

LIQUENES FIJADORES DE NITROGENO ATMOSFERICO

F. BERMÚDEZ DE CASTRO¹, A. MÜLLER¹ y M. F. SCHMITZ¹

RESUMEN

Se revisan los líquenes fijadores de nitrógeno atmosférico y su función en los ecosistemas como organismos colonizadores en zonas hostiles a los seres vivos. Se muestra su valor como indicadores de contaminación atmosférica. Se incluyen los primeros datos sobre la reducción de acetileno en *Lobaria pulmonaria* y *L. scrobiculata*, líquenes epifíticos sobre árboles en la zona centro de la Península Ibérica.

INTRODUCCION

Al referirse a la fijación de nitrógeno atmosférico y a su incidencia en la producción de los ecosistemas se piensa habitualmente en las plantas superiores, olvidando los líquenes y otras asociaciones entre bacterias o cianobacterias y algas, hongos, musgos y helechos que desempeñan un papel importante en la dinámica de los ecosistemas.

Se denomina líquen a la asociación simbiótica de algas y hongos que se unen de forma íntima y permanente (Foto 1). El hongo, micobionte, es un ascomiceto en la mayoría de los casos. El alga o ficobionte es casi siempre una clorofícea, pero, a veces, la simbiosis se constituye con un alga verdeazul, que con mayor propiedad se debe llamar cianobacteria, resaltando así su carácter de organismo procariontico. También existen líquenes formados por tres simbiontes: un hongo y dos algas. Ambos ficobiontes se encuentran separados en capas distintas o el talo líquénico se forma con un alga verde y un hongo, y el segundo ficobionte, la cianobacteria, se aloja en una especie de verruga formada por las hifas que la aprisionan (Cfr. AHMADJIAN y HALE, 1974). Esta estructura especializada en fijar nitrógeno atmosférico se llama cefalodio, del griego κεφαλη, cabeza, ya que parece una cabecita que se coloca sobre la superficie del talo o dentro del mismo (Fig. 1). Por su función, el cefalodio se puede comparar con el nódulo de una leguminosa, ya que se especializa en reducir el nitrógeno molecular a amoníaco, que pasa a nutrir el talo líquénico. Así, por ejemplo, los cefalo-

dios de *Peltigera aptosa* ceden al talo el 95% del nitrógeno fijado en forma de NH_4^+ .

LIQUENES DIAZOTROFICOS

De las 17.000-18.000 especies de líquenes que se consideran actualmente, el 8% contienen cianobacterias (FOGG *et al.*, 1973). *Nostoc* sp. es el simbionte más común, aunque también se encuentran especies de *Calothrix*, *Scytonema* y *Stigonema* como formadoras de líquenes (MILLBANK, 1977). Se ha comprobado que todas las cianobacterias filamentosas con heterocistos (Fig. 2) fijan nitrógeno atmosférico y también muchas unicelulares y algunos filamentosos sin heterocistos, pero sólo las formas con heterocistos y unas pocas cepas unicelulares son capaces de fijar nitrógeno en aerobiosis, anaerobiosis y microarofilia (GALLON, 1980; STEWART, 1980; GALLON y CHAPLIN, 1988). Por eso,



Foto 1. Corte de *Peltigera* sp. observado al microscopio electrónico de transmisión. F, ficobionte; M, micobionte.

¹ Departamento de Ecología. Facultad de Biología. Universidad Complutense. 28040 Madrid.

das para mantener una eficiencia máxima en el reciclado de nutrientes y en la optimización del flujo de energía, pero es muy importante en ecosistemas sometidos a una explotación abiótica, donde las condiciones ambientales extremas mantienen etapas sucesionales de baja producción y en las cuales cualquier entrada de nitrógeno, por pequeña que sea, es bien recibida. En estas condiciones que se dan en latitudes y altitudes altas (zonas árticas, antárticas, subárticas, subantárticas y alta montaña), desiertos y en lugares de latitudes medias en las que un factor local impide el avance de la sucesión o la mantiene en etapas pioneras (roquedos, canchales, zonas degradadas), los líquenes fijadores de nitrógeno son insustituibles como productores. Sin embargo, se ha comprobado que en algunos ecosistemas forestales de climas templados contribuyen al balance de nitrógeno, tanto en plantaciones de coníferas (DENISON, 1979) como en bosques caducifolios (MÜLLER *et al.*, 1987 y 1988). Otros factores del medio, como pH, humedad, temperatura, fotoperíodo e intensidad luminosa, interfieren en la fijación de nitrógeno actuando directamente sobre la enzima responsable de la reducción de nitrógeno, nitrogenasa, o de modo indirecto a través de la fotosíntesis. Sin embargo, los líquenes muestran gran adaptabilidad ajustando sus mecanismos fisiológicos a las condiciones impuestas por el entorno (MILLBANK, 1977; STEWART *et al.*, 1980).

Así, aunque el intervalo óptimo de temperatura para fijar nitrógeno sea 15-20° C, como se vio en *Nephroma arcticum*, *Solorina crocea*, *Stereocaulon paschale* y *Peltigera aphtosa*, estos líquenes fijan nitrógeno en el área subártica de Kevo (Finlandia) a 0° C. Más al Norte *S. crocea* es capaz de fijar nitrógeno a -5° C (Tabla I).

