

Briófitos: una aproximación a las plantas terrestres más sencillas

Bryophytes: an approximation to the simplest land plants

**Belén Estébanez Pérez, Isabel Draper y Díaz de Atauri,
Rafael Medina Bujalance**

*Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Madrid,
C/ Darwin, 2, 28049-Madrid. belen.estebanez@uam.es; isabel.draper@uam.es; rafael.
medina@uam.es*

Ilustraciones: José María Romero León, *aquatika.xema@gmail.com*

PALABRAS CLAVE: Briófitos, Hepáticas, Musgos, Antocerotas, Biodiversidad, Líneas Evolutivas, Sistemática, Biogeografía, Conservación, Península Ibérica, Líneas de Investigación.

KEY WORDS: Bryophytes, Liverworts, Mosses, Hornworts, Biodiversity, Evolutionary Guidelines, Systematics, Biogeography, Conservation, Iberian Peninsula, Research Lines.

RESUMEN

Los briófitos son considerados como un grupo de plantas crucial en la transición a tierra de la vida fotosintética. A su relativa sencillez estructural se le unen caracteres únicos en la línea terrestre, que se resumen en la extrema simplificación de su esporofito, siempre monosporangiado y permanentemente unido al gametofito, que es generalmente la generación dominante en el ciclo. La importancia de los briófitos no es solamente evolutiva: se trata del segundo grupo de plantas terrestres más diversificado (muy por delante de las gimnospermas y de los pteridófitos), y aunque raramente dominan en cuanto a biomasa los ecosistemas, juegan un papel estabilizador crecientemente reconocido. De ser los grandes olvidados entre las plantas, han pasado en los últimos años a atraer gran número de estudiosos por su enorme potencial en biotecnología y bioindicación. En este capítulo, presentamos una revisión de sus principales características biológicas, un esbozo de la diversidad del grupo, así como una aproximación a sus afinidades y relaciones ecológicas, y sus pautas biogeográficas, y algunos aspectos relacionados con su conservación. Por último, revisamos el estado actual de conocimiento de su diversidad en la península Ibérica y ofrecemos una perspectiva general de sus aplicaciones tradicionales y actuales.

ABSTRACT

Bryophytes are considered as a key group in the land transition of photosynthetic life. Besides their relative structural simplicity, they possess some unique characters in the land line, namely, the extreme simplification of their sporophyte phase, which is always monosporangiate, and permanently associated to the gametophyte, most generally

the dominant phase of the cycle. Bryophytes are not only important from an evolutionary point of view, as they represent the second most diversified group of land plants, far surpassing gymnosperms and pteridophytes. Although the biomass of bryophytes is seldom dominant, this group plays an increasingly acknowledged stabilizing role in ecosystems. Often a systematically forgotten plant group, their great potential in biotechnology and bioindication are now attracting a considerable attention among researchers. In this chapter, we present a review of their main biological features, an outline of the group diversity an overview of their ecological affinities and relationships, some biogeography guidelines, and some aspects with respect to bryophyte conservation. Finally, we review the state of knowledge of Iberian bryophyte diversity, and offer a general perspective on their traditional and present applications.

1. INTRODUCCIÓN

Los briófitos, que engloban musgos, hepáticas y antocerotas, se caracterizan por ser plantas terrestres en las que el esporofito es extremadamente sencillo (sin ramificaciones y con un único esporangio) y permanece unido al gametofito, que de forma prácticamente generalizada es el dominante en el ciclo biológico.

En el resto de las plantas terrestres (pteridófitos, gimnospermas y angiospermas), y al igual que en los briófitos, también se da en el ciclo una alternancia de generaciones en la que el esporofito comienza su desarrollo asociado al gametofito materno, y dependiente de él nutricionalmente (esto es, con matrotrofia). De hecho, la presencia en el ciclo de un embrión, es decir, un esporofito en fase juvenil, con cierta diferenciación histológica, y con matrotrofia, es característica de todas las plantas terrestres, denominadas en consecuencia embriófitos. Sin embargo, en los briófitos esta asociación es permanente, en tanto que en los pteridófitos y en las plantas con semilla, la asociación al gametofito está restringida a los estados iniciales del desarrollo esporofítico, que, una vez alcanzado un cierto nivel de madurez, se establece independientemente y constituye la fase dominante del ciclo.

