

Líquenes

María de los Ángeles Herrera-Campos¹ y Roberto Lücking²

¹Departamento de Botánica, Instituto de Biología,
Universidad Nacional Autónoma de México

²Department of Botany,
The Field Museum. Chicago, IL. USA.
mahc@biologia.unam.mx

Introducción

Son diversas las definiciones que existen de la simbiosis líquénica. El consenso general es que los líquenes representan una asociación mutualista relativamente obligada entre un micobionte y uno o más fotobiontes, auto-suficiente y fisiológicamente integrada, que representa una unidad morfológica diferente a los hongos, algas y cianobacterias de vida libre que la forman (Scott 1973; Hale 1983). También es considerada como parasitismo controlado porque parece que el hongo resulta más beneficiado de la asociación, mientras que el fotobionte crece mucho más lentamente que cuando es de vida libre (Ahmadjian 1993). Posiblemente la más adecuada definición es la de Goward y Arsenault (2000), quienes dicen que los líquenes son “hongos que descubrieron la agricultura”. Ecológicamente, la simbiosis líquénica es mantenida por un flujo de agua, carbono, nitrógeno y otros elementos vitales entre sus dos o tres componentes y entre el líquen como un todo con el ambiente (Lawrey 1984), sin embargo, pueden ser aún más complejos, tomando en cuenta que además existen hongos liquenícolas frecuentemente asociados con el talo, los cuales pueden ser parásitos, comensales, mutualistas o saprobios (Nash 2008 a). Así, los líquenes han sido considerados como ecosistemas en miniatura con componentes autótrofos y heterótrofos, incluyendo descomponedores; donde el fotobionte (alga verde y/o cianobacteria) representa al productor primario y el hongo (micobionte) juega el papel de consumidor (Tehler 1996). Algunos hongos liquenícolas actúan como descomponedores (Nash 2008 a), además de bac-

terias de vida libre epibiontes y algunas probablemente asociadas al micobionte (Barreno *et al.* 2008) así como invertebrados que los usan como refugio o alimento.

La amplia distribución mundial de los líquenes y la gran diversidad de especies (entre 13500 y 17000, Nash 2008 a) sugiere que la simbiosis líquénica es una de las formas de vida más antiguas y exitosas sobre la Tierra (Ahmadjian 1987; Ahmadjian y Paracer 1986; Tehler 1983). Habitan prácticamente en todas las condiciones ambientales entre los polos y los trópicos y desde las zonas costeras hasta las áreas alpinas, adaptándose a una enorme variedad de nichos microecológicos; son edafícolas, saxícolas, cortícolas, lignícolas, muscícolas, hepáticas o folícolas, también crecen sobre animales y sustratos antropogénicos como vidrio, plástico y distintos materiales de construcción. Los líquenes colonizan hábitats cuyos simbiosiontes de manera separada no podrían (Nash 2008 a).

Ecología de los líquenes

Los líquenes son componentes indispensables de los ecosistemas templados y tropicales (Longton 1992; Nadkarni 2000), se estima que del 8 al 10% de los ecosistemas terrestres están dominados por líquenes (Larson 1987 en Seaward 2008), contribuyendo de manera importante a la biomasa, a la biodiversidad, a los ciclos de nutrimentos y de minerales y al flujo energético (Seaward 2008; Nash 2008 b, c). Promueven la formación de suelo, incrementan la disponibilidad de nitrógeno en el sustrato y acumulan varios elementos esenciales,

como K, P y S, (Jones 1988; Seaward 2008). Son capaces de almacenar agua hasta 3000% de su peso seco, fijan nitrógeno atmosférico aportando hasta el 25% en el ciclo local de este elemento; alteran las características de la corteza de los árboles e interfieren en las interacciones entre parásitos y plantas hospederas (Forman 1975; Pócs 1980; Fritz-Sheridan 1988; Bermúdez de Castro *et al.* 1990; Nadkarni y Matelson 1992; Longton 1992; Coley y Kursar 1996; Knops y Nash 1996; Nash 2008 a, b).

Los simbioses líquénicos pueden asociarse en diversas formas de crecimiento determinadas por el grado de asociación entre los simbioses, desde sólo hifas entrelazadas laxamente entre las cuales se encuentran embebidos los fotobiontes a talos estratificados con distintos tejidos, distinguiéndose líquenes costrosos, foliosos y fruticosos, además de los talos compuestos (*Cladonia*), los gelatinosos (*Leptogium*) y los de apariencia pulverulenta (*Lepraria*). Son muy variados en tamaño y coloración, desde talos costrosos de escasos milímetros de superficie hasta los fruticosos de varios metros de longitud, con colores en tonalidades de verdes, amarillos, grises y anaranjados a rojos brillantes, cafés oscuros y negros. La forma de crecimiento de los líquenes no representa un carácter taxonómico o evolutivo, ya que existen taxones en los que se pueden agrupar formas costrosas, foliosas y fruticasas, como es el caso de la familia Teloschistaceae.

Los hongos liquenizados sintetizan diferentes sustancias, productos orgánicos del metabolismo primario y secundario. Los metabolitos secundarios representan el mayor número de compuestos orgánicos de los líquenes y han sido de gran utilidad en su taxonomía permitiendo, en conjunción con la morfología, la anatomía y el análisis de la distribución geográfica, la delimitación e interpretación de relaciones a nivel de género, suborden y familia (Culberson 1969, 1970, 1986; Culberson y Culberson 1994; Elix 1996).

La nomenclatura de los líquenes se refiere al micobionte, mientras los fotobiontes reciben sus propios nombres y clasificación. Los hongos liquenizados pertenecen a los phyla Ascomycota y Basidiomycota del Reino Fungi y el estudio de su evolución abordado a la luz de las técnicas cladísticas y de análisis molecular ha dado origen a una dinámica de cambios continuos en su clasificación y en la manera de entender las relaciones filogenéticas de

Fungi (Lücking *et al.* 2005; Lutzoni *et al.* 2004; Eriksson *et al.* 2002, Hofstetter *et al.* 2007; Hibbett *et al.* 2007; James *et al.* 2006; Miadlikowska *et al.* 2006; Spataphora *et al.* 2006). La gran diversidad líquénica y el hecho de que algunos grupos fúngicos, como los Ostropales, contengan tanto hongos liquenizados como de vida libre, ha sugerido que la liquenización ocurrió en diferentes grupos y tiempos y que por lo tanto los líquenes son polifiléticos (Poelt 1994; Gargas *et al.* 1995; Lutzoni y Vilgalys 1995 a, b; Tehler 1996). Sin embargo, estudios recientes indican que la mayoría de éstos forma un grupo monofilético del cual evolucionaron secundariamente líneas importantes de hongos no liquenizados como los Eurotiomycetes (que incluye los géneros *Aspergillus* y *Penicillium*) y los Chaetothyriomycetes (Lutzoni *et al.* 2001, 2004; James *et al.* 2006; Miadlikowska *et al.* 2006).

