

Relevancia de los ríos intermitentes y arroyos efímeros de montaña sobre la diversidad de líquenes anfibios

Gregorio Aragón^{1,*} , Patricia Píneros¹ , Marina Vicente² , Gil Fernando Giménez³ , Pilar Hurtado^{1,4} 

- (1) Área de Biodiversidad y Conservación, Departamento de Biología y Geología, Física y Química Inorgánica, Universidad Rey Juan Carlos, 28933 Móstoles, Madrid, España.
(2) Departamento de Anatomía, Biología Celular y Zoología, Universidad de Extremadura, Avda. de Elvas s/n., 06006 Badajoz, España.
(3) Parque Nacional de Cabañeros, Ctra. Torrijos s.n., 13194–Pueblonuevo del Bullaque, España.
(4) Dipartimento di Farmacia, Università di Genova, viale Cembrano, 4, 16148, Genova, Italy.

Autor de correspondencia*: Gregorio Aragón [gregorio.aragon@urjc.es]

> Recibido el 26 de junio de 2023 - Aceptado el 24 de julio de 2023

Como citar: Aragón, G., Píneros, P., Vicente, M., Giménez, G.F., Hurtado, P. 2024 Relevancia de los ríos intermitentes y arroyos efímeros de montaña sobre la diversidad de líquenes anfibios. *Ecosistemas* 33(1): 2632. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2598>

Relevancia de los ríos intermitentes y arroyos efímeros de montaña sobre la diversidad de líquenes anfibios

Resumen: Ríos intermitentes y arroyos efímeros constituyen corrientes de agua que dejan de fluir y/o se secan completamente en algún punto del tiempo y espacio, de forma que los organismos han de adaptarse a la temporalidad de estos hábitats con ciclos de inmersión y secado variables en el tiempo e intensidad. Uno de los organismos adaptados a vivir en estos ambientes son los líquenes anfibios o semiacuáticos que colonizan rocas estables en aguas no eutrofizadas. Partiendo de la existencia de adaptaciones morfológicas y anatómicas que han desarrollado los líquenes para vivir en estos ambientes, nos preguntamos sobre la especificidad que tienen por los ambientes acuáticos, y si podrían desarrollarse también en ambientes terrestres. Se han seleccionado 50 especies de líquenes con afinidad por el agua dulce, se ha extraído la información de todas las citas del nodo GBIF España, y se ha completado la información del hábitat usando referencias bibliográficas en el caso de que faltaran. Los resultados muestran una fuerte especificidad por el medio acuático de las 36 especies que viven regularmente sumergidas o en zonas inundadas después de las lluvias. Algunas de ellas como *Pseudosagedia guentheri*, *Polyblastia quartzina* o *Pyrenocollema saxicola* solo han sido citadas en una o dos ocasiones. Además, gran parte de las citas están relacionadas con sistemas acuáticos en zonas de montaña (>1300 m de altitud). Los cursos de agua de zonas de montaña constituyen hábitats idóneos para el desarrollo de los líquenes anfibios, especialmente los tramos asociados a gargantas y rápidos, con aguas oligotróficas y gran extensión de roca expuesta.

Palabras clave: altitud; cursos de agua; GBIF; líquenes acuáticos; Península Ibérica

Relevance of intermittent rivers and ephemeral mountain streams on the diversity of amphibious lichens

Abstract: Intermittent rivers and ephemeral streams are watercourses that cease flowing and/or completely dry out at some point in time and space. This temporal dynamic requires organisms to adapt to the varying immersion and drying cycles in terms of time and intensity. Among the organisms adapted to these environments are amphibious or semiaquatic lichens who colonize stable rocks in non-eutrophicated waters. Given the morphological and anatomical adaptations that lichens have developed to survive in such environments, we assess their specificity to aquatic environments and their potential to thrive in terrestrial habitats. Here, we selected fifty lichen species with a preference for freshwater habitats and retrieved information from the records available in the GBIF Spain database. Supplementary habitat information was obtained from relevant bibliographic references when needed. The results showed a strong specificity for aquatic environments among the 36 species that commonly thrive in submerged or inundated areas after rainfall. We highlight the presence of a few rare species such as *Pseudosagedia guentheri*, *Polyblastia quartzina* and *Pyrenocollema saxicola*, which have only been reported once or twice. Notably, a significant proportion of these records were associated to aquatic systems in mountainous areas (>1300 m in altitude). Overall, watercourses in mountainous regions constitute suitable habitats for the development of amphibious lichens, especially in gorges and rapids, characterized by oligotrophic waters and extensive exposed rock surfaces.

Keywords: altitude; aquatic lichens; GBIF; Iberian Peninsula; water flows

Introducción

Los ríos intermitentes y arroyos efímeros integran parte de los sistemas acuáticos continentales que sufren la interrupción periódica del caudal o incluso el secado completo del cauce (Gallart et al. 2016; Datry et al. 2017) y, aunque el momento de la sequía estacional suele ser predecible, la intensidad del flujo del caudal experimenta una fuerte variabilidad interanual (Cid et al. 2016; Carcavilla et al. 2017). Estos cursos de agua temporales son comunes en muchas zonas del mundo, especialmente en las zonas secas, donde su número y extensión se están viendo incrementados debido al cambio climático y a las actividades

humanas que implican un consumo de agua (Tooth 2000; Larned et al. 2010; Gallart et al. 2016). Estos ecosistemas cada vez más extendidos, constituyen el hábitat de multitud de especies (Gallart et al. 2016), a pesar de que el cese del caudal representa una etapa crítica con cambios en la disponibilidad y calidad del hábitat (Boulton 2003).

