

# Caracterización ecofisiológica de la especie liquénica *Cetraria islandica* en la Sierra de Guadarrama



Trabajo de Fin de Grado.

Julio 2016

**AUTORA: MARÍA MARTÍNEZ RÍOS**

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID, FACULTAD DE C.BIOLÓGICAS (MENCIÓN AMBIENTAL)

**TUTORA: ANA PINTADO VALVERDE**

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID, FACULTAD DE FARMACIA, DPTO. BIOLOGÍA VEGETAL

Firma manuscrita en tinta azul de Ana Pintado Valverde.



## ÍNDICE

RESUMEN.....	1
INTRODUCCIÓN.....	2
MATERIALES Y MÉTODOS.....	4
RESULTADOS.....	8
DISCUSIÓN.....	14
CONCLUSIONES.....	20
BIBLIOGRAFÍA.....	22

## RESUMEN

*Cetraria islandica* (L.) Ach. es uno de los componentes principales de la tundra brioliquénica alpina. Esta especie tiene una distribución ártico-alpina y mantiene poblaciones relictas en las altas montañas de la Península Ibérica. Aunque existe una abundante literatura sobre el comportamiento ecofisiológico de poblaciones polares y de montañas templadas, los datos sobre su funcionamiento en la región Mediterránea son aún escasos. Asumimos que se trata de una especie resistente a condiciones extremas, de crecimiento lento, adaptada a alta radiación y poca y esporádica disponibilidad de agua en verano. En este trabajo se ha evaluado la máxima capacidad de asimilación de CO<sub>2</sub> de esta especie, pero también se han caracterizado sus óptimos fotosintéticos en relación a la luz e hidratación. La población que se ha estudiado es la que coloniza la cumbre de Dos Hermanas de la Sierra de Guadarrama, alrededor de 2.200m de altitud. Los resultados obtenidos se han comparado con los conocidos de zonas polares y montañas templadas y con el más abundante y representativo de los líquenes epífitos del medio forestal de la misma región, *Pseudevernia furfurácea*. Se han determinado adaptaciones al microclima alpino y a las regiones polares y templadas.

**Palabras clave:** *Cetraria islandica*, ecofisiología, tundra, región Mediterránea, máxima capacidad de asimilación de CO<sub>2</sub>, óptimos fotosintéticos, Dos Hermanas, zonas polares y montañas templadas, adaptaciones.

## ABSTRACT

*Cetraria islandica* is one of the main components of the briolichenic alpine tundra. This species has an arctic-alpine distribution. In the Iberian Peninsula relict populations of this species can be found in the northern mountains and in the Central System. Although there is abundant literature on the ecophysiological behavior of polar and temperate mountains populations, data about its behaviour in the Mediterranean region are still scarce. We assume that this is a resistant species to extreme conditions, slow growth, adapted to high radiation and low and sporadic availability of water in summer. In this paper, it has been evaluated the maximum CO<sub>2</sub> assimilation capacity of this species, but also it has been characterized their photosynthetic optimum relative to light and hydration. The study population is colonizing the Guadarrama summit of Dos Hermanas, at around 2.200 m a.s.l. The results obtained were compared with those already known of polar regions and temperate mountains and they were compared with the performance of the most abundant and representative of the epiphytic lichens forest environment in the same region, *Pseudevernia furfuracea*. Adaptations to alpine

microclimate and the polar and temperate regions have been determined.

**Keywords:** *Cetraria islandica*, ecophysiological, tundra, Mediterranean region, maximum CO<sub>2</sub> assimilation capacity, photosynthetic optimum, Dos Hermanas, polar and alpine environments, adaptations.

## INTRODUCCIÓN

Las regiones alpinas son esenciales para entender de manera global el funcionamiento de los ecosistemas vegetales de alta montaña (Körner, 1999), constituidos por una variada flora de plantas vasculares y criptógamas, principalmente musgos y líquenes. Los ecosistemas alpinos son especialmente importantes desde el punto de vista de su distribución, pues son de extensión muy reducida en comparación con otros ecosistemas y se comportan como islas, según la teoría de McArthur & Wilson (1963).

Dentro del marco del cambio climático, existen tendencias generales a la disminución de la capacidad de secuestro de carbono atmosférico de los ecosistemas (Valladares et al., 2005) y al aumento de la radiación ultravioleta incidente sobre la superficie terrestre.

Los ecosistemas y especies de alta montaña son especialmente vulnerables al cambio climático, principalmente al calentamiento global (Watson et al., 1997). Es concretamente en el límite forestal, la frontera más importante desde el punto de vista de los sistemas forestales de alta montaña y zona de contacto entre los bosques y la tundra alpina, donde se espera que se produzcan los cambios más importantes. Un aumento de la temperatura, sumado a una disminución de la humedad del suelo, reduciría considerablemente la distribución de las especies vegetales de alta montaña o, incluso, provocaría extinciones locales, pues las especies aquí presentes no tendrían a dónde migrar si continúan cambiando los valores medios de los parámetros climáticos, ya que desaparecerían los hábitats con las condiciones extremas que caracterizan el microclima alpino. Por consiguiente, la situación espacial de estos sistemas vegetales podrá servir de indicador integrado y posiblemente temprano del cambio climático.

Los líquenes son un componente fundamental del ecosistema vegetal de la alta montaña y, muchas veces, también mayoritario. La elección de *Cetraria islandica* como objeto de estudio del presente trabajo está justificada por diversas razones. El “musgo de Islandia”, como se le conoce popularmente, se caracteriza por su coloración pardo-rojiza, por ser fruticuloso,

terrícola y por tener distribución ártico-alpina de bosques templados, restringiéndose a las montañas a medida que desciende la latitud. Con un amplio rango de distribución en zonas altas del Hemisferio Norte (aunque también presente en el hemisferio Sur), se trata de una especie cosmopolita (Renobales & Sallés, 2001). Por ello, es una especie representativa de su ambiente en general y, en particular, de las comunidades líquénicas de alta montaña.



**Figura 1.** Tundra oromediterránea de la cumbre Dos Hermanas (2.275 m), Sierra de Guadarrama, Madrid.

Fuente: propia.



**Figura 2.** *Cetraria islandica*. Recuperado de: [http://www.biopix.es/liquen-de-islandia-cetraria-islandica\\_photo-34454.aspx](http://www.biopix.es/liquen-de-islandia-cetraria-islandica_photo-34454.aspx)

En la Península Ibérica se encuentra distribuida en suelos ácidos, generalmente en ambientes de brezal con cierta humedad, y extendida, pero no abundante, por los sistemas montañosos del Norte y Centro (Fig. 1 y Fig. 2) (Renobales & Sallés, 2001). Si nos ceñimos a su presencia en la zona central de la península, es una especie vegetal de gran interés en la Sierra de Guadarrama, pues ésta representa uno de sus límites meridionales en su área de distribución.

A pesar de que el líquen de Islandia se ha estudiado ampliamente desde el punto de vista ecofisiológico, conociéndose su función y ecología, apenas hay estudios de su funcionamiento en la región Mediterránea. Teniendo en cuenta todas las razones aportadas anteriormente, junto con la importancia de *Cetraria islandica* en términos de biomasa y ecología en el nuevo Parque Nacional de la Sierra de Guadarrama, se ha considerado atractivo e interesante centrar dicho estudio en el funcionamiento de los ejemplares de esta especie que encuentran su hábitat en la tundra oromediterránea de la cumbre Dos Hermanas.

Los objetivos principales fijados para este trabajo se basan en caracterizar el comportamiento fotosintético de la especie de tundra brioliquénica alpina frente a factores ambientales decisivos como son la luz, la temperatura y el grado de hidratación del talo, ya que se trata de un organismo poiquilohídrico. Para ello se determinaron los máximos fotosintéticos, se caracterizaron los óptimos fotosintéticos de luz e hidratación y, finalmente, se estableció una relación entre fotosíntesis y contenido en pigmentos fotosintéticos.

Los resultados obtenidos sobre el funcionamiento ecofisiológico de *Cetraria islandica* en la montaña Mediterránea se compararon con los conocidos de zonas polares y montañas templadas. Además, se comparó su funcionamiento con el de la especie epífita más abundante y representativa del límite forestal de la misma región, *Pseudevernia furfuracea*.

La hipótesis de partida fue que *Cetraria islandica* mostraría adaptaciones específicas de su fisiología relacionadas con las zonas extremadamente expuestas de las zonas de cumbre que coloniza en la Sierra de Guadarrama, sobre todo en comparación con la especie epífita forestal *Pseudevernia furfuracea*. Se esperó también encontrar cambios con respecto a poblaciones de la misma especie y afines de latitudes más altas a partir de datos publicados.