Liquenología en México

El estudio de la diversidad líquénica de México es relativamente reciente, por un lado sólo fue un producto colateral de otras investigaciones y por otro, con la prevalencia de los trabajos sobre macrolíquenes (Herrera-Campos y Nash 2000). A partir de los esfuerzos del equipo de trabajo de Arizona State University, dirigido por el Dr. Thomas Nash III, se produjeron un primer catálogo actualizado de los líquenes de México con aproximadamente 1800 especies (Ryan *et al.* 1996) y la flora líquénica del Desierto Sonorense, en tres volúmenes, que incluye tanto microlíquenes como macrolíquenes de los estados de Baja California, Baja California Sur, Sonora, Chihuahua y Durango (Nash *et al.*, 2002, 2004, 2007) y a los cuales han de sumarse otras listas preliminares de Chiapas (Sipman y Wolf 1998), Oaxaca (Pérez-Pérez y Herrera-Campos 2004) y una de líquenes foliícolas de Puebla, Oaxaca y Veracruz resultado de un reciente inventario que produjo varias publicaciones (Bárceñas-Peña 2004; Herrera-Campos y Lücking 2002, 2003; Herrera-Campos *et al.* 2004 a, b, c, 2005).

Además de los pocos estudios florístico-taxonómicos, se han realizado algunos trabajos ecológicos con diferentes enfoques. Mojica-Guzmán y Johansen (1990) investigaron la sucesión de insectos en comunidades de líquenes y briofitas. La ecoquímica de líquenes sobre rocas mineras fue estudiada por Rodríguez y Rosales (1995). Czeuga *et al.* (1997) publicaron un trabajo sobre carotenoides en líquenes de México.

Debido a su sensibilidad a cambios abruptos en sus hábitats así como a la contaminación atmosférica (Nash 2008a; Purvis 1997; Brodo *et al.* 2001), los líquenes son usados en el monitoreo de contaminación ambiental (Hawksworth y Rose 1976; Hawksworth y Seaward 1990; Conti y Cecchetti 2001; Nimis *et al.* 2002). En países tropicales el uso de estos métodos ha sido limitado por el escaso conocimiento taxonómico y ecológico de estos organismos (Ferreira 1981; Bretschneider y Marcano 1995; Marcelli 1998; Monge-Nájera *et al.* 2002 a, b), siendo los trabajos de Zambrano *et al.* (2000, 2002) los únicos que han utilizado a los líquenes como monitores de la calidad del aire en la Cuenca de México y sus alrededores.

Asimismo, también son empleados como indicadores de bosques con altos valores de conservación y para la identificación y mapeo de sitios críticos de biodiversidad. En México, el trabajo de Pérez-Pérez (2005) muestra la diversidad y ecología de macrolíquenes en bosques con diferente manejo forestal en el estado de Oaxaca, sugiriendo que las prácticas forestales, empleadas en la zona estudiada, permiten la dispersión, establecimiento, crecimiento y conservación de los macrolíquenes cortícolas, en contraste con los efectos simplificadores de reducción de especies y pérdida de abundancia producidos por el manejo forestal industrializado.

Líquenes del Pedregal de San Ángel

El Pedregal de San Ángel es uno de los pedregales o malpaíses más conocidos de México, resultado de la erupción volcánica del Xitle aproximadamente en el año 300 a.C. se extendía en el Distrito Federal desde las faldas del Ajusco hasta los alrededores de las actuales Delegaciones Tlalpan, Coyoacán, Magdalena Contreras y Álvaro Obregón con una superficie aproximada de 80 km², viéndose extremadamente fragmentado por el desarrollo de la ciudad y quedando reducido a un área de 237.3 ha, hoy protegida en Ciudad Universitaria y conocida como Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA).

Su flora pertenece a la Provincia de la Altiplanicie de la Región Xerofítica Mexicana (Rzedowski 1978) y al parecer las asociaciones establecidas son únicas en el mundo (Rojo y Rodríguez 2002).

La heterogeneidad topográfica y altitudinal dio origen a distintas comunidades vegetales como bosques de aile, de pino, de encino y matorrales de encino, así como a una variedad de microambientes, por lo que algunas especies se restringieron a la parte más alta y húmeda, otras a grietas y otras más a la superficie de las rocas (Rzedowski 1978; Rojo y Rodríguez 2002; <http://www.repsa.unam.mx/>).

A pesar de ser una región muy conocida en el país, hasta la fecha su flora líquénica no había sido estudiada. Este trabajo presenta una lista preliminar (Tabla 1) de los líquenes más conspicuos del área de amortiguamiento de la REPSA, en particular del Jardín Botánico del IBUNAM y de los camellones localizados frente a la Facultad de Ciencias, producto de un proyecto recientemente iniciado cuyo objetivo principal es dar cuenta de las preferencias microambientales de los líquenes de la Reserva. Entre las especies hasta ahora documentadas, *Flavopunctelia flaventior* y *Punctelia subrudecta* han sido reportadas como raras o en peligro de extinción en otros países (Goward, 1996; Leshner *et al.* 2000), desafortunadamente, en México aún no se cuenta con una lista roja de especies líquénicas.

A la fecha se ha recopilado una lista de 30 especies (Tabla 1) de los Órdenes Lecanorales, Candelariales y Teloschistales, siendo el más abundante el orden Lecanorales con 77% del total. De las cinco Familias representadas (Candelariaceae, Lecideaceae, Parmeliaceae, Physciaceae y Teloschistaceae), el 61% de las especies corresponde a Parmeliaceae, la cual incluye a 4 de los doce géneros encontrados: *Canoparmelia*, *Flavopunctelia*, *Punctelia* y *Xanthoparmelia*. Éste último con el mayor número de especies (11) que representan el 36% del total de las especies recolectadas.

En cuanto a la proporción de formas de crecimiento, las formas foliosas dominan el paisaje, tanto en roca como en corteza, representando el 80% de la recolección, sin embargo es de esperarse que la proporción de líquenes costrosos aumente al incluirse muestreos de ambientes más restringidos como huecos e incluso suelo en las grietas de las rocas. Por otra parte, es de notar la ausencia de especies con forma de crecimiento fruticoso.

Tabla 1. Lista preliminar de especies líquénicas de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Angel
 FC = forma de crecimiento: 1 costroso; 2 folioso. S = sustrato: re roca expuesta; c corteza.

