadas placodiiformes, que son lobuladas a lo largo de todo el talo. Si el talo es orbicular, crustáceo en el centro, y está definido por unos lóbulos \pm marcados en los bordes, se dice que está efigurado (2). Es en estos casos donde se observa ya una auténtica heteromería (HALE, 1967).

El último grado de especialización, o en todo caso el paso inmediatamente anterior a los líquenes foliáceos, lo constituyen los talos escuamulosos que son los formados por escuámulas (escamas) \pm pequeñas separadas del sustrato por los márgenes que tienden a crecer hacia arriba. Varias escuámulas se pueden reunir en una roseta o imbricarse de tal forma que parezcan las tejas de un tejado (JAHNS, 1973). En ocasiones este tipo de crecimiento hacia arriba de las escuámulas ha llevado a clasificarlos como fruticulosos o foliáceos, pero siguen estando unidos al sustrato y no poseen un auténtico córtex inferior. Lo que les dá también carácter de más evolucionada-

(1) Del latín *bullo*=ampolla, adjetivo *bullatus*. En el diccionario de Botánica de Font Quer solo aparece en castellano el término «buliforme» pero consideramos más adecuado el adoptar el adjetivo castellanizado «bulado» que se asemeja más al adoptado en otros idiomas a partir del término latino.

(2) Del latín *effiguratus* = con forma definida. Tampoco aparece en el Diccionario de Botánica de Font Quer.

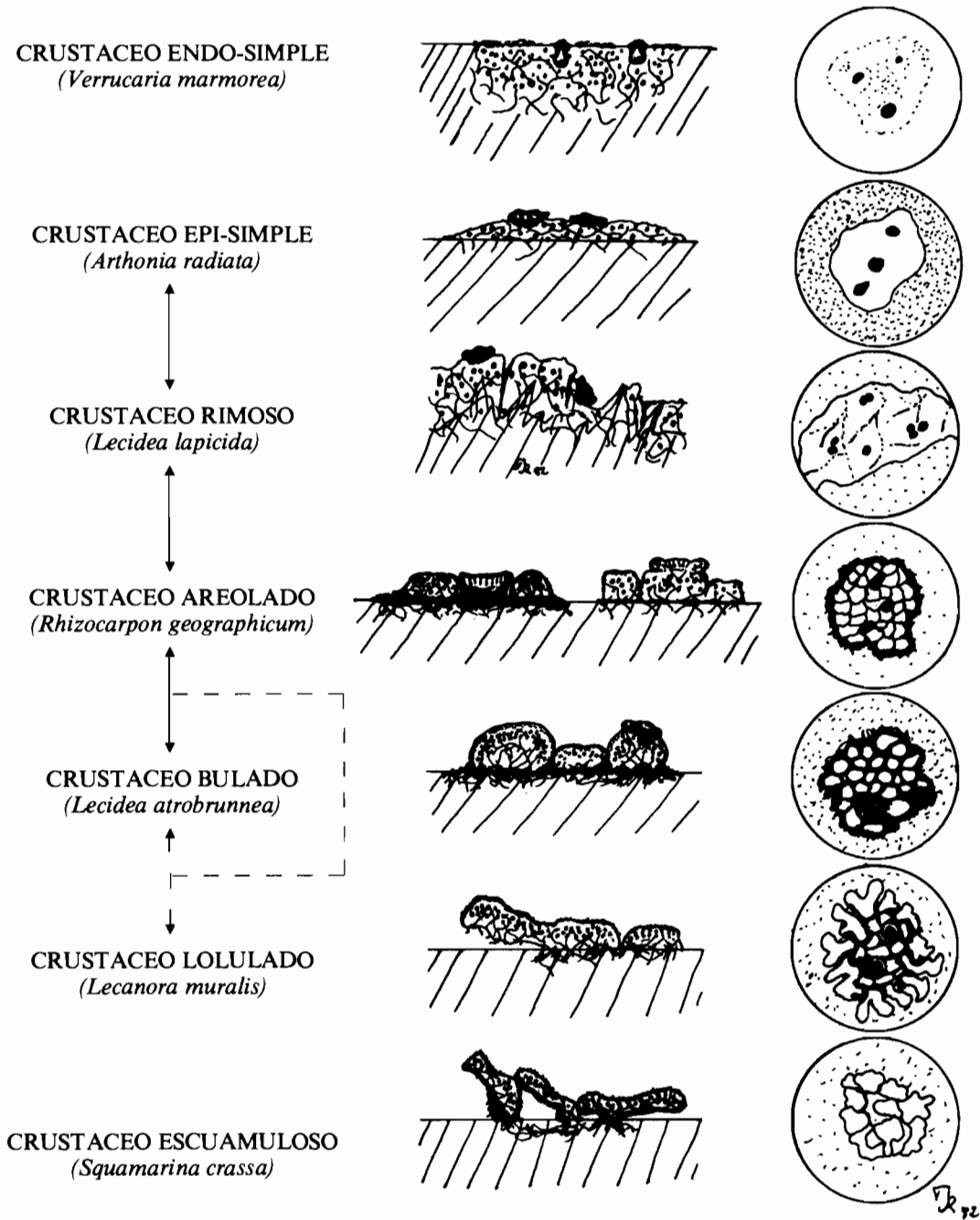


FIGURA 4.—Representación esquemática de los distintos tipos de talos crustáceos. En algún caso se indica, a través de flechas, su posible relación o sustitución frente a determinados factores del medio (ver texto). Entre paréntesis se indican ejemplos típicos.

dos es el hecho de que pueden desarrollar algunas estructuras apendiculares (HALE, 1967) como cordones rizinales, fieltro de rizohifas e incluso ombligo. Este último extremo ha ocasionado que a algunos talos crustáceos - escumulosos se les denomine también como líquenes peltados, ya que están unidos al sustrato por un solo punto y ocupan \pm el mismo hábitat que algunos géneros de líquenes foliáceos y umbilicados (HENNSEN & JAHNS, 1974). En muchos de estos casos extremos su inclusión en uno u otro biótipo, es un simple hecho de escala como ocurre con *Lecanora rhizinata* (POELT, BARRENO & RICO, 1983).

Resumiendo, podemos decir que los talos crustáceos más abundantes son los areolados, de los que además pueden derivar un gran número de morfologías diferentes (Fig. 4).

II. FORMAS FOLIACEAS

Son aquellas que tienen los talos de forma laminar, lobulada o no, con una estructura \pm heterómera y una simetría dorsoventral. Este biótipo comprende líquenes altamente estructurados que pueden ocupar grandes superficies. Cuando presentan lóbulos éstos pueden estar \pm divididos y ofrecer diversas morfologías. Sus relaciones con el sustrato se hacen a través de determinados órganos apendiculares (ver estructuras vegetativas). Todo este conjunto de características hacen que los líquenes foliáceos mantengan una unidad del talo, o sea que pueden contraerse y expandirse, en sucesivos estadios del ciclo seco-húmedo, sin que se originen fisuras o areolas. Por tanto el movimiento de carbohidratos a través del líquen se puede hacer de forma continua ininterrumpidamente, con lo que la tasa de crecimiento aumenta (HILL, 1981) en comparación a la de los talos crustáceos o escumulosos.

Los líquenes foliáceos se vienen agrupando en dos grandes conjuntos: los talos foliáceos lobulados o foliáceos propiamente dichos (=laciniados *sensu* JAHNS, 1973; HENNSEN & JAHNS, 1974) y los talos foliáceos umbilicados.

Los talos foliáceos lobulados forman un conjunto muy polimorfo. Varía tanto su hábitat como la forma y tamaño de los lóbulos o el modo de sujeción al sustrato y su anatomía es la más compleja de todos los líquenes. Pueden desarrollarse en suelos, corteza de árboles o roca ya sean ácidas o básicas. Los talos pueden ser de grandes dimensiones, en los que los lóbulos llegan a medir 30 cm de longitud, como en *Lobaria pulmonaria*. En otras ocasiones los lóbulos son pequeños o medianos, como ocurre en muchas especies del género *Parmelia* s. amplo. En *Hypogymnia atrofusca* los lóbulos son muy estrechos y largos, no poseen rizinas y su relación con el sustrato es grande, esto puede llevar a que sea considerado como un talo placodiiforme. Pero la presencia de córtex inferior bien desarrollado, el que los lóbulos se originen muy hacia el interior del talo y el hecho de que las especies del género *Hypogymnia* sean consideradas como foliáceas, hace incluir a *H. atrofusca* dentro del concepto de talos foliáceos lobulados. Estas cuestiones lo único que realmente prueban es la arbitrariedad de una clasificación basada en biótipes.

En otros aspectos, podemos decir que no todos los talos foliáceos lobulados poseen córtex inferior. Así en el género *Peltigera* el córtex se encuentra restringido a la cara superior y en la inferior pueden aparecer venas, rizinas, etc. originadas por la médula. No obstante estos géneros en los que el alga es cianofícea, suelen tener una médula muy gruesa que puede compensar su falta de córtex. La biomasa del micobionte es mucho mayor en estos géneros que en los que poseen algas verdes, así por ejemplo *Peltigera* y *Parmelia* (HALE, 1967). Como se comentó anteriormente, en este grupo se reconocen prácticamente todos los tipos de estructuras vegetativas (BELTMAN, 1978), desde rizinas hasta cifelas y toda clase de isidios y soralias. Hemos de destacar también la estructura del córtex, que puede ser muy compleja, desde compuesto por 2 capas (*Cetraria islandica*) hasta simple y muy grueso (*Solorina crocea*).

El segundo grupo está compuesto por talos foliáceos umbilicados (Fig. 5 b) y se caracterizan por poseer ombligo como único punto de sujeción al sustrato. Este ombligo suele ocasionar una pequeña depresión en la cara superior del talo muy característico en el género *Umbilicaria*. Hemos de destacar la presencia ocasional de rizinomorfos que junto con el ombligo no suelen aparecer en talos foliáceos lobulados (HANNEMANN, 1973). También se han desarrollado talos con este biótipo en distintos grupos y de forma independiente (HALE, 1967). Así tenemos el género *Dermatocarpon* de la familia *Verrucariaceae* o *Xanthopeltis* de *Teloschistaceae*. El género *Umbilicaria* es quizás el más complejo, posee una auténtica heteromería y un córtex muy bien desarrollado (JAHNS, 1973).

En algunas ocasiones se dan ejemplos intermedios entre líquenes foliáceos lobulados y líquenes fruticulosos. Entran en uno u otro concepto en función única y exclusivamente de los autores que los tratan. Así el género *Cetraria* es considerado como fruticuloso por OZENDA & CLAUZADE (1970) por el hecho de poseer talos ascendentes. Otros autores (JAHNS, 1973; HENSSEN & JAHNS, 1974) los consideran como foliáceo-erectos (*Cetraria iberica*) ya que los lóbulos, en estado joven, se sujetan al sustrato por la cara inferior y en los talos viejos la base desaparece quedando el lóbulo erecto. KÄRNEFELT (1979) los considera como fruticulosos por motivos didácticos.