Una característica sobresaliente de los cursos de agua temporales es la particularidad de la vida acuática que albergan, ya que las comunidades biológicas requieren poseer adaptaciones para hacer frente a la temporalidad en el flujo de agua (Larned et al. 2010; Cid et al. 2016). Uno de los grupos de organismos adaptados a vivir en hábitats acuáticos temporales son los líquenes (Nascimbene y Nimis 2006; Nascimbene et al. 2009), que van a constituir importantes elementos de vegetación sobre las superficies rocosas de estos cursos de agua (Thüs 2002; Nascimbene y Nimis 2006; Nascimbene et al. 2009). En estos ambientes, los líquenes se ven afectados por varios factores ecológicos relacionados con la duración en el tiempo de inmersión, las características del sustrato (litología y estabilidad), la disponibilidad de luz, la calidad del agua, la composición química, y la velocidad y el flujo del agua (Keller y Scheidegger 1994; Gilbert 1996; Gilbert y Giavarini 1997, 2000; Thüs 2002; Aptroot y Seaward 2003; Krzewicka y Galas 2006; Nascimbene et al. 2007). La mayoría de los líquenes anfibios están relacionados con condiciones de buena iluminación, de forma que en zonas más umbrosas la diversidad de especies desciende considerablemente (Nascimbene et al. 2013). Además, el tipo de roca es especialmente importante, ya que necesitan un sustrato rocoso estable y resistente a la erosión, de forma que hay muy pocas especies especializadas en sustratos calcáreos, ya que sufren una mayor erosión mecánica y química (Hawksworth 2000; Nascimbene y Nimis 2006). Por otro lado, la calidad del agua va a ser determinante en la supervivencia de las especies, ya que la sedimentación limita el crecimiento de los líquenes, interfiriendo en la penetración de la luz y ejerciendo un estrés mecánico cuando se deposita sobre los talos de los líquenes (Thüs 2002).

La mayoría de los líquenes de agua dulce viven sumergidos solo durante una parte del año (líquenes anfibios o semiacuáticos) (Aptroot y Seaward 2003; Thüs et al. 2014), por lo que se tienen que adaptar a los ciclos de humectación y secado que experimentan durante las fluctuaciones diurnas y estacionales en la disponibilidad de agua (Coste et al. 2016). Así, en función del tiempo de inmersión al que van a estar sometidos los talos en los cursos de agua, se han considerado varias zonas o bandas (Pereira et al. 1987; Gilbert 1996; Valcárcel y Carballal 2002; Coste 2010; Hachulka 2011; Thüs et al. 2014; Krzewicka et al. 2017): (A) zona regularmente sumergida, donde los líquenes viven sumergidos una gran parte del año (algunos autores indican que más de 6-9 meses), (B) zona sumergida en las crecidas, donde los líquenes están sumergidos regularmente después de las lluvias, y cuando no están sumergidos, están humedecidos por aerosol del agua (zona de salpicadura); (C) zona terrestre, sujeta a inundaciones episódicas después de fuertes lluvias y agua de escorrentía. Los líquenes que colonizan estas zonas se corresponden con un número escaso de grupos taxonómicos que, además, suele ser bastante homogéneos a lo largo del mundo (Aptroot y Seaward 2003). En Europa hay reconocidas cerca de 150 especies con mayor o menor afinidad por el agua dulce, y alrededor de 250 especies a lo largo del mundo (Nascimbene et al. 2013). La cuestión que nos preguntamos es si los líquenes asociados a ambientes de agua dulce, principalmente ríos y arroyos, son capaces de desarrollarse fuera de estos hábitats, en zonas terrestres, sin contacto con el agua. En este caso, los ríos intermitentes y arroyos efímeros serían cruciales para la supervivencia de estas especies y, en particular, los tramos asociados con gargantas, rápidos y cascadas, con una gran extensión de roca expuesta y ausencia de contaminación, se constituirían como las zonas con mayor diversidad y abundancia de especies de líquenes anfibios.

En este contexto, cabría esperar que un hábitat tan particular como los ríos intermitentes y arroyos efímeros, sujetos a periodos de inundación y sequía, alberguen un conjunto de líquenes adaptados a esta temporalidad. De esta forma, las especies que estén mejor adaptadas a crecer en zonas con periodos de inundación más largos y constantes serán más proclives a desaparecer con un aumento de la estacionalidad y en el medio terrestre, mientras que las especies adaptadas a vivir en zonas donde las inundaciones son episódicas, será más probable que colonicen otros medios terrestres húmedos, aunque no necesariamente ligados a cauces de agua dulce. Por tanto, nos preguntamos sobre la especificidad de las especies de líquenes anfibios por estos hábitats tan particulares y tan poco estudiados en la Península Ibérica.

Materiales y métodos

Para la consecución del objetivo planteado, se obtuvo un listado preliminar de las especies de líquenes asociadas a hábitats de agua dulce en la Península Ibérica, donde además se recogían sus preferencias en cuanto al tiempo de inundación en una distribución zonal (Pereira et al. 1987; Gilbert 1996; Valcárcel y Carballal 2002; Coste 2010; Hachulka 2011; Thüs et al. 2014; Krzewicka et al. 2017) (ver introducción). Para cada una de las especies recogidas en el listado preliminar, se obtuvo su distribución peninsular utilizando el nodo GBIF España (<https://www.gbif.es/>), excluyendo todas aquellas que no estuvieran citadas en el territorio peninsular. Como resultado, 50 especies fueron seleccionadas y todas las citas para estas especies fueron extraídas usando el formato Darwin Core.

Tras revisar todas las citas y eliminar los duplicados, se extrajo la información relativa a la colección o conjunto de datos del que procede el registro (collectionCode), la ocurrencia de la especie registrada (occurrenceID), las personas, grupos u organizaciones responsables del registro (recordedBy), la fecha en la que la especie fue registrada (eventDate), el hábitat (habitat), provincia (stateProvince) y localidad (locality) donde la especie fue registrada, y el rango de altitud (minimum and maximum elevation), longitud y latitud donde se realizó el registro (decimal latitude and longitude). En concreto, los campos que aportan información sobre las características de la autoecología de las especies son los relacionados con el hábitat y la localidad. Dado que nuestro objetivo es determinar la especificidad que pueda tener cada una de las especies por los hábitats de agua dulce y que, en numerosas ocasiones, el campo "hábitat" estuvo ausente o incompleto, se completó la búsqueda con referencias bibliográficas relacionadas con esa cita en particular usando los diferentes censos de líquenes del territorio peninsular y algunos trabajos más recientes (p.e. Álvarez et al. 2001; Llimona y Hladun 2001; Burgaz 2006; Pérez-Ortega y Álvarez-Lafuente 2006;

Valcárcel y López de Silanes 2010; Romero y Navarro-Rosinés 2021). Por último, para completar la información relativa a las 50 especies de líquenes anfibios seleccionados, se incorporó el material recolectado por nosotros en las provincias de Ciudad Real y Toledo e incluido recientemente en el herbario MACB.

