



Sección de Biología
Universidad de La Laguna

Departamento de Botánica, Ecología y Fisiología Vegetal

CIANOLÍQUENES:

Una revisión bibliográfica.

CYANOLICHENS:

A bibliographical review.

Javier Tuero Septién

Tutores:

Israel Pérez-Vargas (ULL)

Nereida Rancel Rodríguez (ULL)

Grado en Biología

Septiembre 2020

Israel Pérez-Vargas, Profesor Ayudante Doctor, y **Nereida Rancel Rodríguez**, Personal de Investigación del Departamento de Botánica, Ecología y Fisiología Vegetal de la ULL

INFORMAN:

Que la memoria presentada por el alumno del Grado de Biología **Javier Tuero Septién**, titulada *Cianolíquenes: Una revisión bibliográfica*, ha sido realizada bajo nuestra dirección, alcanzando todas las competencias, condiciones de calidad y rigor científico que se requieren para optar a su presentación y defensa como Trabajo de Fin de Grado, en el curso 2019-2020.

Y para que conste a los efectos oportunos, firmamos la presente, en San Cristóbal de La Laguna, a 8 de septiembre de 2020.

Fdo. Dr. Israel Pérez-Vargas

Fdo. Dra. Nereida Rancel Rodríguez

ÍNDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	1
INTRODUCCIÓN	2
ESTRUCTURA DE LOS CIANOLÍQUENES	3
DIVERSIDAD DE CIANOLÍQUENES	5
<i>La revolución molecular en cianolíquenes.....</i>	<i>8</i>
<i>Diversidad de relaciones micobionte - fotobionte.....</i>	<i>9</i>
<i>Gremios mediados por fotobiontes.....</i>	<i>12</i>
LAS CIANOBACTERIAS.....	14
<i>Cianobacterias en simbiosis</i>	<i>15</i>
<i>Diversidad de los cianobiontes.....</i>	<i>16</i>
ECOLOGÍA DE LOS CIANOLÍQUENES.....	18
<i>Hábitats y preferencias ambientales.....</i>	<i>18</i>
<i>Cianolíquenes amenazados.....</i>	<i>20</i>
<i>El cianoliquen como un microecosistema</i>	<i>22</i>
CIANOLÍQUENES FÓSILES.....	23
CONCLUSIONES	24
CONCLUSIONS	25
AGRADECIMIENTOS.....	26
BIBLIOGRAFÍA.....	26

RESUMEN

Los cianolíquenes se definen como la asociación simbiótica entre un hongo y una cianobacteria, en ocasiones con un alga verde como segundo fotobionte. Dada la elevada diversidad que presentan los líquenes, los cianolíquenes constituyen un grupo minoritario, pero con características que los convierten en potenciales objetos de estudio para numerosos investigadores. Aunque tradicionalmente el estudio de los líquenes se ha enfocado en el micobionte, en los últimos años el interés por los fotobiontes ha ido en ascenso, lo que implica una comprensión más profunda del funcionamiento de estas asociaciones. Este trabajo de fin de grado se centra en una revisión bibliográfica que reúne las bases de la biología de los cianolíquenes, poniendo especial atención en aquellos temas relacionados con los cianobiontes y su influencia en la asociación.

Palabras clave: Líquen, cianobacteria, fotobionte, taxonomía, *Peltigerales*, ecología, simbiosis.

ABSTRACT

Cyanolichens are the obligate association between symbiotic fungi and cyanobacteria, as the exclusive photosynthetic associate or involve a green algal photobiont by way of a secondary symbiont. Concerning the high biodiversity of Lichens, cyanolichens make up a minority assemblage within them. Nevertheless, these organisms present several characteristics that make them an object of study for many researchers. Traditionally, the study of lichens has been focused on the mycobiont; but in recent years the attention in the photobiont has increased considerably, providing a deeper understanding of this association. This bachelor bibliographical review brings together the bases of cyanolichen biology, focusing on those related to the cyanobacterial photobiont and their influence in the association.

Key words: Lichen, cyanobacteria, photobiont, taxonomy, *Peltigerales*, ecology, symbiosis.

INTRODUCCIÓN

Un líquen es una asociación entre un hongo y un organismo fotosintético, que puede ser un alga verde, una cianobacteria o ambos. Al hongo que forma parte de esta relación se le denomina “micobionte” y al organismo fotosintético “fotobionte” (LIAS 1995-2020).

La relación en la que consisten los líquenes es habitualmente definida como “simbiosis” dado que ambos organismos viven en estrecha proximidad, formando parte de un mismo talo. Esta simbiosis no es nunca endosimbiótica, puesto que el fotobionte no llega a habitar el interior de las hifas del micobionte. Frecuentemente, se utilizan líquenes como ejemplo de simbiosis mutualista, es decir, aquella en la que ambos simbiosites se favorecen de la misma. Siendo este el caso, el fotobionte proveería de nutrición al micobionte, mientras que el micobionte proporcionaría un hábitat estable y ciertos minerales al fotobionte. Sin embargo, las limitaciones que sufre el fotobionte en el talo líquénico, como por ejemplo el aparente control sobre su reproducción, han hecho pensar que tal vez sea más adecuado definirla como un “parasitismo controlado” en el que el micobionte se aprovecha de la capacidad fotosintética del fotobionte para alimentarse (Richardson, 1999; Díaz González *et al.*, 2004; Usher *et al.*, 2007; Nash, 2008).

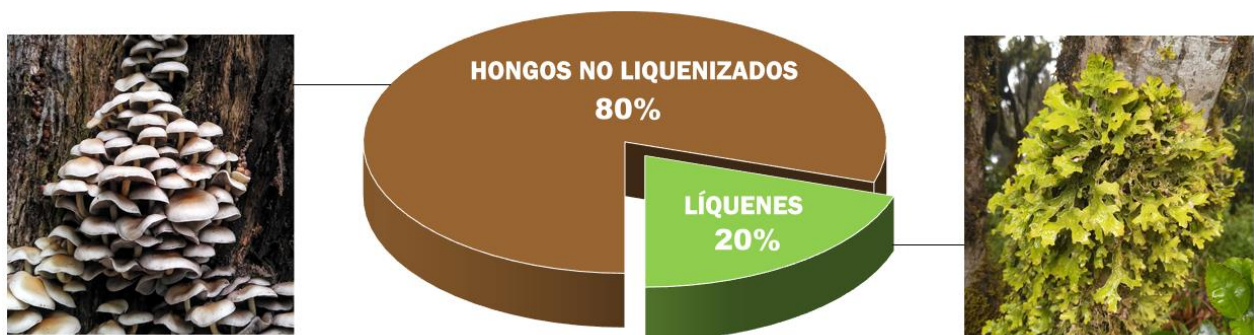


Fig. 1. Proporción entre el número de especies descritas de hongos no liquenizados y de líquenes (Rikkinen, 2002; Lücking *et al.*, 2016). Fotografías de J. Tuero Septién.

Se han descrito más de 19.000 especies de líquenes, nombradas y clasificadas desde el punto de vista del micobionte (Lücking *et al.*, 2016). Casi una quinta parte de las especies conocidas de hongos son formadoras de líquenes (Rikkinen, 2015; Lücking *et al.*, 2016) Fig. 1, no constituyendo un grupo monofilético y estando repartidas en multitud de linajes en la filogenia del Reino Fungi.

Por tanto, se considera que la liquenización debió aparecer numerosas veces (entre 20 y 30) durante la historia evolutiva de los hongos. La mayoría de especies de hongos formadores de líquenes pertenecen a la división *Ascomycota*, aunque también existen algunas especies (menos del 1%) en *Basidiomycota* (Lücking *et al.*, 2016).

Desde el punto de vista del fotobionte, los líquenes pueden incluir organismos de las divisiones *Chlorophyta* o *Cyanobacteria*, o bien ambos. Los líquenes con cianobacterias en simbiosis, ya existan como único fotobionte del talo o en compañía de las algas verdes, se denominan cianolíquenes (Kaasalainen, 2013; Rikkinen, 2015).

El objetivo de este Trabajo de Fin de Grado es ofrecer una revisión general y actualizada de nuestro conocimiento sobre los cianolíquenes, tratando puntos importantes de su biología como su organización estructural, la diversidad de los simbiontes y algunos aspectos sobre su ecología. Esta revisión se centrará en la importancia de los fotobiontes como integrantes de la simbiosis, de los que, como veremos, dependen múltiples aspectos de su biología.

ESTRUCTURA DE LOS CIANOLÍQUENES

La organización estructural de muchos cianolíquenes consiste en un talo estratificado o heterómero (Fig. 2). Es importante mencionar que dicha estructura no es exclusiva de los cianolíquenes, sino que está ampliamente extendida entre el resto de hongos liquenizados. Aunque estudios recientes ponen en duda la premisa de que en líquenes no existen verdaderos tejidos (Sanders & de los Ríos, 2017), en la mayoría de ellos las hifas del hongo se organizan en falsos tejidos, o “plecténquimas”, consistentes bien en una unión laxa de hifas, en cuyo caso se conoce como “prosénquima”; o bien en una unión de hifas más íntima que da lugar a una estructura resistente llamada “pseudoparénquima”. Las partes más externas de un liquen están habitualmente constituidas por pseudoparénquima, y este estrato se conoce como “corteza” o “córteX”. Se denomina “córteX superior” al que recubre la cara dorsal del talo y, si existe, “córteX inferior” al que está más próximo al sustrato. La zona interior que constituye casi todo el volumen del talo se denomina “médula”, y está formada por el prosénquima. Entre la corteza y la médula se encuentra situada la capa de fotobiontes (Barreno & Pérez-Ortega, 2003; Barreno, 2004; Díaz González *et al.*, 2004).

Dentro de los cianolíquenes, existen también especies con talos homómeros (Fig. 2b), no estratificados. Estos se conocen de forma general como “líquenes gelatinosos” dado que alrededor de los cianobiontes aparecen matrices de polisacáridos que, al humedecerse, le dan una consistencia mucilaginososa al talo. Los talos gelatinosos pueden presentar una corteza regular, como en *Leptogium* (Ach.) Gray, o una menos desarrollada como es el caso de *Collema* Weber ex F.H. Wigg. (Otálora *et al.*, 2014).

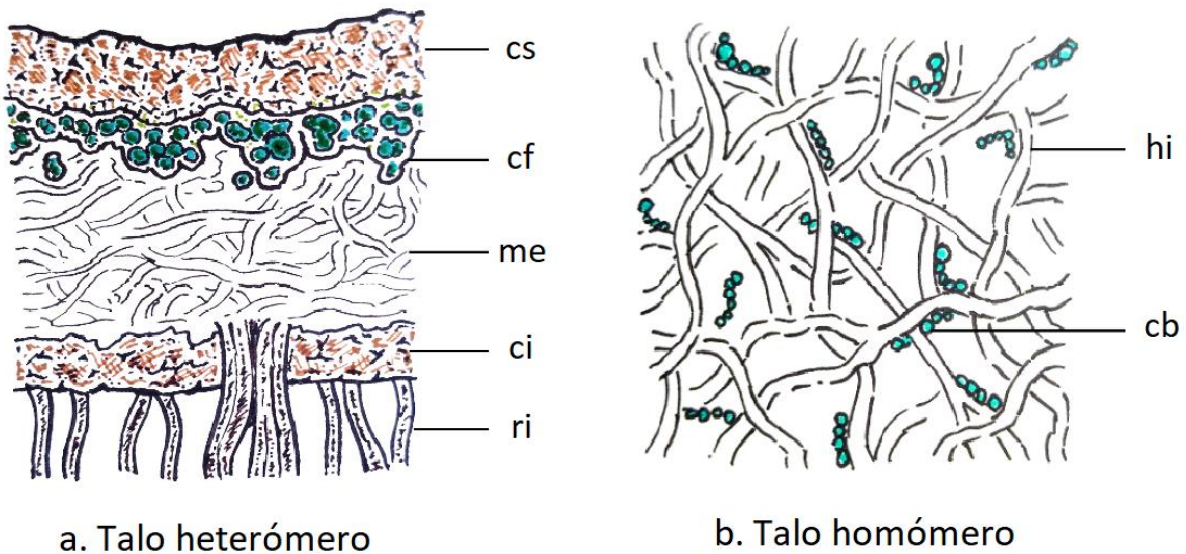


Fig 2. Representación esquemática de la estructura interna de un talo liquénico heterómero (a.) y otro homómero (b.). Abreviaturas: (cs): córtex superior, (cf): capa de fotobiontes, (me): médula, (ci): córtex inferior, (ri): rizinas, (hi): hifas del micobionte, (cb): cianobionte. Adaptado de Díaz González *et al.*, 2004.