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

Para realizar el presente estudio se recolectaron muestras de tres poblaciones de *Cetraria islandica* a 2275 m de altitud, aproximadamente, en la cumbre Dos Hermanas del Parque

Nacional de la Sierra de Guadarrama (Madrid). Al día siguiente, se llevaron las muestras al laboratorio y, de ellas, se seleccionó un talo de aproximadamente 1 gramo de peso por cada población, mediante una balanza de precisión (Sartorius, Alemania, 10 mg-220g). A continuación se realizó la revitalización de las muestras seleccionadas, proceso que tiene como objetivo homogeneizar su estado fisiológico antes de empezar a medir, intentando reducir así en la medida de lo posible el efecto de la historia individual de cada talo. Dicho proceso se realizó con agua mineral (sin clorina) para no dañar el alga del líquen, durante un periodo de tres días consecutivos. Para ello, se usó una cámara de cultivo (Fitotrón) con control de humedad, luz y temperatura. Las condiciones del ambiente en el que las muestras se revitalizaron fueron de ciclos de 12h luz/ 12h oscuridad, 12°C de temperatura, 70% de humedad relativa y 100  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  de luz fotosintéticamente activa (PPFD). Las muestras fueron medidas durante la primera semana tras la revitalización, para evitar así que más o menos días de reactivación pudieran tener algún tipo de efecto sobre el metabolismo.

Antes de comenzar con los experimentos, todas las muestras fueron hidratadas a saturación antes de realizar las medidas de intercambio de  $\text{CO}_2$ . Se hidrataron por pulverización con agua mineral durante 15 minutos. Posteriormente se pesó cada una de las tres muestras en la balanza de precisión, obteniendo así el valor de hidratación máxima (Hmax) de cada talo. A partir de aquí se realizaron dos procedimientos distintos, en los que la temperatura se mantuvo constante a 15°C, siendo las variables los parámetros de luz e hidratación.

En primer lugar, se realizaron los experimentos de deshidratación, que se llevaron a cabo durante tres días seguidos con el fin de conocer la evolución de la fotosíntesis neta con el contenido hídrico (Lange et al., 1995) y para conocer con precisión el contenido hídrico óptimo (Hopt) de cada talo a una temperatura concreta. Las muestras hidratadas a saturación se pesaron y se introdujeron en la minicubeta CMS 400 (Walz, Effeltrich, Alemania) bajo condiciones controladas (15 °C de temperatura, 40 % de humedad relativa y un flujo de 600 ml/ min). Durante los primeros 15 minutos se midió la respiración en ausencia de luz (0  $\mu\text{moles de fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), obteniendo un valor de respiración en oscuridad (RO). Tras este periodo de tiempo, se aumentó la radiación a 400  $\mu\text{moles de fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y se mantuvo constante. Se escogió esta radiación porque en condiciones normales no es saturante para los fotosistemas (al menos en líquenes de alta montaña) (Raggio, 2013). La temperatura escogida se justifica en que está también próxima a los óptimos (Sancho & Kappen, 1989) y supone un punto intermedio en las escalas de temperaturas que se usaron en las curvas de luz. Para monitorizar la evolución de la fotosíntesis con el contenido hídrico se sacaron las muestras de

la cubeta para pesarlas en la balanza de precisión después de medir la respiración y al llegar al máximo de fotosíntesis neta (FN). Así se determinaron el tiempo necesario para alcanzar el máximo o el 100 % de FN, el tiempo total de actividad fotosintética y el Hopt. El experimento se dio por finalizado cuando el contenido hídrico del talo no fue suficiente para conseguir FN.

Para calcular los valores de Hopt y Hmax empleamos la siguiente ecuación:

$$H (\%) = ((\text{Peso Hidratado} - \text{Peso Seco}) / \text{Peso Seco}) \times 100$$

En segundo lugar, se realizaron los experimentos de respuesta de intercambio de CO<sub>2</sub> frente a la luz, a 15°C con cada muestra. Primeramente se obtuvo un valor de RO, manteniendo la muestra sin luz hasta que se alcanzó un valor estable (15 minutos) y, a continuación se midió a 400  $\mu\text{moles de fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , que al ser una radiación no saturante para la fotosíntesis permitió llegar al óptimo de hidratación de cada muestra. Una vez dentro de dicho óptimo, se aumentó la PPFD consecutivamente desde 25 hasta 1200  $\mu\text{moles de fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (25, 50, 100, 200, 400, 800, 1200) a intervalos de 5 minutos con el fin de conseguir el valor de máxima asimilación fotosintética a 15°C, tomando los valores de intercambio de CO<sub>2</sub> al final de los 5 minutos de cada intensidad lumínica. Antes y después de cada serie de medidas, los talos se pesaron en la balanza de precisión para determinar su contenido de agua en función del peso seco. Las tasas fotosintéticas se calcularon por unidad de peso seco y de clorofilas.

Para calcular la tasa de intercambio de CO<sub>2</sub> en base al peso seco (FN/PS) ( $\mu\text{moles CO}_2 \text{ kg ps}^{-1} \text{ s}^{-1}$ ) empleamos la siguiente ecuación:

$$FN/PS = (A \text{ (ppm)} \times (F \text{ (ml/min)} \times 60/1000) \times 1,811 \cdot 10^6) / 44,011 \times 3600 \times \text{Peso Seco (mg)},$$

donde el valor de F=600 ml/min; Constante de gases= 1,811; Peso molecular CO<sub>2</sub>= 44,011g/mol.

En tercer y último lugar, se llevó a cabo un análisis de pigmentos. Para cuantificar la clorofila de cada muestra se siguió el método de extracción propuesto por Barnes et al. (1992). Se procedió a medir la clorofila en mg/ml, que es una unidad estándar de medida.

De cada una de las tres poblaciones se tomaron tres submuestras de 20 mg cada una para realizar la extracción. Las muestras deben ser representativas, por ello se cogieron muestras con variabilidad intratalina, es decir, con trozos de la parte apical del talo (joven) y trozos de la parte basal (vieja) de forma proporcional, pues la zona apical tiene una mayor tasa de fijación de CO<sub>2</sub>. Las muestras se lavaron 6 veces en acetona saturada en CaCO<sub>3</sub> durante un minuto cada uno para extraer previamente las sustancias liquénicas que pudieran generar una

degradación de clorofila a feofitina (Brown & Hocker 1977; Barnes et al., 1992). La saturación de CaCO<sub>3</sub> se llevó a cabo para evitar un medio ácido durante la extracción. Tras los seis lavados se procedió a la extracción de las clorofilas en 5 ml de DMSO (también saturado en CaCO<sub>3</sub>), porque es capaz de atravesar el córtex del líquen para llegar al alga, sin necesidad de triturarlo. La extracción se realizó en estufa a 65° C durante 40 minutos cubiertos con papel de aluminio para que la clorofila se mantuviera protegida de la luz y así evitar su posible degradación, pues es fotolábil, y posteriormente se midieron a diferentes longitudes de onda.

La absorbancia de los extractos se midió con un espectrofotómetro UV- visible (Uvikon XL, NorthStar Scientific, Reino Unido). La turbidez del extracto se comprobó a 750 nm. A 664,9 y 648,2 nm se midieron las concentraciones de clorofila *a* y *b* siguiendo las siguientes ecuaciones (Barnes et al., 1992):

$$\text{Clorofila } a \text{ (Chla)} = 14,85 \times A_{664,9} - 5,14 \times A_{648,2}$$

$$\text{Clorofila } b \text{ (Chlb)} = 25,48 \times A_{648,2} - 7,36 \times A_{664,9}$$

Las cantidades obtenidas a raíz de estas ecuaciones se refirieron al volumen de extracción (5 ml) y posteriormente a la cantidad de clorofila (Chl) extraída en mg:

$$[\text{Chl total}] \mu\text{g/ml} \times \text{ml DMSO (utilizados)} / \text{mg Peso seco}$$

A 435 y 415 nm se midió el **PQa** o índice de feofitinización ( $A_{435 \text{ nm}} / A_{415 \text{ nm}}$ ), un indicador de la degradación de la clorofila a feofitina (Ronen & Galun, 1984; Balaguer & Manrique, 1991).

Para calcular la tasa de intercambio de CO<sub>2</sub> en base a clorofilas (FN/Chl) (mg CO<sub>2</sub> mg Chl<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>) se empleó la siguiente ecuación:

$$\text{FN/Chl} = (A \text{ (ppm)} \times (F \text{ (ml/min)} \times 60/1000) \times 1,811) / 1000 \times \text{Chl (mg)},$$

donde el valor de F=600 ml/min; Constante de gases= 1,811.

Paralelamente, de cada una de las tres muestras se tomaron tres submuestras de 50 mg de peso cada una, con el objetivo de obtener el peso seco real de cada talo. Para ello, se introdujeron en la estufa a 103° C durante 24 horas. Con este peso seco se llevaron a cabo los cálculos expuestos anteriormente.

Las gráficas presentes en el trabajo se han realizado con el programa Sigmaplot 11.0. Para calcular el punto de compensación, se realizó con dicho programa una regresión polinómica ( $R^2=0,99$ ) con los valores de intercambio de CO<sub>2</sub> en base a peso seco (Tabla 2).

## RESULTADOS

Los resultados obtenidos en los experimentos de deshidratación se muestran en la siguiente tabla (Tabla 1).