Igual cabe señalar con respecto a la capacidad de resistencia frente a la desecación impuesta por la temperatura. Parece ser que la deshidratación es el principal factor limitante de la actividad nitrogenásica de los líquenes en condiciones naturales. Pues bien, los líquenes del desierto se han especializado para soportar largos períodos de desecación, rehidratándose con rapidez y recuperando así en breve tiempo la actividad nitrogenásica, que se hace máxima durante los períodos de lluvia. La capacidad para mantener un grado de hidratación tal que les permita realizar sus funciones vitales, fotosíntesis y diazotrofia, se puso de manifiesto en los estudios realizados con las costras líquénicas que tapizaban el suelo de los desiertos norteamericanos. Estos líquenes soportan altas temperaturas y tienen, además, gran resistencia a la desecación, lo que les permite retener agua durante períodos de tiempo más largos que el suelo subyacente y revivir al ponerlos con agua cuatro años después de haber sido desecados (RYCHERT *et al.*, 1978).

TABLA I
FIJACION DE NITROGENO ATMOSFERICO POR *NEPHROMA ARCTICUM*, *STEREOCAULON PASCHALE*
Y *PELTIGERA APHTOSA*, LIQUENES DE LUGARES FRIOS

País	Nitrógeno fijado ($\mu\text{g N}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$, peso seco)			Referencias
	<i>N. arcticum</i> *	<i>S. paschale</i> *	<i>P. aphtosa</i> **	
FINLANDIA				
Pinar	13.800	9.900		KALLIO y KALLIO, 1975.
Abedular	18.900	17.200	16,9	KALLIO y KALLIO, 1975; KALLIO <i>et al.</i> , 1976.
Brezal	8.900	5.200		KALLIO y KALLIO, 1975.
SUECIA			5,23	GRANHALL y BASILIER, 1973.
ALASKA			0,4-227,6	ALEXANDER y SHELL, 1973.
ISLANDIA			3,2- 21,6	CRITTENDEN, 1975.
ESCOCIA			14,4	HITCH y STEWART, 1973.
CANADA			47,6	STUTZ, 1973.

* Valores de verano.

** Medias anuales.

Con respecto a la radiación luminosa, sabemos que el intervalo óptimo para fijación de nitrógeno se puede situar entre 18.000 y 20.000 lux. Como en los casos anteriores, los líquenes se adaptan para fijar nitrógeno en condiciones muy lejanas a las indicadas, sacrificando el óptimo de luz para obtener mejores condiciones de humedad y temperatura, o simplemente fijando nitrógeno en las condiciones de iluminación y fotoperíodo que les ofrece el entorno. Así, los líquenes de desierto estudiados en USA y Australia tienen el máximo de fijación entre las ocho y diez horas y no a mediodía, cuando serían perjudicados por los estreses hídrico y térmico. Fijan, además, cantidades mínimas durante la noche, lo que supone un mecanismo de economía de fotosintatos muy interesante, ya que durante el período de oscuridad el ficobionte sigue disponiendo de los fotosintatos necesarios para retirar de los puntos de fijación el NH_3 formado, cuya acumulación bloquearía la actividad nitrogenásica (RYTCHERT *et al.*, 1978). Líquenes de regiones árticas y subárticas logran fijar nitrógeno a 10-20 lux y así pueden aprovechar los largos crepúsculos desde mayo hasta agosto y realizar la función diazotrófica durante las veinticuatro horas del día (KALLIO, 1976).

De igual manera, los líquenes epifíticos sobre la base de los troncos en los bosques templados fijan nitrógeno, como hemos comprobado en ejemplares de *Lobaria pulmonaria* y *L. scrobiculata* recogidos en el Puerto de Canencia y en El Escorial (Madrid) (Tabla II). Estos líquenes de zonas templadas van cambiando sus índices de fijación a lo largo del año (Tabla III).

Desde hace tiempo numerosos investigadores vienen estudiando la fijación de nitrógeno en los líquenes y por ello disponemos de una lista, no com-

TABLA III
VARIABILIDAD ANUAL DE LA FIJACION DE NITROGENO POR *PELTIGERA MEMBRANACEA*, RECOLECTADO EN TRES LOCALIDADES DEL REINO UNIDO (MILLBANK, 1981)

Estación	Nitrógeno fijado ($\mu\text{g g}^{-1} \text{ día}^{-1}$)		
	Cupar (Escocia)	Muir of Ord (Escocia)	Kenfig (Gales del Sur)
Primavera	64	128	64
Verano	396	258	219
Otoño	131	159	85
Invierno	26	59	30

pleta pero importante, de líquenes diazotróficos (Tabla IV).