Resultados

Los resultados indican un desconocimiento importante de los líquenes asociados a cursos de agua dulce, ya que existen pocas citas y la mayoría proceden del tercio norte peninsular (Anexo I). Las especies más abundantes son *Catillaria chalybeia*, *Buellia spuria* y *Pseudosagedia chlorotica*, de mayor amplitud ecológica, que aparecen con frecuencia en zona terrestre (Zona C). Las especies más escasas son *Pseudosagedia guentheri* citada en el Parque Natural de Redes (Asturias), *Polyblastia quartzina*, en Pirineos (Huesca) y Montes de Toledo (Toledo) o *Pyrenocollema saxicola* en el río Visuña (Lugo) y Redes (Asturias) (Tabla 1, Anexo I).

Son muy pocos los grupos taxonómicos representados (a nivel de familia), y el más frecuente es de las Verrucariaceae que incluye al 56% de las especies (Anexo I). En cuanto al tipo de reproducción, el 72% de las especies desarrolla peritecios, aumentando el porcentaje al 86% si consideramos a las especies de zonas regularmente sumergidas y a las de zonas sumergidas durante las crecidas (zonas A y B, respectivamente).

A pesar del escaso número de registros para una gran parte de las especies, especialmente para las 36 especies asociadas a las zonas A y B, podemos observar un amplio rango altitudinal (Tabla 1), y gran parte de las citas (salvo en Galicia principalmente) se corresponden con zonas situadas por encima de los 1300 m de altitud (Fig. 1).

Los resultados apuntan también a una fuerte especificidad de las especies por el medio acuático, especialmente de las especies que aparecen mejor representadas en las zonas A y B. Las especies que van a estar mejor adaptadas a zonas con periodos de inundación más largos y constantes (zonas A y B), van a estar prácticamente ausentes en el medio terrestre (Tabla 2). Sin embargo, las especies adaptadas a vivir en zonas donde las inundaciones son episódicas (zona C), aparecen con mayor frecuencia en medios terrestres (Tabla 2).

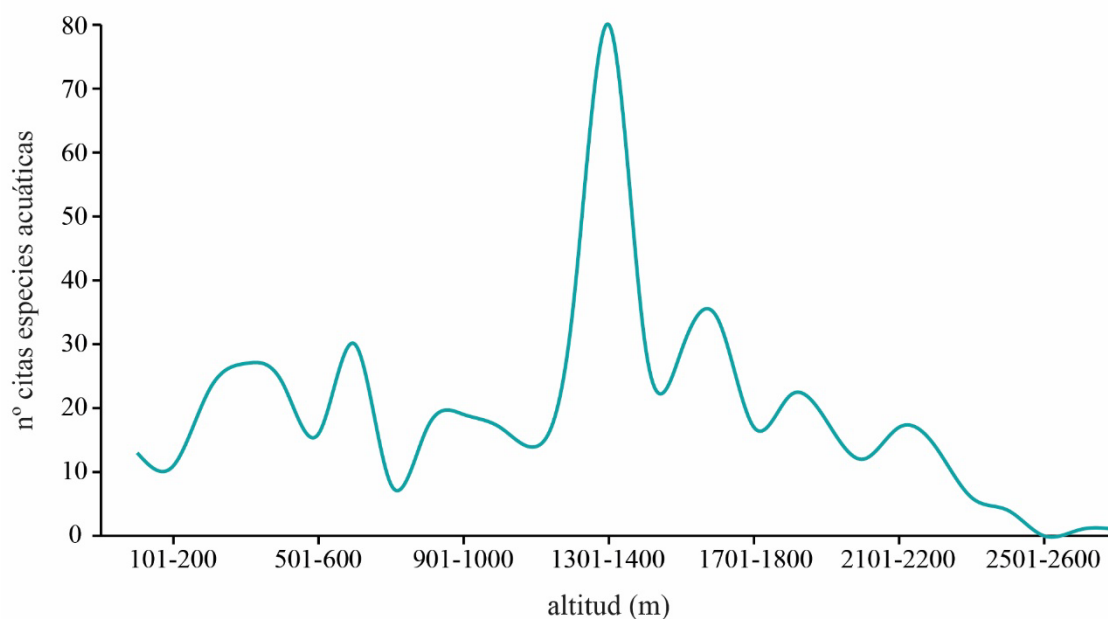


Figura1. Distribución altitudinal del número total de citas ligadas a hábitat fluviales (539 citas).

Figure 1. Altitudinal distribution of the total number of records linked to fluvial habitats (539 records).

Tabla 1. Listado de especies con indicación de las zonas (bandas) de preferencia. A: zona regularmente sumergida; B: zona inmersa en las crecidas, inundada regularmente después de las lluvias, y cuando no están inmersos, están humedecidos por aerosol del agua; C: zona terrestre, sujeta a inundaciones episódicas después de fuertes lluvias y agua de escorrentía. Se indica también el número de citas obtenidas del nodo GBIF España, indicando el tipo de hábitat (fluvial – Fluv– y terrestre –Terr–), el rango altitudinal, y el número de provincias referenciadas (Provs).

Table 1. List of species indicating their preferred zones (bands). A: regularly submerged; B: immersed during floods, regularly inundated after rainfall, and when not submerged, moistened by water spray; C: terrestrial zone subject to episodic flooding after heavy rain and runoff. The number of records obtained from GBIF Spain is provided, indicating the type of habitat (fluvial – Fluv– and terrestrial –Terr–), altitudinal range, and number of referenced provinces (Provs).