Especie	Orden	Familia	FC	S
<i>Caloplaca citrina</i> (Hoffm.) Th. Fr.	Teloschistales	Teloschistaceae	1	re
<i>Caloplaca cf. velana</i> (A. Massal.) Du Rietz	Teloschistales	Teloschistaceae	1	re
<i>Candelaria concolor</i> (Dicks.) B. Stein.	Candelariales	Candelariaceae	2	c
<i>Candelaria</i> sp.	Candelariales	Candelariaceae	2	c
<i>Candelina submexicana</i> de Lesd.	Candelariales	Candelariaceae	1	re
<i>Candelariella</i> sp.	Candelariales	Candelariaceae	1	c
<i>Canoparmelia carneopruinata</i> (Zahlbr.) Elix & Hale	Lecanorales	Parmeliaceae	2	c
<i>Canoparmelia texana</i> (Tuck.) Elix & Hale	Lecanorales	Parmeliaceae	2	c
<i>Flavopunctelia flaventior</i> (Stirt.) Hale	Lecanorales	Parmeliaceae	2	c
<i>Flavopunctelia soledica</i> (Nyl.) Hale	Lecanorales	Parmeliaceae	2	c
<i>Flavopunctelia</i> sp.	Lecanorales	Parmeliaceae	2	c
<i>Heterodermia albicans</i> (Pers.) Swinscow & Krog	Lecanorales	Physciaceae	2	c
<i>Heterodermia pseudospeciosa</i> (Krurok.) W. L. Culb.	Lecanorales	Physciaceae	2	c
<i>Lecidea</i> sp	Lecanorales	Lecideaceae	1	re
<i>Lepraria</i> sp	Insertae sedis	Insertae sedis	1	c
<i>Punctelia perreticulata</i> (Räsänen) G. Wilh. & Ladd.	Lecanorales	Parmeliaceae	2	c
<i>Punctelia subrudecta</i> (Nyl.) Krog	Lecanorales	Parmeliaceae	2	c
<i>Physcia aipolia</i> (Humb.) Fűrnrrohr	Lecanorales	Physciaceae	2	c
<i>Physcia crista</i> Nyl.	Lecanorales	Physciaceae	2	c
<i>Xanthoparmelia amableana</i> (Gyeln.) Hale	Lecanorales	Parmeliaceae	2	re
<i>Xanthoparmelia coloradoensis</i> (Gyeln.) Hale	Lecanorales	Parmeliaceae	2	re
<i>Xanthoparmelia conspersa</i> (Ach.) Hale	Lecanorales	Parmeliaceae	2	re
<i>Xanthoparmelia incerta</i> (Kurok. & Filson) Elix & J. Johnst	Lecanorales	Parmeliaceae	2	re
<i>Xanthoparmelia isidiigera</i> (Müll. Arg.) Elix & J. Johnst	Lecanorales	Parmeliaceae	2	re
<i>Xanthoparmelia lineola</i> (E. C. Berry) Hale	Lecanorales	Parmeliaceae	2	re
<i>Xanthoparmelia subcumberlandia</i> Elix & T. H. Nash	Lecanorales	Parmeliaceae	2	re
<i>Xanthoparmelia mexicana</i> (Gyeln.) Hale	Lecanorales	Parmeliaceae	2	re
<i>Xanthoparmelia neoconspersa</i> (Gyeln.) Hale	Lecanorales	Parmeliaceae	2	re
<i>Xanthoparmelia tinctina</i> (Maheu & Gillet) Hale	Lecanorales	Parmeliaceae	2	re
<i>Xanthoparmelia plittii</i> (Gyeln.) Hale	Lecanorales	Parmeliaceae	2	re

La mitad de las especies reportadas crece en corteza y la mitad en roca, prevaleciendo en ambos sustratos las especies de la familia Parmeliaceae. La alta proporción de parmeliáceos saxícolas se debe a la preponderancia del género *Xanthoparmelia* en este sustrato. En corteza los géneros más comunes son *Canoparmelia*, *Flavopunctelia* y *Punctelia* (Parmeliaceae), *Heterdermia* y *Physcia* (Physciaceae), además de *Candelaria* (Candelariaceae). Los líquenes costrosos que destacan corresponden a las familias Teloschistaceae y Candelariaceae, de la primera el género *Caloplaca* es el más abundante en roca y de la segunda sobresale el género *Candelina*; mientras que en corteza *Candelariella* es la costra encontrada más frecuentemente.

No obstante el carácter preliminar de este tratamiento, nos lleva a suponer que el Pedregal alberga una diversidad líquénica potencialmente alta (ver figuras 1-5), debido a la preservación de diversos microhábitats, lo que nos permite valorarlo como un posible refugio para algunas especies, considerando su localización en una zona de la meseta central donde la vegetación natural ha sido severamente alterada y sometida a una alta contaminación atmosférica; factor que, por otra parte, afecta particularmente la presencia de especies sensibles como las del género *Usnea*, aún no encontradas en la zona, por lo que también podría utilizarse como una región de referencia en estudios de calidad de aire que empleen a los líquenes como bioindicadores.

Agradecimientos

Los autores agradecen a la Dra. Ester Gaya, Duke University, por su asistencia en la determinación de las especies del género *Caloplaca*, a los fotógrafos Biól. Carmen Loyola Blanco y Arq. Psj. Pedro Camarena y al Jardín Botánico del Instituto de Biología, UNAM por las facilidades otorgadas para el desarrollo de este proyecto.