Como verdaderas plantas, la estructura briofítica destaca por su clara diferenciación histológica. Aunque de forma habitual los tratados de Botánica se refieren los briófitos como “plantas no vasculares”, lo cierto es que frecuentemente poseen tejidos conductores (tanto de nutrientes orgánicos como inorgánicos), y pueden desarrollar asimismo tejidos aislantes y de sostén. Sin embargo, el nivel de desarrollo que alcanzan (a menudo conocido como nivel u organización briofítica) no es el de las plantas vasculares en sentido estricto.

En primer lugar, los briófitos carecen de lignina en sus paredes celulares, aunque es relevante la presencia de compuestos relacionados, como se discutirá después. La presencia de lignina en plantas vasculares otorga a los tejidos una alta impermeabilización y resistencia mecánica, lo que permite el desarrollo de soporte estructural y sistemas de conducción de gran eficacia. Esto explicaría los grandes portes arbóreos que pueden presentar las plantas vasculares, y que, en su conjunto, su tamaño sea claramente superior al de los briófitos.

La escasa talla de los briófitos condiciona en gran medida diversos aspectos de su biología. Las necesidades de fotosíntesis, el mantenimiento de la arquitectura de la planta, el transporte de sustancias y el anclaje al sustrato pueden solventarse sin requerir una diferenciación estructural y funcional en raíces, tallos y hojas. Estos órganos nunca aparecen en briófitos. De forma típica, los briófitos adoptan una estrategia poiquilohídrica, que implica que la planta carece de mecanismos eficaces de regulación de niveles internos de agua, con lo que éstos dependen de la disponibilidad hídrica exterior. Los sistemas de aislamiento e impermeabilización

están escasamente desarrollados, por lo tanto, pueden hidratarse y desecarse rápidamente. En contrapartida, son reviviscentes: pueden permanecer en estado latente en condiciones de deshidratación por debajo del umbral necesario para sus funciones metabólicas, y de recuperar dichas funciones al rehidratarse.

Dado que las funciones de absorción se realizan a través de toda la superficie de la planta, los flujos de conducción de sustancias orgánicas e inorgánicas carecen de una direccionalidad tan nítidamente marcada como en las plantas vasculares, y los tejidos conductores implicados no alcanzan el desarrollo de un xilema y floema verdaderos. De hecho, la conducción externa del agua y los nutrientes, es decir, mediante capilaridad a lo largo de la superficie de la planta, es la que resulta fisiológicamente más significativa. El anclaje de un briófito al sustrato no es mediante una raíz, sino mediante sencillos filamentos llamados **rizoides**. De igual forma, aunque el gametofito de muchos briófitos presenta una estructura axial con expansiones laminares que recuerdan a tallos y hojas, su complejidad no es comparable a la de estos órganos, lo que, unido a que no se trata de estructuras homólogas (los tallos y hojas verdaderos de las plantas vasculares son esporofíticos), ha dado origen a una terminología propia: **caulidios** para los ejes y **filidios** para las estructuras laminares fotosintéticas.

Además, es preciso tener en cuenta que el gametofito de los briófitos, en los casos en que alcanza mayor complejidad, se origina a partir de una fase juvenil escasamente diferenciada, filamentosa o laminar, llamada protonema, que es el producto directo de la germinación de la espora meiótica, y no tiene paralelo en las plantas vasculares.

La complejidad estructural de los briófitos es, por tanto, intermedia entre la del resto de embriófitos y la de las algas verdes, a las que se presume que pertenecería el ancestro común de las plantas terrestres. Esto los ha hecho objeto de numerosas reflexiones que, por un lado, tratan de contrastar si se trata realmente de las plantas más directamente relacionadas con las primeras algas que protagonizaron el paso a medios terrestres y, por otro, si dieron origen a los restantes embriófitos o, por el contrario, suponen una línea evolutiva diferenciada.