En conjunto los talos más abundantes son los foliáceos lobulados, muy ricos es especies (Fig. 5 a).

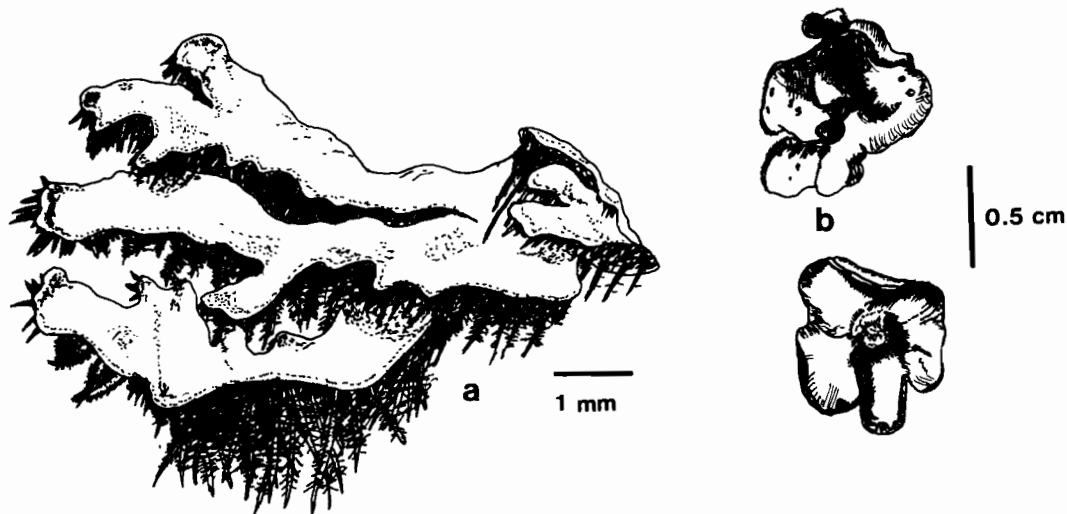


FIGURA 5.—Talos foliáceos. a.—*Physconia pulverulenta* (de HANNEMANN (1973)), porción de unos lóbulos donde se observan rizinas escuarrosas. b.—*Peltula euploca* (de TRÖGER in HANNEMANN (1973)) con talo umbilicado, observándose el ombligo en la figura inferior.

III. FORMAS FRUTICULOSAS

Cuando un talo liquénico tiene forma de pequeño arbusto o los lóbulos se estrechan profundamente y agudizan los ápices de forma que la superficie con la que se su-

jetan al sustrato es mínima, se denominan líquenes fruticulosos. Los lóbulos que poseen esta morfología reciben el nombre de lacinias (3) (FONT QUER, 1953). Pueden

(3) Hacemos extensible el concepto de «lacinia» de Font Quer (1953) a la terminología liquenológica.

ser ascendentes o colgantes (Fig. 6 a) con simetría radial o dorsiventral que a su vez es un reflejo de su estructura (ver estructura del talo). Aunque estos talos son inferiores en número de táxones, a los foliáceos y crustáceos, destacan por su capacidad de crecimiento. Prueba de ello es el que algunos de los líquenes fruticulosos presentan los records de longitud, (*Usnea longissima* llega a alcanzar 5 m) y, de tasa de crecimiento anual, *Ramalina reticulata* crece 3 cm/año (HALE, 1967).

Las lacinias de algunos de los talos fruticulosos pueden presentar una cierta rigidez, sobre todo en *Parmeliaceae* (KROG, 1982 a), a través de la adquisición de dos tipos diferentes de estructuras (JAHNS, 1973). 1. En algunos líquenes son las hifas del córtex las que funcionan como un tejido de soporte, formándose incluso dos capas (*Bryorua chalybeiformis*), a modo de tubo lateral, mientras el interior del líquen está constituido por una médula algodonosa. Este tipo de estructuras son prosoplectenquimáticas (p. ejemplo *Coelocaulon crespoae*) y proporcionan a los talos una gran resistencia a presiones laterales y cierta verticalidad. 2. El segundo tipo de tejido de soporte se encuentra en el centro del talo y puede ser originado por la médula (ver estructura del talo, médula). Constituye el «esqueleto» fundamental de los talos fruticulosos péndulos, está formado por hifas paquidermas perpendiculares a la superficie y muy aglutinadas. El típico ejemplo de cordón axial lo presentan las especies del género *Usnea*, a las que proporciona una gran elasticidad.

La mayoría de los talos fruticulosos se sujetan al sustrato a través de discos de fijación. Algunas especies de *Usnea* se cuelgan simplemente, sin otras estructuras determinadas. En otras ocasiones, o simultáneamente, pueden sujetarse a través de prolongaciones marginales u otras estructuras. Los fruticulosos terrícolas, forman pequeños pulvínulos que, como en algunas especies del género *Cornicularia* s. amplo, pueden degenerar en su base y quedar luego completamente libres. El viento sería el encargado de dispersarlos.

En resumen, se pueden diferenciar aquellos que cuelgan de los que se yerguen

(Fig. 6 a), y en los que también se pueden dar una serie de distintas morfologías, que se diferencian por el tipo de ramificación, simetría y rigidez.

IV. FORMAS COMPUESTAS

En algunos líquenes el talo está formado por dos partes diferentes, una horizontal sobre el sustrato y otra vertical fruticulosa, donde se sitúan los cuerpos fructíferos. El talo horizontal, o talo primario, puede ser crustáceo, p. ejemplo en *Stereocaulon alpinum*, o foliáceo-escumoso como en el género *Cladonia*. En muchas ocasiones el talo primario es muy fugaz, observándose tan solo en especímenes jóvenes, con lo que el líquen adulto consiste en un talo vertical, o talo secundario fruticuloso.

El talo compuesto se ha desarrollado filogenéticamente varias veces de forma independiente en diversas familias y puede tener un origen distinto (JAHNS, 1973). En el género *Cladonia* el talo secundario se forma a partir del denominado tejido generativo, un tejido que rodea a los órganos sexuales y que ontogénicamente es una parte de los ascocarpos (HENSSSEN & JAHNS, 1974). A esta formación se la denomina podocio y puede ser simple o ramificado, con forma de trompeta o aguzado en los ápices.

En otros casos como en *Stereocaulon* o *Pilophorus*, el talo secundario se origina a partir de una escuámula o areola del talo primario, que crece verticalmente y se transforma en un talo fruticuloso, ramificado o no y más o menos erecto. Los ascocarpos se originan exclusivamente en los ápices y el tejido generativo no interviene en la construcción del talo secundario (HENSSSEN & JAHNS, 1974). A este tipo de talo secundario se le denomina pseudopodocio.

Muchos autores (HALE, 1967; OZENDA & CLAUZADE, 1970) no diferencian esta forma biológica sino que suelen incluirla en las anteriores. Hemos creído conveniente separarlos en el concepto de HENSSSEN & JAHNS (1974), por su peculiaridad (Fig. 6 b).

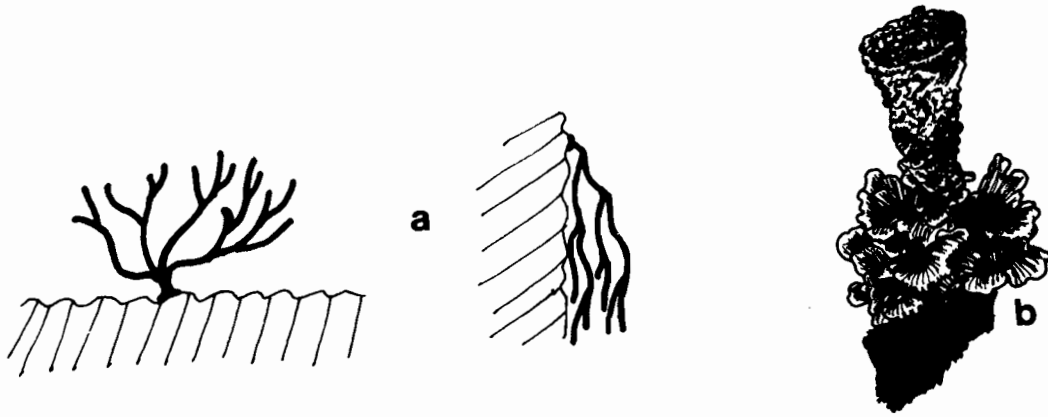


FIGURA 6.- a.-Esquema de talos fruticulosos: ascendente a la izquierda y péndulo a la derecha. b.-*Cladonia pyxidata* (de HENNIPMANN (1978)), como ejemplo de líquen con talo compuesto.

V. LÍQUENES GELATINOSOS

Consideramos oportuno separar este conjunto de talófitos porque es el ficobionte, en la mayoría de los casos, el que determina su consistencia y forma de crecimiento. El hinchamiento característico de estos líquenes cuando se humedecen, es debido a la matriz gelatinosa que desarrolla el alga, que es verde-azulada (cianofíceas). De estructura por lo general homómera (ver estructura del talo), las hifas del hongo se desarrollan dentro de la masa gelatinosa y a menudo ni siquiera contactan con el alga (JAHNS, 1973).

Hay géneros de estos líquenes en los que los márgenes están formados por gelatina algal, y otros en los que el hongo proporciona un córtex. En la familia *Collemataceae* se observa una gradación de este hecho (DEGELIUS, 1954). Así las especies del género *Collema* no poseen un auténtico córtex. En cambio *Leptogium* tiene un córtex en monocapa (ver estructura del talo, córtex). Como antes se expuso los líquenes gelatinosos pueden adoptar formas tanto crustáceas como foliáceas o fruticulosas, la mayoría de pequeño tamaño, llegando a sobrepasar los 10 cm cuando son foliáceos (HENSSEN & JAHNS, 1974). Los colores suelen ser poco llamativos: verde oliva, negruzco o grisáceos.

VI. LÍQUENES FILAMENTOSOS

Cuando algas filamentosas, ya sean *Chlorophyceae* o *Cyanophyceae*, se encuentran rodeadas por una vaina más o menos cerrada de hifas del micobionte, se dice que es un líquen filamentoso (Fig. 3 f). Recuerda a los líquenes fruticulosos pero su tamaño es mucho menor, unos pocos milímetros, y su morfología viene determinada principalmente por el alga (HILL, 1981). Son un pequeño grupo de la familia *Lichinaceae* y que se encuentra bien diferenciado por las características señaladas (JAHNS, 1973).