Especies	Zonas	Fluv	Terr	Altitud (m)	Provs
<i>Aspicilia aquatica</i> (Fr.) Körb.	B	10	0	820-2300	7
<i>Aspicilia laevata</i> (Ach.) Arnold	B-C	3	3	350-1700	5
<i>Bacidina inundata</i> (Fr.) Vězda	A	10	0	550-2300	6
<i>Buellia spuria</i> (Schaer.) Anzi	C	10	43	50-1670	9
<i>Caloplaca diphyodes</i> (Nyl.) Jatta	B-C	3	2	650-1175	4
<i>Catillaria chalybeia</i> (Borrer) A. Massal.	C	28	140	100-1750	22
<i>Dermatocarpon leptophyllodes</i> (Nyl.) Zahlbr.	B	2	0	953-2200	2
<i>Dermatocarpon leptophyllum</i> (Ach.) K.G.W. Lång	B	2	0	600-2050	2
<i>Dermatocarpon luridum</i> (Dill. ex With.) J.R. Laundon	B	5	5	650-2200	7
<i>Dermatocarpon meiophyllum</i> Vain.	A-B	10	0	650-2200	6
<i>Hydropunctaria rheitrophila</i> (Zsch.) C. Keller et al.	A	16	0	530-2300	8
<i>Hydropunctaria scabra</i> (Vězda) C. Keller	A	2	0	820-1900	2
<i>Ionaspis lacustris</i> (With.) Lutzoni	A-B	23	0	820-1640	9
<i>Ionaspis odora</i> (Ach. ex Schjaer) Th. Fr.	A-B	4	0	1600-2200	2
<i>Lobothallia melanaspis</i> (Ach.) Hafellner	B	4	0	650-2165	4
<i>Phaeophyscia endococcinea</i> (Körb.) MÖberg	B-C	3	2	1600-2165	4
<i>Polyblastia cruenta</i> (Körb.) P. James y Swinscow	B	7	0	1600-2210	2
<i>Polyblastia cupularis</i> A. Massal.	C	2	6	900-2400	6
<i>Polyblastia quartzina</i> Lynge	B	2	0	953-1700	2
<i>Porina ahlesiana</i> (Körb.) Zahlbr.	C	1	1	340-460	1
<i>Porina lectissima</i> (Fr.) Zahlbr.	B	15	1	300-1950	7
<i>Porpidia hydrophila</i> (Fr.) Hertel y A.J. Schwab	B-C	5	4	50-1900	3
<i>Pseudosagedia chlorotica</i> (Ach.) Hafellner y Kalb	B-C	18	26	67-2270	18
<i>Pseudosagedia guentheri</i> (Flot.) Hafellner y Kalb	A	1	0	1750	1
<i>Pyrenocarpon thelostomum</i> (Ach. ex J. Harriman) Coppins y Aptroot	A	2	0	390	1
<i>Pyrenocollema monense</i> (Wheldon) Coppins	A	2	0	530-940	2
<i>Pyrenocollema saxicola</i> (A. Massal.) R.C. Harris	A	2	0	500-900	2
<i>Pyrenocollema strontianense</i> (Swinscow) R.C. Harris	A	3	0	40-615	3
<i>Rhizocarpon geminatum</i> Körb.	C	10	10	670-2200	10
<i>Rhizocarpon lavatum</i> (Ach.) Hazl.	B-C	6	8	150-1750	8
<i>Rinodina fimbriata</i> Körb.	B-C	2	0	500-650	2
<i>Staurothele clopima</i> (Wahlenb. ex Ach.) Th. Fr.	B	3	0	2100-2500	3
<i>Staurothele clopimoides</i> (Anzi ex Arnold) J. Steiner	A	3	0	1900-2300	2
<i>Staurothele fissa</i> (Taylor) Zwackh	A	43	0	600-2400	10
<i>Thelidium impressum</i> (Müll. Arg.) Zschacke	B	1	3	500-2200	3
<i>Thelidium methorium</i> (Anzi) Arnold	A-B	8	1	479-1900	4
<i>Thelidium minutulum</i> Körb.	B-C	1	4	28-456	3
<i>Thelidium zwackhii</i> (Hepp) A. Massal.	A-B	7	1	450-1500	6
<i>Verrucaria aethiobola</i> Wahlenb.	B	25	0	30-2050	15
<i>Verrucaria aquatilis</i> Mudd	A	36	0	250-2400	9
<i>Verrucaria dolosa</i> Borrer ex Leighton	B-C	9	15	300-1234	6
<i>Verrucaria elaeomelaena</i> (A. Massal.) Arnold	A-B	16	0	360-3020	7
<i>Verrucaria funckii</i> (Spreng.) Zahlbr.	A	27	0	240-2360	11
<i>Verrucaria hydrela</i> Ach.	A	54	0	250-2360	11
<i>Verrucaria latebrosa</i> Körb.	A-B	3	0	660-1580	3
<i>Verrucaria margacea</i> (Wahlenb.) Wahlenb.	A	34	1	50-2500	12
<i>Verrucaria mundula</i> P.M. McCarthy	A	8	0	120-1000	6
<i>Verrucaria pachyderma</i> Arnold	A	13	0	820-2050	6
<i>Verrucaria praetermissa</i> (Trevis.) Anzi	A-B	30	0	80-1320	8
<i>Verrucaria submersella</i> Servít	A-B	8	0	100-2450	4

Tabla 2. Distribución de las especies en función de las zonas (bandas) de preferencia. Se indica el porcentaje de citas asociadas a medios fluviales frente a terrestres.**Table 2.** Species distribution according to the different zones (bands). The percentage of records associated with fluvial versus terrestrial environments is indicated.

	Especies	Fluvial (%)
Zona A (99.82%)	<i>Bacidina inundata</i>	100
	<i>Hydropunctaria rheitrophila</i>	100
	<i>Hydropunctaria scabra</i>	100
	<i>Pseudosagedia guentheri</i>	100
	<i>Pyrenocarpon thelostomum</i>	100
	<i>Pyrenocollema monense</i>	100
	<i>Pyrenocollema saxicola</i>	100
	<i>Pyrenocollema strontianense</i>	100
	<i>Staurothele clopimoides</i>	100
	<i>Staurothele fissa</i>	100
	<i>Verrucaria aquatilis</i>	100
	<i>Verrucaria funckii</i>	100
	<i>Verrucaria hydrela</i>	100
	<i>Verrucaria margacea</i>	97.14
	<i>Verrucaria mundula</i>	100
<i>Verrucaria pachyderma</i>	100	
Zonas A-B (97.38%)	<i>Dermatocarpon meiophyllizum</i>	100
	<i>Ionaspis lacustris</i>	100
	<i>Ionaspis odora</i>	100
	<i>Thelidium methorium</i>	88.89
	<i>Thelidium zwackhii</i>	87.50
	<i>Verrucaria elaeomelaena</i>	100
	<i>Verrucaria latebrosa</i>	100
	<i>Verrucaria praetermissa</i>	100
<i>Verrucaria submersella</i>	100	
Zona B (88.07%)	<i>Aspicilia aquatica</i>	100
	<i>Dermatocarpon leptophyllodes</i>	100
	<i>Dermatocarpon leptophyllum</i>	100
	<i>Dermatocarpon luridum</i>	50
	<i>Lobothallia melanaspis</i>	100
	<i>Polyblastia cruenta</i>	100
	<i>Polyblastia quartzina</i>	100
	<i>Porina lectissima</i>	93.75
	<i>Staurothele clopima</i>	100
	<i>Thelidium impressum</i>	25
	<i>Verrucaria aethiobola</i>	100
Zonas B-C (51.87%)	<i>Aspicilia laevata</i>	50
	<i>Caloplaca diphyodes</i>	60
	<i>Phaeophyscia endococcinea</i>	60
	<i>Porpidia hydrophila</i>	55.56
	<i>Pseudosagedia chlorotica</i>	40.91
	<i>Rhizocarpon lavatum</i>	42.86
	<i>Rinodina fimbriata</i>	100
	<i>Thelidium minutulum</i>	20
	<i>Verrucaria dolosa</i>	37.5
Zona C (32.11%)	<i>Buellia spuria</i>	18.87
	<i>Catillaria chalybeia</i>	16.67
	<i>Polyblastia cupularis</i>	25
	<i>Porina ahlesiana</i>	50
	<i>Rhizocarpon geminatum</i>	50