Los líquenes presentan una amplia variedad de formas. Esta diversidad morfológica se puede organizar en tres grandes grupos principales: fruticulosos, foliáceos y crustáceos. Se denominan líquenes fruticulosos a aquellos que forman talos ramificados, péndulos o erectos; foliáceos a los que tienen un talo aplanado y lobulado; y crustáceos a los que crecen cubriendo una superficie en contacto íntimo con la misma. Estos grupos no son compartimentos aislados: existen especies con morfologías intermedias y talos compuestos que incluyen diferentes formas en un mismo organismo. En cianolíquenes, predominan los talos foliáceos y son menos frecuentes los crustáceos y los fruticulosos. Esta clasificación es de gran utilidad descriptiva, pero es importante recordar que carece de una base filogenética (Rikkinen, 2002; Díaz González *et al.*, 2004; Muggia *et al.*, 2011; Rikkinen, 2015). En la sección de esta revisión sobre la diversidad de los cianolíquenes se expone la representación general de estos grupos artificiales dentro de cada taxón.

La propagación de los cianolíquenes, del mismo modo que en otros organismos, puede ser sexual o asexual. La reproducción sexual se realiza mediante ascosporas, que se originan en estructuras típicamente discoidales llamadas apotecios. Excepcionalmente pueden aparecer, otras morfologías y estructuras (peritecios), pero no son frecuentes en cianolíquenes (Rikkinen, 2002). Las ascosporas solo tienen la capacidad de dispersar al micobionte, que al germinar debe encontrar un fotobionte adecuado en el medio. La multiplicación asexual se lleva a cabo mediante diferentes tipos de propágulos (soredios, isidios, filidios, etc.), fragmentos del talo que incluyen parte tanto del micobionte como del fotobionte y pueden por sí mismos generar un talo completo sin necesidad de incorporar simbiontes del nuevo medio. (Barreno & Pérez Ortega, 2003; Díaz González *et al.*, 2004). No obstante, la presencia de fotobiontes en estos propágulos no garantiza que sean estos los que vayan a formar parte del nuevo talo, dado que el micobionte es capaz de interceptar nuevos fotobiontes del sustrato (Wornik & Grube, 2009).

DIVERSIDAD DE CIANOLÍQUENES

La clasificación de los líquenes ha seguido tradicionalmente un enfoque centrado en el micobionte, y por tanto están incluidos en el Reino *Fungi*. Existen descritas más de 1.800 especies de cianolíquenes en el mundo (Rikkinen, 2015), lo que supone aproximadamente el 10% de las especies de líquenes que se conocen. La mayoría de cianolíquenes pertenecen a la División *Ascomycota*, existiendo en *Basidiomycota* menos de una decena de especies (Rikkinen, 2002; Lücking *et al.*, 2016).

Muchas de las especies de cianolíquenes están incluidas en el orden *Peltigerales* Walt. Watson. Según Lücking *et al.* (2016), existen 1.301 especies en este orden, siendo el cuarto con mayor diversidad de líquenes, y uno de los grupos más estudiados (Manoharan-Basil *et al.*, 2016, Magain *et al.*, 2018). La mayoría de líquenes del orden *Peltigerales* son cianolíquenes. Se considera que las formas primitivas de este grupo formaron simbiosis exclusivamente con cianobacterias, y fue *a posteriori* cuando algunos grupos incorporaron además algas verdes como fotobionte secundario (Miadlikowska & Lutzoni, 2004).

Como se observa en la Fig. 3, el orden *Peltigerales* se divide en dos subórdenes, *Collematinae* Miadl. & Lutzoni y *Peltigerinae* Miadl. & Lutzoni, repetidamente avalados en los estudios de filogenia

molecular (Muggia *et al.*, 2011; Spribille & Muggia, 2012). Tras la introducción de la familia *Koerberiaceae* T.Sprib. & Muggia (Spribille & Muggia, 2012), y de acuerdo con Lücking *et al.* (2016), existen un total de diez familias de cianolíquenes en *Peltigerales*: *Koerberiaceae*, *Vahliellaceae* Wedin, P.M.Jørg. & S.Ekman, *Massalongiaceae* Wedin, P.M.Jørg. & Wiklund, *Peltigeraceae* Dumort., *Nephromataceae* Wetm. ex J.C.David & D.Hawksw, *Lobariaceae* Chevall., *Coccocarpiaceae* (Mont. ex Müll.Stuttg.) Henssen, *Placynthiaceae* E.Dahl, *Collemataceae* Zenker y *Pannariaceae* Tuck. Las diez familias reúnen en total 67 géneros, siendo los más ricos en especies *Sticta* (Schreb.) Ach., con 200, *Pseudocyphellaria* Vain. (100), *Peltigera* (100) y *Parmeliella* Müll.Arg. (90) (Lücking *et al.*, 2016).

Aunque existen en este orden especies de cianolíquenes crustáceos, fruticulosos o con pequeños talos filamentosos, (Rikkinen, 2002; Spribille *et al.*, 2014) los más abundantes son los foliáceos (Miadlikowska & Lutzoni, 2004). Un biotipo muy característico que aparece en este orden es el de los líquenes gelatinosos, tradicionalmente adscritos a la familia *Collemataceae*. No obstante, Magain *et al.* (2020) demuestra que este biotipo debe haber evolucionado numerosas veces en varias familias de este orden.

Lichinales Henssen & Büdel es un orden de cianolíquenes que incluye 390 especies repartidas en 50 géneros. Estas especies están divididas en tres familias: *Gloeoheppiaceae* Henssen, con 10 especies, *Peltulaceae* Büdel, con 40; y la más diversa *Lichinaceae* Nyl. que incluye al resto (Lücking *et al.*, 2016).

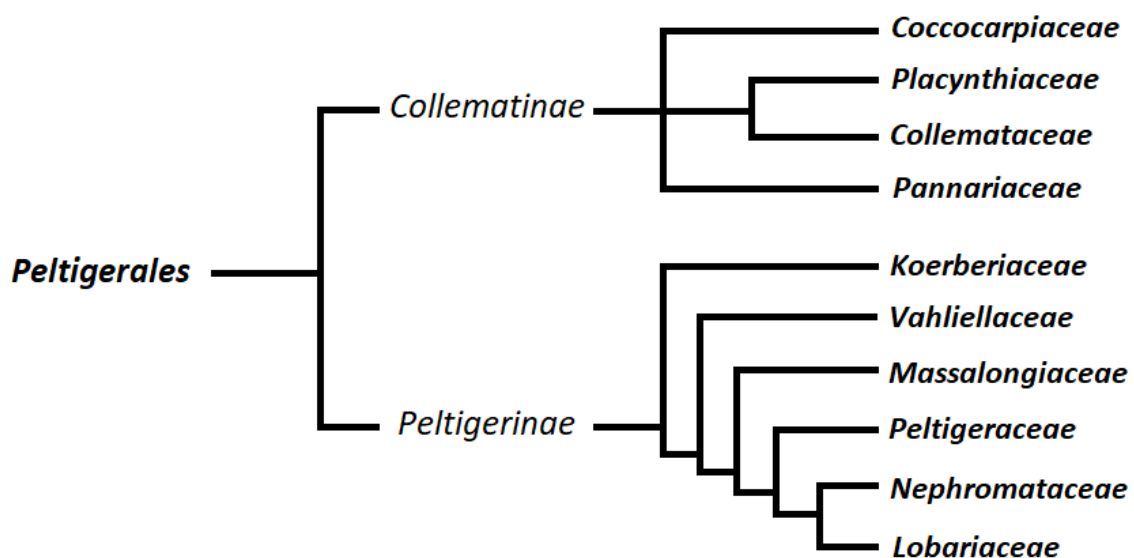


Fig. 3. Filogenia de las familias del orden *Peltigerales*. Adaptado de Spribille *et al.*, 2014.

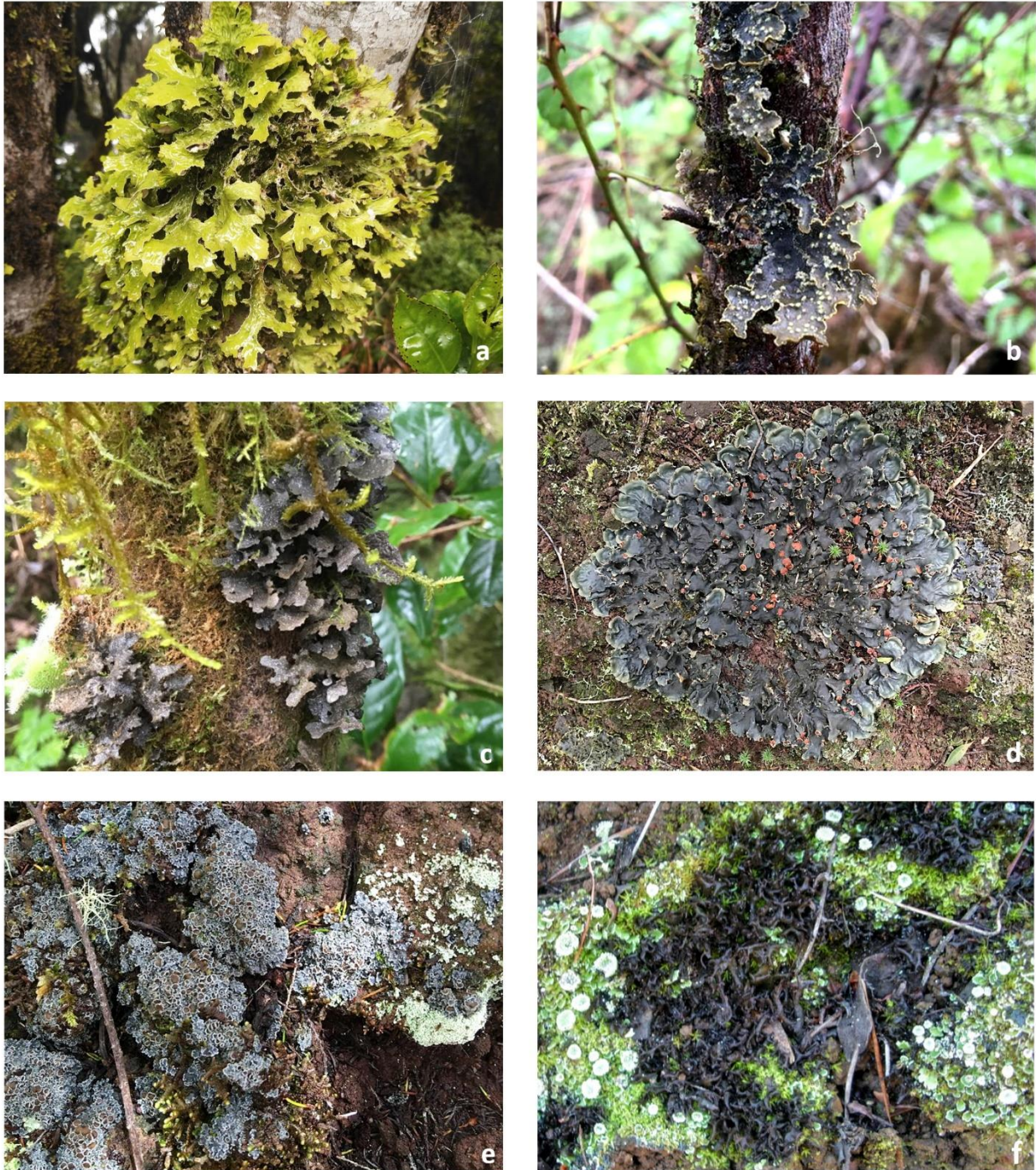


Fig. 4. Diversidad en *Peltigerales*. Aspecto del talo de varios géneros destacados de cianolíquenes. **a.** *Lobaria* (Schreb.) Hoffm., **b.** *Pseudocyphellaria* Vain., **c.** *Sticta* (Schreb.) Ach., Fam. *Lobariaceae*. **d.** *Peltigera* Willd. Fam. *Peltigeraceae*. **e.** *Fuscopannaria* P.M. Jørg., Fam. *Pannariaceae*. **f.** *Leptogium* (junto a *Cladonia* P. Browne, un clorolíquen), Fam. *Collemataceae*. Fotografía **a.** de J. Tuero Septién, Fotografías **b-f** de I. Pérez-Vargas.