D. Estructuras vegetativas

Los líquenes como consecuencia de su dualidad constitucional poseen unas estructuras vegetativas únicas y difícilmente comparables con las de otros representantes del mundo vegetal. Es justamente ésta una de las razones de su originalidad morfológica y funcional que les hace relativamente independientes frente a los hongos no liquenizados. El hecho de que presenten algunas estructuras vegetativas, comunes y homólogas en todos ellos, podría hacer pensar en un grupo natural, ya que responde a los mismos tipos estructurales básicos. Pero al analizar la mayor parte de

estas estructuras vegetativas se ha podido apreciar (HANNEMANN, 1973) que son análogas pero no homólogas y que se han desarrollado independientemente en cada grupo diferente de líquenes, por tanto son el resultado de una evolución convergente a partir de diferentes grupos de ascomicetes por lo que, desde el punto de vista de la sistemática moderna, no pueden ser encuadrados en un solo rango superior al de Orden.

Algunas de estas estructuras puede o de hecho actúan como diásporas vegetativas para la dispersión del líquen (alga y hongo juntos) o puedan poseer una función fisiológica especial. En otros casos es alguno de los simbioses el que incide de forma más o menos directa en el desarrollo de estas estructuras, como por ejemplo: en la constitución de los poros es el micobionte el que influye en su formación. En general su caracterización es de vital importancia para cualquier estudio taxonómico, filogenético o ecofisiológico. Teniendo en cuenta ésto y las propuestas de los distintos autores (HANNEMANN, 1973; HENSSEN & JAHNS, 1974; BELTMAN, 1978), que coinciden en la necesidad de conocer y sintetizar los diversos aspectos sobre la biología de los líquenes, las estructuras vegetativas se pueden agrupar de la siguiente forma:

I. EXCLUSIVAS DE LOS LÍQUENES.

Son aquellas en las que participan tanto el micobionte como el ficobionte, directa o indirectamente, y siempre dando lugar a una morfología y función determinadas. No se dan en otros grupos de vegetales. Por su función BELTMAN (1978) los reúne en:

I.a. ESTRUCTURAS DE AIREACIÓN DEL TALO.

El córtex de la gran mayoría de los líquenes con estructura heterómera y biotipo foliáceo o fruticuloso, formado por hifas fuertemente aglutinadas, constituye una seria barrera para el intercambio de gases. Algunos géneros se caracterizan por poseer unas aberturas especiales en el córtex que,

se intuye, tengan un importante papel en la aireación del talo, aunque no se puede afirmar nada puesto que no está demostrado experimentalmente. Atendiendo a este estado de conocimiento se distinguen morfológicamente, las siguientes estructuras:

I.a.a. CIFELAS.

Son excavaciones relativamente pequeñas, urceoladas, blanquecinas o amarillentas, redondeadas hasta angulosas, recubiertas interiormente por un córtex especial y situadas en la cara inferior del talo. Son características y exclusivas del córtex inferior de los táxones del género *Sticta*. HENSSEN & JAHNS (1974) describen detalladamente el desarrollo ontogénico y anatomía de las cifelas de *Sticta sylvatica*, y es a partir de este estudio donde queda clara su originalidad frente a otras estructuras semejantes (Fig. 7 a).

I.a.b. PSEUDOCIFELAS.

Semejantes a las anteriores pero que consisten en una interrupción del córtex a través de la cual sobresalen, poniéndose en contacto con la atmósfera, las hifas de la médula y nunca poseen capa cortical específica como las cifelas. De morfología variable pueden ser desde redondeadas hasta angulosas o muy irregulares, variables en tamaño, a veces se forman a partir de sorolios donde los sorolios se han dispersado. Pueden originarse tanto en la cara superior, donde también se puede interrumpir la capa gonidial, como en la inferior. Son un carácter taxonómico de gran importancia sobre todo en la familia *Parmeliaceae* (BELTMAN, 1978; KROG, 1982 b). Su función no ha sido, hasta ahora, específicamente demostrada (Fig. 7 b), aunque pueden representar una ayuda para facilitar el intercambio gaseoso (POELT, 1969).

I.a.c. POROS.

Formación muy típica y hasta el momento exclusiva de algunos *Parmeliaceae* y *Coccocarpiaceae* (HALE, 1976; BELT-

MAN, 1978), siendo una especialización del epicórtex (epicórtex poroso) que consiste en una fina capa de polisacáridos, de hasta $6\mu\text{m}$ de ancho, uniforme y separable, que se sitúa en pequeñísimas depresiones de unos $10\text{-}30\mu\text{m}$, que ponen en contacto la capa gonidial y la médula con el exterior a través de interrupciones en el córtex. Son, en la mayoría de los casos, solo observables al microscopio electrónico.

I.a.d. «ATEMPOREN».

Término de reciente creación (HENSEN & JAHNS, 1974) y que provisionalmente traducimos como POROS DE AIREACIÓN, no en el sentido de Font Quer, 1953 (poros respiratorios) dado que no se comunican con cámaras aeríferas ni se trata de hepáticas para las cuales se definió. Son unas formaciones que también, y supuestamente, permiten un intercambio de gases; consisten en unas protuberancias, sólo visibles (a la lupa) cuando están muy desarrolladas, decoloradas y situadas tanto en

la cara superior como en la inferior en las que el córtex está muy reducido (1 fila de células) y por donde afloran hifas de la médula. Son muy próximas a las pseudocifelas pero en éstas el córtex desaparece (Fig. 7 c).

I.b. DIASPORAS VEGETATIVAS.

Se trata de unas estructuras liquénicas en las cuales ambos simbiontes actúan como unidades duales autónomas y separables del talo, de tal forma que favorecen su dispersión y propagación por vía asexual. No hay ninguna síntesis que permita resumir las proporciones de líquenes que poseen estas estructuras, pero se puede afirmar que son mucho más frecuentes y están más desarrolladas en talos foliáceos y fruticulosos que en crustáceos. Las diásporas vegetativas han sido las estructuras tradicionalmente mejor estudiadas y tipificadas en base a su especificidad. Podemos diferenciar las siguientes:

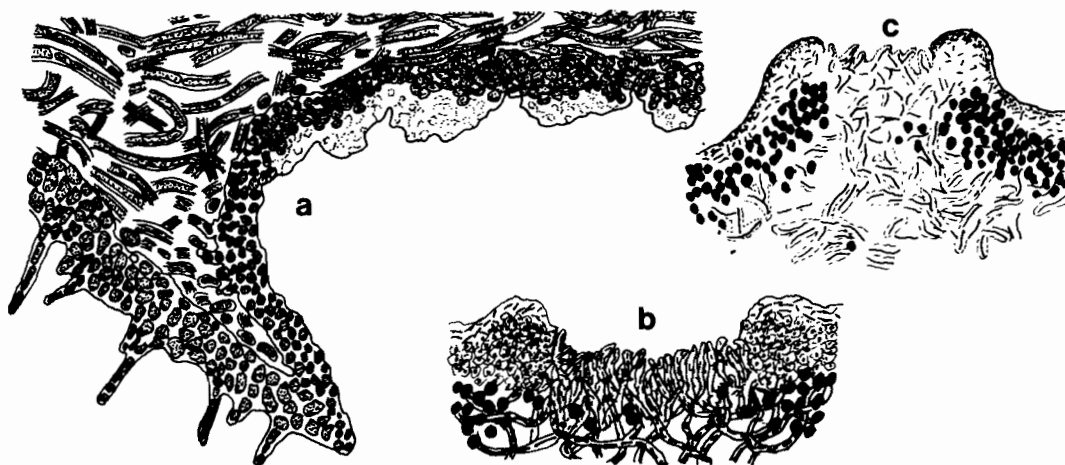


FIGURA 7.—Estructuras de aireación del talo. a.—cifela de *Sticta sylvatica* (de JAHNS (1973)). b.—pseudocifela joven de *Cetraria islandica*, situada en la cara superior del talo. c.—«Atemporen» de *Parmelia exasperata* (de JAHNS (1973) sub. *P. aspidota*).

I.b.a. SORALIOS.

Se definen como aperturas del córtex con aspecto farináceo y que se originan como consecuencia de la presión ejercida por un grupo de algas rodeadas de hifas provenientes de la médula (DU RIETZ, 1924). Cada propágulo de pequeño tamaño, que se sitúa en los soralios, constituido por gonidios e hifas entremezcladas y sin estructurar es denominado Soredio, que tras su dispersión a través del agua, aire, insectos, etc., puede dar lugar a una nueva planta. Fue DU RIETZ (1924) quien confirió a estas formaciones un valor taxonómico, de nivel específico, y delimitó más claramente sus distintas morfologías que, por otro lado, son constants para cada especie.

- + Soralios difusos, son aquellos que están mal delimitados, de forma imprecisa, a veces cubriendo todo el talo (leprarioides) y formando masas pulverulentas.
- + Soralios limitados, aquí se incluyen los que se encuentran bien delimitados en la superficie, con forma bien definida y localizados en partes bien determinadas del talo. Estos se pueden situar lateral, marginal o superficialmente sobre talos de biótupos foliáceos y fruticulosos de estructura heterómera. Las morfologías que pueden tomar son las siguientes:
 - Soralios punctiformes, son los que surgen a través del córtex de forma puntual y su tamaño es reducido. A veces la confluencia de muchos de estos diminutos soralios lo acercan al difuso.
 - Soralios maculiformes, se definen por su aspecto de manchas redondeadas o alargadas y con un origen a veces punctiforme.
 - Soralios rimiformes, que tienen forma de fisura o grieta alargada (fig. 9 a).
 - Soralios tuberculares (=limbiformes, marginales), se originan en el córtex de talos fruticulosos (*Bryoria*) estando delimitados por un borde saliente y definido (Fig. 8 c).
 - Soralios maniciformes (trad. lit. = en forma de brazo, mango, puño), surgen en la parte central de los lóbulos del

talo, en formaciones \pm tubulares dentro de las cuales se desarrollan los soredios (Fig. 8 a).

- + Soralios terminales, son aquellos que se sitúan en el ápice de los lóbulos o lacinias de talos foliáceos o fruticulosos (con simetría dorsiventral o radial). Se distinguen los siguientes morfotipos:
 - Soralios capitiformes, son siempre terminales, muy densos, abiertos formando como un casco. A veces subcapitiformes en talos con simetría dorsiventral. (Fig. 8 b).
 - Soralios labriformes, se forman a partir del desarrollo de dos labios separados, en el extremos de algunos lóbulos. Suelen ser blancos y el labio superior está más abierto que el inferior (Fig. 8 d).
 - Soralios forniciformes (=abovedados). Du Rietz les asigna un origen labriforme, en donde el labio superior se ahueca y forma una especie de capuchón en cuyo interior se encuentran los soredios.

I.b.b. ISIDIOS.

Son unas pequeñas excrescencias de morfología variada, generalmente erguidos, que surgen a partir del córtex del talo de forma \pm agrupada, con colores más oscurecidos (al menos en el ápice) que el talo, siempre corticados y en cuyo interior se encuentran hifas y gonidios entremezclados. Se diferencian de los soredios en que siempre están corticados y no se agrupan en estructuras específicas semejantes a los soralios. Al ser arrancados o desprendidos del líquen, por cualquier factor externo (roces, viento, etc.), podrían dar lugar a otros talos, este extremo no ha sido confirmado experimentalmente. DU RIETZ (1924), también en este caso, delimitó algunos morfotipos que se aceptan actualmente:

- Isidios globulares, de forma más o menos esférica y unidos al talo por la base a través de un pequeño nexo, son fuertemente contrefñidos en la base. Con un aspecto semejante al de un botón. Caracterizan a *Parmelia pastillifera* (Fig. 10c).