En 1936, Henckel y Yuzhakova encontraron que *Azotobacter*, bacteria fijadora de nitrógeno atmosférico muy común en los suelos, estaba asociada con líquenes epifíticos. Más tarde se observó que esta asociación se establecía en numerosos líquenes. Sin embargo, la técnica de incorporación de ^{15}N demostró que, en estas condiciones, *Azotobacter* no contribuye al incremento de nitrógeno y que todo el nitrógeno atmosférico fijado proviene exclusivamente de la cianobacteria. Estudios posteriores han demostrado que falta un sustrato necesario para la respiración de la bacteria (BOND y SCOTT, 1955) y, además, los recuentos al microscopio electrónico ponen de manifiesto un número tan escaso de células de *Azotobacter* en los talos líquénicos que imposibilita cualquier incremento de nitrógeno detectable (SCOTT, 1956; GRIFFITHS *et al.*, 1972).

LIQUENES Y SUCESION

La sucesión es el conjunto de cambios que se dan

TABLA II
ACTIVIDAD NITROGENASICA DE DOS ESPECIES DE *LOBARIA*

Liquen	Lugar	Iluminación (lux)	T (°C)	HR (%)	Actividad N_2 -asa ($\text{nM C}_2\text{H}_4 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$)*	
<i>Lobaria pulmonaria</i>	Pinar de Canencia (Madrid)	Bajo	Sol			
		Dosel	Directo			
		1.100	16	79	100,3	
<i>Lobaria scrobiculata</i>	Robledal de El Escorial (Madrid)	3.800	22.000	25	70	36,4

* Peso seco.

TABLA IV
ALGUNOS LIQUENES FIJADORES DE NITROGENO ATMOSFERICO

Liquen	Ficobionte	Actividad fijadora	Unidades
<i>Collema auriculatum</i>	<i>Nostoc</i>		
<i>C. coccophorus</i>	<i>Nostoc</i>		
<i>C. crispum</i>	<i>Nostoc</i>		
<i>C. furfuraceum</i>	<i>Nostoc</i>		
<i>C. granosum</i>	<i>Nostoc</i>		
<i>C. pulposum</i>	<i>Nostoc</i>		
<i>C. subferum</i>	<i>Nostoc</i>		
<i>C. tuniforme</i>	<i>Nostoc</i>		
<i>Dendriscoecaulum umbausense</i>	<i>Scytonema</i>		
<i>Ephebe lanata</i>	<i>Stigonema</i>		
<i>Leptogium burgessii</i>	<i>Nostoc</i>		
<i>L. lichenoides</i>	<i>Nostoc</i>		
<i>L. sinuatum</i>	<i>Nostoc</i>		
<i>L. teretiisculum</i>	<i>Nostoc</i>		
<i>Lichina confinis</i>	<i>Calobrix</i>		
<i>L. pygmaea</i>	<i>Calobrix</i>		
<i>Lobaria oregona</i>	<i>Nostoc</i>	350,0	nM C ₂ H ₄ g ⁻¹ h ⁻¹
<i>L. pulmonaria</i>	<i>Nostoc</i>	278,0	nM C ₂ H ₄ g ⁻¹ h ⁻¹
<i>L. scrobiculata</i>	<i>Nostoc</i>		
<i>Mesalonia carnosia</i>	<i>Scytonema</i>		
<i>Nephroma arcticum</i>	<i>Nostoc</i>	90,8	ng N ₂ g ⁻¹ h ⁻¹
<i>N. leavigatum</i>	<i>Nostoc</i>		
<i>Pannaria pezizoides</i>	<i>Nostoc</i>		
<i>P. rubiginosa</i>	<i>Nostoc</i>		
<i>Parmeliella atlantica</i>	<i>Nostoc</i>		
<i>P. plumbea</i>	<i>Nostoc</i>		
<i>Peltigera aphtosa</i>	<i>Nostoc</i>	578,0	nM C ₂ H ₄ g ⁻¹ h ⁻¹
<i>P. canina</i>	<i>Nostoc</i>	3,5	nM C ₂ H ₄ h ⁻¹ 10 ⁻⁶ cel.
<i>P. evansiana</i>	<i>Nostoc</i>	132,6	g N ₂ g ⁻¹ día ⁻¹
<i>P. membranacea</i>	<i>Nostoc</i>		
<i>P. polydactyla</i>	<i>Nostoc</i>	76,3	g N ₂ g ⁻¹ día ⁻¹
<i>P. praetextata</i>	<i>Nostoc</i>		
<i>P. pruinosa</i>	<i>Nostoc</i>		
<i>P. rufescens</i>	<i>Nostoc</i>		
<i>Placopsis gelida</i>	?		
<i>Placynthium nigrum</i>	<i>Dichobrix</i>		
<i>P. pannariellum</i>	<i>Dichobrix</i>		
<i>Polychidium muscicola</i>	<i>Scytonema</i>		
<i>Pseudocyphellaria thourasii</i>	<i>Nostoc</i>	388,0	nM C ₂ H ₄ g ⁻¹ h ⁻¹
<i>Solorina crocea</i>	<i>Nostoc</i>	28,0	ng N ₂ g ⁻¹ h ⁻¹
<i>S. saccata</i>	<i>Nostoc</i>		
<i>S. spongiosa</i>	<i>Nostoc</i>		
<i>Stereocaulon</i> sp.	<i>Nostoc</i>		
<i>S. paschale</i>	<i>Nostoc</i>	5,86	ng N ₂ g ⁻¹ h ⁻¹
<i>Sticta limbata</i>	<i>Nostoc</i>		
<i>S. fuliginosa</i>	<i>Nostoc</i>	356,0	nM C ₂ H ₄ g ⁻¹ h ⁻¹
<i>S. wergelii</i>	<i>Nostoc</i>		

Cfr. Revisión de MILBANK (1977).

en un ecosistema con el transcurso del tiempo, que se pueden resumir en sustitución de unas especies por otras, procesos de organización y estructuración y aspectos funcionales encaminados a optimizar el flujo de energía y el reciclado de nutrientes.