	Ci 1	Ci 2	Ci 3	Media
<b>Peso hidratado inicial (g)</b>	2,914	2,804	2,778	2,832
<b>% Hmax</b>	223,78	221,32	203,57	<b>216,22</b>
<b>Peso hidratado (g) a 400 <math>\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}</math> (1)</b>	2,115	2,210	2,361	2,229
<b>Peso hidratado (g) a 400 <math>\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}</math> (2)</b>	1,735	1,893	1,978	1,869
<b>% Hopt</b>	[135-92,78]	[153,25-116,93]	[157,98-116,13]	<b>128,68</b>
<b>PS (g)</b>	0,900	0,873	0,915	0,896

**Tabla 1.** Para las tres muestras de diferentes poblaciones de *Cetraria islandica* utilizadas en los experimentos (Ci 1, Ci 2 y Ci 3), se representan los siguientes parámetros: el **peso hidratado inicial (g)**, indica el peso del talo hidratado a saturación al inicio del experimento; el **% de hidratación máxima (Hmax)**, representa el máximo porcentaje de hidratación del talo obtenido en base al peso seco del mismo; el **peso hidratado (g) 1 y 2 a 400  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$**  indica el peso del talo cuando la fotosíntesis neta es máxima; el **% de hidratación óptima (Hopt)**, representa el rango óptimo de hidratación para el cual la fotosíntesis neta es máxima (y el valor óptimo medio) y el **peso seco (PS) (g)**, indica el peso del talo deshidratado en estufa a 103° (24h).

La hidratación máxima del talo se alcanza a un 216% sobre su peso seco, punto en el que la FN es cercana a 0. A partir de este momento, a 15°C y a 400  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , a medida que transcurre el tiempo el liquen se va deshidratando y su FN va aumentando hasta alcanzar su máximo en un rango de hidratación óptimo de entre 93% a 158% sobre su peso seco. El valor medio de hidratación óptimo dentro de esos rangos es de 129% aproximadamente. El tiempo que tardó el liquen en llegar a su máxima FN fue de 35 min, manteniéndose en su rango óptimo de hidratación durante 41 min sin llegar a saturarse a 1200  $\mu\text{mol}$  de fotones  $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .

Los resultados de los experimentos de luz se representan a continuación en forma de tabla (Tabla 2).

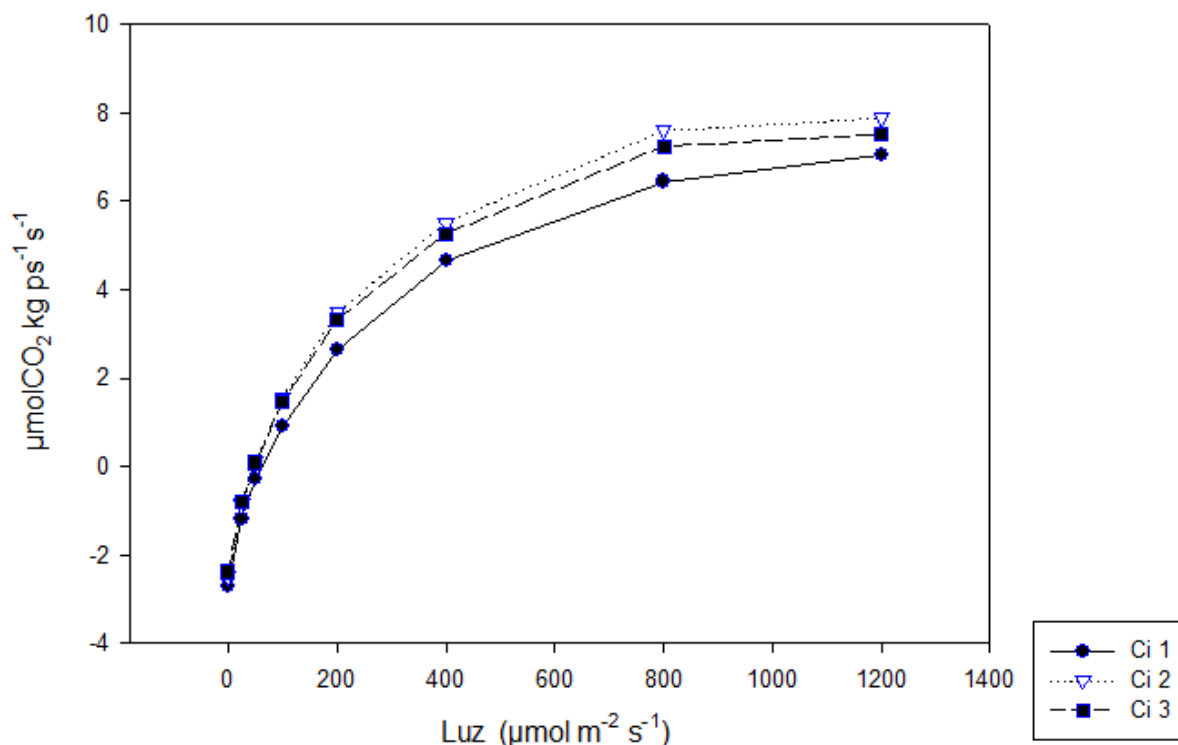
	Ci 1		Ci 2		Ci 3	
Luz ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )	A (ppm CO <sub>2</sub> )	Tasa intercambio de CO <sub>2</sub> ( $\mu\text{mol CO}_2$ kg ps <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup> )	A (ppm CO <sub>2</sub> )	Tasa intercambio de CO <sub>2</sub> ( $\mu\text{mol CO}_2$ kg ps <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup> )	A (ppm CO <sub>2</sub> )	Tasa intercambio de CO <sub>2</sub> ( $\mu\text{mol CO}_2$ kg ps <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup> )
<b>0</b>	5,9	-2,697	4,5	-2,499	5,3	-2,383
<b>25</b>	2,6	-1,189	1,8	-0,849	1,8	-0,809
<b>50</b>	0,6	-0,274	-0,2	0,094	-0,2	0,090
<b>100</b>	-2	0,914	-3	1,556	-3,3	1,484
<b>200</b>	-5,8	2,652	-6,4	3,489	-7,4	3,327
<b>400</b>	-10,2	4,664	-10,4	5,517	-11,7	5,261
<b>800</b>	-14,1	6,447	-13,9	7,592	-16,1	7,239
<b>1200</b>	-15,4	7,041	-14,9	7,875	-16,7	7,509
<b>RO media (<math>\mu\text{mol CO}_2 \text{ kg ps}^{-1} \text{ s}^{-1}</math>)</b>				<b>-2,53</b>		
<b>Tasa FNmax media (<math>\mu\text{mol CO}_2 \text{ kg ps}^{-1} \text{ s}^{-1}</math>)</b>				<b>7,475</b>		

**Tabla 2.** Para las tres muestras de diferentes poblaciones de *Cetraria islandica* utilizadas en los experimentos (Ci 1, Ci 2 y Ci 3), se representan la **tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> (A)** en partes por millón y la **tasa de intercambio de CO<sub>2</sub> en base al peso seco** ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ kg ps}^{-1} \text{ s}^{-1}$ ) del talo, a diferentes intensidades lumínicas ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). Quedan expuestos los valores medios de **respiración en oscuridad (RO)** ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ kg ps}^{-1} \text{ s}^{-1}$ ) y de la **tasa de fotosíntesis neta máxima (FNmax)** ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ kg ps}^{-1} \text{ s}^{-1}$ ).

La respiración de *Cetraria islandica* muestra un valor medio absoluto de 2,53  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ kg ps}^{-1} \text{ s}^{-1}$  y, dado que su tasa de FN máxima es de 7,475  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ kg ps}^{-1} \text{ s}^{-1}$ , se puede determinar que su fotosíntesis bruta\* máxima es de 10  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ kg ps}^{-1} \text{ s}^{-1}$ , la cual se alcanza cuando la radiación incidente sobre el talo es de 1200  $\mu\text{mol fotonos m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  de intensidad.

(\*) **Fotosíntesis bruta (FB) = Fotosíntesis neta (FN) + Respiración (R)**

### Tasa de intercambio de CO<sub>2</sub> en base a peso seco



**Figura 3.** Para las tres muestras de diferentes poblaciones de *Cetraria islandica* utilizadas en los experimentos (Ci 1, Ci 2 y Ci 3), se representan las **curvas de luz** a partir de la **tasa de intercambio de CO<sub>2</sub> en base a peso seco** ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ kg ps}^{-1} \text{s}^{-1}$ ) frente a diferentes intensidades lumínicas ( $\mu\text{mol de fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), elaboradas con los datos de la Tabla 2.

Las curvas de luz representadas en la Fig. 3 muestran el comportamiento típico de una curva de saturación y dejan ver que, en el rango de luz empleado, las muestras no llegan a saturarse por completo. A partir de los valores representados en la Tabla 2 se ha calculado, utilizando un ajuste polinómico, el punto de compensación de luz (PCL), que es la intensidad lumínica en la que la FN es igual a la R. El PCL se alcanza a un valor medio de  $61 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Ci 1=  $70,31 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; Ci 2=  $56,25 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; Ci 3=  $56,25 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). A niveles de PPFD por debajo de este, el producto del metabolismo es negativo, es decir, no se produce biomasa, mientras que a valores de PPFD superiores a este, comienza la fijación neta de  $\text{CO}_2$ , es decir, hay fotosíntesis neta (FN), y hay producción de biomasa.