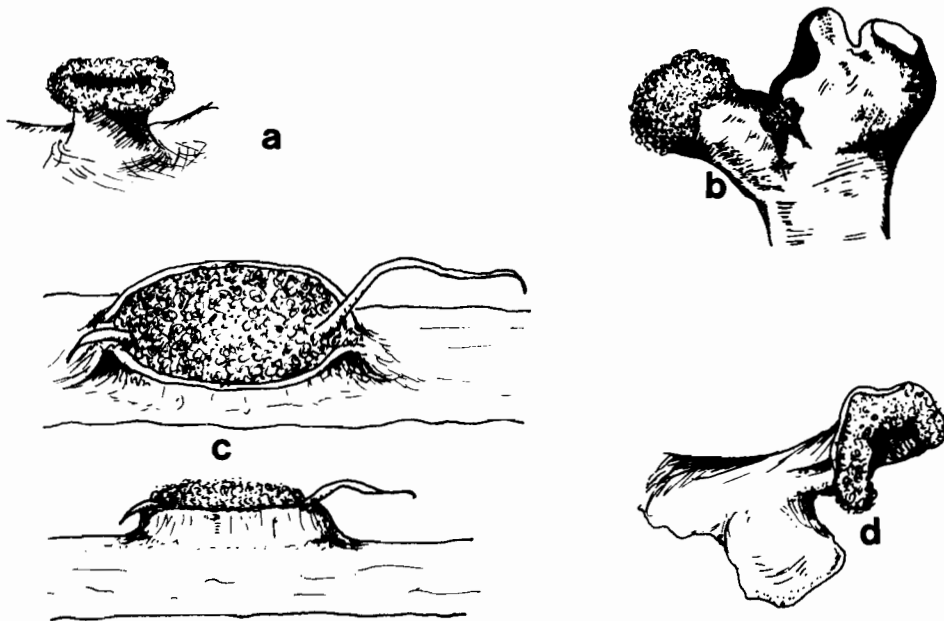


FIGURA 8.—Díasporas vegetativas, soralios. a.—soralio maniciforme de *Pertusaria melanochlora*. b.—soralio capitiforme de *Hypogymnia bitteriana*. c.—soralios tuberculares de *Bryoria chalybeiformis*. d.—soralio labriforme de *Physcia dubia*. (a-, b- y d- de POELT (1969)).

- Isidios verruciformes, en general más anchos que altos, muy pequeños y algo más engrosados en la base que en el ápice. A veces confundidos con simples papilas.
- Isidios cilíndricos, más altos que anchos, \pm isodiamétricos en radio o, a veces, estrechados ligeramente en la base. Pueden estar pobremente ramificados (Fig. 10 a).
- Isidios claviformes (=maciformes), en forma de maza, estrechándose en diámetro desde el ápice a la base, que a veces es ínfima. En ocasiones aplanados, con dos caras (espatulados). Otras veces ligeramente ramificados (Fig. 10 b).
- Isidios escuamiformes, en forma de escama, casi nunca ascendentes sino \pm paralelos al talo y unidos a él por un pequeño punto. A veces, accidentalmente, originan lóbulos secundarios que suelen transformarse en fragmentos del talo de un tamaño comparativamente grande. Solo aparecen en talos foliáceos y fruticulosos.
- Isidios coraloides, semejantes a los cilíndricos pero muy ramificados a partir, generalmente, de uno central. En la mayoría de los casos son muy abundantes sobre el talo, ocasionando a simple vista un aspecto característico. Su coloración suele ser oscura (Fig. 10 d).

I.b.c.

Existen una serie de formaciones talinas, semejantes a las dos anteriormente descritas, que pueden ser resultantes de la transformación de isidios en soralios y viceversa. En algunos casos son específicas de un determinado taxon, en otros se hacen simultáneas con las anteriores (isidios, soredios) en un mismo talo. Fundamentalmente por estas razones unos autores incluyen a estas formaciones talinas, dentro de las más generales soredios e isidios, como una forma de ellas (HENSSEN & JAHNS, 1974; BELTMAN, 1978) y otros los separan en un grupo un tanto artificial ISIDIO-SORALIOS (OZENDA & CLAUZADE,

1970; DAHL & KROG, 1972). En nuestro caso las situamos en un grupo aparte, más por motivos didácticos que por otra causa, hasta encontrar razones más naturales. Estos son:

- Isidios sorediales (=isidios sorediados). El extremo superior de los isidios se transforma en soralios de donde surgen los soredios (BELTMAN, 1978). En el concepto de OZENDA & CLAUZADE (1970) se trataría de soralios isidiales.
- Soralios isidiales (=soralios isidíferos). Se trata de isidios que surgen a partir de soralios donde los soredios terminan su desarrollo produciendo un córtex. Llegan a ser cilíndricos. En el concepto de OZENDA & CLAUZADE (1970) son considerados como Isidios sorediales. (Fig. 9 b).
- Pseudoisidios. Reconocidos por primera vez por DAHL & KROG (1972) para *Evernia prunastri*, en donde conviven con isidios cilíndricos típicos. Son muy semejantes a los isidios pero el córtex está muy poco desarrollado.

I.b.d. HORMOCISTANGIOS.

Exclusivos del género *Lempholemna* (*Lichinaceae*), en donde el ficobionte, *Nostoc* desarrolla hormocistas (cortos filamentos de células algales envueltos por una vaina gelatinosa) en los que penetran hifas aisladas del micobionte. Parece un método de dispersión vegetativa de estos líquenes, aunque se cree que puedan ser una adaptación para la dispersión de los gonidios (HENSSSEN & JAHNS, 1974). Los hormocistangios suelen formarse en el extremo de los lóbulos y su estructura recuerda la de los soredios, pero con la diferencia de que las hifas fúngicas solo penetran en la vaina gelatinosa del alga y es ésta la que induce a su formación.

I.b.e. FRAGMENTOS DEL TALO.

Cualquier porción del talo, en la que se encuentren tanto fico- como micobionte, puede potencialmente regenerar uno nuevo si las condiciones ambientales son ade-

cuadas. Ocurren sobre todo en talos foliáceos y fruticulosos, dado su menor contacto con el sustrato. Estos fragmentos no suelen tener un alto nivel de diferenciación, en muchos casos ninguno, por lo que nunca pueden ser asimilados a los conceptos de Isidio o Soralio. Su valor taxonómico debe ser considerado individualmente para cada caso (POELT, 1973 a).

I.c. CEFALODIOS.

Son unas estructuras que se sitúan unas veces en la médula y otras en la cara superior o inferior del talo, están bien delimitadas, distribuidas en determinadas zonas y su característica fundamental es que están constituidos por un alga distinta (*Cyanophyceae*) de la que entra a formar parte del talo liquenizado. Siempre verde-azulada y en su caso, cuando los del líquen propiamente dicho sean también verde-azulados, se trata de distinto género o especie.

Existen casos como el de *Solorina crocea*, en los que se forman dos capas gonidiales: una de *Chlorophyceae* (*Coccomyxa*), y otra inmediatamente debajo de algas verde-azuladas (*Nostoc*), que llega a hacerse continua al igual que la verde. Estos son los llamados Cefalodios internos (=Cefalodios taloideos) (Fig. 10 e), que otras veces se hallan restringidos a zonas delimitadas y \pm localizadas de la médula del talo. Cuando se desarrollan por encima de la auténtica capa gonidial se les denomina Cefalodios Externos (=Cefalodios epigeos), que pueden situarse tanto en la cara inferior como en la superior de talos foliáceos, o en cualquier porción externa del líquen.

Su importancia es grande pues son potenciales fijadores de nitrógeno y capaces de cederlo al micobionte en la mayor parte del talo (JAMES & HENSSSEN, 1976). La formación de estas estructuras parece genéticamente determinada (JAHNS, 1973) pues su presencia es muy específica; de hecho ésta es la base de su importancia taxonómica. La propiedad de formar cefalodios ha sido adquirida, independientemente y de forma paralela, en varias familias de lí-



FIGURA 9.—Diásporas vegetativas. *a*- soralios rimiformes de una porción de talo de *Parmelia sulcata* (de POELT (1969)). *b*- corte de un soralio-isidial, en el que se observa un isidio formado en una masa soredial, de *Alectoria nidulifera* (de HENSSEN & JAHNS (1974)).

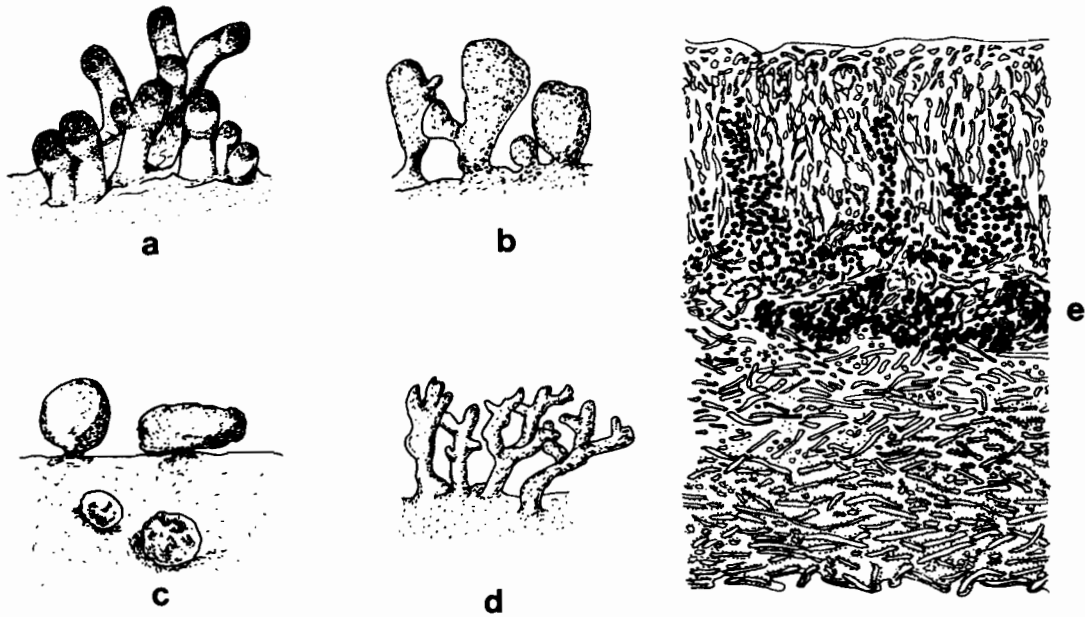


FIGURA 10.—Diásporas vegetativas: *a*- isidios cilíndricos de *Pertusaria pseudocorallina*. *b*- isidios claviformes de *Parmelia exasperatula*. *c*- isidios globulares de *Parmelia pastillifera*. *d*- isidios coraloides de *Parmelia elegantula*. *e*- cefalodio interno de *Solorina crocea* (de JHANS (1973)), se observan las «dos capas gonidiales» en las que la inferior corresponde al cefalodio. (*b*- y *d*- de WIRTH (1980)).

quenes. No obstante hay familias en las que están presentes en todos los géneros, como *Stereocaulaceae*, *Peltigeraceae* y *Stictaceae*; en otras de forma menos regular: *Pannariaceae* y en otras ocasiones son raros, así en: *Lecideaceae*, *Caliciaceae*, *Lecanoraceae* y *Pertusariaceae* que además tienen biotipos crustáceos.