Tradicionalmente se asigna a los líquenes un papel fundamental en las primeras etapas sucesionales o pioneras, porque son los primeros colonizadores visibles en muchos lugares desnudos. Sin embargo, se ha comprobado también su importancia

en etapas mucho más avanzadas de madurez o de bosque y en aquellas zonas de poca madurez donde un factor abiótico impide que la sucesión prosiga, como se ha comentado antes. Y es que los líquenes están perfectamente equipados para poder subsistir frente a condiciones adversas que otras plantas no resistirían. Así evitan la destrucción fotoquímica o fotooxidación de clorofilas o carotenos por exceso de luz protegiéndose con una coloración intensa (RAO y LEBLANC, 1965). En este sentido hay que interpretar los amarillos y anaranjados de especies de *Rhizocarpon*, *Caloplaca*, *Dermatocarpon*, *Acarospora* y *Xanthoria*, los castaños de algunas especies de *Parmelia* y *Solorina*, los oscuros de *Alectoria* y *Cetraria* y los negros de ciertos *Umbilicaria* y *Collema*. La protección cromática se manifiesta también en las tonalidades diferentes de un mismo talo, claras en la parte sombreada y oscuras en la zona expuesta al sol, como se ha comprobado en *Cetraria islandica* (VICENTE, 1975).

Los líquenes producen antibióticos que inhiben, sobre todo, las bacterias Gram positivas, mohos y virus (BUSTINZA, 1951), actuando sobre el proceso de división celular a nivel de DNA y quizá sobre los mecanismos de diferenciación biológica. Este hecho, conocido en medicina popular que emplea *Cetraria islandica* para curar catarros y *Usnea barbata* como antiséptico contra las grietas y escudaduras de los pies (FONT QUER, 1973), fue demostrado al observar que extractos líquénicos y ácidos úsnicos inhibían el crecimiento de *Bacillus subtilis*, *Corynebacterium diphtheriae*, *Escherichia coli*, *Microbacterium phlei*, *M. tuberculosis* y *Staphylococcus aureus* (Cfr. VICENTE, 1975).

Desde el punto de vista que nos interesa aquí, debemos considerar la actividad antibiótica de las sustancias líquénicas como un mecanismo de defensa frente a microorganismos invasores, cuyas enzimas vitales inactivan y a quienes impiden la formación de otras nuevas. Con ello los líquenes adquieren un poder competitivo superior y desplazan a otros organismos que no serían tan beneficiosos para el proceso sucesional. Algunos autores asignan también a estas sustancias un papel protector frente a ciertos invertebrados herbívoros (AHMADJIAN, 1967; HALE, 1967).

Las sustancias líquénicas quelan cationes y, por ello, los líquenes disponen de nutrientes minerales inaccesibles a otras plantas que absorben de los

sustratos sobre los que residen, árboles, arbustos, rocas o suelo desnudo. Se ha comprobado que incorporan al talo Zn, Ni, Co, Pb, Mn, Ag, Fe, Mo y Cu. En líquenes de sitios cercanos a explosiones nucleares aparecen elementos como U, Ra, Th, ^{90}Sr , ^{137}Cs , ^{59}Fe y ^{210}Pb . Sin embargo, las concentraciones elevadas de estos oligoelementos exceden a las cantidades necesarias para su función biológica y, en algunos casos, se han observado malformaciones o talos de tamaño anormalmente reducido, como consecuencia de la acumulación de algún micronutriente a nivel tóxico (VICENTE, 1975).

No se explica cómo los líquenes han desarrollado la biosíntesis de unos compuestos que pueden ocasionar efectos secundarios tan perjudiciales, si no pensamos que la absorción excesiva de nutrientes va acompañada de alteración de rocas que, además de liberar cationes disponibles para otros organismos, es el primer paso en la meteorización del sustrato y formación de los suelos.

El metabolismo del nitrógeno está adaptado para aprovechar al máximo las dosis bajas que van a encontrar los líquenes en alguno de los medios donde habitan. Pueden utilizar para ello tres rutas metabólicas:

— La nitrato-reductasa les permite utilizar los nitratos del medio.

— La ureasa les permite desdoblar urea en NH_3 y CO_2 . Así pueden emplear la urea almacenada como fuente de nitrógeno y el CO_2 formado en incrementar la fotosíntesis, aumentando la producción de hidratos de carbono y logrando rendimientos energéticos altos. Además, gracias a la ureasa, algunos líquenes colonizarán las rocas cubiertas con deyecciones de aves, ya que hidrolizan la urea de los excrementos.

— La nitrogenasa de los líquenes diazotróficos permite otra vía de ingresos de nitrógeno, reducir hasta NH_3 el nitrógeno atmosférico.