El resto de especies de cianolíquenes se agrupan en órdenes menos diversos o en grupos taxonómicos en los que las simbiosis con cianobiontes no son la norma, como por ejemplo

Arctomiales S.Stenroos, Miadlikowska & Lutzoni, *Lecanorales* Nannf. o *Trapeliales* B.P.Hodk. & Lendemer (Rikkinen, 2002; Miadlikowska & Lutzoni, 2004; Lücking *et al.*, 2016).

La revolución molecular en cianolíquenes

Las técnicas de filogenia molecular desarrolladas a finales del siglo XX han supuesto una revolución para la sistemática de todos los grupos biológicos, y los líquenes no son una excepción. Los primeros estudios moleculares realizados con líquenes datan de la década de los 80, pero no se generalizaron hasta finales de los 90 (DePriest, 2004). Los estudios sobre el genoma completo, que son cada vez más accesibles dado el avance de las tecnologías de secuenciación, aportan información no solo sobre filogenia sino sobre el funcionamiento de la asociación líquénica (Grube & Wedin, 2018; James *et al.*, 2020).

Con la llegada de la revolución molecular, se asentaron las bases de los estudios filogenéticos. Debido a fenómenos como la convergencia evolutiva, se sabe que una clasificación basada únicamente en caracteres morfológicos no llega a representar las relaciones de parentesco entre los taxones (Muggia *et al.*, 2011; Spribille *et al.*, 2014). Un ejemplo claro es el de los líquenes gelatinosos. Estos cianolíquenes de estructura homómera fueron tradicionalmente asignados a la familia *Collemataceae*, pero mediante estudios de filogenia molecular y en base a detalles morfológicos se ha dilucidado que son un grupo altamente parafilético, que ha sido redistribuido en las familias *Pannariaceae* y *Arctomiaceae* Th.Fr.. Solo dos géneros de esta familia (*Collema* y *Leptogium*) permanecen en la misma, pero tampoco son monofiléticos y por tanto han precisado una reorganización en multitud de géneros distintos (Wedin *et al.*, 2009; Otálora *et al.*, 2010; Otálora *et al.*, 2014).

En ocasiones, los resultados de los estudios moleculares entran en conflicto directo con lo observado morfológicamente. Las especies crípticas son linajes que aparecen claramente diferenciados en estudios de filogenia molecular, pero que no presentan ningún rasgo morfológico que los distinga entre sí. Cómo referirse a estas especies, o si tratarlas como tales es uno de los problemas de la actual taxonomía de los hongos (Crespo & Pérez-Ortega, 2009; Crespo & Lumbsch, 2010). Los pares de especies, concepto ampliamente usado en la taxonomía clásica, son taxones muy similares pero descritos como especies independientes en base a diferencias en

sus métodos de dispersión (sexual/asexual). Al aplicar análisis moleculares al estudio de los pares de especies líquénicas, habitualmente se llega a la conclusión de que se tratan de la misma especie, y por tanto se procede a su sinonimización (Lohtander *et al.*, 1998; Crespo & Pérez-Ortega, 2009).

Como hemos comentado, la clasificación de los líquenes ha sufrido un gran cambio debido al avance de las técnicas moleculares, que se espera que continúe en el futuro cercano.

Diversidad de relaciones micobionte - fotobionte

Como se anticipó en la introducción a este trabajo, el fotobionte de un líquen puede ser un alga verde o una cianobacteria. La mayor parte de los líquenes, se estima que hasta un 92% (Barreno & Pérez Ortega, 2003), contienen algas verdes de la división *Chlorophyta*, ya sea como único fotobionte o en compañía de una cianobacteria. Las algas verdes como fotobiontes reciben el nombre específico de “ficobiontes” o “clorobiontes” (Muggia *et al.*, 2018; LIAS 1995-2020). La familia *Trebouxiaceae* Friedl es una de las más diversas y extendidas entre las algas verdes formadoras de líquenes, seguida por las algas del género *Trentepohlia* C.Martius (Barreno & Pérez Ortega, 2003; Muggia *et al.*, 2018). Los líquenes que contienen algas verdes como únicos fotobiontes se conocen como “clorolíquenes” (Henskens *et al.*, 2012) o “ficolíquenes” (LIAS 1995-2020). Los cianolíquenes, por su parte, se caracterizan por la presencia de cianobacterias como fotobiontes en la simbiosis. Dado que este trabajo se centra en los cianolíquenes, se dedicará un apartado para discutir con más detalle su definición, función y diversidad de las simbiosis cianoliquénicas.

Dependiendo de si las cianobacterias son o no el único fotobionte del talo, los cianolíquenes pueden ser bipartitos o tripartitos. En el primer caso, la cianobacteria es el único fotobionte presente, mientras que en el segundo existen en el mismo talo tanto un ficobionte como un cianobionte (Rikkinen, 2002). Los líquenes tripartitos constituyen un 3-4% del total de la diversidad de líquenes, mientras que los cianolíquenes bipartitos suponen aproximadamente el 10% de las especies de hongos liquenizados (Henskens *et al.*, 2012). Entre los cianolíquenes, dos tercios de las especies presentan talos bipartitos y el tercio restante tienen talos tripartitos (Fig. 5) (Rikkinen, 2002).

En los cianolíquenes bipartitos, el cianobionte ocupa la capa de fotobiontes del talo, y en los tripartitos lo habitual es que la capa de fotobiontes esté constituida por ficobiontes, mientras que los cianobiontes aparecen apartados en estructuras globosas destinadas a su contención llamadas “cefalodios”. En este caso, a los ficobiontes se los conoce también como “fotobiontes primarios”, mientras que a los cianobiontes que viven en los cefalodios se los denomina “fotobiontes secundarios” (Rikkinen, 2015; Vidal-Russell & Messuti, 2016). Algunos autores se refieren a los líquenes con cefalodios como “cefalolíquenes” (Gauslaa *et al.*, 2013). Existen clorolíquenes que cubren a cianobacterias de vida libre para aprovecharse de los productos de su metabolismo, formando estructuras conocidas como “paracefalodios” (Rikkinen, 2009).

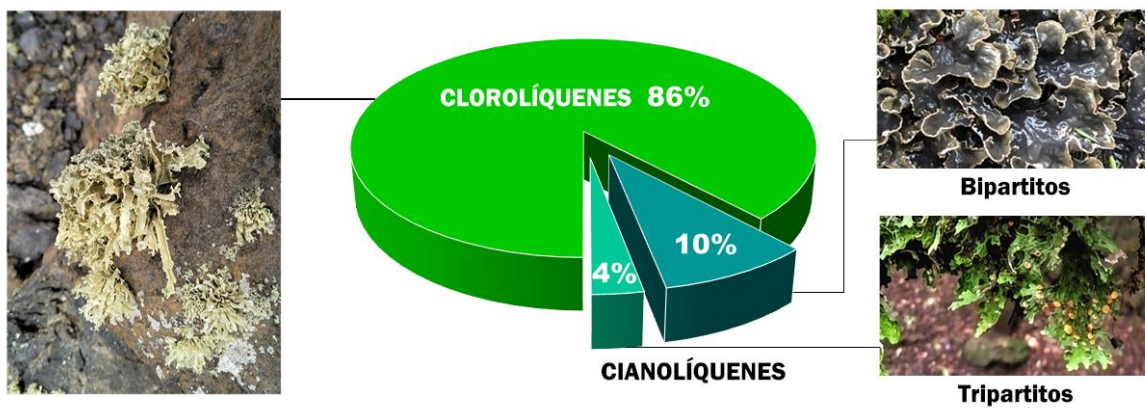


Fig. 5. Proporción entre especies descritas de los distintos tipos de líquenes según su tipo de fotobionte: clorolíquenes y cianolíquenes bipartitos y tripartitos (Henskens *et al.*, 2012). Fotografías de J. Tuero Septián.

La organización típica de los líquenes tripartitos conoce sus excepciones. Por ejemplo, en algunas especies de *Pseudocyphellaria*, *Sticta* y *Peltigera* se ha descubierto que una combinación de ficobiontes y cianobiontes convive en la capa de fotobiontes. En este caso, el líquen es tripartito, pero no existen un fotobionte primario y otro secundario, sino dos fotobiontes “co-primarios” (Henskens *et al.*, 2012). Según los autores de este estudio, este modelo podría estar ampliamente distribuido dentro del orden *Peltigerales*.

Una misma especie de micobionte puede presentar talos de aspecto muy diferente dependiendo del tipo de fotobionte (alga verde o cianobacteria) con el que haga simbiosis (Armaleo & Clerc, 1991). Estos diferentes aspectos se denominan “morfortipos”, y pueden aparecer separados los unos de los otros. En este caso, a un morfortipo se le conoce como “clorosimbiodema” y al otro

“cianosimbiodema” dependiendo de si contienen respectivamente algas verdes o cianobacterias. Dado que la especie de micobionte sigue siendo la misma, ambos morfotipos, por distintos que sean morfológicamente, reciben el mismo nombre científico. A las especies con esta peculiaridad se las conoce como “líquenes quimeroides”. En ocasiones, ambos morfotipos aparecen formando parte de un único talo compuesto que se conoce como “fotosimbiodema” (Green *et al.*, 2002; Rikkinen, 2002). Los fotosimbiodemas son raros y se conocen solo de ciertas especies de los géneros *Peltigera*, *Lobaria* (Schreb.) Hoffm, *Pseudocyphellaria*, *Nephroma* Ach. y *Sticta* (Rikkinen, 2009), todas del orden *Peltigerales*. La particularidad de los fotosimbiodemas ha supuesto un problema para la nomenclatura de estos cianolíquenes, puesto que cada especie de micobionte debe tener un solo nombre, pero al mismo tiempo puede desarrollar talos de morfologías muy dispares (Jørgensen, 1998).

Las diferencias entre los morfotipos llevaron a la descripción de distintas especies que más tarde han resultado tener el mismo micobionte. En Canarias existe un ejemplo de esto en el género *Sticta*. Originalmente, se describieron dos especies muy distintas de este género: *Sticta canariensis* (Bory) Bory ex Delise, un cloroliquen con amplios lóbulos verdes; y *Sticta dufourii* Delise, un cianoliquen con lóbulos pequeños de color pardo-grisáceo. La comparación molecular de ambas especies reveló que el micobionte de ambas es el mismo (Armaleo & Clerc, 1991), siendo en realidad dos morfotipos de *Sticta canariensis* (cuyo nombre prevalece por ser más antiguo). Como se aprecia en la fig. 6, este liquen puede aparecer formando fotosimbiodemas.

Además de los fotosimbiodemas, existen otros casos en los que un fotobionte diferente supone una variación en el aspecto del talo de un mismo tipo de micobionte. Por ejemplo, dentro del género *Pseudocyphellaria* dos especies (*P. crocata* (L.) Vain., y *P. neglecta* (Müll.Arg.) H. Magn.) tienen micobiontes que apenas difieren genéticamente entre sí, y sus diferencias morfológicas dependen de que presentan una cepa diferente de cianobacterias (Summerfield *et al.*, 2002). En otros casos, distintas cepas del cianobionte pueden determinar otros caracteres como el color del talo, tal y como sucede en *Peltigera islandica* Goward & Manoharan-Basil (Manoharan-Basil *et al.*, 2016).

Dado que los distintos tipos de fotobiontes tienen un rendimiento óptimo en diferentes entornos, la existencia de los fotosimbiodemas y otros fenómenos similares se ha explicado como un mecanismo de adaptación de un determinado micobionte a una mayor variedad de hábitats (Jørgensen, 1998; Green *et al.*, 2002).