Numerosas han sido, y continúan siendo, las discusiones acerca del verdadero origen y significado de los cefalodios en la simbiosis líquénica. Pero debido a la dificultad de experimentación fisiológica, los diversos autores no llegan a ponerse de acuerdo (HENSSSEN & JAHNS, 1974; OZENDA & CLAUZADE, 1970; POELT, 1973 a). No nos extendemos en la exposición de las mismas pues supera con mucho la intencionalidad de nuestra recopilación.

II. NO EXCLUSIVAS DE LOS LÍQUENES

También llamadas ORGANOS APENDICULARES (=Estructuras apendiculares) en el concepto de HANNEMANN (1973), son unas formaciones producidas por el micobionte, carentes de algas y que se desarrollan siempre hacia el exterior del talo. Existen analogías de cierto tipo (morfológicas, funcionales, etc.) entre estos órganos y otros desarrollados en distintos grupos de plantas. Por ejemplo, los Cilios, que son estructuras filamentosas y marginales (FONT QUER, 1953), suelen presentarse en diferentes vegetales y en todos ellos su presencia proporciona un aspecto semejante al de las pestañas, los líquenes no son en esto una excepción, pero sin embargo el origen es totalmente distinto. La ausencia de ficobionte es lo que hace que no puedan ser considerados como exclusivas de los líquenes.

HANNEMANN (1973) estudió todas estas estructuras, ausentes de los talos estrictamente crustáceos que por regla general sirven para adherirse o sujetarse al sustrato. La mayoría de los términos usados caracterizan órganos similares pero no homólogos, que se han desarrollado en forma independiente unos de otros en los diferentes taxones líquénicos. Se diferencian dos

grandes grupos funcionales, en cuanto a su capacidad para sujetar el talo al sustrato:

II.a. ORGANOS PRIMARIOS DE SUJECIÓN.

Cuya función primordial es la de mantener adherido el talo al sustrato en concordancia con unos planes morfológicos. Por tanto y en relación a su morfología se diferencian:

II.a.a. RIZINAS.

Son prolongaciones \pm filiformes del talo, constituídas por un número variable de hifas bien compactadas que surgen de la cara inferior de los talos, sobre todo foliáceos, en número \pm elevado. Son los órganos que se presentan con más frecuencia, suelen tener un crecimiento limitado (al menos en grosor) y sirven, potencialmente, para fijar el talo al sustrato. La morfología externa es muy variable desde simples hasta ramificadas dicotómica o irregularmente (rizinas escuarrosas). En algunos casos la base que está en contacto con el sustrato se ensancha para aumentar la superficie de fijación. La pigmentación varía, pero en general, son del mismo color que la cara inferior del talo. (Fig. 11 a y b).

En relación al estrato talino que las origina HANNEMANN (1973) distingue: Rizinas corticales, se forman a partir del córtex inferior \pm compactado y en ocasiones cuando adultas presentan penetraciones de la médula, corrientes en las *Parmeliaceae*, *Physciaceae* y *Teloschistaceae*. Rizinas medulares, parten de la médula en aquellos líquenes que no poseen córtex inferior, por ahora sólo se conocen del gen. *Anzia* s. l. Rizinas medulares corticadas, se originan también a partir de la médula pero están rodeadas por una fina capa cortical. Son muy frecuentes en *Parmeliaceae* y *Stictaceae*.

En todos estos casos la médula parece tener una gran importancia como posible inductora del desarrollo de estos órganos, que por otro lado son excelentes caracteres taxonómicos (BELTMAN, 1978) a nivel genérico o incluso específico.

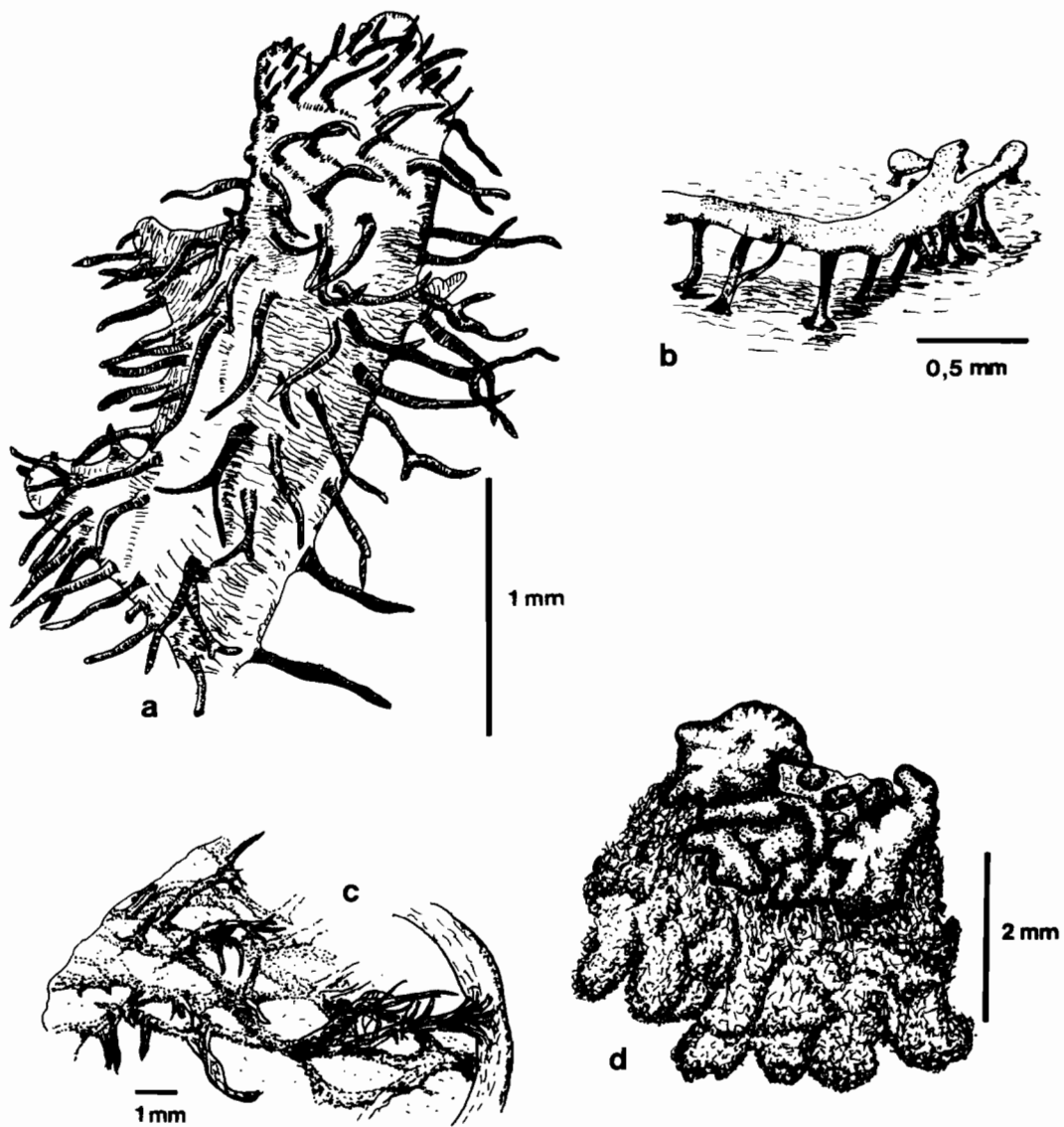


FIGURA 11.—Organos apendiculares de sujeción. *a*- cara inferior de un lóbulo de *Parmelia omphalodes* provista de abundantes rizinas. *b*- rizinas de *Parmelia incurva*. *c*- porción de la cara inferior de *Peltigera canina* con venas y rizinoides que se originan en aquellas. *d*- fieltro de rizohifas que produce un grupo de escuámulas de *Psora decipiens*. (*a*-, *b*- y *c*- de HANNEMANN (1973), *d*- de POELT & BAUMGÄRTNER (1964)).

II.a.b. RIZINOIDES

(Del griego «rhiza»=raíz, «oides»=parecido). Nos decidimos a proponer este nombre, no contemplado en FONT QUER (1953) y propuesto en alemán por HANNEMANN (1973) como «Rhizopten» para designar a unas estructuras que ni pueden ser asimiladas a Rizinas ni quedan bien definidas por el amplio concepto de Rizoide.

Estos rizinoides son estructuras semejantes a las rizinas, pero la diferencia estriba en que las hifas están muy laxamente unidas entre sí. A veces, como en las rizinas, pueden estar integradas por un tejido plectenquimático en alguna de sus partes pero, en general, las hifas están muy poco aglutinadas. En otras ocasiones forman una masa densa que da un aspecto lanoso a la cara inferior de los talos («eriostrato» *sensu* HANNEMANN, 1973). Conocida de algunas especies de *Pannaria*, *Coccocarpia* y *Peltigeraceae* (Fig. 11 c).

II.a.c. RIZOHIFAS.

Son hifas simples y \pm aisladas, de diferentes longitudes que por un lado surgen de la cara inferior en los talos foliáceos (corticados o no) y por el otro se sujetan al sustrato. Se presentan tanto en talos homómeros como heterómeros, y en estos últimos su origen puede ser medular o cortical. Por ahora solo se reconocen en líquenes en los que el ficobionte es verdeazulado, así son frecuentes en las familias *Peltigeraceae*, *Stictaceae*, *Collemaataceae*, *Placynthiaceae*, *Pannariaceae*, etc.

II.a.d. CORDONES RIZINALES

(=Rhizinenstränge p.p. *sensu* POELT & BAUMGÄRTNER (1964), en el que se incluye a los tipos -*Squamarina* y -*Psora* p. parte (ver texto).). Semejantes morfológicamente a las raíces de cormófitos, están formados por paquetes \pm gruesos y compactos de hifas, orientadas irregularmente pero con predominancia de las anticlinales, ramificadas irregularmente y en cuyos extremos las hifas están más laxas llegando a separarse y dando un aspecto algodonoso.