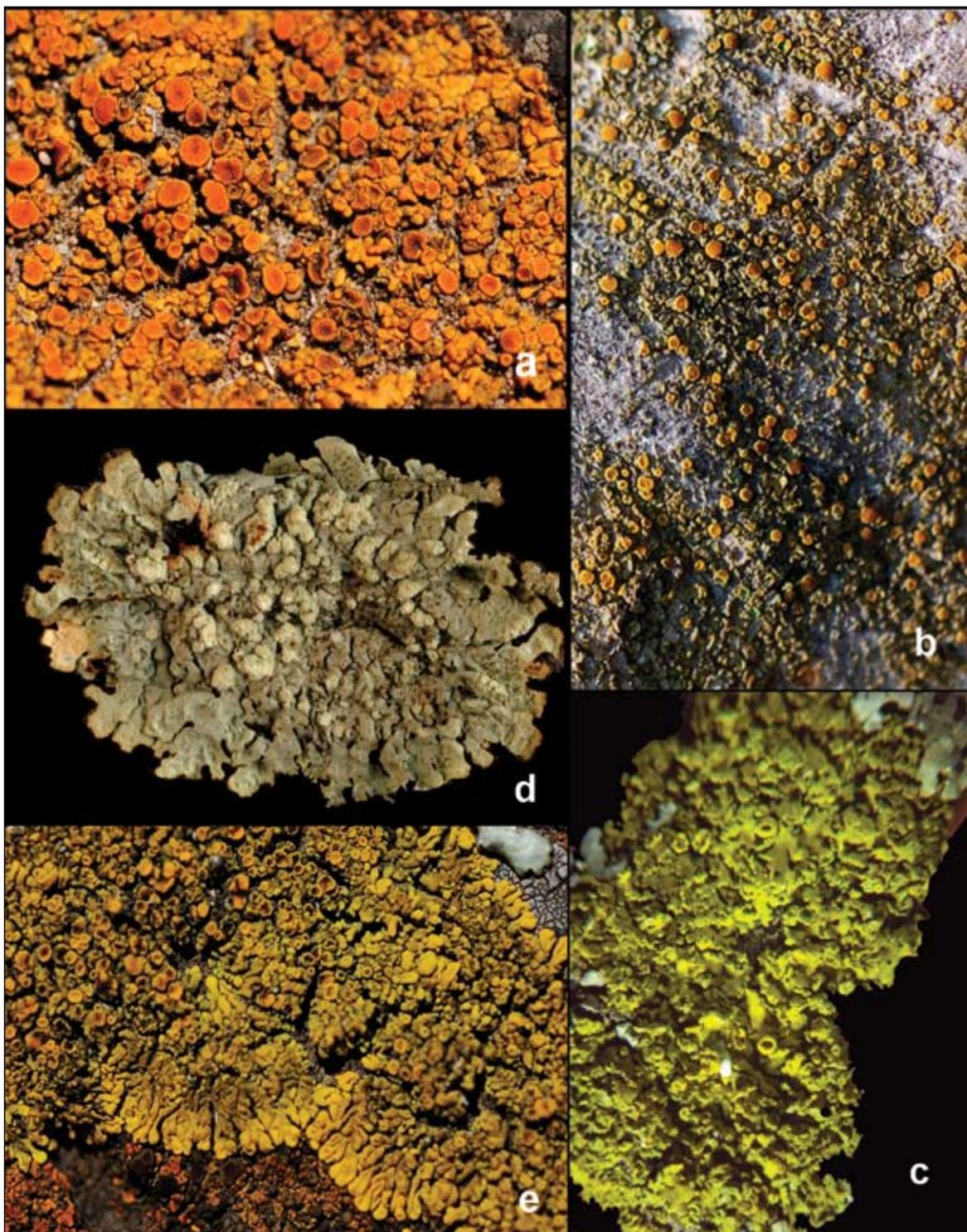


Fig. 1. a) *Caloplaca* sp. b) *Candelaria* sp. c) *Candelaria concolor*. d) *Canoparmelia carneopruinata*. e) *Candelina submexicana*.
Fotos: a, b, e: Camarena y Herrera-Campos; d: Loyola y Herrera-Campos, c: Herrera-Campos.

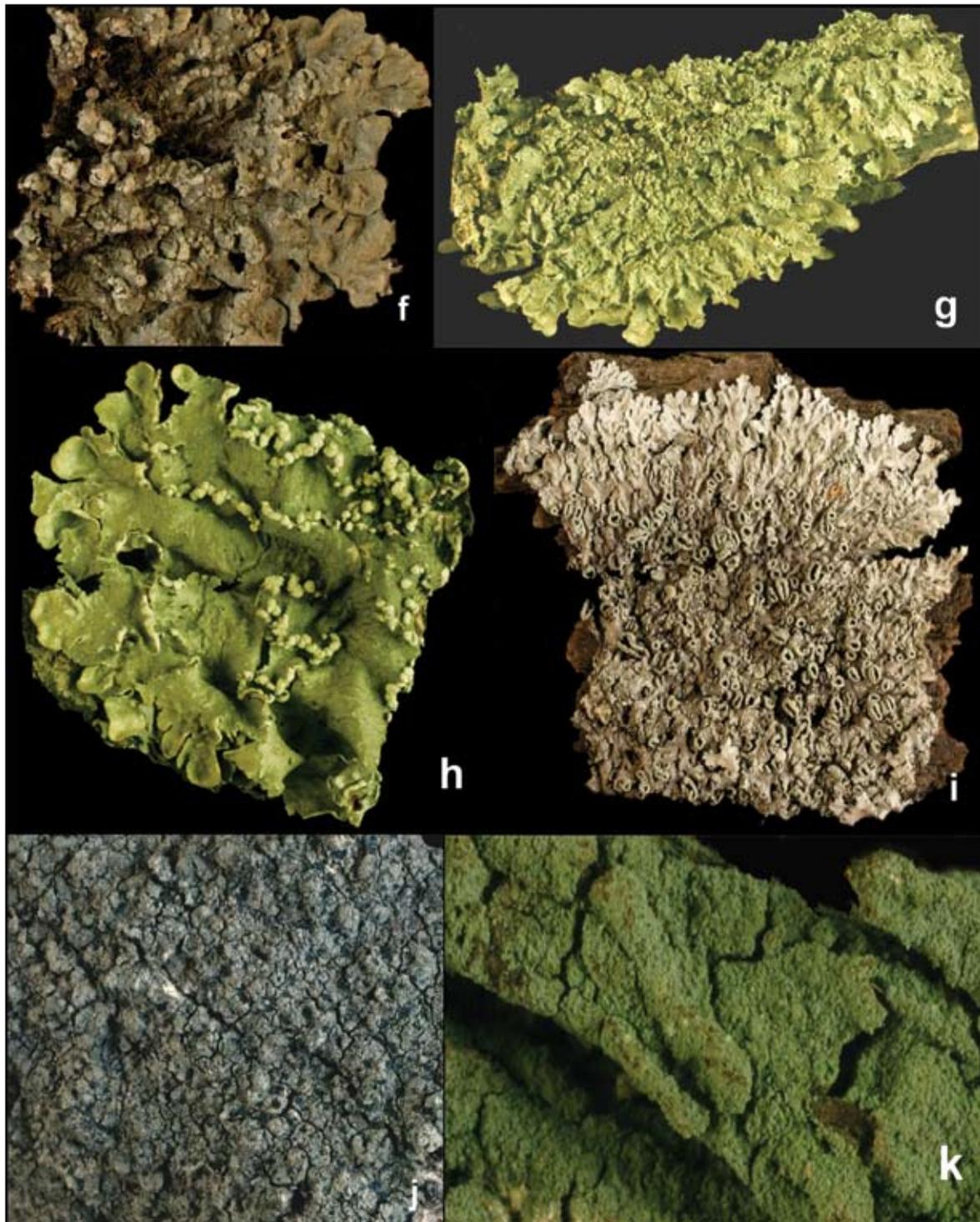


Fig. 2. f) *Canoparmelia texana*. g) *Flavopunctelia flaventior*. h) *Flavopunctelia soledica*. i) *Heterodermia pseudospeciosa*. j) *Lecidea* sp. k) *Lepraria* sp.