Estas cuestiones se trasladan también a las hepáticas, musgos, y antocerotas, los tres linajes que componen los briófitos. Las **hepáticas** (Fig. 1, a) se caracterizan por gametofitos frecuentemente dorsiventrales, de morfología y complejidad diversa, y esporofitos efímeros de gran simplicidad estructural. Los **musgos**

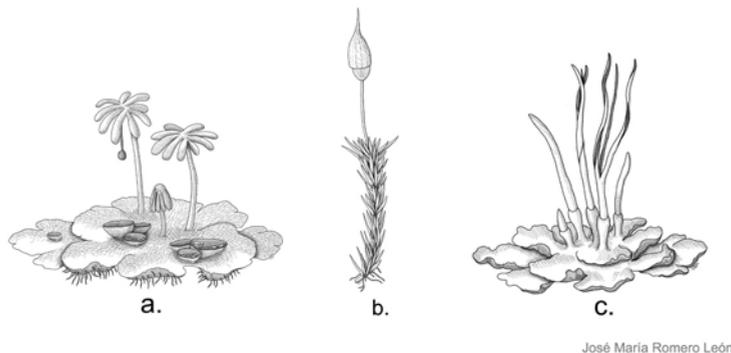


Figura 1. Tres grandes grupos de briófitos. a: hepáticas; b: musgos, c: antocerotas.
- Three major bryophyte groups. a: liverworts; b: mosses, c: hornworts.

(Fig. 1, b) tienen gametofitos diferenciados en caulidios y filidios, esporofitos persistentes, y alto grado de complejidad y diversidad histológica y estructural en ambas fases (salvo excepciones, especialmente en el gametofito, que se interpretan como reducción secundaria del gametofito). Las **antocerotas** (Fig. 1, c) presentan un gametofito laminar, estructuralmente sencillo, y, en contrapartida, un esporofito persistente, complejo donde, a diferencia de los otros dos linajes, la meiosis no afecta simultáneamente a todo el tejido esporógeno.

En los estudios que analizan las relaciones entre estos grupos, no faltan discusiones acerca de cuál de ellos puede considerarse como ancestral (del grupo o de toda la línea terrestre) y cuál más derivado, o incluso hermano de los restantes embriófitos.

Como veremos más adelante, se ha alcanzado un consenso casi general en que los briófitos son las plantas actuales más relacionadas con el ancestro de todas las plantas terrestres. Subsiste aún controversia sobre sus relaciones dentro de la línea terrestre, pero actualmente se tiende a considerarlos como un grupo parafilético, donde el conjunto de los briófitos constituiría un grado (Fig. 2), y cada uno de los grupos tendría el rango taxonómico de división. La posición basal correspondería, según la opinión crecientemente aceptada, a las hepáticas (Div. Marchantiophyta). En cuanto al posible grupo hermano de plantas vasculares, los datos disponibles, aunque todavía no son concluyentes, apuntan a las antocerotas (Div. Anthocerotophyta). Los musgos (Div. Bryophyta) quedarían en una posición intermedia.

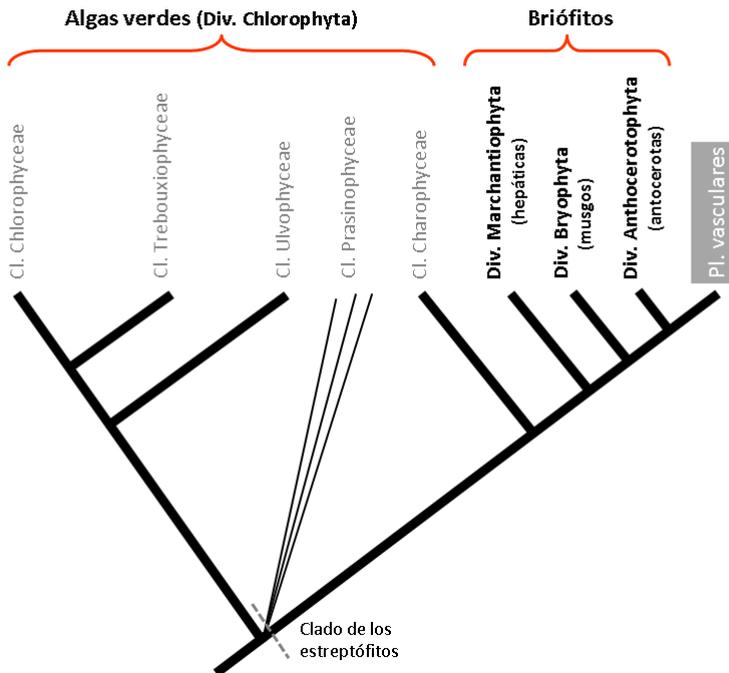


Figura 2. Relaciones evolutivas comúnmente aceptadas en la “línea verde”: algas verdes y plantas terrestres (QIU *et al.*, 2006)

- Commonly accepted evolutionary relationships in the “green line”: green algae and land plants (QIU *et al.*, 2006)