Fig. 6. Fotosimbiodema de *Sticta canariensis*. La parte del talo de color verde, más conspicua tanto en tamaño como en color, incluye algas verdes como fotobiontes (flechas negras); mientras que la parte de color más oscuro y con lóbulos más pequeños hace simbiosis con cianobacterias (flechas blancas). Fotografías de I. Pérez-Vargas.

Gremios mediados por fotobiontes

“Gremio” (en inglés *guild*) es un concepto utilizado en Ecología para designar al conjunto de organismos que en un ecosistema explotan un recurso de una determinada manera. El término fue acuñado para agrupar a animales que, en un ecosistema, obtienen su alimento de un modo concreto; aunque su uso se ha extendido para aplicarlo a organismos de otros reinos (Simberloff & Dayan, 1991). Se puede entender que en los líquenes el micobionte “utiliza” al fotobionte como recurso para alimentarse, haciendo válida esa misma definición. Este término se usa también en Ecología para diferenciar grupos de hongos en función de su estilo de vida (saprófitos, líquenes, lignícolas, etc.) (Giordani *et al.*, 2013; Bai *et al.*, 2019; Noreika *et al.*, 2019), por lo que para evitar confusiones se usa el término más específico “gremios mediados por fotobiontes” para hacer mención a los propios de las comunidades liquénicas (Rikkinen, 2002; Cornejo & Scheidegger, 2016).

Las especies de líquenes pueden agruparse en diferentes gremios según los linajes de fotobiontes presentes en la simbiosis (Rikkinen *et al.*, 2002; Chagnon *et al.*, 2018; Juriado, 2019). Muchas comunidades formadas por diferentes especies de líquenes que conviven en el mismo hábitat (por ejemplo, líquenes epífitos) pueden compartir cepas de fotobiontes específicas. Las especies de un mismo gremio mediado por fotobiontes tienen en común la especificidad hacia el mismo organismo fotosintético (Fedrowitz *et al.*, 2011).



Fig. 7. Cianolíquenes de los géneros *Nephroma* (a) y *Peltigera* (b), géneros que dan nombre a los gremios mediados por fotobiontes más estudiados. Fotografía a. de I. Pérez-Vargas y b. de J. Tuero Septién.

Dos gremios bien identificados son el gremio de *Nephroma* Ach. y el gremio de *Peltigera* (Fig. 7). Cada uno de ellos se agrupa con una cepa de cianobacterias del género *Nostoc* Vaucher ex Bornet & Flahault. Dentro de cada uno de estos gremios no se ubican solo líquenes del género que les da el nombre, sino varias especies que comparten una cepa de cianobiontes en particular, además de un mismo hábitat. El gremio de *Nephroma* consiste en líquenes epífitos, mientras que el de *Peltigera* son líquenes terrícolas (Rikkinen *et al.*, 2002; Elvebakk *et al.*, 2008). A su vez, se ha descubierto que en el gremio de *Peltigera* existen preferencias entre especies concretas de micobiontes y haplotipos dentro de una misma cepa de *Nostoc*, por lo que dentro de los gremios existen a su vez gremios más específicos (Chagnon *et al.*, 2018). Es importante destacar que los de *Nephroma* y de *Peltigera* no son los únicos gremios observados (Hestmark *et al.*, 2016; Ranft *et al.*, 2018) y que además se prevé la existencia de otros muchos. Existen también gremios definidos por la simbiosis común de clorobiontes (Dal Grande *et al.*, 2014), y se ha descrito la

existencia de un gremio mediado por cianobacterias en el que además de cianolíquenes participan briófitos (Cornejo & Scheidegger, 2016).

Dentro de cada gremio existen dinámicas interespecíficas relacionadas con la dispersión por parte de las distintas especies que los componen. Las especies pertenecientes a un determinado gremio que se multiplican asexualmente mediante soredios o isidios pueden colonizar un nuevo territorio y generar así un *pool* de cianobiontes en este lugar. De este modo, las especies que se reproducen mediante ascosporas (y por tanto solo pueden dispersar el micobionte) pueden incorporar los cianobiontes idóneos para el establecimiento de una nueva población en otro territorio. Estas dinámicas parecen ser clave en los procesos de colonización de nuevos sustratos para estos cianolíquenes (Rikkinen *et al.*, 2002; Fedrowitz *et al.*, 2011; Cardós *et al.*, 2019).

LAS CIANOBACTERIAS

Las cianobacterias (División *Cyanobacteria*) son un grupo de organismos procariotas adaptados a un modo de vida fotoautótrofo mediante el desarrollo de la fotosíntesis oxigénica. Otra importante capacidad de las cianobacterias es la fijación del nitrógeno atmosférico, función para la que algunas formas filamentosas presentan células especializadas llamadas “heterocistes” (véase la Fig. 8). Ambos procesos son vitales para el mantenimiento de la vida en el planeta (Madigan *et al.*, 2015; Ortiz-Álvarez *et al.*, 2015; Wehr *et al.*, 2015).

Las cianobacterias son un grupo muy antiguo cuya aparición se estima entre hace 3.500 y 3.800 millones de años, no muy distante al origen de la vida (Sleep, 2010). Debido a su actividad fotosintética, las cianobacterias presentan un alto impacto en los ecosistemas y han sido un grupo de organismos clave en la historia de nuestro planeta. Se considera que estos organismos son responsables de haber transformado la primitiva atmósfera reductora de la Tierra en la atmósfera rica en oxígeno que hoy conocemos y que permitió la evolución de la vida aerobia (Sánchez-Baracaldo & Cardona, 2019). Asimismo, la ampliamente aceptada teoría endosimbiótica postula que los cloroplastos de todos los actuales organismos fotosintéticos eucariontes (plantas, algas) proceden de ancestros de las actuales cianobacterias (Cavalier-Smith, 2018).

Cianobacterias en simbiosis

Las cianobacterias son organismos con tendencia al establecimiento de relaciones simbióticas. Entre ellos se podrían destacar, además de por supuesto a los cianolíquenes, las simbiosis con hongos como *Geosiphon* F. Wettst. y con plantas como por ejemplo diferentes briófitas, *Azolla* Lamarck, las integrantes del orden *Cycadales* Dumort. y *Gunnera* L. (Rai *et al.*, 2002; Usher *et al.*, 2007). “Cianobionte” es un término aplicado a las cianobacterias en simbiosis también fuera del ámbito de los cianolíquenes (Usher *et al.*, 2007), aunque tal y como se ha descrito en los objetivos esta revisión se enfoca en los cianobiontes liquénicos.

La función principal del cianobionte en el cianolíquen es variable dependiendo de si el mismo es bipartito o tripartito. En cianolíquenes bipartitos, el cianobionte actúa como proveedor de energía y carbono orgánico en forma de glucosa. Además, aplica su capacidad para fijar nitrógeno para suministrar este nutriente al talo, como se manifiesta en la elevada proporción de cianobiontes pertenecientes a grupos formadores de heterocistes (Almendras *et al.*, 2018; Villanueva *et al.*, 2018). En el caso de los cianolíquenes tripartitos, su función principal es la fijación de nitrógeno (Vidal-Russell & Messuti, 2016; Almendras *et al.*, 2018). En los líquenes con cianobiontes co-primarios, ambos fotobiontes pueden funcionar simultáneamente y por partes iguales para nutrir con su fotosíntesis a la simbiosis liquénica (Henskens *et al.*, 2012).

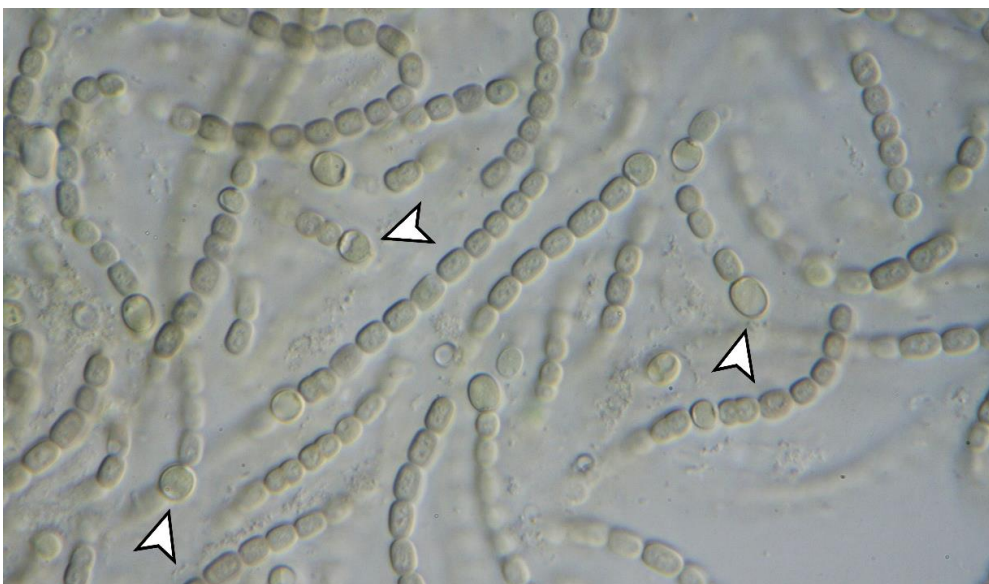


Fig. 8. Cianobacterias del género *Nostoc*, creciendo sobre hojas de *Laurus novocanariensis* Rivas-Mart., Lousa, Fern. Prieto, E. Días, J.C. Costa & C. Aguiar, Tenerife. Pueden observarse los heterocistes, señalados con las flechas. Fotografía de N. M. Rancel Rodríguez.

Otras de sus funciones están menos relacionadas con la nutrición, como la producción de bloqueadores de radiación UV y toxinas. Estos productos sirven como protección para ambos integrantes del líquen. La producción de bloqueadores de radiación puede ser especialmente importante para aquellos cianolíquenes adaptados a la sequía y la insolación. Algunas cianobacterias se caracterizan por la síntesis de sustancias tóxicas como las nodularinas y microcistinas, poderosas hepatotoxinas que sirven como mecanismo contra la depredación por parte de invertebrados (Usher *et al.*, 2007). Como es lógico, la producción de estas toxinas y su estructura química no depende de la filogenia del micobionte, sino de la del fotobionte (Kaasalainen *et al.*, 2013).

Diversidad de los cianobiontes

La taxonomía de las cianobacterias ha sido históricamente objeto de estudio de botánicos y microbiólogos, quienes las han tratado como algas y bacterias respectivamente desde enfoques muy distintos, lo que ha dado lugar a complicaciones a la hora de obtener una nomenclatura coherente. Desde hace algunas décadas, se están realizando esfuerzos para llegar a una nomenclatura consensuada entre ambos puntos de vista. A día de hoy, para caracterizar especies de cianobacterias es preciso describir a estos organismos a partir de cultivos clonales (establecidos a partir de una célula), localizar caracteres morfológicos distintivos y que exista entre ellas una divergencia mayor a un 3% en la composición genética de la subunidad pequeña del rRNA (16S) o incluso del operón completo de ARNr (incluyendo ambas subunidades SSU/LSU - 16S/23S) (Rippka & Cohen-Bazire, 1983; Castenholtz, 2001; Oren, 2004; Whitton & Potts, 2012; Rancel, 2016).

Según el Código de Nomenclatura Botánico, las cianobacterias se clasifican en cinco grandes grupos, tratados tradicionalmente como órdenes y de forma más moderna como “subsecciones” que se pueden distinguir por una serie de caracteres morfológicos recogidos en la Tabla 1 (Castenholtz, 2001; Whitton & Potts, 2012; Madigan *et al.*, 2015; Rancel, 2016). Cuatro de estos grandes grupos aparecen en cianolíquenes: *Chroococcales* Schaffner, *Pleurocapsales* Geitler, *Nostocales* Borzi y *Stigonematales* Geitler (o lo que es lo mismo las subsecciones I, II, IV y V);

quedando sin representación entre estas simbiosis sólo *Oscillatoriales* Schaffner, (la subsección III) (Friedl & Büdel, 2008).

Tabla 1. Características de los cinco órdenes de cianobacterias. Basada en Friedl & Büdel, 2008 y Whitton & Potts, 2012.