Los resultados obtenidos en la extracción de clorofilas se muestran en la siguiente tabla (Tabla 3).

Ci 1	$\lambda$ (nm)	1.1	1.2	1.3	Media	PQa
	750	-0,006	-0,005	-0,016	-0,009	0,821
	664,9	0,185	0,138	0,134	0,153	[Chl a] $\mu\text{g/ml}$
	648,2	0,065	0,049	0,043	0,052	2,000
	435	0,431	0,334	0,313	0,359	[Chl b] $\mu\text{g/ml}$
	415	0,537	0,419	0,358	0,438	0,206
Ci 2	$\lambda$ (nm)	2.1	2.2	2.3	Media	PQa
	750	-0,006	-0,005	-0,008	-0,006	0,861
	664,9	0,249	0,298	0,174	0,240	[Chl a] $\mu\text{g/ml}$
	648,2	0,089	0,106	0,060	0,085	3,134
	435	0,493	0,606	0,386	0,495	[Chl b] $\mu\text{g/ml}$
	415	0,576	0,653	0,495	0,575	0,392
Ci 3	$\lambda$ (nm)	3.1	3.2	3.3	Media	PQa
	750	-0,004	-0,001	-0,002	-0,002	0,875
	664,9	0,198	0,211	0,253	0,220	[Chl a] $\mu\text{g/ml}$
	648,2	0,070	0,077	0,096	0,081	2,854
	435	0,467	0,509	0,682	0,553	[Chl b] $\mu\text{g/ml}$
	415	0,538	0,606	0,751	0,632	0,446
<b>Chl total media (mg/g ps)</b>				<b>0,83</b>		
<b>Chl a media (mg/g ps)</b>				<b>0,73</b>		
<b>Chl b media (mg/g ps)</b>				<b>0,1</b>		

**Tabla 3.** Para las tres submuestras de las tres diferentes poblaciones de *Cetraria islandica* utilizadas en los experimentos, se representan los valores de absorbancia tomados a diferentes longitudes de onda. La absorbancia a 750nm indica la turbidez del extracto. La absorbancia a 664,9nm y a 648,2nm indica la clorofila (Chl) a y b, respectivamente, en DMSO. La absorbancia a 435nm y a 415nm se utiliza para calcular el índice de feofitinización (PQa). Se muestran las concentraciones de Chla y Chlb ( $\mu\text{g/ml}$ ) y las cantidades medias de Chl (total, a y b) por unidad de peso seco.

La  $A_{750\text{nm}}$  de las diferentes muestras indica que la turbidez del extracto es adecuada, pues ésta siempre debe que ser inferior a 0,01. De este modo, podemos afirmar que la turbidez no fue un factor que afectó a las medidas de densidad óptica. Las concentraciones de Chl a y Chl b se obtuvieron a partir de  $A_{664,9\text{nm}}$  y  $A_{648,2\text{nm}}$ . El contenido en Chl a es notablemente superior al de Chl b, concretamente 7 veces superior. El índice de feofitinización (PQa), que indica el

estado de degradación de la Chl *a* por pérdida de Mg en condiciones ácidas, tiene un valor medio de 0,85. Un valor de PQa<1 indica que hay degradación de Chl *a* a feofitina.

Con el objetivo de comparar la eficiencia de esta especie liquénica con otras, se calculó, además, la tasa de intercambio de CO<sub>2</sub> en base a clorofilas utilizando los valores de la Tabla 4. La representación gráfica de estos resultados queda plasmada en la Figura 4.

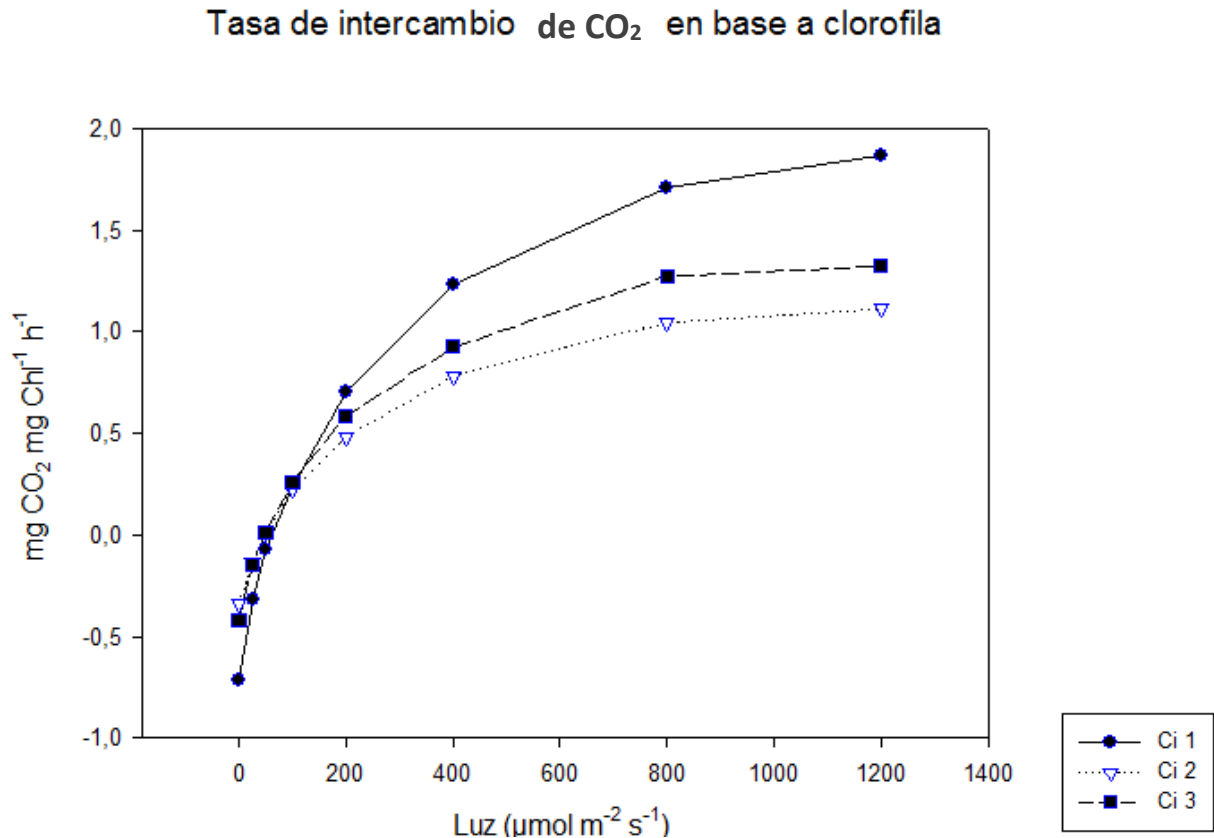
	Ci 1		Ci 2		Ci 3	
Luz ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	A (ppm CO <sub>2</sub> )	Tasa intercambio de CO <sub>2</sub> (mg CO <sub>2</sub> mg Chl <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup> )	A (ppm CO <sub>2</sub> )	Tasa intercambio de CO <sub>2</sub> (mg CO <sub>2</sub> mg Chl <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup> )	A (ppm CO <sub>2</sub> )	Tasa intercambio de CO <sub>2</sub> (mg CO <sub>2</sub> mg Chl <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup> )
<b>0</b>	5,9	-0,716	4,5	-0,339	5,3	-0,420
<b>25</b>	2,6	-0,315	1,8	-0,136	1,8	-0,143
<b>50</b>	0,6	-0,073	-0,2	0,015	-0,2	0,016
<b>100</b>	-2	0,243	-3	0,226	-3,3	0,261
<b>200</b>	-5,8	0,703	-6,4	0,483	-7,4	0,587
<b>400</b>	-10,2	1,237	-10,4	0,784	-11,7	0,927
<b>800</b>	-14,1	1,710	-13,9	1,048	-16,1	1,276
<b>1200</b>	-15,4	1,868	-14,9	1,124	-16,7	1,324
<b>Tasa FNmax media (mg CO<sub>2</sub> mg Chl<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>)</b>				<b>1,439</b>		

**Tabla 4.** Para las tres muestras de diferentes poblaciones de *Cetraria islandica* utilizadas en los experimentos (Ci 1, Ci 2 y Ci 3), se representan la **tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> (A)** en partes por millón y la **tasa de intercambio de CO<sub>2</sub> en base a la cantidad de clorofila (mg CO<sub>2</sub> mg Chl<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>)** del talo, a diferentes intensidades lumínicas ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). Queda expuesto el valor medio de la **tasa de fotosíntesis neta máxima (FNmax)** (mg CO<sub>2</sub> mg Chl<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>).

Para poder obtener la tasa de FN/Chl, previamente se calculó la cantidad de clorofila de cada muestra. Para ello, se calculó la concentración total de clorofila de cada talo como Chl total= Chl*a*+Chl*b* para obtener la cantidad de Chl en  $\mu\text{g}/\text{mg}$  de peso del liquen y, a partir de ahí, a través de unos simples cálculos, obtener la **cantidad total de Chl (mg)** de cada muestra:

Ci 1= 0,538 mg, Ci 2= 0,864 mg y Ci 3= 0,822 mg. El **valor medio** de la cantidad de Chl total de las muestras es de **0,7415 mg**.