Pueden llegar a alcanzar tamaños comparativamente grandes de hasta 1'5 (2) cm y son, por lo general, mayores que cualquiera de los tipos de rizinas descritas. Surgen en la cara inferior de líquenes terrícolas, comófitos y fisurícolas, con biótijos escuamulosos y compuestos, principalmente pertenecientes a diversos grupos sistemáticos, pero reunidos por esta similitud morfológica que les permite desarrollarse en biótijos tan determinados como lo puedan ser las pequeñas fisuras de las rocas por donde son capaces de penetrar estos órganos.

Se diferencian de las rizinas, en que los cordones rizinales presentan: un tamaño mayor, crecimiento tanto apical como intercalar casi ilimitado (HANNEMANN, 1973), se ramifican muy irregularmente y penetran profundamente en el sustrato. En cuanto a su función POELT & BAUMGÄRTNER (1964) no le dan tanta importancia al hecho de que sirvan para sujetar los talos a estos biótijos con cierta movilidad, como a las necesidades de agua de estos líquenes. Suponen que estas estructuras sirven para almacenar y absorber el agua de zonas algo más profundas del sustrato, pero en todo caso dejan abierto el tema hasta el momento en el que haya una base experimental convincente. No es extraño observar que escuámulas u otras porciones de talo equivalentes, separadas superficialmente entre sí, se encuentren unidas en el interior del sustrato a través de estos órganos. Es fácil suponer entonces que también puedan poseer una función semejante a la de los rizomas o estolones en plantas superiores ya que después de observaciones personales parece que cuando llegan a la superficie y captan de algún modo un alga apropiada llegan a originar una nueva escuámula (*Lecanora rhizinata*) o porción del talo. (Fig. 12).

Estos mismos autores describen tres tipos de lo que denominan «Rhizinenstränge», dos de los cuales quedan incluidos en este apartado (HANNEMANN, 1973). El tipo -*Squamarina*, al que consideramos como cordones rizinales *s. str.* bien definidos y en los que el final de sus ramificaciones se vuelve casi siempre algodonoso. En corte transversal se aprecia una estructura

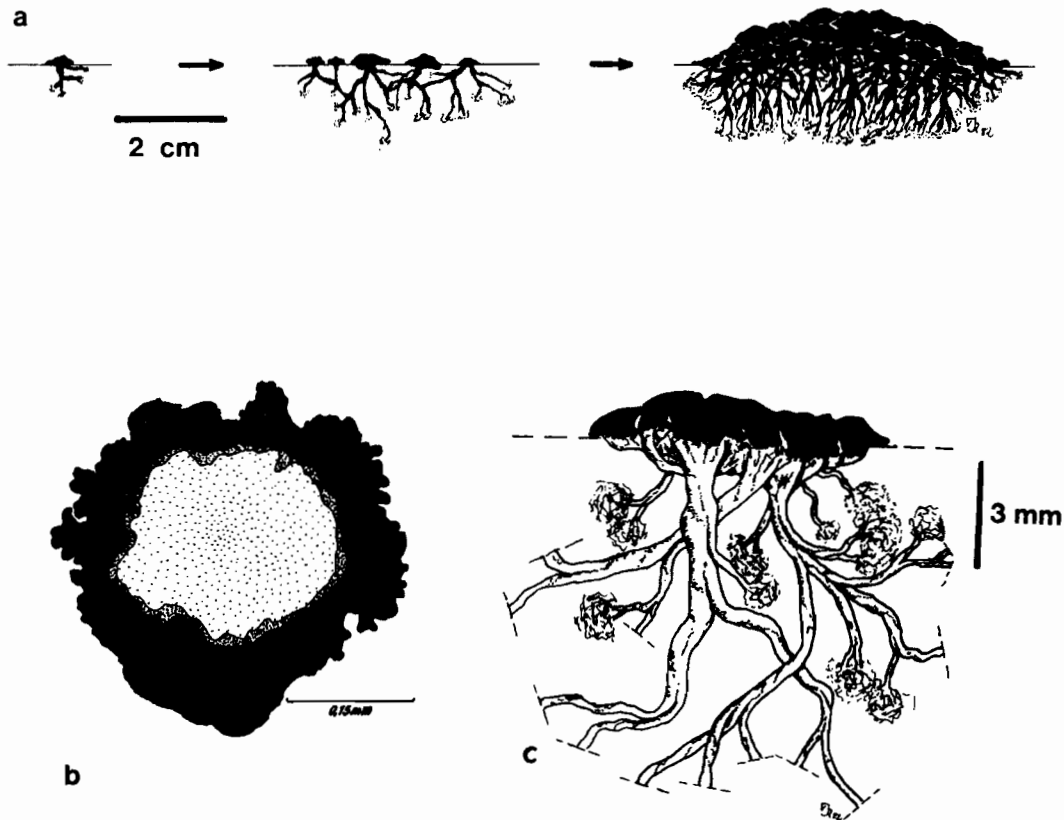


FIGURA 12.—Cordones rizinales, a- y c- *Lecanora rhizinata*. a.—desarrollo secuencial del talo. c.—detalle de los cordones rizinales. b.—corte transversal de un cordón rizinal del tipo -*Squamarina*. (a- y c- de POELT, BARRENO & RICO (1983), b- de POELT & BAUMGÄRTNER (1964)).

radiada en la que se distinguen tres capas: una central con hifas de origen medular, muy ricas en plasma, \pm incoloras; una segunda intermedia, con hifas de pared algo más gruesa, a veces ligeramente necrosada y suele ser el estrato más fino; por último la más externa constituida por hifas de mayor grosor, paquidermas, con la pared necrosada y, además, con el borde muy irregular. Presente en talos escumulosos de algunos géneros pertenecientes a las familias: *Teloschistaceae*, *Physciaceae*, *Lecideaceae* y *Lecanoraceae*, así como en algunos foliáceos, fruticulosos o compuestos de: *Stereocaulaceae*, *Cladoniaceae*, *Peltigeraceae* y *Stictaceae*.

El segundo tipo es *Psora* p. parte, en el que no se distinguen nítidamente las capas, suelen ser de menor tamaño y en general

lanosos o barbulados, no sólo en los extremos sino a lo largo de todos ellos. A veces ocurre que tanto el tipo -*Psora* como el tipo -*Squamarina* se presentan en distintos talos de la misma especie, de aquí que los consideremos como intermedios entre los tipos -*Squamarina* y -*Dermatocarpon* (comentado en el siguiente apartado). Sólo se presentan, por ahora en talos con biótipo escumuloso.

II.a.e. FIELTRO DE RIZOHIFAS.

(=Rhizinenstränge p.p., en el que se incluye a los tipos -*Dermatocarpon* y -*Psora* p. parte (ver texto); sensu POELT & BAUMGÄRTNER, 1964). Formado por un conjunto muy numeroso de hifas, poco aglutina-

das, con la pared gruesa y generalmente necrosada. Cubre la cara inferior de líquenes con biótipo escuamuloso, formando una maraña con el sustrato, siempre suelo, en el que penetra \pm profundamente. Por lo tanto esta estructura queda restringida a géneros con especies escuamulosas, terrícolas, humícolas, comófitas o fisurícolas donde el talo está muy en contacto con el sustrato. Los géneros en los que se ha podido constatar su presencia son: *Fulgensia*, *Psora* s. amplo, *Dermatocarpon*, *Catapyrenium*, *Squamarina* y *Toninia*. (Fig. 11 d).

En determinadas especies pueden apreciarse complicaciones a esta estructura, así en *Lecidoma demissum* se observan unos cordones con hifas más aglutinadas de las que parten las rizohifas más laxas, de aspecto algodonoso, pero en ningún caso los cordones llegan a estructurarse en cordones rizinales. Este sería el caso del tipo *-Psora*, descrito por POELT & BAUMGÄRTNER (1964) y que representaría un estadio intermedio hasta alcanzar la complicación de un cordón rizinal.

La adquisición de estructuras como ésta, o de otras semejantes, en un momento dado de la evolución de los distintos grupos de líquenes, es lo que probablemente permitió la colonización de un sustrato tan poco estable como es el suelo, por parte de estos talófitos.

II.a.f. VENAS.

Son engrosamientos parciales de la médula de ciertos talos foliáceos que se traducen morfológicamente en una estructura semejante a la nerviación de las hojas de plantas superiores. Cuando estas venas se presentan en un talo los cordones rizinales, rizinas o rizohifas, surgen de ellas. Sólo se manifiestan en la cara inferior de algunas *Peltigeraceae* y *Stictaceae*, pero el hecho de que en algunas especies, como *Peltigera venosa*, se observe una continuidad con apéndices y la relación que algunos autores establecen entre estas venas y el tipo de crecimiento en cladoma multiaxial de algunos líquenes (LETROUIT-GALINOU & LALLEMANT, 1971), nos decide a mante-

nerlos, por el momento, como órganos de sujeción (Fig. 11 c).

Las formaciones que hasta aquí han sido descritas pueden ser denominadas en todo su conjunto como LIQUENORRIZAS. Las que a continuación se relacionan reciben el nombre de HAPTERIOS, en cuyo concepto se reúnen todos aquellos órganos que sirven para afirmar o fijar el líquen al sustrato pero que ni son propiamente liquenorrizas, ni tienen nunca su morfología.

II.a.g. OMBLIGO.

Consiste en un simple paquete de hifas \pm corto, de origen medular, que se sitúa en el centro de la cara inferior de talos foliáceo-peltados y su función es la de fijar el talo a sustratos duros, generalmente roca. Permite una cierta separación entre el sustrato y el líquen y origina una depresión en la cara superior, justo encima del ombligo, \pm grande en función de cada familia. Se conoce en *Umbilicariaceae*, *Verrucariaceae*, *Aspiciliaceae*, *Teloschistaceae*, *Lecanoraceae*, *Parmeliaceae*, *Acarosporaceae*, etc.

II.a.h. DISCO DE FIJACIÓN.

Muchos líquenes con biótipo fruticuloso se sujetan al sustrato por uno o más discos planos situados en la base del talo. Si es sólo uno se llama Disco Basal. En algunos casos, como en el género *Rocella*, la coloración del disco en su cara inferior es un carácter taxonómico importante. Sólo se conoce en familias tales como: *Roccellaceae*, *Parmeliaceae* y *Teloschistaceae*.

II.a.i.

En este apartado relacionamos toda una serie de estructuras, imprecisamente definidas, que BELTMAN (1978) reúne bajo la denominación de DISCOS DE ADHESION (=Hapterios p. parte sensu HANNEMANN, 1973; =Hafter sensu POELT, 1969). Se

presentan en algunos líquenes foliáceos y fruticulosos, son por lo general órganos de sujeción planos, no suelen estar pedicelados y parecen estar relacionados con ciertos grupos de líquenes primitivos (HANNEMANN, 1973) tales como algunas *Aspicilia* s. amplo, *Lecanora*, *Xanthoria* e *Hypogymnia*, en este último género es donde fueron descritas por primera vez (POELT, 1969). Este conjunto de estructuras merecen un estudio profundo y aparte, que aclare su origen y organización.

II.b. ORGANOS SECUNDARIOS.