En la Fig. 3 recopilamos las principales características de los briófitos en relación con los grupos que las presentan:

Características de briófitos probablemente heredadas de algas verdes	
★ Clorofila <i>a</i> y <i>b</i> , almidón intraplastidial	→ Toda la línea verde
★ Plasmodesmos, división celular por fragmoplasto	→ Cl. Charophyceae
★ Sustancias fenólicas en la pared celular	→ Fam. Characeae
★ Gametangios verdaderos (con cubierta de células estériles)	→ Fam. Characeae
★ Oogamia con retención del gameto femenino	→ Cl. Charophyceae
★ Gameto masculino biflagelado, raíces flagelares multiestratificadas	→ Cl. Prasinophyceae, p.p., y Cl. Charophyceae
★ Matrotrofia de la fase diploide	→ Fam. Coleochaetaceae (referente al cigoto solamente)
Características de briófitos comunes con plantas vasculares	
★ Diferenciación histológica acusada	
★ Alternancia de generaciones heteromorfa	
★ Embrión	
Características exclusivas de briófitos	
★ Esporofito monosporangiado, sin ramificar	
★ Asociación permanente entre esporofito y gametofito	

Figura 3. Principales caracteres de briófitos en función de sus afinidades con otros grupos.
- Major bryophyte characters according to their affinities with other groups.

El número de especies de briófitos se estima, como discutiremos, entre 13 000 y 20 000. Son, por tanto, el segundo grupo de plantas terrestres más diverso, por delante de pteridófitos y gimnospermas, y sólo detrás de las angiospermas. Aunque su biomasa es mayor en ambientes mesotróficos, se encuentran especies de briófitos en todos los hábitats en que puedan crecer las plantas vasculares, salvo en aguas marinas. Sin embargo, son frecuentemente ignorados en inventarios florísticos, y a menudo, a cualquier escala geográfica, la diversidad está insuficientemente conocida.

En cierto modo, el que se pasen por alto se explica porque apenas son consumidos por herbívoros, ni se han usado en alimentación humana. Salvo algunos usos concretos (en China, por ejemplo), tampoco se han empleado en medicina, ni explotado comercialmente a gran escala, con la sola excepción de los musgos de la turba. Con el tiempo, sin embargo, el reconocimiento de su importancia en la biosfera va en aumento. Es bien conocido que llegan a ser dominantes en las turberas de las zonas boreales, donde constituyen con diferencia la mayor parte de la biomasa. Además, en otros ambientes, su capacidad de absorción de agua y minerales, así como de aislamiento térmico, los convierten en importantes reguladores de la disponibilidad hídrica y de nutrientes. Frecuentemente favorecen el desarrollo de otras plantas, y son un refugio preferente de muchos invertebrados y otros pequeños animales. Por otra

parte, son sensibles a las perturbaciones que la acción humana ocasiona en la biosfera, y se va haciendo manifiesta la necesidad de poner en práctica programas de conservación.

A continuación desarrollaremos con un poco más de detalle cada uno de los aspectos apuntados, para después centrarnos en la problemática referente a su conservación, el estado de conocimiento de su diversidad en la península Ibérica y, finalmente, señalar algunas aplicaciones y líneas de estudio desarrolladas para el grupo.

2. UNA MIRADA MÁS ATENTA AL CICLO

Como forma de aproximarse a la diversidad estructural de los briófitos, planteamos un recorrido por las distintas fases de su característico ciclo biológico, considerando en cada una de ellas las particularidades de sus tres linajes: Div. Marchantiophyta (hepáticas), Div. Bryophyta (musgos) y Div. Anthocerotophyta (antocerotas).

2.1. *El protonema*

La fase gametofítica procede de la germinación de una espora meiótica. Como hemos comentado, es normalmente la dominante en el ciclo y, en las divisiones Bryophyta (musgos) y Marchantiophyta (hepáticas), la que alcanza asimismo mayor complejidad estructural. Sin embargo, en estas divisiones la fase madura, más compleja, y en ocasiones denominada **gametóforo** por ser la que es capaz de producir gametangios, se origina a partir de un estado juvenil de escasa diferenciación histológica, que es el producto directo de la germinación de la espora. A esta fase juvenil la llamamos **protonema** (Fig. 4,a). Aunque etimológicamente significa “primer filamento”, puede tener una morfología filamentosa (en la mayoría de los musgos) o talosa (en hepáticas y en algunos grupos muscinales). La morfología y desarrollo del protonema puede tener valor taxonómico (NEHIRA, 1983), y permite diferentes estrategias en la colonización del medio (CRUM, 2001).