A continuación, se muestra la gráfica (Fig. 4) que representa la tasa de intercambio de CO<sub>2</sub> en base a clorofilas de la tabla anterior.



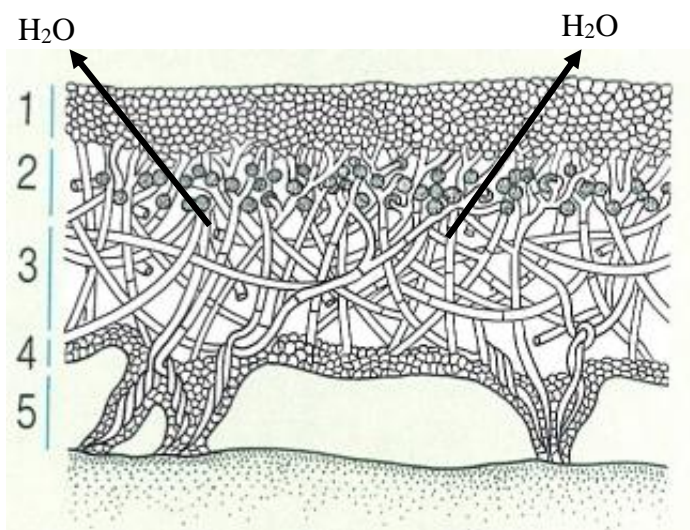
**Figura 4.** Para las tres muestras de diferentes poblaciones de *Cetraria islandica* utilizadas en los experimentos (Ci 1, Ci 2 y Ci 3), se representa la **tasa de intercambio de CO<sub>2</sub> en base a clorofilas** ( $\text{mg CO}_2 \text{ mg Chl}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ) de cada una de ellas frente a diferentes intensidades lumínicas ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), elaborada a partir de los datos de la Tabla 4.

La representación gráfica de los valores de intercambio de CO<sub>2</sub> en base a clorofilas de los talos frente a la luz muestra un patrón típico de curva de saturación, a pesar de que, como se observa en la Fig.4, no llegan a saturarse por completo en el rango de luz realizado. Se observa además que la muestra 1, que es la que menor contenido en clorofila presenta, alcanza la mayor tasa de FN/Chl y que, la muestra 2, que es la que mayor cantidad de clorofila contiene, alcanza el menor valor de las tres muestras.

## DISCUSIÓN

Como ya se comentó en el apartado anterior, todo el trabajo de experimentación se ha llevado a cabo a una temperatura constante de 15°C, de modo que se determinará el funcionamiento de *Cetraria islandica* con respecto a las variables de luz e hidratación.

Las respuestas fisiológicas de los líquenes, así como de cualquier especie vegetal poiquilohidra, están principalmente ligadas a la cantidad de agua (Lange et al., 1996; Barreno & Pérez-Ortega, 2003b). Es por esto que cuando el talo se encuentra en su hidratación máxima la FN es cercana a 0, pues aumenta la resistencia del agua al CO<sub>2</sub> y su difusión hacia los cloroplastos disminuye (Green & Lange, 1995; Taiz & Zeiger, 2006). Cuando comienza a deshidratarse (Fig.5), se crean grandes espacios aéreos en la capa algar y medular, de modo que la resistencia a la difusión del CO<sub>2</sub> disminuye aumentando su concentración en los cloroplastos. Así se consigue aumentar la FN, la cual alcanza su rango máximo a los niveles de hidratación (Hopt) expuestos en los resultados.



**Figura 5.** Estructura interna del talo: 1. Córtex pseudoparenquimático superior. 2. Capa ficobionte (alga). 3. Médula (hifas del hongo). 4. Córtex pseudoparenquimático inferior. 5. Estructura de sujeción al sustrato.

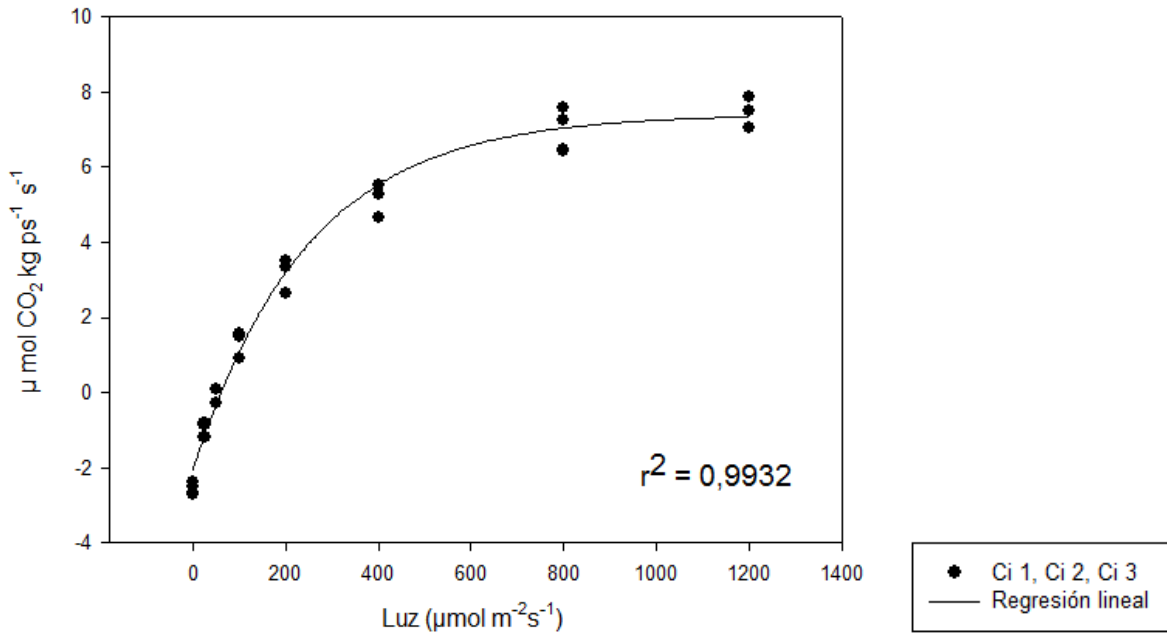
Recuperado de <http://ec.enciclopedia-test.es/EC-HN-0534501.xml>

El óptimo de hidratación para *Cetraria* puede llegar a alcanzar valores máximos de hasta 158% sobre su peso seco, debido a que es un organismo poiquilohídrico en el que no existen ni cutícula ni mecanismos de control de agua, por eso es capaz de absorber tanta cantidad de ésta sobre su peso seco (Scheidegger & Schroeter, 1995). No se observaron grandes

diferencias entre las muestras con respecto a los porcentajes de hidratación (Tabla 1), pero se puede concluir que aquellas muestras con valores mayores de hidratación máxima son las que tienen un rango más bajo de hidratación óptima, es decir, que pierden más agua hasta poder llegar a alcanzar la fotosíntesis neta máxima que las muestras que tienen un menor valor de hidratación máxima (hidratación inicial). Esto se debe a que el periodo de actividad de los líquenes está fuertemente determinado por el contenido de agua (Reiter & Türk, 2000), de manera que a mayor grado de saturación hídrica, mayor tiempo de capacidad fotosintética tendrá el organismo y la FN alcanzará su máximo a niveles de menor hidratación.