Bajo esta denominación se reúne a todos aquellos apéndices cuya función primordial no es la de sujetar el talo al sustrato. Se supone que su función primaria está relacionada con la captación y mantenimiento a disposición del talo, de una cierta cantidad de agua en forma de gotas, aunque estas propiedades no han sido demostradas experimentalmente. Puede ocurrir que secundariamente, en estadios de desarrollo más avanzados adquieran la función de fijación al sustrato, cosa nada extraña ya que cualquier parte de un talo, incluso podocios o proyecciones marginales de algunos grupos de líquenes, pueden adquirir esta función por el mero hecho de mantener un contacto o roce \pm constante con él (HANNEMANN, 1973). Estas estructuras apendiculares se agrupan del siguiente modo:

II.b.a. RIZINOMORFOS.

Se trata de órganos que tienen siempre su origen en la cara inferior de algunos líquenes foliáceos y umbilicados. Muy semejantes a las rizinas, pero que nunca funcionan como estructuras de sujeción. Pueden formarse a partir de la médula, en cuyo caso estarían rodeados de un córtex que sería continuación del de la cara inferior del talo, o bien, como en el caso de los de pequeño tamaño, ser simples prolongaciones del córtex inferior. Son tan variables morfológicamente como las rizinas, desde simples y aciculares hasta ramifica-

dos dicotómicamente o coraloideas, etc. Son muy frecuentes en *Umbilicariaceae* y ocasionales en *Verrucuriaceae* y *Parmeliaceae* (Fig. 13 a).

II.b.b. CILIOS

(=Fibrillas p.p.). Son prolongaciones filamentosas del córtex, o excípulo en su caso, situadas en el margen de los lóbulos o en el reborde talino de apotecios lecanorinos. Se presentan exclusivamente en talos con biótipo foliáceo y fruticuloso. Están formados por un conjunto de hifas filiformes muy compactadas y por lo general de mayor longitud que el resto de los órganos apendiculares. Casi siempre sin ramificar proporcionan un aspecto pestañoso a la parte del talo donde se sitúan. Desde concoloros con el talo hasta más oscuros y necrosados sobre todo en los ápices. (Fig. 13 b).

En el género *Usnea* se viene utilizando el término «Fibrilla» para tratar de delimitar estructuras muy semejantes a los cilios, cuya diferencia estriba en que aquellas poseen algas y su función es la de asimilación (HANNEMANN, 1973), por tanto en ningún caso se pueden considerar como órganos apendiculares. En algunos casos puede haber una cierta confusión, ya que a veces las fibrillas de algunas *Usnea* pierden el alga degenerando y carbonizando su córtex, solo en este último caso podrían ser consideradas como cilios (Fig. 13 c) pero su origen es distinto.

Desde el punto de vista taxonómico los cilios tienen cierta importancia en la delimitación de algunos géneros y especies de diversas familias como: *Umbilicariaceae*, *Physciaceae*, *Teloschistaceae* y sobre todo *Parmeliaceae* pudiendo aparecer tanto en lóbulos como margen de lacinias o apotecios.

Queremos señalar en este apartado, unas estructuras llamadas por KÄRNEFELT (1979) «Proyecciones marginales» que durante mucho tiempo fueron confundidas con cilios, debido a su semejanza morfológica, pero que tienen origen distinto. Las proyecciones marginales son estructuras que llevan en su extremo un picnidio y que, por el momento, aparecen únicamen-

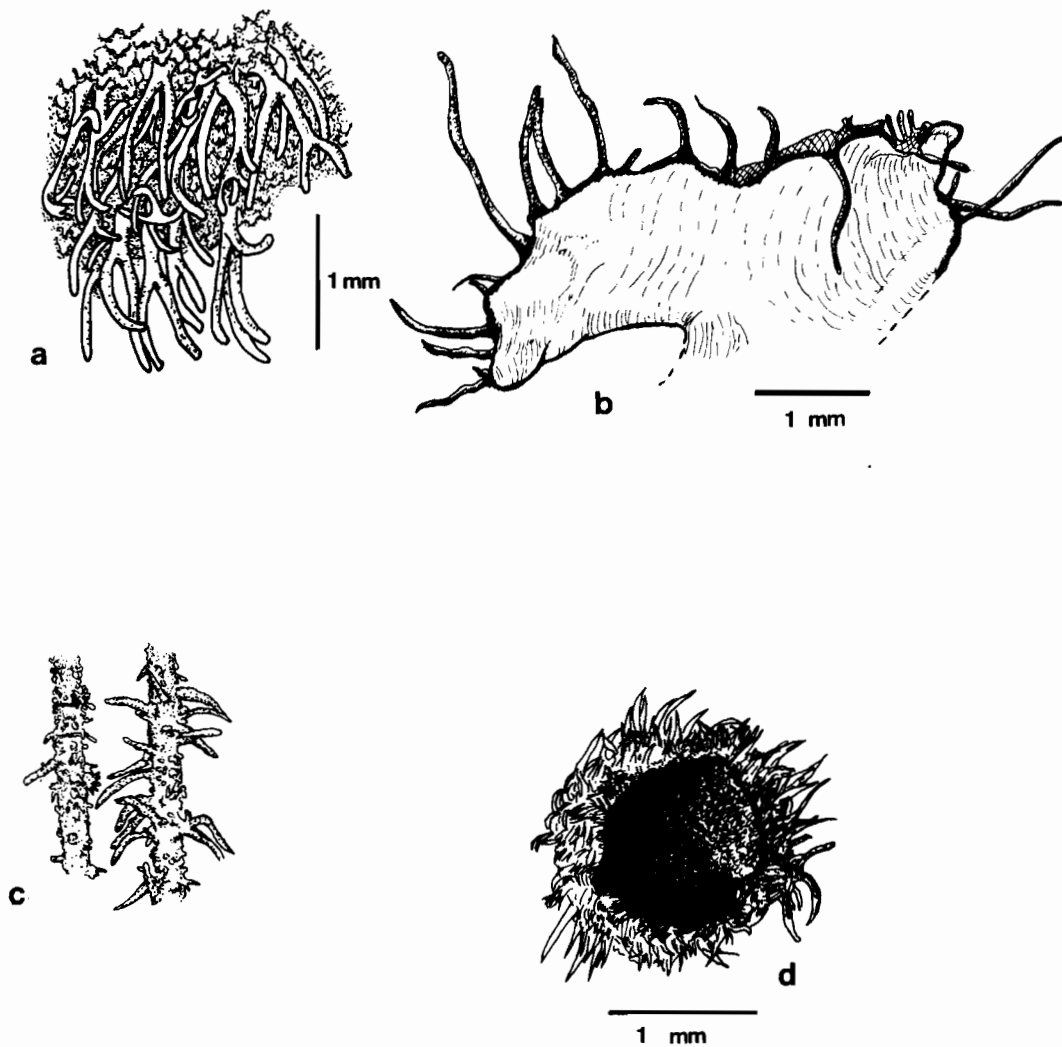


FIGURA 13.—Organos secundarios. a.—rizinomorfos de la cara inferior de *Umbilicaria crustulosa* (de POELT (1976)). b.—cilios marginales de *Parmotrema arnoldii* (de HANNEMANN (1973) sub. *Parmelia arnoldii*). c.—ramas secundarias de *Usnea filipendula* provistas de pequeños isidios y fibrillas (de WIRTH (1980), $\times 15$). d.—apotecio de *Psoroma hypnorum* var. *paleaceum* con abundantes pelos en el borde (de HANNEMANN (1973)).

te en los géneros *Coelocaulon* y *Cetraria* donde además tienen valor como carácter taxonómico (BARRENO & VÁZQUEZ, 1981).

II.b.c. PELOS.

Prolongaciones filiformes hialinas, uni- o pluricelulares que tienen su origen en el córtex y crecen hacia el exterior, tienen tamaño variable, solo son visibles bajo la lupa o el microscopio. Pueden aparecer en

cualquier parte corticada del talo, con distribución \pm irregular. Nunca establecen contacto con el sustrato y en el caso de que lo hagan deben entrar en el concepto de rizohifas, siendo ésta su única diferencia conceptual (Fig. 13 d).

No se pueden confundir con el «Spongiostrato» ya que aún cuando puedan agruparse en masas \pm tomentosas, nunca se ramifican, ni anastomosan en forma de red ni tampoco necrosan su pared formando un estrato hueco, grueso y esponjoso. Se

presentan fundamentalmente en talos foliáceos y fruticulosos o también en algunos ecuamulosos y crustáceos de las siguientes familias: *Physciaceae*, *Teloschistaceae*, *Parmeliaceae*, *Pannariaceae*, *Collemtaceae*, *Stictaceae*, *Peltigeraceae*, *Placynthiaceae* y *Lecideaceae*.

El conjunto de órganos apendiculares son considerados como formaciones de gran importancia ecológica y fisiológica (POELT & BAUMGÄRTNER, 1964; POELT, 1973 a) y como ya apuntamos anteriormente pueden ser el resultado de una evolución convergente de distintos grupos de diferentes familias. Es por esta razón por lo que actualmente no son valorados como buenos caracteres diagnósticos a nivel de familia (HALE, 1967) aunque sí lo sean con rango específico.

La nomenclatura de los táxones citados en este trabajo, está de acuerdo con HAWKSWORTH, JAMES & COPPINS (1980), POELT & VÉZDA (1981) y WIRTH (1980).