Subsección	Orden	Características		
I	<i>Chroococcales</i>	No	Fisión binaria	
II	<i>Pleurocapsales</i>	filamentosas	Fisión múltiple	
III	<i>Oscillatoriales</i>	Filamentosas	Sin heterocistes	Sin ramificación
IV	<i>Nostocales</i>		Con heterocistes	Sin ramificación, o bien falsa ramificación
V	<i>Stigonematales</i>			Ramificación verdadera

Existe una gran variedad de géneros de cianobacterias liquénicas asociadas con hongos de la división *Ascomycota*, dado que reúne a la enorme mayoría de hongos formadores de líquenes. La diversidad de cianobacterias varía desde formas filamentosas formadoras de heterocistes, por ejemplo *Nostoc* (el género más común de cianobiontes liquénicos), *Calothrix* C.Agardh ex Bornet & Flahault, *Scytonema* C.Agardh ex É.Bornet & C.Flahault y *Fischerella* (Bornet & Flahault) Gomont (Rai *et al.*, 2000); hasta formas unicelulares, con géneros como *Gloeocapsa* Kützing, *Chroococcus* Nägeli, *Chroococciopsis* Geitler, entre otros (Rikkinen, 2002; Barreno & Pérez-Ortega, 2003; Miadlikowska & Lutzoni, 2004; Friedl & Büdel, 2008). Sin embargo, el número de géneros ligados a *Basidiomycota* es pequeño, con tan solo *Chroococcus* y *Scytonema* (Schenk, 1992). Como se mencionó en la introducción, los hongos basidiomicetos presentan una bajísima representación entre los micobiontes liquénicos, lo que explica esta escasa diversidad de cianobiontes.

Es importante señalar que existe una dificultad añadida para identificar correctamente bajo un microscopio a estos organismos procariotas en el interior del talo liquénico, pues su morfología puede ser muy distinta a los de vida libre. A esto se le suma que en ocasiones es complicado obtener cultivos puros de un organismo simbiótico. Afortunadamente, la utilización de marcadores genéticos (como los ya mencionados 16S o 23S) y la comparación con bases de datos han facilitado la identificación de estos cianobiontes (Rikkinen, 2015).

ECOLOGÍA DE LOS CIANOLÍQUENES

Los cianolíquenes, pese a su relativo bajo porcentaje de especies con respecto del total de hongos liquenizados, son asociaciones simbióticas exitosas que aparecen formando parte de la flora no vascular de una amplia variedad de hábitats terrestres (Rikkinen, 2015). Su rango de distribución es prácticamente cosmopolita, abarcando desde latitudes árticas y antárticas (Manoharan-Basil *et al.*, 2016; Milos *et al.*, 2018) hasta bosques tropicales (Normann *et al.*, 2010). Habitan tanto en bosques húmedos (Benson & Coxson, 2002) como en zonas con un acusado déficit hídrico (Ortiz-Álvarez *et al.*, 2015), ya sea perpetuo o estacional (Merinero *et al.*, 2015). Los cianolíquenes pueden ocupar diferentes sustratos: árboles, rocas, suelos, etc. (Merinero *et al.*, 2017; Nimis *et al.*, 2020). Constituyen una parte importante de los ecosistemas que ocupan, pues no solo fijan el nitrógeno atmosférico (N₂) (Peterson & McCune, 2001), sino que, además sirven como alimento y hábitat para numerosos animales invertebrados (Rikkinen, 2015) acogiendo también una elevada diversidad de microorganismos (Graham *et al.*, 2018).

Hábitats y preferencias ambientales

Con frecuencia se ha asociado a los cianolíquenes con ambientes húmedos y sombríos. Los cianolíquenes necesitan, en principio, la presencia de agua líquida para la activación de la fotosíntesis, a diferencia de los clorolíquenes que no tienen este requerimiento (Gauslaa *et al.*, 2012). De forma coherente con este hecho, se ha encontrado una correlación positiva entre la proporción de cianolíquenes que compone la flora liquénica de una región con su grado de humedad (Marini *et al.*, 2011; González-Montelongo & Pérez-Vargas, 2019). Como organismos fotosintéticos, la luz es otro factor clave para el desarrollo de los cianolíquenes. Gracias a las ficobilinas de las cianobacterias, estos líquenes son capaces de aprovechar las escasas longitudes de onda que logran atravesar el dosel arbóreo, y por tanto encuentran un óptimo en entornos relativamente sombríos (Rikkinen, 2015).

En los bosques boreales y mediterráneos, los cianolíquenes epífitos tienen tendencia a ocupar la parte media y baja de los troncos de los árboles, donde la irradiación solar es menor y se favorece la formación de microhábitats más húmedos (Benson & Coxson, 2002; Gauslaa *et al.*, 2012;

Merinero *et al.*, 2014; Perlmutter *et al.*, 2018). Por esa misma razón, los cianolíquenes epífitos son más abundantes en las zonas boscosas más densas que en aquellas con grandes claros (Benson & Coxson, 2002). Todas estas preferencias ambientales habilitan el uso de los cianolíquenes como bioindicadores de ciertas características del ecosistema, como por ejemplo clima, tipo de comunidad forestal o estado de conservación del ecosistema (Normann *et al.*, 2010; Marini *et al.*, 2011; González-Montelongo & Pérez-Vargas, 2019).

No obstante, la visión general de los cianolíquenes como entidades relacionadas con ambientes húmedos y sombríos está en parte alimentada por la gran atención que se ha prestado a estos organismos en los hábitats boscosos, donde viven aquellas especies con talos más conspicuos; y al relativo descuido de otros cianolíquenes no menos interesantes, pero de aspecto menos aparente. En lugares áridos, se ha encontrado una correlación positiva entre el número de cianolíquenes y la aridez del terreno (Matos *et al.*, 2015). Incluso aquellos cianolíquenes que no viven en regiones tan áridas tienen mayor capacidad para resistir la sequía y la insolación prolongadas que los clorolíquenes simpátricos (Gauslaa *et al.*, 2012). Dada la importancia que tiene el agua en estado líquido para los cianolíquenes, y a la naturaleza poiquilohidra de estos organismos, su relación con aquellos ambientes más secos o soleados plantea la cuestión de qué adaptaciones les permiten vivir en esas condiciones. Algunas posibles respuestas son la resistencia de las cianobacterias a la sequía extrema y la pigmentación oscura que presentan estos cianolíquenes, que podría proteger a la simbiosis ante la insolación. La preferencia que tienen estas especies por lugares secos los convierte también en buenos bioindicadores de zonas desertificadas, aunque para ello sería conveniente hacer una distinción entre aquellos cianolíquenes foliáceos higrófilos y estos otros, crustáceos y xerófilos en lugar de estudiarlos conjuntamente (Matos *et al.*, 2015).

Entre los cianolíquenes que habitan en lugares más áridos y aquellos que lo hacen en ambientes más húmedos, existe un gradiente que se manifiesta en varios aspectos de su biología. Las especies que viven en ambientes más húmedos tienden a tener talos más complejos estructuralmente, formas de multiplicación no sexual y cianobiontes filamentosos. Por otro lado, los cianolíquenes de regiones más secas suelen presentar talos más sencillos, reproducción sexual por esporas y cianobiontes cocoides (Nimis *et al.*, 2020).

Las preferencias ecológicas de los cianolíquenes bipartitos, las cuales se han discutido a lo largo de este epígrafe, y las de los tripartitos (o cefalolíquenes) son bastante diferentes. Pese a contener

cianobacterias, los cefalolíquenes deben su metabolismo autótrofo a algas verdes, y por ello sus preferencias son más semejantes a las de los clorolíquenes. Estas son generalmente menos específicas, dado la mayor plasticidad de las algas verdes a la hora de obtener el agua para realizar la fotosíntesis, y también a la elevada diversidad de especies de clorolíquenes que existen en comparación con los cianolíquenes (Gauslaa *et al.*, 2012; Merinero *et al.*, 2015).

Cianolíquenes amenazados

Los cianolíquenes no son un grupo ajeno a los efectos negativos de la actividad humana sobre la biosfera. Varios de estos efectos amenazan la integridad de la flora cianoliquénica, especialmente la perturbación de su hábitat, la contaminación atmosférica y el cambio climático. Cabe mencionar que el impacto de estos factores sobre los cianolíquenes ha sido estudiado principalmente en los grandes líquenes foliáceos del orden *Peltigerales*.

Como se expuso anteriormente, muchos cianolíquenes habitan zonas boscosas, y tienden a ubicarse en microhábitats específicos donde optimizan metabolismo. En concreto, han demostrado preferir bosques antiguos y conservados, en los que los árboles con frecuencia son mayores y más abundantes, y se favorece la aparición de estos microhábitats (Merinero *et al.*, 2014; González-Montelongo & Pérez-Vargas, 2019). Los bosques han sufrido la explotación del ser humano por siglos, y aunque hoy en día la gestión de los mismos es algo más responsable, los períodos empleados actualmente en las dinámicas de rotación forestal son insuficientes para garantizar el desarrollo de los microhábitats que ocupan preferentemente los cianolíquenes y su lento proceso de colonización, crecimiento y reproducción. Por ello, se ha recomendado prolongar estos períodos a doscientos años, hecho que mitigaría el impacto sobre su biodiversidad. (Peterson & McCune, 2001; Benson & Coxson, 2002).

Al igual que para el resto de líquenes, la contaminación atmosférica es otro problema para la conservación de los cianolíquenes. La degradación de las poblaciones de cianolíquenes en bosques de Europa y el este de Norteamérica como causa de la contaminación atmosférica es una realidad bien documentada (Goward & Arsenault, 2000; Richardson & Cameron, 2004). Procesos industriales como la quema de combustibles fósiles provocan una abundante emisión de gases a la atmósfera, como el dióxido de azufre y varios óxidos de nitrógeno (Richardson & Cameron,

2004). Los líquenes carecen de haces vasculares, por lo que toman el agua de la humedad del aire, incorporando así también estos compuestos nocivos en el talo. El lento metabolismo y la longevidad del talo deriva en la acumulación de los contaminantes por mucho tiempo, agravando así los efectos de estos sobre el liquen (Nash, 2008). Además, la disolución de estos gases en agua produce la llamada lluvia ácida, que deteriora los sustratos donde los líquenes pueden habitar (Richardson & Cameron, 2004). Los cianolíquenes, en particular, son más sensibles a la contaminación del aire que otros grupos de líquenes, hecho que se ha atribuido a su metabolismo aún más lento, que los hace propensos a una acumulación mayor de estos compuestos (Peterson & McCune, 2001; Perlmutter *et al.*, 2018; Geiser *et al.*, 2019). Esta sensibilidad convierte a los cianolíquenes en buenos bioindicadores para determinar la calidad del aire con respecto a la contaminación (Cleavitt *et al.*, 2015).

Los efectos del cambio climático sobre la flora liquénica son difíciles de estimar dada la dificultad de predecir cómo afectará a los microclimas que ocupa. Un aumento en la temperatura podría favorecer a algunos líquenes, como a aquellos que incluyen algas del género *Trentepohlia*, asociados a zonas más cálidas (Aptroot & van Herk, 2007) pero la creciente irregularidad estacional de las precipitaciones sería un factor perjudicial para los cianolíquenes, dada la posibilidad de sequías prolongadas en zonas donde estos organismos necesitan humedad para desarrollarse (Ellis, 2018). Adicionalmente, el ascenso del nivel del mar, derivado del calentamiento global, pone en riesgo amplias superficies continentales que quedarán anegadas por el océano. Este hecho conllevaría la reducción o desaparición del hábitat de numerosas especies, entre ellas cianolíquenes (Lendemer & Goffinet, 2015).

El impacto de estos factores ha derivado en la existencia de especies de cianolíquenes amenazadas, como por ejemplo *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm., *Fuscopannaria confusa* (P.M.Jørg.) P.M.Jørg., *Nephroma occultum* Wetmore, *Pseudocyphellaria rainierensis* Imshaug, *Erioderma pedicellatum* (Hue) P.M.Jørg., *Lobarina scrobiculata* (Scop.) Nyl., *Pectenium plumbeum* P. M. Jørg., L. Lindblom, Wedin & S. Ekman entre otros (Lendemer & Goffinet, 2015; Rikkinen, 2015; Cardós *et al.*, 2017; Ignatenko & Tarasova, 2018). No obstante, la estimación del estado de conservación de los líquenes, en general, está muy atrasada con respecto a otros grupos biológicos. Este hecho queda de manifiesto al observar el reducido número de especies que están registradas por la IUCN (IUCN 2020). Actualmente se están realizando esfuerzos para ampliar nuestro conocimiento sobre la

conservación de estas asociaciones simbióticas dentro de nuestro ámbito geográfico (Península Ibérica y Macaronesia) (Atienza *et al.*, 2017).