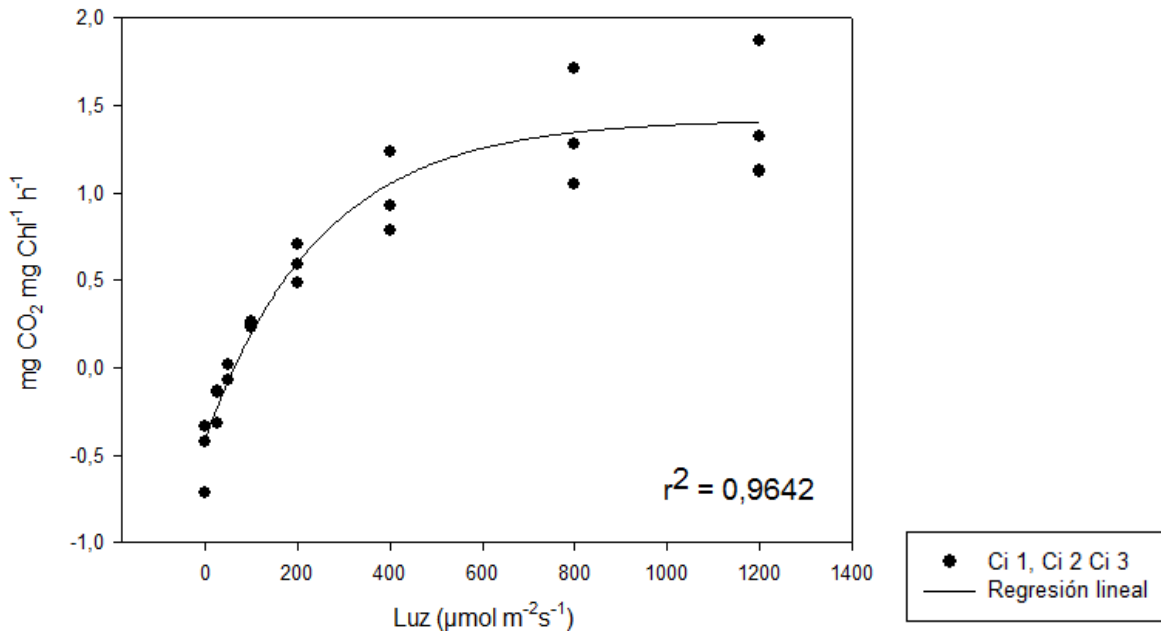
La tasa de intercambio de CO<sub>2</sub> en base al peso seco se representa en curvas de luz (Fig. 3 y Fig. 6) que muestran el comportamiento típico de una curva de saturación de asimilación fotosintética y dejan ver que, en el rango de luz empleado, no llegan a saturarse por completo. La mayoría de las especies vegetales se saturan entre los 500 y los 1000  $\mu\text{mol}$  de fotones  $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; las plantas de sombra lo hacen a niveles significativamente inferiores y, los líquenes lo hacen a intensidades lumínicas superiores porque las algas (componente ficobionte) están muy protegidas por el denso córtex (componente micobionte) de modo que no les llega toda la radiación que incide sobre el liquen (Barreno et al., 1997). Esto indica que se trata de una especie de sol, además de muy fotófila. Otro dato que confirma este hecho es que las especies vegetales de sombra tienen puntos de compensación de luz (es decir, el nivel de PPFD al que la FN es igual a 0 (Vivas, 2012)) muy bajos, debido a que la tasa respiratoria es también muy baja, mientras que *Cetraria* alcanza su punto de compensación de luz en valores entorno a los 60  $\mu\text{mol} \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , característicos de especies de sol (Taiz & Zeiger, 2006). Si el rango de flujo lumínico hubiese sido más amplio, la fotosíntesis habría alcanzado el punto de saturación, a partir del cual la tasa fotosintética no se vería afectada por la luz.

### Tasa de Intercambio Gaseoso en base a Peso Seco



**Figura 6.** Ajuste estadístico de los valores Ci 1, Ci 2 y Ci 3 de intercambio de CO<sub>2</sub> en base a peso seco mediante **regresión polinómica**. Coeficiente de determinación  $R^2 = 0,9932$ . Grado de significación  $p < 0,0001$ . Intervalo de confianza  $\alpha = 95\%$ .

### Tasa de Intercambio Gaseoso en base a Clorofila



**Figura 7.** Ajuste estadístico de los valores Ci 1, Ci 2 y Ci 3 de intercambio de CO<sub>2</sub> en base a clorofila mediante **regresión polinómica**. Coeficiente de determinación  $R^2 = 0,9642$ . Grado de significación  $p < 0,0001$ . Intervalo de confianza  $\alpha = 95\%$ .

Para poder determinar la eficiencia fotosintética del líquen, es necesario analizar las tasas de intercambio de CO<sub>2</sub> en base a peso seco (Tabla 2, Fig. 3 y Fig. 6) y a clorofilas (Tabla 4, Fig. 4 y Fig. 7). Los valores obtenidos de FN están dentro del rango determinado para los líquenes (Green & Lange, 1995), siendo una especie muy productiva. Las diferencias que se observan en los valores de FN en base a peso seco se deben, en parte, al propio PS del talo y, en parte, podrían deberse a la cantidad de clorofila de las muestras, puesto que el intercambio de CO<sub>2</sub> depende del contenido en clorofilas del talo. Las diferentes cantidades de Chl total por talo explican que los valores de fotosíntesis neta en base a clorofilas sean mayores en aquellas muestras que tienen menor cantidad de los pigmentos fotosintéticos cuantificados. En los resultados, se puede ver que la relación entre FN en base a peso seco y clorofila es bastante estrecha, aunque dos de las muestras no cumplen con los resultados esperados (muestras 2 y 3), es decir, no cumplen con que al tener mayor cantidad de clorofila por talo, se produzca una mayor productividad fotosintética y un mayor crecimiento (Sanclemente & Peña, 2008) y, por tanto, tengan un mayor peso seco. Si nos fijamos en el índice de feofitización o, PQa, se observa que hay cierto grado de degradación de la clorofila en las diferentes muestras, pues un valor de PQa < 1 indica que hay degradación de clorofila (Chl *a*) a feofitina. Al tratarse de una especie alpina, está muy expuesta a la radiación y esto puede conllevar a que la clorofila se degrade de dos maneras diferentes: directamente por la radiación o, indirectamente por que el líquen se ve obligado a generar cantidades superiores de sustancias líquénicas a las normales para una mayor protección (Barreno & Pérez-Ortega, 2003a), lo que acaba afectando a la degradación de la clorofila o a su medición en el espectrofotómetro (el ruido de lectura del espectro aumenta con la saturación de sustancias líquénicas). Así, la degradación de la clorofila como consecuencia de la alta radiación podría explicar las incongruencias observadas.

Comparando los resultados con el funcionamiento de *Pseudevernia furfuracea* (Hernando, 2016. Unpublished), líquen dominante del hábitat forestal, se observa que el período fotosintéticamente activo de *Cetraria islandica* es menor (1,5 veces), pues tiene mayor tasa de evapotranspiración y un contenido hídrico inicial (máximo) casi 2 veces menor, es decir, se hidrata la mitad que *Pseudevernia*. El pigmento oscuro del córtex de *Cetraria* podría absorber más radiación que líquenes con coloraciones más claras, y por ello el contenido hídrico disminuiría más rápidamente. Dado que el contenido hídrico determina el periodo de actividad de los líquenes, se explica que el periodo de actividad fotosintético sea menor en *Cetraria* (Reiter & Türk, 2000).

Desde el punto de vista ecológico, las condiciones ambientales del hábitat alpino son bastante extremas: los períodos de hidratación son muy cortos y dependen de la fusión de la nieve a principios de primavera y de las escasas precipitaciones en verano y, la vegetación está fuertemente expuesta al viento y a la radiación. Por ello la vida en zonas alpinas está caracterizada por cortos periodos de crecimiento (Körner, 1999). De esta forma, al ser mayor la temperatura en la tundra, la deshidratación de los talos es mayor y, por eso, el tiempo que tarda *Cetraria* en superar el punto de compensación es menor, al igual que su periodo de actividad fotosintética (Barreno & Pérez-Ortega, 2003b). Se puede asumir, por tanto, que *Cetraria* muestra signos de adaptación a altas condiciones lumínicas en el hábitat alpino.

La fotosíntesis bruta, entendida en términos de productividad como la cantidad de carbono por unidad de peso seco que se incorpora al organismo y pasa a formar parte de la estructura del talo, es 1,5 veces mayor en *Cetraria* que en *Pseudevernia*. Además, *Cetraria* es capaz de fijar casi 3 veces más cantidad de moléculas de CO<sub>2</sub> por unidad de peso seco y casi 4 veces más cantidad de moléculas de CO<sub>2</sub> por unidad de clorofila que *Pseudevernia* en las mismas condiciones de luz y temperatura, es decir, que la clorofila del liquen de tundra es casi 4 veces más eficiente. Como consecuencia, todo esto permite afirmar que *C. islandica* tienen una productividad fotosintética casi un 40% mayor y, por tanto, tendría una mayor tasa potencial de crecimiento que *P. furfuracea* si las condiciones fuesen favorables. De la misma forma, *Cetraria* es metabólicamente más activa con respecto a la respiración; es posible que tenga mayor cantidad de componente fúngico que *Pseudevernia* para conseguir un córtex más denso y protegerse así de la alta intensidad lumínica que incide en las regiones alpinas. A pesar de que esta hipótesis se apoye con lo determinado por Quispel (1960) y Sundberg et al. (1999), pues la respiración en los líquenes es mayoritariamente un proceso fúngico, su comprobación requiere estudios más específicos.

Reiter & Türk (2000) realizaron una investigación sobre los patrones de fotosíntesis neta de poblaciones de *Cetraria islandica* de los Alpes Centrales de Austria, a una altitud de 2.300m. Con su estudio se concluye que, a iguales condiciones de luz y temperatura, los valores de hidratación óptima, hidratación máxima, máximo de FN y respiración son similares y se encuentran en los rangos de los resultados obtenidos para las poblaciones mediterráneas, pero se observa que la FN máxima alcanza mayores valores en las poblaciones de la Sierra de Guadarrama que en los Alpes austriacos, hecho que confirma lo que ya explicaron Kappen (1988) y Longton (1988) cuando resumieron las tasas de fotosíntesis y respiración de líquenes alpinos y árticos; la capacidad fotosintética disminuye al aumentar la latitud. Este

comportamiento también se observa en otros estudios, como el realizado por Domaschke et al. (2012).

Otras poblaciones de *Cetraria* que habitan entorno a 2000m en la República Checa (CZ) (Hájek et al., 2001), muestran contenidos de clorofila total por unidad de peso seco casi idénticos a los nuestros, aunque haya ligeras diferencias entre los contenidos de Chl *a* y Chl *b*. El contenido en pigmentos de ambas poblaciones no muestra apenas diferencias; parece que las diferencias de altitud y latitud no son suficiente para que las diferentes poblaciones muestren diferencias adaptativas.