Por ello, los líquenes diazotróficos son colonizadores muy eficientes en medios sumamente pobres, a los que entregan el nitrógeno fijado cuando mueren y se descomponen y por el agua de lluvia que, al percolar a través de los talos, aumenta en seis veces el contenido de nitrógeno orgánico, como se ha comprobado en *Stereocaulon paschale*.

Aunque la función que desempeñan los líquenes fijadores de nitrógeno es importante en ambientes extremos, como en el caso de *Collema* y *Stereocaulon* colonizadores de anfibolitas y mármoles de la Antártida (SILVESTER, 1977), el de las costras líquénicas de los desiertos de Nuevo México que consolidan el suelo y proporcionan cantidades de nitrógeno significativamente mayores que las que aparecen en los suelos sin consolidar (SHIELDS, 1957; RYCHERT *et al.*, 1978) o el de *Collema coccophorus*, que es capaz de fijar en seis días el 3% del nitrógeno total de los desiertos australianos (ROGERS *et al.*, 1966), no conviene exagerar su papel en la economía de los ecosistemas, ya que se debe matizar con los índices de crecimiento muy bajos. Esperamos que investigaciones rigurosas nos permitan comprender mejor, en un tiempo relativamente corto, la función de los líquenes en la sucesión.

LIQUENES COMO BIOINDICADORES DE CONTAMINACION ATMOSFERICA

Desde hace unos años se ha venido observando la gran sensibilidad que poseen los líquenes frente a los contaminantes atmosféricos, por lo que han sido utilizados como bioindicadores para la determinación de patrones, niveles y zonas afectadas por contaminación.

El aire está formado por dos tipos de componentes químicos: los que se presentan en proporciones constantes, como nitrógeno, oxígeno y gases nobles, y los que aparecen en proporciones variables como dióxido de carbono, vapor de agua y diversos contaminantes. Se puede decir que un contaminante atmosférico es toda sustancia o forma de energía que pueda alterar la calidad del aire que respiramos, de modo que implique riesgos, daños o molestias a personas y bienes de cualquier naturaleza. Entre los contaminantes más comunes destacan los primarios, que son vertidos directamente a la atmósfera, como óxidos de azufre (SO_x), de carbono (CO_x) y de nitrógeno (NO_x), hidrocarburos (H_nC_m), ozono (O₃) y aerosoles entre los que se incluyen las partículas sedimentables y en suspensión y los humos.

Debido a su particular sensibilidad frente a las impurezas del aire, los líquenes son capaces de absorber los nutrientes y contaminantes en forma ga-

seosa o disueltos en el agua de lluvia y almacenarlos en el talo en forma de solución diluida. Por ello, en las conclusiones del Congreso sobre «Control de Contaminación Atmosférica por Plantas» se indica que los líquenes pueden emplearse para detectar la contaminación atmosférica en general, mientras que otras plantas como alfalfa, trébol, guisante, llantén, apio, petunia, tabaco, gladiolo, tulipán y ortiga serían bioindicadores especializados en un contaminante determinado (STUEBING y JAGER, 1982). En efecto, los líquenes son capaces de indicar la presencia de SO₂, HF, HCl, NO_x, O₃ y PAN (peroxiacilnitrato) en el aire de forma más apropiada que muchos aparatos habituales en el mercado basados en análisis físicos o químicos, siempre que se tomen las precauciones necesarias para evitar la distorsión de los resultados provocada por microclimas, por contaminaciones locales de herbicidas y automóviles y por las modificaciones diferentes en la cobertura líquénica debidas a la capacidad de retención de agua y efecto tampón de las cortezas de los árboles.

Se pueden obtener mapas fiables de contaminación con datos de cobertura, diversidad, abundancia, vigor y distribución de los líquenes y conseguir también información básica sobre el impacto ambiental de plantas industriales que permita tomar decisiones sobre su localización. Así, por ejemplo, en Holanda se emplean muestras permanentes de líquenes dispuestos a lo largo de varios transectos para detectar la contaminación atmosférica; en Alemania se ha estudiado el efecto nocivo del aire contaminado sobre los líquenes epifíticos en los troncos de sus bosques; en el Reino Unido se han levantado mapas de contaminación con isolíneas de contaminación de SO₂ comparando los datos obtenidos en estaciones de análisis de aire y la presencia-ausencia de líquenes y se dispone de mapas actualizados sobre vegetación líquénica en los que se puede apreciar la desaparición progresiva de los líquenes en los últimos años (HANKSWORTH & ROSE, 1976), y en Madrid se han agrupado zonas de isocontaminación según el porcentaje de desarrollo de distintos bioindicadores vegetales entre los que se encuentran los líquenes (TORTAJADA y ELORRIETA, 1981).