El cianoliquen como un microecosistema

La definición tradicional de los líquenes, incluidos los cianolíquenes, como una simbiosis entre un hongo y uno o dos organismos fotosintéticos se está viendo ampliada gracias, en parte, a los estudios de metagenómica (Graham *et al.*, 2018). Estos estudios han revelado la existencia de una microbiota extraordinariamente diversa que coexiste, aunque menos conspicuamente, con los simbiontes canónicos dentro del talo liquénico. El concepto “holobioma liquénico” define a la totalidad de organismos, más allá del micobionte y los fotobiontes, que bajo esta perspectiva habitan en el talo de un liquen (Cernava *et al.*, 2017).

Mediante estudios metagenómicos, se han detectado decenas de géneros de microorganismos procarióticos diferentes, pertenecientes a un total de doce filos distintos, incluyendo cianobacterias distintas al cianobionte principal, aunque en menor proporción. Estas bacterias podrían desempeñar multitud de funciones en el talo, beneficiando así a la simbiosis. Entre estas funciones se encuentran: la provisión y metabolismo de nutrientes (nitrógeno y fósforo), la síntesis de vitaminas entre otros metabolitos de interés, la defensa contra patógenos, la reducción del estrés abiótico y oxidativo, la degradación de compuestos fenólicos o de celulosa (Sigurbjörnsdóttir *et al.*, 2015; Cernava *et al.*, 2017; Almendras *et al.*, 2018). Además de esta microbiota, se ha encontrado evidencia de microorganismos eucariontes viviendo en el talo: hongos diferentes al micobionte, amebas, otras algas e incluso pequeños animales. Su función en el talo es menos evidente que la de su contraparte procarionte, pero su presencia en el mismo abre la vía para una interpretación más amplia de la simbiosis liquénica (Graham *et al.*, 2018).

La existencia de todos estos microorganismos en el talo abre las puertas para definir al holobioma liquénico como un pequeño ecosistema en sí mismo. Es por ello que Hawksworth & Grube (2020) proponen una nueva definición de liquen: “Un liquen es un ecosistema autosostenible formado por la interacción de un hongo y una combinación de uno o más compañeros fotosintéticos y un número indeterminado de otros organismos microscópicos extracelulares”. Esta visión de los

líquenes como diminutos ecosistemas aporta un valor añadido a la hora de considerar la importancia de su conservación.

CIANOLÍQUENES FÓSILES

El registro fósil de los líquenes es hoy en día muy escaso. (Honegger, 2008). El fósil más antiguo que se ha interpretado como un cianoliquen fue encontrado en la Formación Doushantuo en China. Los fósiles de esta formación datan del Período Ediacárico, hace unos 600 millones de años. Los fósiles presentan hifas y estructuras cocoides que se han identificado como cianobacterias, aunque no se descarta la posibilidad de que fueran algas verdes. (Yuan *et al.*, 2005). Avanzando en el tiempo hacia el Paleozoico, aparecen fósiles que pueden reconocerse menos ambiguamente como líquenes. *Cyanolichenomycites devonicus* Honegger, Edwards & Axe, descrito en 2013, se trata de una especie de hongo fósil del Devónico Temprano galés de 415 millones de años de antigüedad. Esta especie presenta rasgos como un talo heterómero estratificado y la formación de esporas asexuales en picnidios (Honegger *et al.*, 2013). De este período se ha identificado también un aspirante a cianoliquen proveniente de la célebre Rhynie Chert, un depósito del que se han extraído numerosos fósiles que ilustran el dominio del medio terrestre por las formas de vida complejas (Garwood *et al.*, 2019). *Winfrenatia reticulata* Taylor, Hass et Kerp se describe como un cianoliquen de talo heterómero que, a diferencia de *C. devonicus* y la mayoría de líquenes actuales, no correspondería a la división *Ascomycota* sino a *Glomeromycota* (previamente *Zygomycota*) (Taylor *et al.*, 1997). Este cianoliquen parece estar compuesto por un micobionte y dos especies de cianobiontes (una cianobacteria filamentosa y otra cocoide), siendo en ese caso el único ejemplo conocido de una simbiosis liquénica tripartita sin algas verdes (Karatygin *et al.*, 2009). Existe debate sobre la interpretación de este taxón fósil como una asociación liquénica o como una relación parasitaria no estable (Taylor *et al.*, 2003; Honegger, 2008). Datos obtenidos mediante la técnica del reloj molecular indican que los linajes de hongos que actualmente forman líquenes debieron divergir tiempo después de las épocas remotas en que vivieron estos posibles líquenes fósiles. Sin embargo, dado que este estudio fue realizado sobre actuales hongos formadores de líquenes, no se descarta la posibilidad de que otros linajes pudieran asociarse con fotobiontes mucho antes y posteriormente perder la simbiosis o directamente extinguirse (Nelsen *et al.*, 2019).

El registro fósil de cianolíquenes es inexistente durante el Mesozoico. Solo una especie de líquen ha sido registrada para este período: *Honeggeriella complexa* Matsunaga, Stockey & Tomescu, y esta parece presentar fotobiontes eucarióticos (Honegger, 2008; Matsunaga *et al.*, 2013). Otro organismo taloso mesozoico, bautizado *Daohugouthallus ciliiferus* X. Wang, M. Krings et T.N. Taylor, se ha interpretado de forma no definitiva como un posible líquen (Wang *et al.*, 2010). Datos recientes de la Antártida destacan la presencia de restos fósiles de hifas junto a cianobacterias que datan del Triásico, pero los autores son cautelosos a la hora de interpretarlos como una posible simbiosis (Harper *et al.*, 2020).

Del Cenozoico, por otro lado, se conservan muestras de líquenes que pueden ubicarse en grupos e incluso géneros actuales, muchas de ellas incluidas en ámbar. La mayoría de estos líquenes habrían sido clorolíquenes (Rikkinen & Poinar, 2002; Rikkinen *et al.*, 2018; Kaasalainen *et al.*, 2019); aunque existe una descripción de una lobariácea fósil muy semejante al cianolíquen actual *Lobaria pulmonaria*. El fósil proviene del Mioceno Temprano-Medio del norte de California (Peterson, 2000).

CONCLUSIONES

Los cianolíquenes son uno de los grupos menos estudiados dentro de los hongos liquenizados debido a que comparativamente son menos numerosos que los clorolíquenes y ecológicamente más exigentes, estando sus hábitats más restringidos. Sin embargo, estas mismas peculiaridades los convierten en objetos de estudio de gran interés. La mayor parte de los cianolíquenes se encuentran ubicados dentro del orden *Peltigerales*, con más del 70% de las especies conocidas.

Con base a la presente revisión bibliográfica, se pone de manifiesto la importancia del fotobionte en la biología de los líquenes, al ser responsable en gran medida de características como el aspecto del talo, la fijación de N₂, las dinámicas de colonización de nuevas áreas, las preferencias ambientales o la sensibilidad a la contaminación.

La identidad del fotobionte no ha sido caracterizada rigurosamente para muchos taxones. Además, la taxonomía del cianobionte se encuentra en profunda revisión. Señalamos la necesidad de estudios específicos en concordancia con las premisas actuales para su correcta

caracterización. Se recomienda un correcto aislamiento para el estudio de su ciclo de vida e identificación genética, contribuyendo así al conocimiento de esta particular simbiosis líquénica.

Debido a sus características ecofisiológicas, los cianolíquenes son especialmente sensibles a las perturbaciones ambientales, corriendo serio riesgo de extinción. La mayor parte de estas perturbaciones tienen carácter antropogénico.

CONCLUSIONS

Cyanolichens are one of the least studied groups within the lichenized fungi because they are comparatively less numerous than chlorolichens and ecologically more demanding, being their habitats more restricted. However, these same peculiarities make them subjects of interest. Most of them are located within *Peltigerales* order, with more than 70% of the known species.

Based on the present literature review, the importance of the photobiont in lichen biology is highlighted, as it is largely responsible for characteristics such as the thallus morphology, N₂-fixation, colonization dynamics of new areas, environmental preferences, or sensitivity to pollution.

The identity of the photobiont has not been characterized for many taxa. In addition, the taxonomy of the cyanobiont is undergoing a deep revision. We point out the need for specific studies in accordance with current premises for its correct characterization. It is recommended a correct cyanobacteria-isolation for the study of its life cycle and genetic identification, thus contributing to the knowledge of this particular lichen symbiosis.

Due to their ecophysiological features, cyanolichens are especially sensitive to environmental disturbances, running a serious risk of extinction. Most of these disturbances present an anthropogenic nature.

AGRADECIMIENTOS

Me gustaría agradecer en primer lugar a los tutores su apoyo, disponibilidad, ánimos, buena predisposición y su infinita paciencia durante la redacción de este Trabajo de Fin de Grado. Gracias a ellos hacer este trabajo no solo ha sido posible sino también muy enriquecedor y llevadero incluso bajo las circunstancias de este accidentado curso académico. Quisiera agradecer también al Departamento, y en especial a su gente, por ofrecerme la posibilidad de trabajar con ellos y por desvelarme lo asombroso que es el estudio de la Botánica. Por último me gustaría también dar las gracias a mis amigos y a mi familia, cuyos apoyo y aguante han sido y serán siempre cruciales durante mi formación como biólogo y como persona.

BIBLIOGRAFÍA

- Almendras, K., García, J., Carú, M. & Orlando, J. 2018.** Nitrogen-Fixing Bacteria Associated with *Peltigera* Cyanolichens and *Cladonia* Chlorolichens. *Molecules* **23**(12): 3077.
- Aptroot, A. & Van Herk, K. 2007.** Further evidence of the effects of global warming on lichens, particularly those with *Trentepohlia* phycobionts. *Environmental pollution* **146**(2): 293-298.
- Armaleo, D., & Clerc, P. 1991.** Lichen Chimeras: DNA Analysis Suggests That One Fungus Forms Two Morphotypes. *Experimental Mycology* **15**(1): 1-10.
- Atienza, V., Araujo, E., Burgaz, A.R., Carballal, R., Etayo, J., Fos, S., Gómez-Bolea, A., Llop, E., López de Silanes, M.E., Marcos, B., Marques, J., Martínez, I., Millanes, A.M., Navarro-Rosinés, P., Paz-Bermúdez, G., Pérez-Vargas, I., Prieto, M., Rodríguez, S., Rodríguez-Arribas, C., Vivas, M. & Pérez-Ortega. 2017.** Towards a Red List of lichen-forming and lichenicolous fungi in Spain and Portugal. *British Lichen Society Bulletin* **120**: 43-53
- Bai, Z., Wu, X., Lin, J., Xie, H., Yuan, H. & Liang, C. 2019.** Litter-, soil- and C:N-stoichiometry-associated shifts in fungal communities along a subtropical forest succession. *Catena* **178**: 350-358.
- Barreno, E. 2004.** Hongos simbioses: líquenes, micoficobiosis y micorrizas, pp. 287-320. En: Izco, J. (coord.), *Botánica 2ª Edición*. McGraw-Hill – Interamericana de España, S. A. U.
- Barreno Rodríguez, E. & Pérez-Ortega, S. 2003.** Líquenes de la Reserva Natural Integral de Muniellos, Asturias. KRK Ediciones.
- Benson, S. & Coxson, D. S. 2002.** Lichen Colonization and Gap Structure in Wet-temperate Rainforests of Northern Interior British Columbia. *The Bryologist*, **105**(4): 673-692.
- Cardós, J. L. H., Aragón, G. & Martínez, I. 2017.** A species on a tightrope: Establishment limitations of an endangered lichen in a fragmented Mediterranean landscape. *American Journal Of Botany* **104**(4): 527-537.
- Cardós, J. L. H., Prieto, M., Jylhä, M., Aragón, G. & Molina, M. C. 2019.** A case study on the re-establishment of the cyanolichen symbiosis: Where do the compatible photobionts come from? *Annals of Botany* **124**(3): 379-388.
- Castenholz, R.W., Wilmotte, A., Herdman, M., Rippka, R., Waterbury, J. B., Itean, I. & Hoffmann, L. 2001.** Phylum BX. Cyanobacteria, pp. 473-599. En: Boone D.R., Castenholz R.W. & Garrity G.M. (eds). *Bergey's Manual® of Systematic Bacteriology*. Springer.
- Cavalier-Smith, T. 2018.** Kingdom Chromista and its eight phyla: a new synthesis emphasising periplastid protein targeting, cytoskeletal and periplastid evolution, and ancient divergences. *Protoplasma* **255**(1): 297-357.
- Cernava, T., Erlacher, A., Aschenbrenner, I. A., Krug, L., Lassek, C., Riedel, K., Grube, M. & Berg, G. 2017.** Deciphering functional diversification within the lichen microbiota by meta-omics. *Microbiome* **5**: 82.
- Chagnon, P. L., Magain, N., Miadlikowska, J. & Lutzoni, F. 2018.** Strong specificity and network modularity at a very fine phylogenetic scale in the lichen genus *Peltigera*. *Oecologia* **187**(3): 767-782.
- Cleavitt, N. L., Hinds, J. W., Poirot, R. L., Geiser, L. H. & Dibble, A. C. 2015.** *The Bryologist*, **118**(3): 304-324.