Discusión

La mayoría de los líquenes anfibios que están en contacto directo con el agua ya sea porque estén regularmente sumergidos o porque parte del año estén bajo la influencia de las salpicaduras, muestran una gran especificidad por el medio acuático, estando ausentes del medio terrestre. Si a ello le añadimos las preferencias de hábitat y ambientales, como la presencia de superficies rocosas amplias, estables y poco erosionables, luz suficiente, $\text{pH} > 5$ o ausencia de eutrofización (p.e. Gilbert y Giavarini 1997; Nascimbene y Nimis 2006; Nascimbene et al. 2013; Thüs et al. 2014), los cursos de agua temporales de zonas de montaña cobran una gran importancia en la supervivencia de estas especies.

Gran parte de los líquenes anfibios que viven en las zonas A y B van a estar expuestos a largos periodos de inmersión que alternan con periodos de desecación más o menos variables (Gilbert y Giavarini 1997; Hawksworth 2000; Thüs et al. 2014) que, en las montañas mediterráneas, coinciden con la época estival de mayor insolación y de temperaturas más elevadas (Nascimbene et al. 2023). Estos líquenes son altamente especializados y su respuesta al secado y rehumedecimiento es una característica clave para la supervivencia en su hábitat (Richardson 1993; Gilbert y Giavarini 1997; Hawksworth 2000). Sin embargo, este grupo de líquenes anfibios es muy sensible a desecaciones prolongadas y difícilmente podrían desarrollarse en ambientes terrestres (Thüs et al. 2014).

La biota de líquenes en hábitats fluviales se compone principalmente de formas de crecimiento crustáceas delgadas, que facilitan el intercambio de gases y tienen una alta densidad de fotobiontes para mejorar el equilibrio entre el consumo de hidratos de carbono por respiración y las ganancias fotosintéticas (Thüs et al. 2014). Estos fotobiontes son esenciales para la tolerancia de los líquenes a las inundaciones (Hawksworth 2000) de forma que, muchos líquenes terrestres o de hábitats semiacuáticos con fotobiontes no especializados se "ahogan" cuando se exponen a períodos prolongados de inmersión (Thüs et al. 2014). Así, unos pocos líquenes dentro de la familia Verrucariaceae, han desarrollado compatibilidad con algunos géneros de algas típicos del medio acuático como *Dilabifilum* o *Heterococcus* (Thüs 2002; Thüs et al. 2011). Estos líquenes no solo son tolerantes a la inundación permanente, sino que también tienen una tolerancia muy limitada a la desecación (Hawksworth 2000; Thüs 2002; Coste et al. 2016). Otra de las características que presentan la mayoría de las especies que viven en las zonas A y B, que sufren mayores periodos de inmersión, es la presencia de peritecios como estructura de reproducción sexual. Según Aptroot & Seaward (2003) los peritecios son más resistentes al flujo de agua que los apotecios, ya que ofrecen una mayor protección al himenio dentro de su estructura cerrada y esférica.

Además, la sedimentación y la eutrofización son dos factores importantes que van a afectar a estos líquenes anfibios (Thüs 2002). Por un lado, la sedimentación limita el crecimiento de las especies de líquenes, interfiriendo en la penetración de la luz y actuando con efecto mecánico cuando cubre los talos de estos líquenes crustáceos (Gilbert y Giavarini 1997; Thüs 2002), siendo más sensibles las especies con talos subgelatinosos que las que desarrollan talos más gruesos y areolados (Nascimbene et al. 2013). Por otro lado, los sólidos en suspensión van a favorecer las cubiertas de algas filamentosas, limo, lodo y ciertas especies de briófitos (Gilbert y Giavarini 1997), dejando poco espacio disponible para el desarrollo de los líquenes, que van a ser escasos y muy efímeros (Gilbert y Giavarini 1997).

¿Por qué la relevancia de ríos temporales y arroyos efímeros de montaña?

La degradación de los ecosistemas fluviales es un problema histórico relacionado con su uso como fuente de recursos y como vías para la eliminación de residuos (Alonso y Camargo 2005). Algunos de los principales problemas que presentan estos ecosistemas están vinculados a la contaminación por materia orgánica y la eutrofización por uso de fertilizantes nitrogenados que provienen de una agricultura intensiva (Alonso y Camargo 2005; Silva et al. 2017; García y Miranda 2018), y que van a constituir los principales inconvenientes para el desarrollo de los líquenes anfibios (p.e. Gilbert y Giavarini 1997; Nascimbene et al. 2013; Thüs et al. 2014). Además, los cultivos forestales realizados durante la segunda mitad del siglo XX han intensificado los procesos erosivos, produciendo en muchos casos la colmatación de cauces de ríos y arroyos en zonas mediterráneas a menor altitud (Sousa et al. 2010), eliminando por completo el hábitat potencial para los líquenes anfibios.

En este sentido, las partes altas de los ríos, arroyos y torrentes, donde la velocidad de la corriente es mayor y apenas existen contaminación y eutrofización, se configuran como puntos clave para la colonización y supervivencia de las especies de líquenes anfibios. De hecho, aunque para el conjunto de especies estudiadas el rango altitudinal es amplio, una gran parte de las citas obtenidas del nodo de GBIF España, proceden de arroyos, torrentes y ríos de montaña, situados por encima de los 1300 m de altitud (Cordillera Pirenaica, Cordillera Cantábrica, Sistema Ibérico, Sierra Nevada) y regidos por una gran estacionalidad y variabilidad inter e intra-anual. Estos datos estarían en consonancia con los apuntados por otros autores para Europa, que muestran que la diversidad es más elevada en zonas de media y alta montaña, determinada principalmente por la calidad del agua (p.e. Nascimbene y Nimis 2006; Krzewicka et al. 2020).