Se ha comprobado que los compuestos de azufre dañan gravemente a los líquenes. El dióxido de azufre (SO₂) de la atmósfera penetra directamente

en el talo liquénico en forma gaseosa. Otros compuestos como iones sulfato (SO_4^-), sulfito (SO_3^-) y bisulfito (HSO_3^-), lo hacen disueltos en el agua de lluvia. En el talo se concentran y de esta forma desciende el pH del medio en el que crece el ficobionte, que, en definitiva, es quien se ve más afectado por la contaminación. Concentraciones de 0,035 ppm de SO_2 en la atmósfera pueden llegar a ser 1.000 veces superiores en los talos liquénicos. En medio ácido, el SO_2 se disuelve fácilmente interfiriendo en el transporte de protones del nicotinadeninucleotidofosfato (NADP^+) y, por tanto, incidiendo negativamente en la fotosíntesis y en la fijación del nitrógeno atmosférico de los líquenes diazotróficos. A valores de pH bajos (3-4,5), las clorofilas se oxidan irreversiblemente, mientras que a valores más altos no se degradan, a no ser que la concentración de SO_2 sea muy elevada. También la respiración de ambos simbioses se ve afectada por los compuestos azufrados. El descenso en la respuesta fotosintética o respiratoria es del 20 al 50% durante seis-ocho semanas, mientras que la bajada de actividad nitrogenásica es mucho más rápida y drástica, del orden del 80 al 90% en dos semanas de exposición al contaminante.

En un estudio realizado en Madrid con *Peltigera degenii* (liquen fijador de nitrógeno atmosférico) y *Evernia prunastri* (liquen que no fija nitrógeno) en colaboración con la cátedra de Fisiología Vegetal de la Facultad de Biología de la Universidad Complutense, el Consejo Superior de Investigaciones Científicas y el Excelentísimo Ayuntamiento de Madrid, obtuvimos los resultados que se reflejan en la Tabla V y que confirman las diferencias entre los descensos de actividad nitrogenásica y fotosíntesis (ACASO *et al.*, 1980). Conviene destacar que sin humedad suficiente el SO_2 no dañaría al liquen.

Estas alteraciones se traducen a nivel morfológico en variaciones de la estructura del talo, necrosis de tejidos, proliferación de soredios como formas de defensa frente a la contaminación, cambio de color y aparición de manchas blanquecinas, secreción de depósitos céreos, etcétera. A nivel estructural se observan plasmolisis celular y alteraciones en los tilacoides (Foto 2). A nivel molecular las enzimas son inhibidas de forma irreversible por los metales pesados.

Además, las sustancias liquénicas concentran, por quelación, algunos de estos metales, como el Pb,

TABLA V

EFFECTO DE LOS CONTAMINANTES ATMOSFERICOS SOBRE *EVERNIA PRUNASTRI* Y *PELTIGERA DEGENII*, SEGUN ACASO *et al.* (1980)

Contaminantes atmosféricos (ng m ⁻³)	Estaciones de la red automática de control de la contaminación atmosférica de Madrid			
	Control	Plaza de Castilla	Atocha	Plaza de España
CO ₂	—	3,7	1,9	1,1
SO ₂	—	55,0	65,0	22,0
Pb	—	7,1	3,6	2,1
Reacción de Hill: (-ΔDO _m , mg Chl. min ⁻¹)				
<i>E. prunastri</i>	2,57	0,76	—	1,76
<i>P. degenii</i>	1,18	2,50	2,12	2,38
Actividad nitrogenásica: (nM C ₂ H ₄ g ⁻¹ h ⁻¹)				
<i>E. prunastri</i>	—	—	—	—
<i>P. degenii</i>	73,2	0,0	0,0	0,0
Concentración de Pb en talos (% peso seco):				
<i>E. prunastri</i>	0,003	0,003	0,022	0,022
<i>E. degenii</i>	0,005	0,003	0,027	0,014

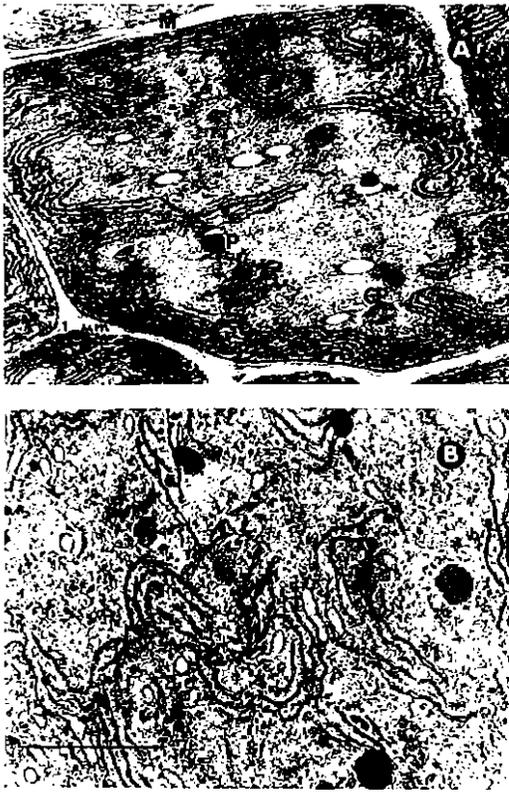


Foto 2. Cortes de *Peltigera* sp. observados al microscopio electrónico de transmisión. A, líquen desarrollado en una atmósfera sin contaminantes; B, líquen en una atmósfera contaminada; CP, cuerpo poliédrico; G, gránulos; M, membrana plasmática; P, polifosfatos; T, tilacoides.

que se encuentra en los aerosoles que salen del tubo de escape de los automóviles. Otros contami-

nantes, como SO_2 , NO_2 , O_3 y PAN, inhiben la capacidad fotosintética de los líquenes porque disminuyen el contenido en clorofila a y carotenoides o reducen la actividad de los pigmentos.