Fotos: Loyola y Herrera-Campos

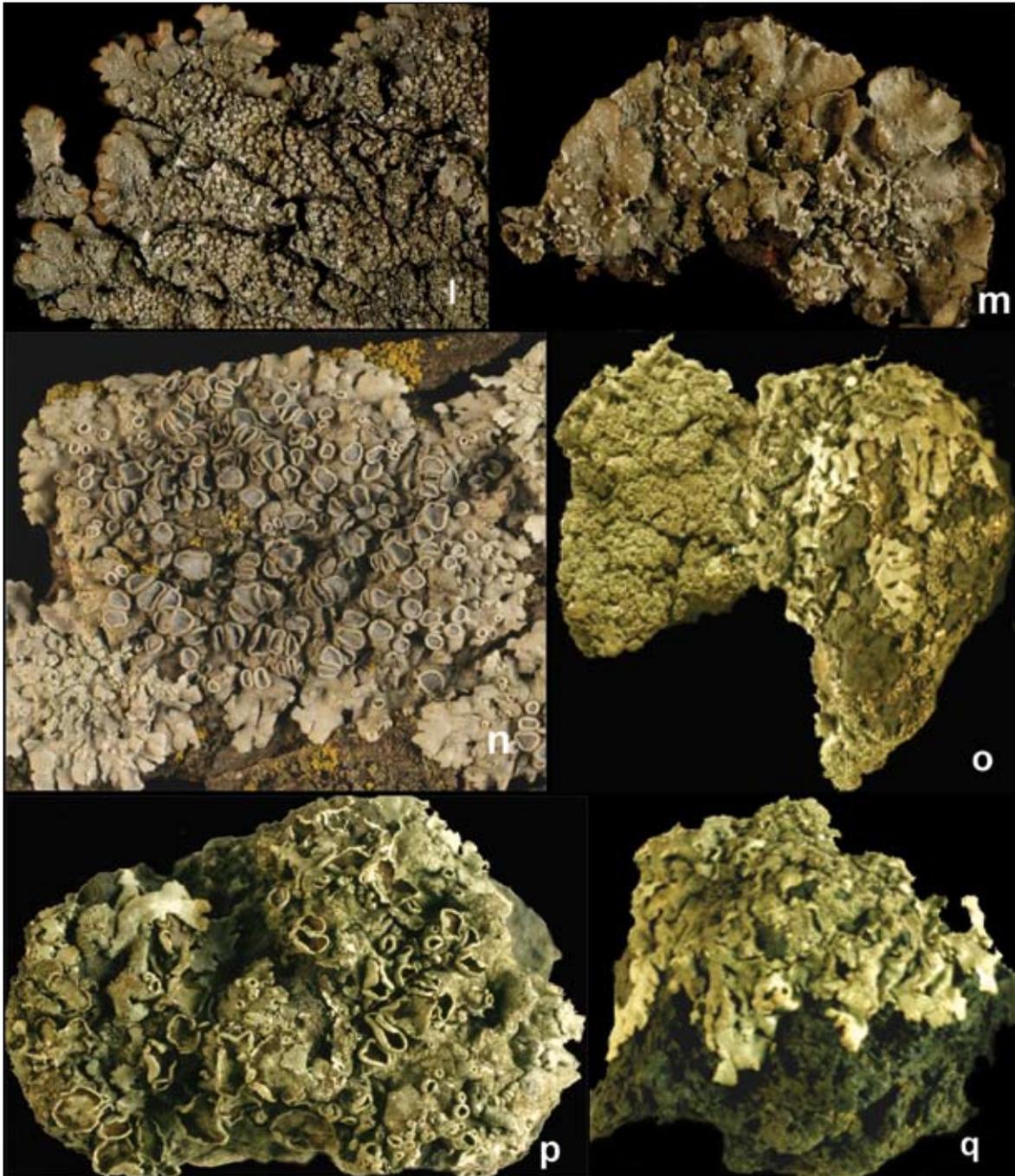


Fig. 3. l) *Punctelia perreticulata*. m) *Punctelia subrudecta*. n) *Physcia aipolia*. o) *Xanthoparmelia conspersa*. p) *Xanthoparmelia lineola*. q) *Xanthoparmelia mexicana*.

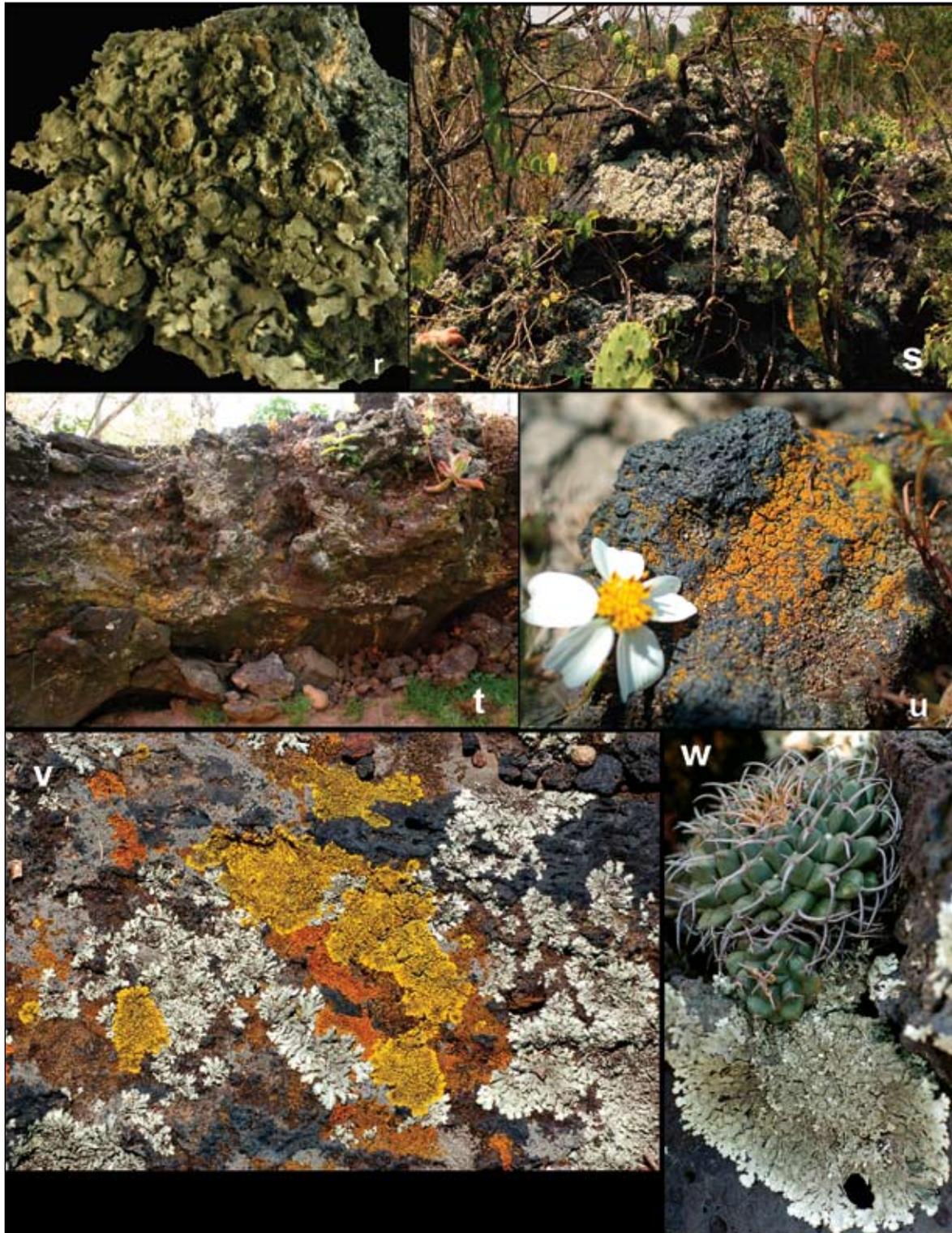


Fig. 4. r) *Xanthoparmelia plittii*. Crecimiento de líquenes saxícolas: s) *Xanthoparmelia* sp., t) Aspecto general de distintas especies saxícolas, u) *Caloplaca* sp., v) Comunidad saxícola de *Candelina* y *Xanthoparmelia*. w) *Xanthoparmelia* sp. Fotos: r,t, v: Loyola y Herrera-Campos; s, u, w: Camarena y Herrera-Campos



Fig. 5. Aspecto del crecimiento de líquenes cortícolas. x) *Candelaria* sp. en *Opuntia* sp. y-z') Comunidad de *Candelaria* sp., *Heterodermia* spp. y *Physcia* spp. en *Eysenhardtia polystachya* (y) y *Fraxinus uhdei* (z,z').
Fotos: x, y: Camarena y Herrera-Campos; z, z': Loyola y Herrera-Campos.