El estudio de Domaschke et al. (2012) ha permitido relacionar el funcionamiento de *Cetraria islandica* en Madrid con otras poblaciones de *Cetraria aculeata* dentro de su área de distribución (Alemania, Antártida, Svalbard y Burgos), pues son especies afines taxonómicamente que comparten áreas de distribución, hábitat y morfología, con las que se trabajó en las mismas condiciones de luz y temperatura (15 °C y 0-1200  $\mu\text{mol}$  de fotones  $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). Así es que, las tasas máximas de FN son mucho mayores en zonas templadas (España y Alemania) que en zonas polares (Antártida y Svalbard), pero también difieren considerablemente entre las tres poblaciones de regiones templadas: la FN máxima en base a peso seco en Alemania y en Madrid es similar (7,8 y 7,5  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ kg ps}^{-1} \text{ s}^{-1}$ ) y mayor que en Burgos ( $\approx 5 \mu\text{mol CO}_2 \text{ kg ps}^{-1} \text{ s}^{-1}$ ). Las tasas de respiración de los líquenes y plantas polares son menores que para zonas templadas (Körner & Larcher, 1988; Murtagh et al., 2002), por ello la respiración es más alta en las poblaciones de Alemania y de Madrid. En cuanto a la FN máxima en base a clorofilas, los resultados son paralelos a los obtenidos en base a peso seco; las poblaciones de regiones polares tienen tasas mucho más bajas que las de regiones templadas. El contenido en clorofilas por unidad de peso seco es el doble en talos de zonas templadas que en zonas polares y, por ello, sus poblaciones son más productivas. Existen estudios que muestran una relación entre la disminución del contenido de clorofila con el aumento de latitud entre Europa central y el Ártico (Schipperges et al., 1995). También existe una relación similar a lo largo de un gradiente altitudinal (Sonesson et al., 1992), como ocurre al comparar *Cetraria* y *Pseudevernia*. Las diferencias en el contenido de clorofila y en las tasas fotosintéticas en base a clorofilas se deben a que las poblaciones que habitan en la región templada necesitan optimizar la fijación de  $\text{CO}_2$  en unos periodos de disponibilidad de agua que son más cortos que en las zonas polares, por ello su contenido en clorofila es mayor. El ratio Chl *a/b* es notablemente mayor en poblaciones templadas. Los valores para la mayoría de plantas y algas están en un rango de entre 1,5 y 4,2 (Humbeck et al. 1988;

Johnson et al. 1993), mientras que para la población de Alemania y España superan esos valores. La clorofila *b* es conocida por ser responsable de la fotosíntesis a intensidades lumínicas bajas (Dale & Causton 1992; Harper et al. 2004), de manera que su concentración generalmente disminuye cuando hay un incremento de la radiación, lo que conlleva a aumentar la ratio Chl *a/b* bajo condiciones de alta radiación. Esto explicaría que la ratio de las poblaciones templadas sea mayor, pues la intensidad lumínica de zonas polares es más baja. Aparentemente, *Cetraria* muestra signos de adaptación a las condiciones lumínicas en diferentes localidades (polares y templadas) y las dos especies, *C. islandica* y *C. aculeata*, parecen compartir un funcionamiento fisiológico muy similar.

Tratando de ir un poco más lejos, se compara el funcionamiento fisiológico de otras especies subalpinas (*Lasallia pustulata*, *L. hispanica*, *Umbilicaria grisea* y *U. spodochroa*) y alpinas (*Umbilicaria decussata* y *U. subglabra*) de la Sierra de Gredos, en Ávila (Sancho & Kappen, 1989). En las mismas condiciones de luz y temperatura en que se realizaron los experimentos de este estudio, se diferencian dos grupos claramente: líquenes alpinos y subalpinos, pero dentro de los subalpinos se distinguen dos grupos diferenciados: el comportamiento del género *Lasallia* y de *Umbilicaria*. La FN en base a peso seco muestra mayores valores en *Lasallia* que en las diferentes especies alpinas y subalpinas de *Umbilicaria*. Los valores de *Cetraria* están en el rango de los del género *Umbilicaria*. La cantidad de clorofilas por unidad de peso seco es menor en *Lasallia*, y menor aún en *Cetraria*. Por ello, la FN en base a clorofilas muestra una relación inversa, es decir, que las poblaciones de *Cetraria* tienen una clorofila más eficiente que las poblaciones (*Lasallia* y *Umbilicaria*) de hábitat subalpino, pues en zonas alpinas se requieren altas tasas fotosintéticas que podrían estar compensadas por cortos y esporádicos periodos de disponibilidad de agua.

## CONCLUSIONES

El clima, en general, condiciona las respuestas de los vegetales y de las comunidades que viven en un territorio, lo que se demuestra claramente en el caso de los líquenes. Dentro de la región Mediterránea, *Cetraria islandica* es una especie que muestra claras adaptaciones a su hábitat alpino respecto a las especies que encuentran su nicho ecológico en el interior y el límite del bosque. A pesar de la corta distancia que separa ambos biotopos, sus características ambientales hacen de ellos lugares muy diferentes. Los ejemplares de este líquen de la tundra de la Sierra de Guadarrama se encuentran a una altitud de 2.275m, donde el viento y la

radiación inciden fuerte y directamente sobre éstos, además de que la disponibilidad de agua está limitada y reducida a periodos concretos del año y a eventos que pueden ser muy breves. Como consecuencia de la intensidad de la radiación que incide sobre los talos, sus lacinias son reducidas, pues no necesita una gran superficie para alcanzar su funcionamiento óptimo. En contraposición, las condiciones ambientales que caracterizan el límite forestal no son tan extremas: a una altitud de 2.085m la humedad relativa del entorno es mayor y se mantiene más o menos constante a lo largo del año, la radiación incide indirectamente sobre las especies epífitas que encuentran la sombra al amparo de los árboles, de modo que la temperatura en el interior del bosque sufre oscilaciones mucho menos pronunciadas que las que se encuentran por encima del límite forestal.

Por todo ello, la adaptación de *Cetraria* a la microclima alpino en la región templada mediterránea se basa en desarrollar un funcionamiento muy productivo y eficiente para poder aprovechar al máximo los breves periodos de hidratación que caracterizan la tundra oromediterránea, siendo muy fotófila y respondiendo rápidamente cuando se le presentan las condiciones favorables para sacar el máximo rendimiento a su metabolismo, en comparación con el funcionamiento caracterizado de otras especies representativas de zonas más bajas de la Sierra de Guadarrama (concretamente, *Pseudevernia furfuracea*).

Además de su adaptación a su hábitat en la Sierra de Madrid, la comparación con poblaciones de otras regiones templadas y de regiones polares evidencia otras adaptaciones a las características climáticas y ambientales. En primer lugar, existen adaptaciones de su funcionamiento a la latitud, pues la capacidad fotosintética disminuye al aumentar la distancia al Ecuador. En segundo lugar, existen adaptaciones del contenido en pigmentos fotosintéticos en las diferentes zonas, pues las poblaciones de regiones templadas presentan mayores cantidades de clorofila. Estas adaptaciones surgen de la necesidad de optimizar los cortos periodos de hidratación de las regiones templadas frente a los de las zonas polares, pues su crecimiento está ligado a la disponibilidad hídrica y necesitan ser muy eficientes cuando se le presentan las condiciones idóneas para su crecimiento. Además, las poblaciones de *Cetraria* que habitan en zonas polares, donde son muy abundantes, están muy bien adaptadas a las condiciones lumínicas por que presentan mayores cantidades de clorofila *b* para absorber el flujo fotónico característico de las bajas intensidades de luz típicas de esta región.

Existe un comportamiento generalizado en los líquenes de las regiones templadas que no sólo se observa en la Sierra de Guadarrama. Con este estudio se puede concluir que las

poblaciones alpinas tienen menores contenidos en clorofila y mayores tasas fotosintéticas que las poblaciones subalpinas, es decir, son más eficientes. El microclima alpino es mucho más extremo que el forestal y las condiciones favorables de hidratación se presentan durante breves periodos anuales, por lo que deben ser más eficientes fotosintéticamente para poder desarrollarse en ese entorno duro y cambiante.

## **BIBLIOGRAFÍA**

Balaguer, L. & Manrique, E. 1991. Interaction between sulfur dioxide and nitrate in some lichens. *Environmental and Experimental Botany*, 31: 223-227.

Barnes, J.D., Balaguer, L., Manrique, E., Elvira, S. & Davidson, A.W. 1992. A reappraisal of the use of DMSO for the extraction and determination of chlorophylls a and b in lichens and higher plants. *Environmental and Experimental Botany*, 32: 85-100.

Barreno, E., Bruges, M., Costa, M., Devesa, J.A., Fernández F., Gallardo, T., Izco J., Llimona, X., Salvo, E., Talavera, S. & Valdés, B. 1997. *Hongos simbioses. Botánica*. 291-296. Ed. McGraw-Hill. Madrid.