Estas alteraciones metabólicas, que las plantas superiores pueden asumir dentro de un intervalo de tolerancia más o menos amplio, se hacen letales en los líquenes, ya que poseen 4-10 veces menos clorofilas que los cormofitos y su producción es muy baja (WILHEMSEN, 1959). Se comprende, pues, la extraordinaria sensibilidad de estos organismos frente a concentraciones bajas de contaminantes atmosféricos, su empleo como bioindicadores de contaminación ambiental y su desaparición de zonas urbanas e industriales.

No todos los líquenes se ven afectados de igual forma por los contaminantes atmosféricos, sino que los fruticosos son más sensibles que los foliáceos y éstos más que los crustáceos. Por ello, los primeros que desaparecen de las ciudades y polígonos industriales con las primeras alteraciones de la atmósfera son los fruticosos, mientras que las especies más acidófilas aún se pueden encontrar como líquenes urbanos. Sin embargo, a causa de una contaminación persistente, en muchas ciudades como Madrid, París o Londres ha desaparecido todo vestigio líquénico.

AGRADECIMIENTOS

Las microfotografías que ilustran el trabajo fueron realizadas por la doctora C. Ascaso, del Instituto de Edafología del CSIC Madrid, a quien agradecemos su colaboración.

SUMMARY

It is made a review of the nitrogen-fixing lichens and of their role in the ecosystem as colonizing organisms in areas hostile to living beings. It is shown their value as atmospheric pollution indicators. The first data about acetylene reduction of *Lobaria pulmonaria* and *L. scrobiculata*, epiphytic lichens on trees located in the centre of the Iberian Peninsula, are included.

BIBLIOGRAFIA

AHMADJIAN, V., 1967: *The Lichen Symbiosis*. Blaisdell Pub. Co. Waltham. 152 pp.
 AHMADJIAN, V., y HALE, M. E., 1974: *The Lichens*. Academic Press. New York. 697 pp.

- ALEXANDER, V., y SCHELL, D. N., 1973: *Nitrogen Fixation in Arctic and Alpine Tundra*. U.S. Tundra Biome Data Report, 73-10. 54 pp.
- ASCASO, C.; BERMÚDEZ DE CASTRO, F.; ELORRIETA, I.; ESTÉVEZ, P.; MERINO, E.; ORÚS, I.; REVUELTA, A., y TORTAJADA, R., 1980: «Morphological and physiological alterations in lichens by gaseous particulates pollutants». *II FESPP Congress. Santiago de Compostela. Abstracts*. 194.
- BOND, G., y SCOTT, G. D., 1955: «An examination of some systems for fixation of nitrogen». *Ann. Bot.*, 19: 67-77.
- BUSTINZA, F., 1951: «Antibacterial substances from lichens». *Endeavour*, 10: 95-99.
- CRITTENDEN, P. D., 1975: «Nitrogen fixation by lichens on glacial drift in Iceland». *New Phytol.*, 74: 41-49.
- DENISON, W. C., 1979: «*Lobaria oregana*, a nitrogen-fixing lichen in old-growth Douglas fir forest». En: J. C. Gordon, C. T. Wheeler y D. A. Perry (eds.): *Symbiotic Nitrogen Fixation in the Management of Temperate Forest*. Oregon St. Univ. Corvallis. 266-275.
- FOGG, G. E.; STEWART, W. D. P., y WALSBY, A. E., 1973: *The Blue-Green Algae*. Academic Press. New York. 459 pp.
- FONT QUER, P., 1973: *Plantas Medicinales*. Ed. Labor. Barcelona. 1.033 pp.
- GALLON, J. R., 1980: «Nitrogen fixation by photoautotrophs». En: W. D. P. Stewart y J. R. Gallon (eds.). *Nitrogen Fixation*. Academic Press. London. 199-238.
- GALLON, J. R., y CHAPLIN, E. A., 1988: «Recent studies on N₂ fixation by non-heterocystous cyanobacteria». En: H. Bothe, F. J. de Bruijn y W. Newton (eds.). *Nitrogen Fixation: Hunderts Years After*. Gustav Fischer. Stuttgart. 183-188.
- GRANHALL, U., y BASILIER, K., 1973: «Nitrogen fixation in tundra moss communities». En: M. Sonesson (ed.). *Progress Report I.B.P. Swedish Tundra Project Tech. Rep.* 14: 174-190.
- GRIFFITHS, H. B.; GREENWOOD, A. D., y MILLBANK, J. W., 1972: «The frequency of heterocysts in the *Nostoc* phycobiont of the lichen *Peltigera canina* Willd». *New Phytol.*, 71: 11-14.
- HALE, M. E., 1967: *The Biology of Lichens*. E. Arnold. London.
- HASELKORN, R., 1978: «Heterocystes». *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 29: 319-334.
- HAWKSWORTH, D. L., y ROSE, F., 1976: *Lichens as Pollution Monitors*. E. Arnold Pub. London. 66 pp.
- HENCKELL, P. A., y YUZHAKNOVA, L. A., 1936: *Bull. Inst. Rech. Biol. Perm (Molotov)*, 10: 315.
- HITCH, C. J. B., y STEWART, W. D. P., 1973: «Nitrogen fixation by lichens in Scotland». *New Phytol.*, 72: 509-524.
- KALLIO, S., 1976: *Studies on Elemental Nitrogen Fixation by Lichens in North Finland*. Univ. Turku. 112 pp.
- KALLIO, S., y KALLIO, P., 1975: «Nitrogen fixation in lichens at Kevo, North-Finland». En: F. E. Wielgolaski (ed.). *Ecological Studies. Fennoscandian Tundra Ecosystems I*. Springer Verlag. Berlin. 292-304.
- KALLIO, S.; KALLIO, P., y MARJA-LEENA, R., 1976: «Ecology of Nitrogen Fixation in *Peltigera aphthosa* (L.) Willd. in North Finland». *Rep. Kevo Subarctic Res. Stat.*, 13: 16-22.
- MILLBANK, J. W., 1977: «Lower plant associations». En: R. W. F. Hardy y W. S. Silver (eds.). *A Treatise on Dinitrogen Fixation III*. John Wiley and Sons. New York. 125-152.
- MILLBANK, J. M., 1981: «The assesment of nitrogen fixation and throughput by lichens. I. The use of a controlled environment chamber to relate acetylene reductiva estimates to nitrogen fixation». *New Phytol.*, 89: 644-655.
- MILLBANK, J. W., 1984: «The use of simulated environments for assesing nitrogen throughput by cyanophylic lichens». En: C. Veeger y W. E. Newton (eds.). *Advances in Nitrogen Fixation Research*. Martinus Nijhoff. The Hague. 61.
- MÜLLER, A.; SCHMITZ, M. F., y BERMÚDEZ DE CASTRO, F., 1988: «Contribución de líquenes epifíticos a la producción de robledales». *II Jornadas de Ecología*. Zaragoza. Resúmenes. 38.