Sin embargo, los principales problemas a los que se enfrentan estos líquenes anfibios son los derivados del cambio climático y el uso del agua por el ser humano. Los ecosistemas acuáticos continentales más afectados por el cambio climático son los ríos y arroyos de montaña, con una gran dependencia de las precipitaciones anuales y/o estacionales (Álvarez Cobelas et al. 2006). En el contexto actual de cambio global, con aumento continuo de las temperaturas, y un incremento del riesgo de sequía en la región mediterránea (IPCC 2019), se espera una reducción considerable del caudal que provocaría la transición de ríos permanentes a estacionales, mientras que otros muchos desaparecerán (Álvarez Cobelas et al. 2006).

Además, el cambio climático puede interactuar con otros factores de estrés para las especies como diferentes tipos de contaminantes o la radiación ultravioleta, por lo que podemos observar tanto efectos directos como indirectos derivados de este proceso (Blaustein et al. 2010). Esto es especialmente acuciante en las montañas mediterráneas donde el efecto del cambio climático y un mayor uso del agua podría reducir considerablemente el hábitat de gran parte de estas especies, determinado por la estrecha afinidad que tienen estos líquenes anfibios por estos ecosistemas acuáticos.

Conclusiones

Dada la especificidad que tienen los líquenes anfibios por el medio acuático, especialmente ligada a necesidades ambientales como la estabilidad del sustrato y ausencia de eutrofización, los cursos de agua de montaña concentran una mayor diversidad de líquenes. Estas restricciones hacen que sean un grupo muy vulnerable al cambio climático, ya que estos ríos y arroyos de montaña presentan una gran dependencia de las precipitaciones.

Contribución de los autores

Gregorio Aragón: Conceptualización, Investigación, Metodología, Redacción – borrador original, Redacción – revisión y edición, Supervisión, Validación. Patricia Pineros: Investigación, Metodología, Validación. Marina Vicente: Investigación, Redacción – borrador original. Gil Fernando Giménez: Investigación. Pilar Hurtado: Investigación, Metodología, Redacción – borrador original, Redacción – revisión y edición, Visualización.

Agradecimientos

P.H. posee una ayuda postdoctoral "Margarita Salas" otorgada por el Ministerio de Universidades y financiada por el programa Next Generation EU Recovery.

Referencias

- Alonso, A., Camargo, J.A. 2005. Estado actual y perspectivas en el empleo de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos como indicadora del estado ecológico de los ecosistemas fluviales españoles. *Ecosistemas* 14(3): 87-99.
- Álvarez, J., Sánchez-Biezma, M.J., López de Silanes, M.E. 2001. Lista de los líquenes y hongos liquenícolas de Galicia. *Nova Acta Científica Compostelana (Biología)* 11: 53-151.
- Álvarez Cobelas, M., Catalán, J., García de Jalón, D. 2006. Impactos sobre los ecosistemas acuáticos continentales. En: Moreno, J.M. (ed.), *Evaluación preliminar de los impactos en España por efecto del cambio climático*, pp. 113-146. Ministerio de Medio Ambiente y Universidad de Castilla-La Mancha. Madrid, España.
- Aptroot, A., Seaward, M.R.D. 2003. Freshwater lichens. *Fungal Diversity Research Series* 10: 101-110.
- Blaustein, A.R., Walls, S.C., Bancroft, B.A., Lawler, J.J., Searle, C.L., Gervasi, S.S. 2010. Direct and Indirect Effects of Climate Change on Amphibian Populations. *Diversity* 2: 281-313.
- Boulton, A.J. 2003. Parallels and contrasts in the effects of drought on stream macroinvertebrate assemblages. *Freshwater Biology* 48:1173-1185.
- Burgaz, A.R. 2006. Checklist of lichenized and lichenicolous fungi of Madrid Community (Spain). *Flora Mediterranea* 16: 57-110.
- Carcavilla, L., Díez-Herrero, A., Gegas, J. 2017. Monitorización en cascadas y saltos de agua para la valoración de su "espectacularidad o belleza" y sus implicaciones para su uso público. El caso de la chorrera de los Navalucillos. En: Carcavilla, L., Duque-Macías, J., Giménez, J., Hilario, A., Monge-Ganuzas, M., Vegas, J., Rodríguez, A. (eds.) *Patrimonio geológico, gestionando la parte abiótica del patrimonio natural*, pp. 149-154. Cuadernos del Museo Geominero 21. Instituto Geológico y Minero de España. Madrid, España.
- Castroviejo, S. (coord. gen.), 1986-2012. *Flora ibérica* 1-8, 10-15, 17-18, 21. Real Jardín Botánico, CSIC. Madrid, España.
- Cid, N., Verkaik, I., García-Roger, E.M., Rieradevall, M., Bonada, N., Sánchez-Montoya, M.D.M., et al. 2016. A biological tool to assess flow connectivity in reference temporary streams from the Mediterranean Basin. *Science of the Total Environment* 540: 178-190.
- Coste, C. 2010. New ecology and new classification for phytosociology of hydrophilic lichens in acid watercourses in France. *Acte du colloque des 3 èmes rencontres Naturalistes de Midi-Pyrénées*, 157–168.
- Coste, C., Chauvet, E., Grieu, P., Lamaze, T. 2016. Photosynthetic traits of freshwater lichens are consistent with the submersion conditions of their habitat. *Annales de Limnologie-International Journal of Limnology* 52: 235-242.
- Datry, T., Bonada, N., Boulton, A. J. 2017. General Introduction. Intermittent Rivers and Ephemeral Streams. En: Datry, T., Bonada, N., Boulton, A. J. (eds.) *Intermittent Rivers and Ephemeral Streams: Ecology and Management*, pp. 1-20. Academic Press, Cambridge, Reino Unido.
- Gallart, F., Llorens, P., Latron, J., Cid, N., Rieradevall, M., Prat, N. 2016. Validating alternative methodologies to estimate the regime of temporary rivers when flow data are unavailable. *Science of the Total Environment* 565: 1001-1010.
- García, F., Miranda, V. 2018. *Eutrofización, una amenaza para el recurso hídrico*. Universidad Autónoma Estado México UAEM, México. Disponible en: <http://ru.iiec.unam.mx/4269/>
- Gilbert, O.L. 1996. The lichen vegetation of chalk and limestone streams in Britain. *The Lichenologist* 28(2): 145-159.
- Gilbert, O.L., Giavarini, V.J. 1997. The lichen vegetation of acid watercourses in England. *The Lichenologist* 29(4): 347-367.
- Gilbert, O.L., Giavarini, V.J. 2000. The lichen vegetation of lake margins in Britain. *The Lichenologist* 32(4): 365-386.
- Hachulka, M. 2011. Freshwater lichens on submerged stones and alder roots in the Polish lowland. *Acta Mycologica* 46(2): 233-244.
- Hawksworth, D.L. 2000. Freshwater and marine lichen-forming fungi. *Fungal Diversity* 5: 1-7.
- IPCC. 2019. Informe especial del IPCC. Calentamiento global de 1,5°C. Grupo Intergubernamental de expertos sobre cambio climático. Disponible en: https://www.ipcc.ch/site/assets/uploads/sites/2/2019/09/IPCC-Special-Report-1.5-SPM_es.pdf
- Keller, C., Scheidegger, C. 1994. Zur Verbreitung von Wasserflechten in Abhängigkeit zur jährlichen Überflutungsdauer im Flüelatal (Schweiz, Kanton Graubünden). *Herzogia* 10: 99-114.
- Krzewicka, B., Galas, J. 2006. Ecological notes on *Verrucaria aquatilis* and *V. hydrela* in the Polish Tatry Mountains. En: Lackovičová, A., Guttová, A., Lisická, E., Lizoň, P. (eds), *Central European lichens—diversity and threat*, pp. 193-204. Mycotaxon Ltd. Ithaca, NY, EEUU.
- Krzewicka, B., Smykla, J., Galas, J., Śliwa, L. 2017. Freshwater lichens and habitat zonation of mountain streams. *Limnologica* 63: 1-10.
- Krzewicka, B., Matura, N., Adamska, E., Osyczka, P. 2020. Species composition of freshwater lichens in temperate mountain streams: the effect of site, habitat and local spatial isolation. *Preslia* 92(3): 235-254.