Literatura citada

- AHMADJIAN, V. 1987. Coevolution in lichens. *Annals of New York Academy of Sciences* **503**: 307-315.
- AHMADJIAN, V. 1993. The lichen photobiont –what can it tell us about lichen systematics? *The Bryologist* **96**:310-313.
- AHMADJIAN, V. Y S. PARACER. 1986. Symbiosis. An Introduction to Biological Associations. Hanover University Press, New England.
- BÁRCENAS-PEÑA, A. 2004. Los líquenes folícolos como indicadores de la zonación altitudinal y efecto de elevación de masas en el Volcán San Martín Tuxtla, Veracruz, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Morelos, México.
- BARRENO, R. E., M. A., HERRERA-CAMPOS, F. GARCÍA-BREIJO, F. GASULLA Y J. REIG-ARMIÑANA. 2008. Non-photosynthetic bacteria associated to cortical structures on *Ramalina* and *Usnea* thalli from Mexico. Miscellaneous Publication No. 2008. American Bryological and Lichenological Society and International Association for Lichenology, Tempe AZ. p6.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, F., A. MÜLLER, Y M. F. SCHMITZ, 1990. Líquenes fijadores de nitrógeno atmosférico. *Ecología* **4**: 131–141.
- BRETSCHNEIDER, S. Y V. MARCANO. 1995. Utilización de líquenes como indicadores de contaminación por metales pesados y otros agentes en el valle de Mérida. *Rev. For. Venezolana* **1**: 35–36.
- BRODO, I., S. D. SHARNOFF Y S. SHARNOFF. 2001. Lichens of North America. Yale University Press. New Haven and London.
- COLEY, P. D. Y T. A. KURSAR, 1996. Causes and consequences of epiphyll colonization. P.p. 337–362. En: Mulkey, S. S., Chazdon, R. L. y Smith, A. P. (eds.). Tropical Forest Plant Ecophysiology. Chapman & Hall, New York.
- CONTI, M. E. Y CECCHETTI, G. 2001. Biological monitoring: lichens as bioindicators of air pollution assessment. A review. *Environm. Pollut* **114**: 471–492.
- CULBERSON, W. L. 1969. Chemical and botanical guide to lichen products. Chapel Hill. The University of Carolina Press.
- CULBERSON, W. L. 1970. Chemosystematics and ecology of lichen-forming fungi. *Annual Review of Ecology and Systematics* **1**: 153-170.
- CULBERSON, W. L. 1986. Chemistry and sibling speciation in the lichen-forming fungi: ecological and biological considerations. *The Bryologist* **89**: 123-131.
- CULBERSON, W. L. Y C. F., CULBERSON. 1994. Secondary metabolites as a tool in ascomycete systematics: Lichenized Fungi. Pp. 155-163. En: Hawksworth, D. L. (ed.) Ascomycete Systematics. Problems and Perspectives in the Nineties. NATO ASI Series. Series A: Life Sciences Vol. 269. Plenum Press, New York.
- CZEZUGA, B., B. D. RYAN, R. W. SPJUT, J. A. W. FLOCK, W. A. WEBER, C. W. BEASLEY, R. E. SHOWMAN, R. D. WORTHINGTON Y V. L. BOUCHER. 1997. Carotenoids in lichens from the United States of America and Mexico. *Feddes Repertorium* **108**: 401-417.
- ELIX, J. A. 1996. Biochemistry and secondary metabolites. P.p. 154-180. En Lichen Biology. T. H. Nash III (ed.) New York. Cambridge University Press.
- ERIKSSON, O. E., H. O. BARAL, R. S. CURRAH, K. HANSEN, C. P. KURTZMAN, T. LAESSOE, G. RAMBOLD, 2002: Notes on Ascomycete systematics Nos. 3303-3579. *Myconet* **8**: 1-26.
- FERREIRA, M. E. M. C. 1981. Estudo Biogeografico de Liguens como Indicadores de Poluicao do Ar em Cubatao. Masters Thesis, Department of Geography, University of Sao Paulo.
- FRITZ-SHERIDAN, R. P. 1988. Nitrogen fixation on a tropical volcano, La Soufriere: nitrogen fixation by the pioneer lichen *Dictyonema glabratum*. *Lichenologist* **20**: 96–100.
- FORMAN, R. T. T. 1975. Canopy lichens with blue-green algae: a nitrogen source in a Colombian rain forest. *Ecology* **56**: 1176–1184.
- GARGAS, A., DEPRIEST, P. T., GRUBE, M. Y TEHLER, A. 1995. Multiple origins of lichen symbioses in fungi suggested by SSU rDNA phylogeny. *Science* **268**: 1492–1495.
- GOWARD, T. Y A. ARSENAULT. 2000. Inland old-growth rain forests: Safe havens for rare lichens? P.p. 759-766. En: Darling, L. M. (ed.) Proceedings of Conference on the Biology and Management of Species and Habitats at Risk, Kamloops, B. C. Vol. II. B. C. Ministry of Environment, Lands and Parks, Victoria, B. C. & College of the Caribou, Kamloops, B.C.
- GOWARD, T. 1996. Lichens of British Columbia: rare species and priorities inventory. British Columbia Ministry