BIBLIOGRAFÍA

- AHMADJIAN, V.- 1967 - A guide to the algae occurring as lichen symbionts: isolation, culture, cultural physiology and identification - *Phycologia* 6: 127-160.
- AHMADJIAN, V.- 1973 - Resynthesis of Lichens - In Ahmadjian, V. & Hale, M. eds. *The Lichens*: 565-580.
- AHMADJIAN, V. & HALE, M.E. eds.- 1973 - *The Lichens* - Academic Press, New York & London.
- AINSWORTH, G.C.- 1971 - *Ainsworth & Bisby's Dictionary of the Fungi* - C.A.B. 6. AUFL, Kew.
- BARRENO, E. & VÁZQUEZ, V. M.- 1981 - *Coelocaulon crespoe* Barreno & Vázquez sp. nova (Lichenes). Notas sobre la flora líquénica de brezales españoles - *Lazaroa* 3: 235-246.
- BELTMAN, H.A.- 1978 - Vegetative Strukturen der Parmeliaceae und ihre Entwicklung - *Bibliotheca Lichenologica* 11. J. Cramer, Vaduz.
- BROWN, D.H., HAWKSWORTH, D.L. & BAILEY, R.H. eds.- 1976 - *Lichenology: progress and problems* - Academic Press, London, New York & San Francisco.
- CRESPO, A.- 1983 - Simbiosis, sistemática y ecología de los Líquenes. Interés farmacológico del grupo - Lección Magistral presentada en el Concurso Oposición a la plaza de Profesor Agregado de Botánica de la Facultad de Farmacia de la Universidad Complutense de Madrid. Inédito.
- DAHL, E.- 1952 - On the use of lichen chemistry in lichen systematics - *Rev. Bryol. Lichénol.* 21: 119-134.
- DAHL, E. & KROG, H.- 1972 - Macrolichens of Denmark, Finland, Norway and Sweden - *Universitetsforlaget, Oslo-Bergen, Tromsø Scandinavian University Books*.
- DEGELIUS, G.- 1954 - The Lichen genus *Collema* in Europe, morphology, taxonomy, ecology - *Symb. Bot. Upsal.* 13 (2).
- DU RIETZ, G.E.- 1924 - Die Soredien und Isidien der Flechten - *Svensk Bot. Tidskr.* 18: 371-396.
- FONT QUER, P.- 1953 - *Diccionario de Botánica* - Ed. Labor, S.A., Barcelona.
- FREY, E.- 1936 - Vorarbeiten zu einer Monographie der Umbilicariaceen - *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 45: 198-230.
- HAFELLNER, J.- 1979 - *Karschia*. Revision einer Sammelgattung an der Grenze von lichenisierten und nichlichenisierten Ascomyceten - *Nova Hedwigia*, 62.
- HALE, M.E.- 1967 - *The Biology of Lichens* - E. Arnold (Publishers) Ltd., London.
- HALE, M.E.- 1976 - Lichen Structure Viewed with the Scanning Electron Microscope - In Brown, D.H., Hawksworth, D.L. & Bailey, R.H. eds. *Lichenology: Progress and problems*: 1-15.
- HALE, M.E.- 1981 - Pseudocyphellae and pored epicortex in the Parmeliaceae: their delimitation and evolutionary significance - *Lichenologist* 13: 1-10.
- HANNEMANN, B.- 1973 - Anhangsorgane der Flechten - *Bibliotheca Lichenologica* 1. J. Cramer, Lehre.
- HARMAND, J.- 1905-1913 - *Lichenes de France. Catalogue systématique et descriptif*. - León L'homme., Succ. Paris.
- HAWKSWORTH, D.L., JAMES, P.W. & COPPINS, B.J.- 1980 - Check-list of British lichen-forming, lichenicolous and allied fungi - *Lichenologist* 12 (1): 1-115.
- HENNIPMANN, E.- 1978 - De Nederlandse Cladonia's - *Wetenschapp. mededel. K.N.N.V.* 124: 1-80.
- HENSSEN, A. & JAHNS, H.M.- 1974 - *Lichens. Eine Einführung in die Flechtenkunde* - Georg. Thieme Verlag, Stuttgart.
- HENSSEN, A., in cooperation with KEUCK, G., RENNER, B. & VOBIS, G.- 1981 - The Lecanoralean centrum - In Reynolds, D.R. ed. *Ascomycete Systematics, the Luttrellian concept*: 138-234.
- HERTEL, H.- 1967 - Revision einiger Calciphiler formenkreise der Flechtengattung Lecidea - *Nova Hedwigia* 24.
- HILL, D.J.- 1981 - The growth of lichens with special reference to the modelling of circular thalli - *Lichenologist* 13 (3): 265-287.
- HONEGGER, R.- 1980 - The ascus apex in lichenized fungi II. The Rhizocarpon type - *Lichenologist* 12: 157-172.
- INTERNATIONAL LICHENOLOGICAL NEWSLETTER (I.A.L.) vol. 14 (2). diciembre 1981.
- JAHNS, H.M.- 1973 - Anatomy, Morphology and Development - In. Ahmadjian, V. & Hale, M.E. ed., *The Lichens*: 3-58.

- JAMES, P.W. & HENSSEN, A.- 1976 - The Morphological and Taxonomic Significance of Cephalodia - In (Bronw, D.H., Hawksworth, D.L. & Bailey, R.H. eds.) *Lichenology: Progress and Problems*: 27-78.
- KÄRNEFELT, I.- 1979 - The brown fruticose species of *Cetraria* - *Opera Bot.* 46.
- KLEMENT, O.- 1955 - Prodrum der mitteleuropäischen Flechtengesellschaften - *Feddes Repertorium* 135: 6-194. Berlin.
- KROG, H.- 1982 a - Evolutionary trends in foliose and fruticose lichens of the Parmeliaceae - *J. Hattori bot. Lab.* 52: 303-311.
- KROG, H.- 1982 b - *Punctelia*, a new lichen genus in the Parmeliaceae - *Nord. J. Bot.* 2: 287-292. Copenhagen.
- LETROUIT-GALINOU, M.A.- 1966 - Recherches sur l'ontogénie et l'anatomie comparées des apothécies de quelques discolichens - *Rev. Bryol. Lichénol.* 34: 413-588.
- LETROUIT-GALINOU, M.A.- 1973 - Sexual Reproduction - In: Ahmadjian, V. & Hale, M.E. ed., *The Lichens*: 59-60.
- LETROUIT-GALINOU, M.A. & LALLEMANT, R.- 1971 - Le thalle, les apothécies et les asques du *Peltigera rufescens* (Weis) Humb. (Discolichens. Peltigeraceae) - *Lichenologist* 5: 59-88.
- LUTRELL, E.S.- 1951 - Taxonomy of the pyrenomyces - *Univ. Missouri Studies* 24 (3): 1-120.
- MAGNUSSON, H.- 1929 - A monograph of the genus *Acarospora* - *Kungl. Sv. Vet. Akad. Handl.* 7 (4).
- MOTYKA, J.- 1936-1938 - Lichenum generis *Usnea* studium monographicum. Pars systematica. 2 vol. - Leopoli, Lublin.
- OZENDA, P. & CLAUZADE, G.- 1970 - *Les lichens. Etude biologique et flore illustrée* - Masson et Cie., Paris.
- POELT, J.- 1958 - Die Lobaten-Arten der Flechtengattung *Lecanora* Ach. sensu ampl. in der Holarktis - *Mitt. Bot. Staatssamm.* München 19-20: 411-589.
- POELT, J.- 1965 - Die Systematik der Flechten und ihre heutigen Probleme - *Ber. Deut. Bot. Ges.* 77: 118-123.
- POELT, J.- 1969 - *Bestimmungsschlüssel europäischer Flechten* - J. Cramer, Vaduz.
- POELT, J.- 1973 a - Systematic Evaluation of Morphological Characters - In Ahmadjian, V. & Hale, M.E. eds. *The Lichens*: 91-115.
- POELT, J.- 1973 b - Classification - In Ahmadjian, V. & Hale, M.E. eds. *The Lichens*: 599-632.
- POELT, J.- 1976 - Die Gattung *Umbilicaria* (Flechten des Himalaya 14) - *Khumbu Himal* 6 (3): 397-435.
- POELT, J., BARRENO, E. & RICO, V.J.- 1983 - *Lecanora rhizinata* spec. nov., líquen taxonómicamente aislado, sobre fisuras de rocas exfoliables, en España - *Lazaroo* 5: 253-260. Madrid.
- POELT, J. & BAUMGÄRTNER, H.- 1964 - Über Rhizenstränge bei placodialen Flechten - *Öst. Bot. Zeitschrift* 111 (1): 1-18.
- POELT, J. & VÉZDA, A.- 1981 - *Bestimmungsschlüssel europäischer Flechten. Ergänzungsheft II* - J. Cramer, Vaduz.
- POMAR, L. & al.- 1975 - Acción de líquenes, algas y hongos en la telodiagénesis de las rocas carbonatadas de la zona litoral y prelitoral catalana - *Inst. Inv. Geol. Univ. Barcelona* 30: 83-117.
- REYNOLDS, D.R. ed.- 1981 - *Ascomycete systematics, the Luttrellian concept* - Springer-Verlag, New York, Heidelberg & Berlin.
- RUNEMARK, H.- 1956 - Studies in *Rhizocarpon* I - *Op. Bot. Soc. Bot. Lund* 2 (1): 1-156.
- SEAWARD, M.R.D. ed.- 1977 - *Lichen Ecology* - Academic Press. New York, London & San Francisco.
- WEBER, W.A.- 1977 - Environmental modification and lichen taxonomy - In Seaward, M.R.D. ed. *Lichen Ecology*: 9-29.
- WEBSTER, J.- 1980 - *Introduction to Fungi* - Cambridge University Press, London.
- WIRTH, V.- 1980 - *Flechtenflora* - E. Ulmer Verlag, UTB-1062, Stuttgart.
- ZAHLBRUCKNER, A.- 1922-1940 - *Catalogus Lichenum Universalis. I-X* - Berlin: Borntraeger. (Johnson Reprint Corporation, New York, 1951).

INDICE

1. INTRODUCCION.....	161
2. ANATOMIA Y MORFOLOGIA DEL TALO.....	164
A. TIPOS DE TEJIDOS.....	165
I. <i>Paraplecténquima</i>	165
II. <i>Prosoplecténquima</i>	165
III. <i>Plecténquima en empalizada</i> ...	167
IV. <i>Plecténquima medular</i>	167
B. ESTRUCTURA DEL TALO.....	168
I. <i>Homómera</i>	168
II. <i>Heterómera</i>	168
II.a. Epicortex.....	168
II.b. Cortex.....	169
II.c. Capa gonidial.....	169
II.d. Médula.....	170
C. FORMAS BIOLÓGICAS (FORMAS DE CRECIMIENTO. BIOTIPOS).....	172
I. <i>Formas crustáceas</i>	173
II. <i>Formas foliáceas</i>	176
III. <i>Formas fruticulosas</i>	177
IV. <i>Formas compuestas</i>	178
V. <i>Líquenes gelatinosos</i>	179
VI. <i>Líquenes filamentosos</i>	179
D. ESTRUCTURAS VEGETATIVAS.....	179
I. <i>Exclusivas de los líquenes</i>	180
I.a. Estructuras de aireación...	180
I.a.a. Cifelas.....	180
I.a.b. Pseudocifelas.....	180
I.a.c. Poros.....	180
I.a.d. «Atemporem».....	181
I.b. Diásporas vegetativas.....	181
I.b.a. Soralios.....	182
I.b.b. Isidios.....	182

I.b.c. Isidios-Soralios.....	183	II.a.e. Filtro de rozihifas.....	189
I.b.d. Hormocistangios.....	184	II.a.f. Venas.....	190
I.b.e. Fragmentos del talo..	184	II.a.g. Ombligo.....	190
I.c. Cefalodios.....	184	II.a.h. Disco de fijación.....	190
II. <i>No exclusivas de los líquenes</i>	186	II.a.i. «Discos de adhesión».....	190
II.a. Organos primarios de suje-		II.b. Organos secundarios.....	191
ción.....	186	II.b.a. Rizinomorfos.....	191
II.a.a. Rizinas.....	186	II.b.b. Cilios.....	191
II.a.b. Rizinoides.....	188	II.b.c. Pelos.....	192
II.a.c. Rizohifas.....	188	BIBLIOGRAFIA.....	193
II.a.d. Cordones rizinales.	188		