- Larned, S.T., Datry, T., Arscott, D.B., Tockner, K. 2010. Emerging concepts in temporary-river ecology. *Freshwater Biology* 55(4): 717-738.
- Llimona, X., Hladun, N.L. 2001. Checklist of the lichens and lichenicolous fungi of the Iberian Peninsula and Balearic Islands. *Bocconea* 14: 5-581.
- Nascimbene, J., Nimis, P.L. 2006. Freshwater lichens of the Italian Alps: a review. *Annales de Limnologie-International Journal of Limnology* 42(1): 27-32.
- Nascimbene, J., Thüs, H., Marini, L., Nimis, P.L. 2007. Freshwater lichens in springs of the eastern Italian Alps: floristics, ecology and potential for bioindication. *Annales de Limnologie-International Journal of Limnology* 43(4): 285-292.
- Nascimbene, J., Thüs, H., Marini, L., Nimis, P.L. 2009. Early colonization of stone by freshwater lichens of restored habitats: a case study in northern Italy. *Science of the Total Environment* 407(18): 5001-5006.
- Nascimbene, J., Nimis, P.L., Thüs, H. 2013. Lichens as bioindicators in freshwater ecosystems-challenges and perspectives. *Annali di Botanica* 3: 45-50.
- Nascimbene, J., Nimis, P.L., Klüßendorf, J., Thüs, H. 2023. Freshwater lichens, including new species in the genera *Verrucaria*, *Placopyrenium* and *Circinaria*, associated with *Lobothallia hydrocharis* (Poelt & Nimis) Sohrabi & Nimis from watercourses of Sardinia. *Journal of Fungi* 9(3): 380.
- Pereira, I., Casares, M., Llimona, X. 1987. Aportación al conocimiento de los líquenes hidrófilos de Sierra Nevada (Granada, S. de España). *Cryptogamie, Bryologie Lichénologie* 8 (3): 263-273.
- Pérez-Ortega, S., Álvarez-Lafuente, A. 2006. Primer catálogo de líquenes y hongos liquenícolas de la Comunidad Autónoma de Castilla y León. *Botanica Complutensis* 30: 17-52.
- Richardson D.H.S. 1993. The physiology of drying and rewetting in lichens. En: Jennings, D.H. (ed.), *A Stress Tolerance of Fungi*, pp. 275-296. Mycology series, vol. 10. Marcel Dekker, New York, EEUU.
- Romero, C., Navarro-Rosinés, P. 2021. Sobre la presència d'*Hydropunctaria scabra* a la península Ibèrica, i notes sobre altres líquens aquàtics de Les Planes de Son i mata de València. *Butlletí de la Institució Catalana d'Història Natural* 85: 119-124.
- Silva, A.R.E., Cobelas, M.Á., González, E.M. 2017. Impactos del nitrógeno agrícola en los ecosistemas acuáticos. *Ecosistemas* 26(1): 37-44.
- Sousa, A., Morales, J., García-Murillo, P., García-Barrón, L. 2010. Los arroyos costeros de SW de España (manto eólico litoral onubense) como indicadores de cambios en las tendencias de precipitación. *Clima, ciudad y ecosistemas: ponencias y conferencias invitadas al VII Coloquio de la Asociación Española de Climatología* 283-294.
- Thüs, H. 2002. Taxonomie, Verbreitung und Ökologie silicoler Süßwasserflechten im außeralpinen Mitteleuropa. *Bibliotheca Lichenologica* 83: 1-214.
- Thüs, H., Muggia, L., Pérez-Ortega, S., Favero-Longo, S.E., Joneson, S., O'Brien, H., Nelsen, M.P., et al. 2011. Revisiting photobiont diversity in the lichen family Verrucariaceae (Ascomycota). *European Journal of Phycology* 46(4): 399-415.
- Thüs, H., Aptroot, A., Seaward, M.R.D. 2014. Freshwater Fungi. En: Gareth Jones E.B., Hyde K.D., Pang, K-L. (eds.), *Freshwater fungi and fungal-like organisms*, pp. 333-358. De Gruyter, Berlin, Alemania.
- Tooth, S. 2000. Process, form and change in dryland rivers: a review of recent research. *Earth-Science Reviews* 51(1-4): 67-107.
- Valcárcel, C.P., Carballal, R. 2002. Líquenes pirenocárpicos de los ríos y arroyos de Galicia (España). *Cryptogamie, Mycologie* 23(3): 245-271.
- Valcárcel, C.P., López de Silanes, M.E. 2010. Especies acuáticas del género *Verrucaria* s.l. (Ascomycetes liquenizados) en la Península Ibérica. *Nova Acta Científica Compostelana (Biología)* 19: 5-20.

Anexo/Appendix

Anexo 1. Listado de especies con indicación de las estructuras de reproducción sexual y las provincias (Península Ibérica). "Flora iberica" (Castroviejo 1986-2012) fue seguida para las abreviaturas de las provincias.