En la Div. Marchantiophyta (hepáticas), la fase protonemática suele ser efímera y reducida (CRUM, 2001), y es muy frecuente la producción de protonemas laminares o masivos, a menudo dentro de la pared de la espora originando “esporas pluricelulares” (*Pellia*, *Conocephalum*, etc.). Puede combinarse con la producción de filamentos, y de hecho algunos géneros dan protonemas solamente filamentosos (*Cephalozia*, *Lophocolea*, etc.).

En la Div. Bryophyta la germinación endospórica es poco frecuente, y el protonema suele ser filamentoso. Es común que en etapas iniciales las células sean de paredes hialinas, ricas en cloroplastos y estén separadas por tabiques transversales, constituyendo un **cloronema**, del que pueden desarrollarse el **caulonema**, formado por filamentos de células con paredes engrosadas, parduzcas, con pocos plastos. En los grupos en los que se forma un caulonema, éste es un paso necesario en la maduración, dado que de él surgen los brotes de la fase adulta. Sin embargo, en géneros considerados basales, como *Sphagnum* y *Andreaea*, el protonema es laminar o masivo, y en otros taxones puede combinarse la producción de filamentos con la de formas laminares o masivas. En *Tetraphis* y otros géneros afines, sobre un patrón filamentoso inicial se producen láminas a modo de hojuelas que pueden funcionar como propágulos (CRUM, 2001). Es

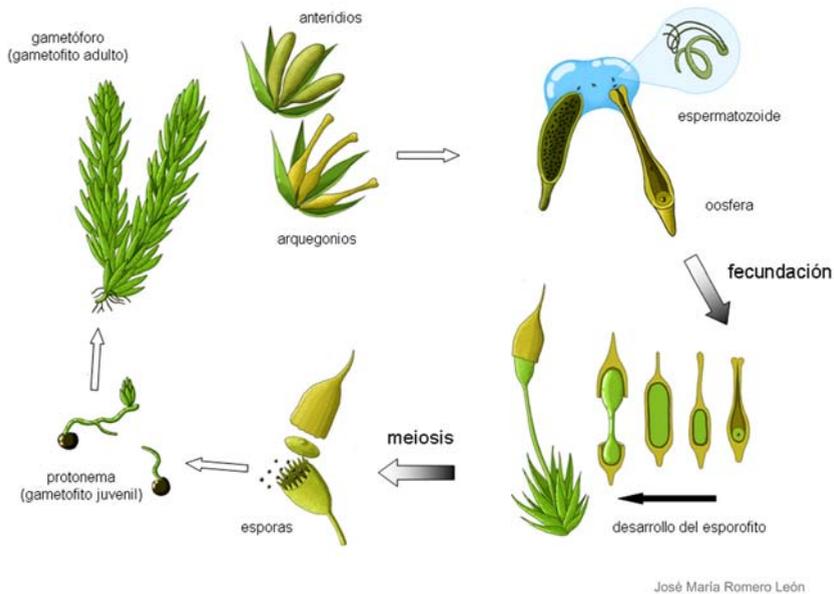


Figura 4. Esquema del ciclo de un briófito (un musgo).

- Diagram of a bryophyte life cycle (a moss).

común en todos estos tipos la producción de rizoides que anclan los protonemas al sustrato.

En la Div. Anthocerotophyta, cuyo gametofito maduro posee una escasa diferenciación histológica, es difícil demarcar una fase protonemática, y suele considerarse como ausente (CRUM, 2001) o reducida (GLIME, 2007a). En géneros como *Dendroceros* se ha descrito también mitosis endospórica, que resultaría en la dispersión de “esporas pluricelulares” (SCHUETTE & RENZAGLIA, 2010).