- of Forests Research Branch. British Columbia Ministry of Environment, Lands and Parks Habitat Protection Branch, Victoria, British Columbia. Work Paper. 08/996.
- HALE, M., JR. 1983. The biology of lichens. London. Edward Arnold.
- HAWKSWORTH, D. L. Y F. ROSE. 1976. Lichens as Pollution Monitors. Edward Arnold, London.
- HAWKSWORTH, D. L. Y SEAWARD, M. R. D. 1990. Twenty-five years of lichen mapping in Great Britain and Ireland. *Stuttg. Beitr. Naturk. Ser. A.* **456**: 5–10.
- HERRERA-CAMPOS, M. A. Y T. H. NASH III. 2000. Sistemática, diversidad y filogenia de líquenes. P.p. 305-329. En: Hernández, H. M., A. N. García Aldrete, F. Álvarez y M. Ulloa (eds.) Enfoques contemporáneos para el estudio de la biodiversidad. Instituto de Biología, UNAM. México.
- HERRERA-CAMPOS, M. A. Y R. LÜCKING. 2002. The foliicolous lichen flora of Mexico. I. New species from Los Tuxtlas Tropical Biology Station, Veracruz. *Lichenologist* **34**: 211-222.
- HERRERA-CAMPOS, M. A. Y R. LÜCKING. 2003. The foliicolous flora of Mexico. II. New species from the montane forest in Oaxaca and Puebla. *The Bryologist* **106** (1):1-8.
- HERRERA-CAMPOS, M. A., R. LÜCKING Y S. HUHNDORF. 2004 a. The foliicolous lichen flora of Mexico. IV: a new species of *Pyrenothrix*. *Mycologia* **97**:356-361.
- HERRERA-CAMPOS, M. A., P. M. COLÍN, A. BARCENAS PEÑA Y R. LÜCKING. 2004 b. The foliicolous lichen flora of Mexico. III. New species from Volcán San Martín Tuxtla (Sierra de Los Tuxtlas), Veracruz, with notes on *Fellhanera santessonii*. *Phyton (Horn)* **44**: 167-318.
- HERRERA-CAMPOS, M. A., R. LÜCKING, R. E. PÉREZ-PÉREZ, A. CAMPOS, P.M. COLÍN Y A. BARCENAS PEÑA, 2004 c. The foliicolous lichen flora of Mexico. V. Biogeographical affinities, altitudinal preferences, and an updated checklist of 293 species. *The Lichenologist* **36**:309-327.
- HERRERA-CAMPOS, M. A., S. HUHNDORF Y R. LÜCKING. 2005: The foliicolous lichen flora of Mexico IV: a new foliicolous species of *Pyrenothrix* (Chaetothyriales: Pyrenothrichaceae). - *Mycologia* **97**(2): 356-361.
- HIBBETT, D. S., BINDER, M., BISCHOFF, J. F., BLACKWELL, M., CANNON, P. F., ERIKSSON, O. E., HUHNDORF, S., JAMES, T., KIRK, P. M., LÜCKING, R., LUMBSCH, H. T., LUTZONI, F., MATHENY, P. B., MCLAUGHLIN, D. J., POWELL, M. J., REDHEAD, S., SCHOCH, C. L. *et al.* 2007. A higher-level phylogenetic classification of the Fungi. *Mycological Research* **111**: 509-547.
- HOFSTETTER, V., J. MIADLIKOWSKA, F. KAUFF, F. LUTZONI. 2007. Phylogenetic comparison of protein-coding versus ribosomal RNA-coding sequence data: A case study of the Lecanoromycetes (Ascomycota). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **44**: 412-426.
- JAMES, T. Y., KAUFF, F., SCHOCH, C., MATHENY, P. B., HOFSTETTER, V., COX, C. J., CELIO, G., GUIEDAN, C., FRAKER, E., MIADLIKOWSKA, J., LUMBSCH, H. T., RAUHUT, A., REEB, V., ARNOLD, A. E., AMTOFT, A., STAJICH, J. E., HOSAKA, K., SUNG, G.-H., JOHNSON, D., O'ROURKE, B., BINDER, M., CURTIS, J. M., SLOT, J. C., WANG, Z., WILSON, A. W., SCHÜSSLER, A., LONGCORE, J. E., O'DONNELL, K., MOZLEY-STANDRIDGE, S., PORTER, D., LETCHER, P. M., POWELL, M. J., TAYLOR, J. W., WHITE, M. M., GRIFFITH, G. W., DAVIES, D. R., SUGIYAMA, J., ROSSMAN, A. Y., ROGERS, J. D., PFISTER, D. H., HEWITT, D., HANSEN, K., HAMBLETON, S., SHOEMAKER, R. A., KOHLMAYER, J., VOLKMANN-KOHLMEYER, B., SPOTTS, R. A., SERDANI, M., CROUS, P. W., HUGHES, K. W., MATSUURA, K., LANGER, E., LANGER, G., UNTEREINER, W. A., LÜCKING, R., BÜDEL, B., GEISER, D. M., APTROOT, A., BUCK, W. R., COLE, M. S., DIEDERICH, P., PRINTZEN, C., SCHMITT, I., SCHULTZ, M., YAHR, R., ZAVARZIN, A., HIBBETT, D. S., LUTZONI, F., MCLAUGHLIN, D. J., SPATAFORA, J. W. Y VILGALYS, R. 2006. Reconstructing the early evolution of the fungi using a six gene phylogeny. *Nature* **443**: 818–822.
- JONES, D. 1988. Lichens and Pedogenesis. P.p. 109-126. En Handbook of Lichenology. M. Galum (ed.). CRC Press, Boca Raton, Florida .
- KNOPS, J. M. H. Y T. H. NASH III. 1996. The influence of epiphytic lichens on the nutrient cycling of an oak woodland. *Ecological Monographs* **66** (2): 159-179.
- LAWREY, D. J. 1984. Biology of lichenized fungi. New York. Praeger.
- LESHER, R., CH. DERR, Y L. GEISER, 2000. Management recommendations for survey and manage Lichens. United States Department of Agriculture. Forest Service. Bureau of Land Management. United States Department of Interior.
- LONGTON, R. E. 1992. The role of bryophytes and lichens in terrestrial ecosystems. P.p. 32–76. En Bates, J. W. y Farmer, A. M. (eds.). Bryophytes and Lichens in a Changing Environment. Clarendon Press, Oxford.