Appendix 1. Species list showing the structures of sexual reproduction and the provinces (Iberian Peninsula). "Flora iberica" (Castroviejo 1986-2012) was followed for the provinces.

Especies	Familia	Reproducción	Provincias
<i>Aspicilia aquatica</i>	Megasporaceae	Apotecios	Ba, Ge, Hu, L, O, V, Za
<i>Aspicilia laevata</i>	Megasporaceae	Apotecios	C, Cs, Hu, M, Po
<i>Bacidina inundata</i>	Ramalinaceae	Apotecios	Ba, C, Ge, Hu, Lu, S
<i>Buellia spuria</i>	Caliciaceae	Apotecios	B, Ge, Cs, M, Na, O, Sa, V, Z
<i>Caloplaca diphodes</i>	Teloschistaceae	Apotecios	Ge, M, To, CR
<i>Catillaria chalybeia</i>	Catillariaceae	Apotecios	Ab, B, C, Cc, Cs, Cu, Ge, Gu, H, J, L, M, Ma, Na, O, Or, Po, SS, T, Te, To, V
<i>Dermatocarpon leptophylloides</i>	Verrucariaceae	Peritecios	Hu, To
<i>Dermatocarpon leptophyllum</i>	Verrucariaceae	Peritecios	S, Z
<i>Dermatocarpon luridum</i>	Verrucariaceae	Peritecios	B, CR, M, O, P, SS, Z
<i>Dermatocarpon meiophyllizum</i>	Verrucariaceae	Peritecios	CR, Gu, L, Ma, S, To
<i>Hydropunctaria rheitrophila</i>	Verrucariaceae	Peritecios	B, C, Ge, L, Lu, Mi, Or, S
<i>Hydropunctaria scabra</i>	Verrucariaceae	Peritecios	L, To
<i>Ionaspis lacustris</i>	Hymeneliaceae	Apotecios	C, Ge, Lu, M, P, O, Or, So, Za
<i>Ionaspis odora</i>	Hymeneliaceae	Apotecios	Hu, L
<i>Lobothallia melanaspis</i>	Megasporaceae	Apotecios	CR, Hu, L, M
<i>Phaeophyscia endococcinea</i>	Physciaceae	Apotecios	Hu, P, S, Za
<i>Polyblastia cruenta</i>	Verrucariaceae	Peritecios	Hu, L
<i>Polyblastia cupularis</i>	Verrucariaceae	Peritecios	Bi, C, Ge, Gu, L, Na
<i>Polyblastia quartzina</i>	Verrucariaceae	Peritecios	L, To
<i>Porina ahlesiana</i>	Pertusariaceae	Peritecios	C
<i>Porina lectissima</i>	Pertusariaceae	Peritecios	B, C, Lu, O, P, S, SS
<i>Porpidia hydrophila</i>	Lecideaceae	Apotecios	C, Ge, Le
<i>Pseudosagedia chlorotica</i>	Porinaceae	Peritecios	Ab, B, C, Ca, Cs, Ge, Lo, Lu, Ma, Mi, Na, O, Or, P, Po, S, T, Z
<i>Pseudosagedia guentheri</i>	Porinaceae	Peritecios	O
<i>Pyrenocarpon thelostomum</i>	Lichinaceae	Peritecios	Lu
<i>Pyrenocollema monense</i>	Xanthopyreniaceae	Peritecios	Lu, Or
<i>Pyrenocollema saxicola</i>	Xanthopyreniaceae	Peritecios	Lu, O
<i>Pyrenocollema strontianense</i>	Xanthopyreniaceae	Peritecios	C, CR, Lu
<i>Rhizocarpon geminatum</i>	Rhizocarpaceae	Apotecios	CR, Ge, Hu, L, Le, M, Te, To, Z, Za
<i>Rhizocarpon lavatum</i>	Rhizocarpaceae	Apotecios	C, Cc, Cs, Le, M, O, Po, S
<i>Rinodina fimbriata</i>	Physciaceae	Apotecios	CR, Ge
<i>Staurothele clopima</i>	Verrucariaceae	Peritecios	Gr, Hu, And
<i>Staurothele clopimoides</i>	Verrucariaceae	Peritecios	Ge, L
<i>Staurothele fissa</i>	Verrucariaceae	Peritecios	B, Ge, Hu, L, M, P, S, T, To, Va
<i>Thelidium impressum</i>	Verrucariaceae	Peritecios	Ge, Lu, T
<i>Thelidium methorium</i>	Verrucariaceae	Peritecios	Ge, Hu, L, O
<i>Thelidium minutulum</i>	Verrucariaceae	Peritecios	C, Ge, T
<i>Thelidium zwackhii</i>	Verrucariaceae	Peritecios	B, Bu, Cs, Ge, Le, O
<i>Verrucaria aethiobola</i>	Verrucariaceae	Peritecios	B, C, Cc, CR, Cu, Ge, Hu, L, Le, Lu, O, Or, S, To, Za
<i>Verrucaria aquatilis</i>	Verrucariaceae	Peritecios	B, C, Ge, Hu, L, Lu, O, Or, T
<i>Verrucaria dolosa</i>	Verrucariaceae	Peritecios	B, Cs, Ge, Or, T, V
<i>Verrucaria elaeomelaena</i>	Verrucariaceae	Peritecios	B, CR, Cu, Ge, Gr, Hu, So
<i>Verrucaria funkii</i>	Verrucariaceae	Peritecios	B, C, Cc, L, Ge, Hu, Lu, Or, To, TM, Za
<i>Verrucaria hydrela</i>	Verrucariaceae	Peritecios	B, CR, Cc, Ge, L, Lu, Lu, Or, Ta, To, Z
<i>Verrucaria latebrosa</i>	Verrucariaceae	Peritecios	CR, Te, Za
<i>Verrucaria margacea</i>	Verrucariaceae	Peritecios	B, C, Ge, Gu, Hu, Le, L, Lu, M, P, TM, Za
<i>Verrucaria mundula</i>	Verrucariaceae	Peritecios	C, H, Lu, Or, Po, Za
<i>Verrucaria pachyderma</i>	Verrucariaceae	Peritecios	C, L, Lu, O, TM, To
<i>Verrucaria praetermissa</i>	Verrucariaceae	Peritecios	B, CR, Ge, Hu, Lu, O, To, Za
<i>Verrucaria submersella</i>	Verrucariaceae	Peritecios	B, Hu, L, Te