Barreno, E. & Pérez-Ortega, S. 2003a. *Biología de los líquenes*. Consejería de Medio Ambiente. Ordenación del Territorio e Infraestructuras del Principado de Asturias. *Los líquenes de la Reserva Natural de Muniellos, Asturias*. 5: 65-82. KRK ediciones. Oviedo.

Barreno, E. & Pérez-Ortega, S. 2003b. *Los líquenes y el medio*. Consejería de Medio Ambiente. Ordenación del Territorio e Infraestructuras del Principado de Asturias. *Los líquenes de la Reserva Natural de Muniellos, Asturias*. 6: 83-112. KRK ediciones. Oviedo.

Brown, D.H. & Hooker, T.N. 1977. The significance of acidic lichen substances in the estimation of chlorophyll and phaeophytin in lichens. *New Phytologist*, 78: 617-624.

Dale, M.P. & Causton, D.R. 1992. Use of the chlorophyll a/b ratio as a bioassay for the light environment of a plant. *Functional Ecology*, 6:190–196.

Domaschke, S., Vivas, M., Sancho, L. G. & Printzen, C. 2012 Ecophysiology and genetic structure of polar versus temperate populations of the lichen *Cetraria aculeata*. *Oecologia*, 173: 699-709.

- Green, T. G. A., & Lange, O. L. 1995. Photosynthesis in poikilohydric plants: a comparison of lichens and bryophytes. En: Schulze, Ernst-Detlef, Caldwell, Martyn M. (Eds.) *Ecophysiology of photosynthesis*: 319-341. Springer. Berlín. Heidelberg.
- Hájek, J., Barták, M. & Gloser, J. 2001. Effects of thallus temperature and hydration on photosynthetic parameters of *Cetraria islandica* from contrasting habitats. *Photosynthetica*, 39: 427-435.
- Harper, A.L., von Gesjen, S.E., Linford, A.S., Peterson, M.P., Faircloth, R.S., Thissen, M.M. & Brusslan, J.A. 2004. Chlorophyllide oxygenase mRNA and protein levels correlate with the chlorophyll a/b ratio in *Arabidopsis thaliana*. *Photosynthesis Research*, 79:149–159.
- Hernando R. 2016. *Caracterización ecofisiológico de la especie liquénica Pseudevernia furfuracea en la Sierra de Guadarrama*. Trabajo presentado en la Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Complutense de Madrid. Madrid.
- Humbeck, K., Hoffmann, B. & Senger, H. 1988. Influence of energy flux and quality of light on the molecular organization of the photosynthetic apparatus in *Scenedesmus*. *Planta*, 173: 205–212.
- Johnson, G.N., Scholes, J.D., Horton, P. & Young, A.J. 1993. Relationships between carotenoid composition and growth habitat in British plant species. *Plant, Cell & Environment*, 16: 681–686.
- Kappen, L. 1988. Ecophysiological relationships in different climatic regions. *Handbook of lichenology*, 2: 37-100.
- Körner, C. 1999. *Alpine plant life*. 338 págs. Springer. New Jersey.
- Körner, C. & Larcher, W. 1987. Plant life in cold climates. *Symposia of the Society for Experimental Biology*, 42: 25-57.
- Lange, O. L., Green, T. G. A., Reichenberger, H. & Meyer, A. 1996. Photosynthetic Depression at High Thallus Water Contents in Lichens: Concurrent Use of Gas Exchange and Fluorescence Techniques with a Cyanobacterial and a Green Algal *Peltigera* Species. *Botanica Acta*, 109: 43–50.

- Lange, O.F., Reichenberger, H. & Meyer, A. 1995. High thallus water content and photosynthetic CO<sub>2</sub> exchange of lichens. Laboratory experiments with soil crust species from local xerothermic steppe formations in Franconia, Germany. En: Daniels, F., Schulz, M. & Peine J. *Flechten Follmann: Contributions to lichenology in honour of Gerhard Follmann*. 139- 153. Geobotanical and Phytotaxonomical Study Group, Universitat Köln, Köln.
- Longton, R.E. 1988. *The biology of polar bryophytes and lichens*. 391 págs. Cambridge University Press. Nueva York.
- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*, 17: 373-387.
- Murtagh, G.J., Dyer, P.S., Furneaux, P.A. & Crittenden, P.D. 2002. Molecular and physiological diversity in the bipolar lichen-forming fungus *Xanthoria elegans*. *Mycological Research*, 106:1277–1286.
- Quispel, A. 1960. Respiration of lichens. En: Wolf, J. *Pflanzenatmung einschliesslich Gärung und Säurestoffwechsel Handbuch der Pflanzenphysiologie*, XII/2: 455–460. Springer. Berlín.
- Raggio Quilez, J. 2013. *Fotosíntesis, crecimiento y resistencia a ambientes extremos en líquenes de regiones polares y alpinas* (Tesis doctoral). Departamento de Biología Vegetal II, Facultad de Farmacia, Universidad Complutense de Madrid. Madrid.
- Reiter, R. & Türk R. 2000. Investigations on the CO<sub>2</sub> exchange of lichens in the Alpine Belt. II. Comparative patterns of net CO<sub>2</sub> exchange in *Cetraria islandica* and *Flavocetraria nivalis*. *Phyton*, 40: 161-177.
- Renobales G. & Sallés J. *Plantas de interés farmacéutico*. [en línea]. Universidad del País Vasco/Euskal Herriko Unibertsitatea. Guipúzcoa. <<<https://www.ehu.es/documents/1686888/3913390/2.+Cetraria+islandica.pdf>>> [Consulta: 01/06/2016].
- Ronen, R. & Galun, M. 1984. Pigment extraction from lichens with dimetil sulfoxide (DMSO) and estimation of chlorophyll degradation. *Environmental and Experimental Botany*, 24: 239-245.
- Sancho, L.G. & Kappen, L. 1989. Photosynthesis and water relations and the role of anatomy in Umbilicariaceae (lichens) from Central Spain. *Oecologia*, 81: 473-480.

Sancllemente, M.A. & Peña, E.J. 2008. Crecimiento y eficiencia fotosintética de *Ludwigia decurrens* Walter (*Onagraceae*) bajo diferentes concentraciones de nitrógeno. *Acta Biológica Colombiana*. 13(1): 175-176.

Scheidegger, C. & Schroeter, B. 1995. Water relations in lichens at subzero temperatures structural changes and carbon dioxide exchange in the lichens *Umbilicaria aprina* from continental Antarctica. *New Phytologist*. 131: 273-285.

Schipperges, B., Kappen, L. & Sonesson, M. 1995. Intraspecific variations of morphology and physiology of temperate to arctic populations of *Cetraria nivalis*. *Lichenologist*, 27: 517–529.

Sonesson, M., Schipperges, B. & Carlsson, B.A. 1992. Seasonal patterns of photosynthesis in alpine and subalpine populations of the lichen *Nephroma arcticum*. *Oikos* 65: 3–12.

Sundberg, B., Ekblad, A., Näsholm, T. & Palmqvist, K. 1999. Lichen respiration in relation to active time, temperature, nitrogen and ergosterol concentrations. *Functional Ecology*, 13:119–125.

Taiz, L. & Zeiger, E. 2006. Fotosíntesis: Consideraciones fisiológicas y ecológicas. En: B. Blat Egea (Ed.), P. García-Agustín, S. González Nebauer & V. Flors Herrero. *Fisiología vegetal*, 1: 315-360. Universidad Jaume I. Castellón de la Plana.

Valladares, F., Peñuelas, J. & de Luis Calabuig, E. *Impactos del cambio climático en España*, 2: 67. [en línea]. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente. << [http://www.magrama.gob.es/es/cambio-climatico/temas/impactos-vulnerabilidad-y-adaptacion/02\\_ecosistemas\\_terrestres\\_2\\_tcm7-12418.pdf](http://www.magrama.gob.es/es/cambio-climatico/temas/impactos-vulnerabilidad-y-adaptacion/02_ecosistemas_terrestres_2_tcm7-12418.pdf) >> [Consulta: 02-06-2016].

Vivas Rebuelta, M. 2012. *Adaptación y tolerancia de los líquenes a condiciones adversas a través de gradientes ambientales* (Tesis doctoral). Departamento de Biología Vegetal I, Facultad de Farmacia, Universidad Complutense de Madrid. Madrid.

Watson, R. T., Zinyowera, M.C., Moss, R.H., Basher, R.E., Beniston, M., Canziani, O. F., Díaz, S.M., Dokken, D. J., Everett, J. T., Fitzharris, B. B., Gitay, H., Jallow, B. P., Lal, M., Shakespeare, M. R., McLean, R. F., Mirza, M. Q., Nellson R., Noble, I. P., Nurse, L. A., Okoth-Ogendo, H. W. O., Pittock, A. B., Shriener, D. S., Sinha, S. K., Street, R. B., Jilun, S., Suárez, A. G., Tol, R. S. I., Van Wie McGrory, L. Yoshino, M. 1997. *Impactos regionales del*

*cambio climático: evaluación de la vulnerabilidad*. [en línea]. Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático. <<<https://www.ipcc.ch/pdf/special-reports/spm/region-sp.pdf>>> [Consulta: 01-06-2016].