- LÜCKING, R., E. SÉRUSIAUX Y A. VĚZDA. 2005. Phylogeny and systematics of the lichen family Gomphillaceae (Otopales) inferred from cladistic analysis of phenotype data. *The Lichenologist* **37**: 123-170.
- LUTZONI, F. Y R. VILGALYS. 1995 a. Omphalina (Basidiomycota, Agaricales) as a model system for the study of coevolution in lichens. *Cryptogamic Botany* **5**: 71-81.
- LUTZONI, F. Y R. VILGALYS. 1995 b. Integration of morphological and molecular data sets in estimating fungal phylogenies. *Cryptogamic Botany* **73** (Supp. 1): S649-S659.
- LUTZONI, F., M. PAGEL Y V. REEB. 2001. Major fungal lineages are derived from lichen symbiotic ancestors. *Nature* **411**: 937-940.
- LUTZONI *et al.* (más de 40 autores). 2004. Assembling the fungal tree of life: progress, classification, and evolution of subcellular traits. *American Journal of Botany* **91**: 1446-1480.
- MARCELLI, M. P. 1998. History and current knowledge of Brazilian lichenology. P.p. 25-45. En: Marcelli, M. P. y M. R. D. Seaward (eds.) Lichenology in Latin America. History, current knowledge and application. São Paulo: CETESB.
- MIADLIKOWSKA, J., KAUFF, F., HOFSTETTER, V., FRAKER, E., GRUBE, M., HAFELLNER, J., REEB, V., HODKINSON, B. P., KUKWA, M., LÜCKING, R., HESTMARK, G., OTALORA, M. G., RAUHUT, A., BÜDEL, B., SCHEIDEGGER, C., TIMDAL, E., STENROOS, S., BRODO, I., PERLMUTTER, G. B., ERTZ, D., DIEDERICH, P., LENDEMER, J. C., TRIPP, E., YAHR, R., MAY, P., GUEIDAN, C., ARNOLD, A. E., ROBERTSON, C. Y LUTZONI, F. 2006. New insights into classification and evolution of the Lecanoromycetes (Pezizomycotina, Ascomycota) from phylogenetic analyses of three ribosomal RNA- and two protein-coding genes. *Mycologia* **98**: 1088-1103.
- MOJICA-GUZMÁN, A. Y R. M. JOHANSEN. 1990. Successional studies of thrips (Insecta) in lichens and mosses from five localities at the Sierra Madre Oriental from the state of Hidalgo, Mexico. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, ser. Zool.* **61**: 197-256.
- MONGE-NAJERA, J., M. I. GONZÁLEZ, M. R. ROSSI Y V. H. MÉNDEZ-ESTRADA. 2002 a. Twenty years of lichen cover change in a tropical habitat (Costa Rica) and its relation with air pollution. *Revista Biología Tropical* **50**: 309-319.
- MONGE-NAJERA, J., M. I. GONZÁLEZ, M. R. ROSSI Y V. H. MÉNDEZ-ESTRADA. 2002 b. A new method to assess air pollution using lichens as bioindicators. *Revista Biología Tropical* **50**: 321-325.
- NADKARNI, N. M. 2000. Colonization of stripped branch surfaces by epiphytes in a lower montane cloud forest, Monteverde, Costa Rica. *Biotropica* **32**: 358-363.
- NADKARNI, N. M. Y T. J. MATELSON. 1992. Biomass and nutrients dynamics of epiphytic litterfall in a neotropical montane rain forest, Costa Rica. *Biotropica* **24**: 24-30.
- NASH III, T. H., B. D. RYAN, C. GRIES Y F. BUNGARTZ (EDS). 2002. Lichen Flora of the Greater Sonoran Desert. Vol. 1. Lichens Unlimited. Arizona State University. Tempe, Arizona. 532 pp
- NASH, T. H., B. D. RYAN, P. DIEDERICH, C. GRIES Y F. BUNGARTZ (EDS). 2004. Lichen Flora of the Greater Sonoran Desert. Vol. 2. Lichens Unlimited. Arizona State University. Tempe, Arizona. 742 pp.
- NASH, T. H., C. GRIES Y F. BUNGARTZ (EDS). 2007. Lichen Flora of the Greater Sonoran Desert. Vol. 3. Lichens Unlimited. Arizona State University. Tempe, Arizona. 567 pp.
- NASH III, T. H. 2008 a. Introduction. P.p.1-8. En: T. H. Nash III (ed.). Lichen Biology. 2nd. ed. Cambridge University Press, United Kingdom.
- NASH III, T. H. 2008 b. Nitrogen, its metabolism and potential contribution to ecosystems. P.p.216-233. En: T. H. Nash III (ed.). Lichen Biology. 2nd. ed. Cambridge University Press, United Kingdom.
- NASH III, T. H. 2008 c. Nutrients, elemental accumulation, and mineral cycling. En: T. H. Nash III (ed.). Lichen Biology. pp.234-251. 2nd. ed. Cambridge University Press, United Kingdom.
- NIMIS, P. L., C. SCHEIDEGGER Y P. A. WOLSELEY. (EDS.) 2002. Monitoring with Lichens Monitoring Lichens. Nato Science Series. IV. Earth and Environmental Sciences, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- PÉREZ-PÉREZ, R. E. Y M. A. HERRERA-CAMPOS. 2004. Macrolíquenes de los bosques de la Sierra de Juárez. P.p.327-332. En: García-Mendoza, A., M. J. Ordóñez y M. A. Briones (eds.). Biodiversidad Oaxaca. Instituto de Biología, UNAM, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza- World Wildlife Fund (WWF), México.
- PÉREZ-PÉREZ, R. E. 2005. Impacto del manejo forestal en los macrolíquenes cortícolas de *Pinus patula* (SCLH. &

- CHAM) en la Sierra de Juárez, Oaxaca. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Morelos, México.
- PÓCS, T. 1980. The epiphytic biomass and its effect on the water balance of two rain forest types in the Uluguru Mountains (Tanzania, East Africa). *Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae* **26**: 143–167.
- POELT, J. 1994. Different species types in lichenized ascomycetes. P.p. 273-278. En: Hawksworth, D. L. (ed.) *Ascomycetes Systematics: Problems and Perspectives*. Plenum Press, New York.
- PURVIS, O. W. 1997. The species concept in lichens. P.p. 109-133. En: Claridge M. F., H. A. Dawah y M. R. Wilson (eds.) *The units of biodiversity*. New York: Chapman.
- RESERVA ECOLÓGICA DEL PEDREGAL DE SAN ÁNGEL REPSA. <http://www.repsa.unam.mx/>
- RODRÍGUEZ, V. A. Y S. R. ROSALES. 1995. Estudio químico de líquenes procedentes de una zona minera abandonada en Michoacán, México. *Revista Forestal Venezolana* **1**: 38.
- ROJO, A. Y J. RODRÍGUEZ. 2002. La flora del Pedregal de San Ángel. SEMARNAT, Instituto de Ecología. México. 95 pp.
- RYAN, B., T. H. NASH III Y M. A. HERRERA-CAMPOS. 1996. <http://lichen.la.asu.edu/sonoran.desert/checkmex/>
- RZEDOWSKI, J. 1978. Vegetación de México. Editorial Limusa, México, D. F. 431. pp
- SCOTT, G. D. 1973. Evolutionary aspects of symbiosis. En V. Ahmadjian. y M. Hale (eds.), *The Lichens*. New York. Academic Press.
- SEAWARD, M. R. D. 2008. Environmental role of lichens. En: T. H. Nash III (ed.). *Lichen Biology*. pp.274-298. 2nd. Ed. Cambridge University Press, United Kingdom.
- SIPMAN, H. J. M. Y H. D. WOLF. 1998. Provisional checklist for the lichens of Chiapas. *Acta Botanica Mexicana* **45**:1-29.
- TEHLER, A. 1983. The genera *Dirina* and *Roccellina* (Roccellaceae). *Opera Botanica* **70**: 1-86.
- TEHLER, A. 1996. Systematics, phylogeny and classification. P.p.217-239. En: Nash III, T. H. (ed.) *Lichen Biology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- ZAMBRANO, A., T. H. NASH III Y M. A. HERRERA-CAMPOS, 2000. Lichen decline in Desierto de los Leones, Mexico City. *Bryologist* **103**:428-441.
- ZAMBRANO, A., T. H. NASH, Y M. A. HERRERA-CAMPOS. 2002. Lichen and air pollution in the forests surrounding Mexico City. P.p. 283-297. En: M. Fenn, L. I. De Bauer y T. Hernández-Tejeda (eds). *Urban Air Pollution and Forests: Resources at Risk in the Mexico City Air Basin*. Springer Verlag, New York.