- Cornejo, C. & Scheidegger, C. 2016.** Cyanobacterial gardens: the liverwort *Frullania asagrayana* acts as a reservoir of lichen photobionts *Environmental Microbiology Reports* (2016) **8**(3): 352-357.
- Crespo, A. & Lumbsch, H. T. 2010.** Cryptic species in lichen-forming fungi. *IMA Fungus*. **1**(2): 167-170.
- Crespo, A. & Pérez-Ortega, S. 2009.** Cryptic species and species pairs in lichens: A discussion on the relationship between molecular phylogenies and morphological characters. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* **66**(1): 71-81.
- Dal Grande, F., Beck, A., Cornejo, C., Singh, G., Cheenacharoen, S. Nelsen, M. P. & Scheidegger, C. 2014.** Molecular phylogeny and symbiotic selectivity of the green algal genus *Dictyochloropsis* s.l. (Trebouxiophyceae): a polyphyletic and widespread group forming photobiont-mediated guilds in the lichen family Lobariaceae. *New Phytologist* **202**(2): 455-470.
- DePriest, P. T. 2004.** Early Molecular Investigations of Lichen-Forming Symbionts: 1986-2001. *Annu. Rev. Microbiol.* **58**: 273-301.
- Díaz González, T. E., Fernández-Carvajal Álvarez, M^o del C. & Fernández Prieto, J. A. 2004.** *Curso de Botánica*. Ediciones Trea, S.L.
- Ellis, C. J. 2018.** A Mechanistic Model of Climate Change Risk: Growth Rates and Microhabitat Specificity for Conservation Priority Woodland Epiphytes. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **32**: 38-48
- Elvebakk, A., Papaefthimiou, D., Robertsen, E. H. & Liaimer, A. 2008.** Phylogenetic patterns among *Nostoc* cyanobionts within bi- and tripartite lichens of the genus *Pannaria*. *J. Phycol.* **44**(4): 1049-1059.
- Fedrowitz, K., Kaasalainen, U. & Rikkinen, J. 2011.** Genotype variability of *Nostoc* symbionts associated with three epiphytic *Nephroma* species in a boreal forest landscape. *The Bryologist*, **114**(1): 220-230. 2011.
- Friedl, T. & Büdel, B. 2008.** Photobionts, pp. 9-39. En: Nash III, T. H. (ed.), *Lichen Biology*, 2nd Ed. Cambridge University Press.
- Garwood, R. J., Oliver, H. & Spencer, A. R. T. 2019.** An introduction to the Rhynie chert. *Geological Magazine*.
- Gauslaa, Y., Bidussi, M., Solhaug, K. A., Asplund & J., Larsson, P. 2013.** Seasonal and spatial variation in carbon based secondary compounds in green algal and cyanobacterial members of the epiphytic lichen genus *Lobaria*. *Phytochemistry* **94**: 91-98.
- Gauslaa, Y., Coxson, D. S. & Solhaug, K. A. 2012.** The paradox of higher light tolerance during desiccation in rare old forest cyanolichens than in more widespread co-occurring chloro- and cephalolichens. *New Phytologist*, **195**(4): 812-822.
- Geiser, L. H., Nelson, P. R., Jovan, S. E., Root, H. T. & Clark, C. M. 2019.** Assessing Ecological Risks from Atmospheric Deposition of Nitrogen and Sulfur to US Forests Using Epiphytic Macrolichens. *Diversity* **11**(6): 87.
- Giordani, P., Incerti, G., Rizzi, G., Rellini, I., Nimis, P. L. & Modenesi, P. 2013.** Functional traits of cryptogams in Mediterranean ecosystems are driven bywater, light and substrate interactions. *Journal of Vegetation Science* **25**(3): 778-792.
- González-Montelongo, C. & Pérez-Vargas, I. 2019.** Looking for a home: Exploring the potential of epiphytic lichens to colonize tree plantations in a Macaronesian laurel forest. *Forest Ecology and Management* **453**: 117541.
- Goward, T. & Arsenault, A. 2000.** Cyanolichens and conifers: implications for global conservation. *For. Snow Landsc. Res.* **75**(3): 303-318.
- Graham, L. E., Trest, M. T., Will-Wolf, S., Miicke, N. S., Atonio, L. M. Piotrowski, M. J. & Knack, J. J. 2018.** Microscopic and metagenomic analyses of *Peltigera ponojensis* (Peltigerales, Ascomycota). *Int. J. Plant Sci.* **179**(3): 241-255.
- Green, T. G. A., Schlenz, M., Sancho, L. G., Winkler, J. B. & Broom, F. D. 2002.** The photobiont determines the pattern of photosynthetic activity within a single lichen thallus containing cyanobacterial and green algal sectors (photosymbiodeme). *Oecologia* **130**(2): 191-198.
- Grube, M. & Wedin, M. 2018.** Lichenized Fungi and the Evolution of Symbiotic Organization, pp. 749-765. En: Heitman, J., Howlett, B. J., Crous, P. W., Stukenbrock, E. H., James, T. Y., Gow, N. A. R. (ed.), *The Fungal Kingdom*. American Society for Microbiology.
- Harper, C. J., Taylor, E. L. & Krings, M. 2020.** Filamentous cyanobacteria preserved in masses of fungal hyphae from the Triassic of Antarctica. *PeerJ* **8**: e8660
- Hawksworth, D. L. & Grube, M. 2020.** Lichens redefined as complex ecosystems. *New Phytologist* **227** (5): 1281-1283.
- Henskens, F. L., Green, T. G. A. & Wilkins, A. 2012.** Cyanolichens can have both cyanobacteria and green algae in a common layer as major contributors to photosynthesis. *Annals of Botany* **110**(3): 555-563.
- Hestmark, G., Lutzoni, F. & Miadlikowska, J. 2016.** Photobiont associations in co-occurring umbilicate lichens with contrasting modes of reproduction in coastal Norway. *The Lichenologist* **48**(5): 545-557.
- Honegger, R. 2008.** Mycobionts, pp. 27-39. En: Nash III, T. H. (ed.), *Lichen Biology*, 2nd Ed. Cambridge University Press.

- Honegger, R., Edwards, D. & Axe, L. 2013.** The earliest records of internally stratified cyanobacterial and algal lichens from the Lower Devonian of the Welsh Borderland. *New Phytologist* **197**(1): 264-275.
- Ignatenko, R. V. & Tarasova, V. N. 2018.** Assessment of the State of Lung Lichen, *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm., in Forest Communities with Different Times Since Disturbance in the Northeast of European Russia. *Russian Journal of Ecology* **49**(4): 277-285.
- IUCN 2020.** The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2020-2. <https://www.iucnredlist.org>. Downloaded on 05 September 2020.
- James, T. Y., Stajich, J. E., Hittinger, C. T. & Rokas, A. 2020.** Toward a Fully Resolved Fungal Tree of Life. *Annu. Rev. Microbiol.* **74**(1): 1-23
- Jørgensen, P. M. 1998.** What shall we do with the blue-green counterparts? *Lichenologist* **30**(4-5): 351-356
- Juriado, I., Kaasalainen, U., Jylha, M. & Rikkinen, J. 2019.** Relationships between mycobiont identity, photobiont specificity and ecological preferences in the lichen genus *Peltigera*. *Fungal Ecology* **39**: 45-54.
- Kaasalainen, U., Fewer, D. P., Jokela, J., Wahlsten, M., Sivonen, K. & Rikkinen, J. 2013.** Lichen species identity and diversity of cyanobacterial toxins in symbiosis. *New Phytologist* **198**(3): 647-651.
- Kaasalainen, U., Kukwa, M., Rikkinen, J. & Schmidt, A. R. 2019.** Crustose lichens with lichenicolous fungi from Paleogene amber. *Scientific Reports* **9**: 10360.
- Karatygin, I. V., Snigirevskaya, N. S. & Vikulin, V. 2009.** The Most Ancient Terrestrial Lichen *Winfrenatia reticulata*: A New Find and New Interpretation. *Paleontological Journal* **43**(1): 107-114.
- Lendemmer, J. C. & Goffinet, B. 2015.** *Sticta deytana*: A New Endemic Photomorphous Lichen from the Imperiled Mid-Atlantic Coastal Plain of Eastern North America. *Systematic Botany* **40**(4): 933-941.
- LIAS Glossary contributors. 2005.** Primary photobiont. LIAS Glossary. Retrieved 13:01, September 7, 2020 from <https://glossary.lias.net/w/index.php?title=Photobiont&oldid=3920>.
- Lohtander, K., Myllis, L., Sundin, R., Källersjö, M. & Tehler, A. 1998.** The Species Pair Concept in the Lichen *Dendrographa leucophaea* (Arthoniales): Analyses Based on ITS Sequences. *The Bryologist* **101**(3): 404-411.
- Lücking, R., Hodkinson, B. P. & Leavitt, S. D. 2016.** The 2016 classification of lichenized fungi in the Ascomycota and Basidiomycota – Approaching one thousand genera *The Bryologist*, **119**(4): 361-416.
- Madigan, M. T., Martinko, J. M., Bender, K. S., Buckley, D. H. & Stahl, D. A. 2015.** BROCK. *Biología de los Microorganismos*. Pearson Educación, S.A.
- Magain, N., Truong, C., Goward, T., Niu, D. & Goffinet, B. 2018.** Species delimitation in *Peltigera* sect. *Peltigera* (Peltigeraceae). *Taxon* **67**(5): 836-870.
- Magain, N., Spribille, T., DiMeglio, J., Nelson, P.R. & Miadlikowska, J. 2020.** Phylogenetic evidence for an expanded circumscription of *Gabura* (Arctomiaceae). *The Lichenologist* **52**(1): 3-15.
- Manoharan-Basil, S. S., Miadlikowska, J., Goward, T., Andrésson, O. S. & Miao, V. P. W. 2016.** *Peltigera islandica*, a new cyanolichen species in section *Peltigera* ('*P. canina* group'). *The Lichenologist* **48**(5): 451-467.
- Marini, L., Nascimbene, J. & Nimis, P. L. 2011.** Large-scale patterns of epiphytic lichen species richness: Photobiont-dependent response to climate and forest structure. *Science of the Total Environment* **409**(20): 4381-4386.
- Matos, P., Pinho, P., Aragón, G., Martínez, I., Nunes, A., Soares, A. M. V. M. & Branquinho, C. 2015.** Lichen traits responding to aridity. *Journal of Ecology* **103**(2): 451-458.
- Matsunaga, K. K. S., Stockey, R. A. & Tomescu, A. M. F. 2013.** *Honeggeriella Complexa* gen. et sp. nov., a heteromorous lichen from the Lower Cretaceous of Vancouver Island (British Columbia, Canada). *American Journal of Botany* **100**(2): 450-459.
- Merinero, S., Aragón, G. & Martínez, I. 2017.** Intraspecific life history variation in contrasting habitats: Insights from an obligate symbiotic organism. *American Journal of Botany* **104**(7): 1099-1107.
- Merinero, S., Martínez, I., Rubio-Salcedo, M. & Gauslaa, Y. 2015.** Epiphytic lichen growth in Mediterranean forests: Effects of proximity to the ground and reproductive stage. *Basic and Applied Ecology* **16**(3): 220-230.
- Merinero, S., Rubio-Salcedo, M., Aragón, G., & Martínez, I. 2014.** Environmental factors that drive the distribution and abundance of a threatened cyanolichen in Southern Europe: A multi-scale approach. *American Journal of Botany* **101**(11): 1876-1885.
- Miadlikowska, J. & Lutzoni, F. 2004.** Phylogenetic classification of peltigeralean fungi (Peltigerales, Ascomycota) based on ribosomal RNA small and large subunits. *American Journal of Botany* **91**(3): 449-464.
- Milos, B., Josef, H., Jana, M., Katerina, S. & Alica, K. 2018.** Dehydration-induced changes in spectral reflectance indices and chlorophyll fluorescence of Antarctic lichens with different thallus color, and intrathalline photobiont. *Acta Physiologiae Plantarum* **40**(10): 177.
- Muggia, L., Nelson, P., Wheeler, T., Yakovchenko, J. S., Tønsberg, T. & Spribille, T. 2011.** Convergent evolution of a symbiotic duet: The case of the lichen genus *Polychidium* (Peltigerales, Ascomycota). *American Journal of Botany* **98**(10): 1647-1656.