- MÜLLER, A.; MONSALVE, M. A.; PÉREZ HERNÁNDEZ, M. C., y BERMÚDEZ DE CASTRO, F., 1987: «Actividad reductora de acetileno en *Lobaria pulmonaria*». III Reunión Nacional Fijación de Nitrógeno. Pamplona. Resúmenes. 107-108.
- PETERS, G. A.; TOIA, R. E.; CALVERT, H. E., y MARSH, B. H., 1986: «Lichens to *Gunnera* with emphasis on *Azolla*». *Plant and Soil*, 90: 17-34.
- RAO, D. N., y LEBLANC, F., 1965: «A possible role of atranorin in the lichen thallus». *Bryologist*, 68: 284-289.
- ROGERS, R. W.; LANGE, R. T., y NICHOLAS, D. J. D., 1966: «Nitrogen fixation by lichens of arid soil crusts». *Nature*, 209: 96-97.
- RYCHERT, R.; SKUKINŠ, J.; SORENSEN, D., y PORCELLA, D., 1978: «Nitrogen fixation by lichens and free-living microorganism in deserts». En: N. E. West y J. J. Skujins (eds.). *Nitrogen in Desert Ecosystems*. Dowden, Hutchinson and Rose Inc. Stroudsburg. 20-30.
- SCOTT, G. D., 1956: «Further investigations of some lichens for fixation of nitrogen». *New Phytol.*, 55: 111-117.
- SHIELDS, L. M., 1957: «Algal and lichen floras in relation to nitrogen content of certain volcanic and arid range soils». *Ecology*, 38: 661-663.
- SILVESTER, W. B., 1977: «Dinitrogen fixation by plant associations excluding legumes». En: R. W. F. Hardy y A. H. Gibson (eds.). *A Treatise on Dinitrogen Fixation*. IV. John Wiley and Sons. New York. 141-190.
- STEBING, L., y JAGER, J. H. (eds.), 1982: *Monitoring of Air Pollutans by Plants. Methods and Problems*. Dr. W. Junk Pub. The Hague. 163 pp.
- STEWART, W. D. P., 1980: «Some aspects of structure and function in N₂-fixing cyanobacteria». *Annu. Rev. Microbiol.*, 34: 497-536.
- STUTZ, R. C., 1973: «Nitrogen fixation in a high arctic ecosystem». Ph. D. Thesis. Univ. Alberta. Canada. 62 pp.
- TORTAJADA, R., y ELORRIETA, J. I., 1981: «Utilización de bioindicadores atmosféricos en Madrid». *Estudios Territoriales*, 2: 143-175.
- VICENTE, C., 1975: «Fisiología de las Sustancias Liguénicas». Ed. Alhambra. Madrid. 162 pp.
- WILHELMSSEN, J. B., 1959: «Chlorophylls in the lichens *Peltigera*, *Parmelia* and *Xanthoria*. *Bot. Tidskr.*, 55: 30-36.
- WOLK, C. P., 1980: «Heterocysts, ¹³N and N₂-fixing plants». En: W. E. Newton y W. H. Orme-Johnson (eds.). *Nitrogen Fixating II*. Univ. Park Press. Baltimore. 279-292.