Al desarrollarse el gametóforo, el protonema suele desaparecer; sin embargo, hay casos en que es persistente, generalmente en musgos. En *Pogonatum*, propio de taludes, esto se interpreta como una adaptación para colonizar sustratos poco consolidados. En dos géneros de musgos terrestres se ha observado el desarrollo de una fase protonemática estable como adaptación a medios acuáticos, en un caso ricos en metales pesados (SATAKE *et al.*, 1990), en el otro extremadamente ácidos (HIGUCHI *et al.*, 2003). Excepcionalmente esta persistencia es una adaptación a medios de escasa luminosidad, como en el “musgo de la luz” (*Schistostega pennata*), que vive en la entrada de cuevas. Sus células protonemáticas tienen forma lenticular, lo que les permite concentrar la escasa luz que reciben. El comportamiento fosforescente de esta especie constituye una atracción en países como Japón, donde señalizan y protegen las entradas de cuevas y oquedades en que los tapices de este musgo son observables.

En ocasiones, se dan fenómenos de neotenia, y la producción de gametangios pasa al protonema o a gametóforos extremadamente reducidos, con lo que los esporofitos que se forman dependen para su sustento fundamentalmente del protonema. GRADSTEIN *et al.* (2006) revisan este fenómeno tanto en musgos (*Ephemeropsis*, *Buxbaumia*, etc.) como en hepáticas (*Metzgeriopsis*, *Radula*).

Los protonemas constituyen un buen modelo para estudios morfogénéticos que permitan resolver qué genes han de activarse para disparar la formación de las fases más complejas. Se ha demostrado la importancia de la gravedad en el desarrollo protonemático. En un experimento espacial en condiciones de ingravidez, el protonema del musgo *Ceratodon purpureus* originaba patrones espirales de inesperada regularidad (KERN *et al.*, 2001). El segundo experimento terminó en tragedia: la lanzadera espacial Columbia estalló en 2003 matando a siete astronautas. Sorprendentemente, algunas placas con protonemas de este musgo sobrevivieron a la explosión (KERN *et al.*, 2005).

2.2. *El gametofito maduro (gametóforo)*

Normalmente se trata de la fase más fácilmente observable por ser la dominante en el ciclo biológico, y la que suele presentar una mayor complejidad estructural y un mayor número de adaptaciones a las diversas condiciones ambientales. Los briófitos presentan dos tipos morfológicos básicos: (1) los gametofitos axiales o foliosos, en los que se diferencia un eje (caulidio) y expansiones laminares fotosintéticas de crecimiento definido, siempre sin pecíolo (filidios), y (2) los gametofitos laminares, también conocidos como talosos (Figs. 1 a 10). En ambos tipos, la organización es modular, es decir, formada por la repetición de conjuntos unitarios (módulos). La organización modular es también característica de la fase dominante en las plantas vasculares (en este caso, el esporofito). En briófitos, cada módulo gametofítico se origina por la división de una sola célula apical en segmentos, que a su vez originan bloques celulares llamados merófitos, cuya diferenciación histológica definirá la complejidad estructural del módulo correspondiente. La morfología de la célula apical es de importancia sistemática, especialmente en hepáticas (HALLET, 1978, CRANDALL-STOTLER, 1981, CRANDALL-STOTLER, 2009).

En el cuerpo vegetativo suele ser abundante la presencia de rizoides, que son filamentos con función de anclaje y absorción, y que también están presentes en las fases protonemáticas. Son unicelulares en antocerotas y también en hepáticas, salvo en la familia Schistostilaceae, donde la simbiosis micorrizógena induce su tabicación (PRESEL, 2008), mientras que en musgos son pluricelulares, con células separadas generalmente por tabiques oblicuos.

A pesar de que se considera que los briófitos son plantas no vasculares, lo cierto es que presentan tejidos conductores. Nos ocupamos de ellos en esta fase del ciclo, aunque, en el caso de los musgos, también pueden estar presentes en el esporofito. Dado que los briófitos son capaces de absorber agua y nutrientes por toda su superficie, los flujos de conducción son menos marcados que en plantas vasculares, que cuentan con una clara especialización en raíz (zona de absorción de nutrientes inorgánicos) y vástago (zona de producción de fotosintatos). Por ello, aunque en briófitos hay tejidos conductores tanto de sustancias inorgánicas como de nutrientes orgánicos, los primeros no llevan un sentido inequívocamente ascendente, ni los segundos descendente. Numerosos investigadores se han ocupado de dilucidar la diversidad de estos tejidos y sus posibles homologías con los de las plantas vasculares. Los estudios de Héban y, posteriormente, de Ligrone (véanse, por ejemplo, las revisiones de HÉBANT, 1977 y LIGRONE *et al.*, 2000) arrojaron luz acerca de su diversidad y naturaleza.