- Muggia, L., Leavitt, S. & Barreno, E. 2018.** The hidden diversity of lichenised Trebouxiophyceae (Chlorophyta). *Phycologia* Volume **57**(5): 503-524.
- Nash III, T. H. 2008.** Introduction, pp. 1-8. En: Nash III, T. H. (ed.), *Lichen Biology*, 2nd Ed. Cambridge University Press.
- Nash III, T. H. 2008.** Lichen sensitivity to air pollution, pp. 299-314. En: Nash III, T. H. (ed.), *Lichen Biology*, 2nd Ed. Cambridge University Press.
- Nelsen, M. P., Lücking, R., Boyce, C. K., Lumbsch, H. T. & Ree, R. H. 2019.** No support for the emergence of lichens prior to the evolution of vascular plants. *Geobiology* **18**: 3-13.
- Nimis, P. L., Martellos, S., Chiarucci, A., Ongaro, S., Peplis, Pittao, E. & Nascimbene, J. 2020.** Exploring the relationships between ecology and species traits in cyanolichens: A case study on Italy. *Fungal Ecology* **47**.
- Noreika, N., Helm, A., Öpik, M., Jairus, T., Vasar, M., Reier, Ü., Kook, E., Riibak, K., Kasari, L., Tullus, H., Tullus, T., Lutter, R., Oja, E., Saag, A., Randlane, T. & Pärtel, M. 2019.** Forest biomass, soil and biodiversity relationships originate from biogeographic affinity and direct ecological effects. *Oikos* **00**: 1-13.
- Normann, F., Weigelt, P., Gehrig-Downie, C., Gradstein S. R., Sipman, H. J. M., Obregon, A. & Bendix, J. 2010.** Diversity and vertical distribution of epiphytic macrolichens in lowland rain forest and lowland cloud forest of French Guiana. *Ecological Indicators* **10**(6): 1111-1118.
- Oren, A. 2004.** A proposal for further integration of the cyanobacteria under the Bacteriological Code. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* **54**(5): 1895-1902.
- Ortiz-Álvarez, R., de los Ríos, A., Fernández-Mendoza, F., Torralba-Burrial, A. & Pérez-Ortega, S. 2015.** Ecological Specialization of Two Photobiont-Specific Maritime Cyanolichen Species of the Genus *Lichina*. *PLoS ONE* **10**(7): e0132718.
- Otálora, M. A. G., Aragón, G., Molina, M. C., Martínez, I. & Lutzoni, F. 2010.** Disentangling the Collema-Leptogium complex through a molecular phylogenetic study of the Collemataceae (Peltigerales, lichen-forming Ascomycota). *Mycologia* **102**(2): 279-290.
- Otálora, M., Jørgensen, P. & Wedin, M. 2014.** A revised generic classification of the jelly lichens, Collemataceae. *Fungal diversity* **64**(1): 275-293.
- Perlmutter, G. B., Blank, G. B., Wentworth, T. R., Lowman, M. D., Neufeld, H. S. & Plata, E. R. 2018.** Highway pollution effects on microhabitat community structure of corticolous lichens. *The Bryologist* **121**(1): 1-13
- Peterson, E. B. 2000.** An overlooked fossil lichen (*Lobariaceae*). *The Lichenologist* **32**(3): 298-300.
- Peterson, E. B. & McCune, B. 2001.** Diversity and succession of epiphytic macrolichen communities in low-elevation managed conifer forests in Western Oregon. *Journal of Vegetation Science* **12**(4): 511-524.
- Rai, A. N., Bergman, B. & Rasmussen, U (eds.). 2002.** *Cyanobacteria in Symbiosis*. Kluwer Academic Publishers.
- Rai, A. N., Söderbäck, E., & Bergman, B. 2000.** Cyanobacterium-plant symbioses. *New Phytologist* **147**(3): 449-481.
- Rancel Rodríguez N. M. 2016.** Biodiversity of *Epiphyllous*, Heterocyst-forming Cyanobacteria in the Laurel Forests of the Canary Islands. PhD thesis. University of Cologne, Cologne, Germany. 200 pp.
- Ranft, H., Moncada, B., de Lange, P. J., Lumbsch, H. T. & Lücking, R. 2018.** The *Sticta filix* morphodeme (Ascomycota: *Lobariaceae*) in New Zealand with the newly recognized species *S. dendroides* and *S. menziesii*: indicators of forest health in a threatened island biota? *The Lichenologist* **50**(2): 185-210.
- Richardson, D. H. S. 1999.** War in the world of lichens: parasitism and symbiosis as exemplified by lichens and lichenicolous fungi. *Mycol. Res.* **103**(6): 641-650.
- Richardson, D. H. S. & Cameron, R. P. 2004.** Cyanolichens: Their response to pollution and possible management strategies for their conservation in Northeastern North America. *Northeastern Naturalist*. **11**(1): 1-22.
- Rikkinen, J. 2002.** Cyanolichens: an Evolutionary Overview, pp. 31-72. En: Rai, A. N., Bergman, B., & Rasmussen, U. (eds.), *Cyanobacteria in Symbiosis*. Kluwer Academic Publishers.
- Rikkinen, J. 2009.** Relations Between Cyanobacterial Symbionts in Lichens and Plants, pp. 265-270. En: Pawlowski, K. (ed.), *Prokaryotic Symbionts in Plants*. Springer.
- Rikkinen, J. 2015.** Cyanolichens. *Biodivers. Conserv.* **24**(4): 973-993.
- Rikkinen, J., Meinke, S. K. L., Grabenhorst, H., Grohn, C., Kobbert, M., Wunderlich, J., Schmidt A. R. 2018.** Calicioid lichens and fungi in amber - Tracing extant lineages back to the Paleogene. *Geobios* **51**(5): 469-479.
- Rikkinen, J., Oksanen, I. & Lohtander, K. 2002.** Lichen Guilds Share Related Cyanobacterial Symbionts. *Science* **297**(5580): 357.
- Rikkinen, J. & Poinar, G. O. 2002.** Fossilised *Anzia* (*Lecanorales*, lichen-forming *Ascomycota*) from European Tertiary amber. *Mycol. Res.* **106**(8): 984-990
- Rippka, R. & Cohen-Bazire, G. 1983.** The Cyanobacteriales: a legitimate order based on the type strain *Cyanobacterium stanieri*? *Annales de Microbiologie* **B134**(1): 21-36.

- Sánchez-Baracaldo, P. & Cardona, T. 2019.** On the origin of oxygenic photosynthesis and Cyanobacteria. *New Phytologist* **225**(4): 1440-1446.
- Sanders, W. B., & de Los Ríos, A. 2017.** Parenchymatous cell division characterizes the fungal cortex of some common foliose lichens. *American Journal of Botany*, **104**(2): 207-217.
- Schenk, H. E. 1992.** Cyanobacterial symbioses, pp. 3819-3854. En: Balows, A., Trüper, H. G., Dworkin, M., Harder, W., Schleifer, K. H. (eds.). *The Prokaryotes*. Springer.
- Sigurbjörnsdóttir, M. A., Andrésón, Ó. S. & Vilhelmsson, O. 2015.** Analysis of the *Peltigera membranacea* metagenome indicates that lichen-associated bacteria are involved in phosphate solubilization. *Microbiology-SGM* **161**(5): 989-996.
- Simberloff, D. & Dayan, T. 1991.** The guild concept and the structure of ecological communities. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **22**: 115-143.
- Sleep, N. H. 2010.** The hadean-archaeon environment. *Cold spring harbor perspectives in biology*, **2**(6): a002527.
- Spribille, T. & Muggia, L. 2012.** Expanded taxon sampling disentangles evolutionary relationships and reveals a new family in Peltigerales (Lecanoromycetidae, Ascomycota). *Fungal Diversity* **58**(1): 171-184.
- Spribille, T., Tønsberg, T., Stabentheiner, E. & Muggia, L. 2014.** Reassessing evolutionary relationships in the filamentous cyanolichen genus *Spilonema* (Peltigerales, Lecanoromycetes). *The Lichenologist* **46**(3): 373-388.
- Summerfield, T. C., Galloway, D. J. & Eaton-Rye, J. J. 2002.** Species of cyanolichens from *Pseudocyphellaria* with indistinguishable ITS sequences have different photobionts. *New Phytologist* **155**: 121-129.
- Taylor, T. N., Hass, H. & Kerp, H. 1997.** A cyanolichen from the Lower Devonian Rhynie chert. *American Journal of Botany* **84**(8): 992-1004.
- Taylor, T. N., Klavins, S.D., Krings, M., Taylor E. L., Kerp, H. & Hass, H. 2003.** Fungi from the Rhynie chert: a view from the dark side. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences* **94**(4): 457-473.
- Usher K. M., Bergman, B. & Raven, J. A. 2007.** Exploring Cyanobacterial Mutualism. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* **38**: 255-273.
- Vidal-Russell, R. & Messuti, M^a I. 2016.** Phylogenetic signal of photobiont switches in the lichen genus *Pseudocyphellaria* s. l. follows a Brownian motion model. *Symbiosis*. **72**: 215-223.
- Villanueva, C. D., Hasler P., Dvorák, P., Poulícková, A. & Casamatta, D. A. 2018.** *Brasilonema lichenoides* sp. nov. and *Chroococcidiopsis lichenoides* sp. nov. (cyanobacteria): two novel cyanobacterial constituents isolated from a tripartite lichen of headstones. *J. Phycol.* **54**(2): 224-233 (2018).
- Wang, X., Krings, M. & Taylor, T. N. 2010.** A thalloid organism with possible lichen affinity from the Jurassic of northeastern China. *Review of Palaeobotany and Palynology* **162**(4): 591-598.
- Wedin, M., Wiklund, E., Jørgensen, P. M. & Ekman, S. 2009.** Slippery when wet: Phylogeny and character evolution in the gelatinous cyanobacterial lichens (Peltigerales, Ascomycetes). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **53**(3): 862-871.
- Wehr, J. D., Sheath, R. G., & Kociolek, J. P. 2015.** *Freshwater Algae of North America. Ecology and Classification*. Elsevier.
- Whitton, B. A. & Potts, M. 2012.** Introduction to the Cyanobacteria, pp. 1-11. En: Whitton, B. A (ed). *Ecology of Cyanobacteria II*. Springer.
- Wornik, S. & Grube, M., 2009.** Joint Dispersal Does Not Imply Maintenance of Partnerships in Lichen Symbioses. *Microb. Ecol.* **59**: 150-157.
- Yuan, X., Xiao, S. & Taylor, T. N. 2005.** Lichen-Like Symbiosis 600 Million Years Ago. *Science* **308**(5724): 1017-1020.