Los tejidos conductores de agua y sales inorgánicas, al igual que en plantas vasculares, están formados por células muertas, sin citoplasma, pero, a diferencia de éstas, no presentan lignina. Los más típicos son las trazas centrales en las setas

esporofíticas, caulidios y filidios de musgos, así como en los caulidios del orden Calobryales y en el nervio central de formas talosas simples de hepáticas. Están formados por hidroides, células alargadas con paredes engrosadas (en musgos del orden Polytrichales) o adelgazadas (lo más habitual), y tabiques oblicuos en el contacto longitudinal entre dos células. En hepáticas presentan perforaciones derivadas de plasmodesmos que no aparecen en los musgos, con excepción del género *Takakia*. Sin embargo, es en la división Bryophyta, en especial en la clase Bryopsida, donde los hidroides están más desarrollados, de forma que su ausencia suele considerarse una reducción. Dentro de estos tejidos conductores se encontrarían también los hialocistes de los esfagnos (Div. Sphagnophytina) y otros géneros, como *Leucobryum*.

En cuanto a los tejidos conductores de sustancias orgánicas (LIGRONE *et al.*, 2000), están compuestos por células con citoplasma interconectadas por numerosos plasmodesmos, al igual que en el resto de las plantas terrestres. Sin embargo, la especialización de estos tejidos briófitos nunca implica degradación del núcleo, a diferencia de lo que ocurre en el floema de las plantas vasculares. El tipo celular más especializado es el de los leptoides, que aparece solamente en la seta y caulidio de musgos del orden Polytrichales. Al igual que el floema, tienen paredes nacaradas, placas cribosas con plasmodesmos con calosa, y esferas refringentes, pero faltan proteínas específicas, además de no desaparecer el núcleo. Existe cierta controversia acerca de si deben considerarse leptoides las células que aparecen en la seta de otros grupos de musgos, como en el género *Funaria* (GLIME, 2007a, LIGRONE *et al.*, 2000), pero la configuración celular es claramente distinta y menos especializada. Se ha documentado además la presencia de un parénquima conductor, con células aparentemente poco especializadas pero con campos de punteaduras primarias en sus paredes, en diferentes especies de musgos y hepáticas (CORTELLA *et al.*, 1994, KOBAYAMA *et al.*, 1999, LIGRONE *et al.*, 2000).

Entre los tejidos conductores de nutrientes orgánicos hay que contar unas células de excepcional interés, las llamadas células de transferencia (Fig. 5), caracterizadas por los complejos engrosamientos laberínticos de su pared celular, y que se relacionan con un aumento en la superficie de membrana plasmática que permite un eficaz transporte activo a cortas distancias. Se descubrieron en hojas de leguminosas (GUNNING *et al.*, 1968), pero su posición en briófitos y otras plantas terrestres, justamente en la zona de contacto entre gametofito y esporofito, está directamente relacionada con la matrotrofia, es decir, con dependencia nutricional de este último, que es característica en embriófitos. Las células de transferencia estarían encargadas de asegurar el paso de nutrientes al esporofito en desarrollo, y están presentes en las tres divisiones de briófitos, en patrones taxonómicamente específicos para grandes grupos (LIGRONE *et al.*, 1993) según su disposición, número de capas, desarrollo y presencia solamente en el pie esporofítico, en el tejido gametofítico, o en ambos. Parecen estar ausentes en el género *Sphagnum* y, excepcionalmente, también en algunas especies de musgos típicos.

Con excepción de las células de transferencia en la región placentaria, no se han observado tejidos conductores en la división Anthocerotophyta (Ligrone *et al.*, 2000), aunque la falta de estudios ultraestructurales impide asegurar su ausencia en el grupo. En cualquier caso, incluso en los musgos del orden Polytrichales, donde los sistemas conductores están muy desarrollados y se produce conducción endohídrica (en el interior del cuerpo vegetativo), la circulación ectohídrica (externa) es siempre importante, y normalmente es la fundamental (PROCTOR *et al.*, 2007). Un sencillo experimento, colocando ejemplares de *Polytrichum*

desechado en atmósfera saturada de humedad, o bien en atmósfera seca pero con la base sumergida, muestra que el fenómeno de hidratación es más rápido si se realiza a través de la humedad ambiental y no del agua absorbida por los tejidos conductores (DEGUCHI, com. pers.).

Entre las **hepáticas (Div. Marchantiophyta)** encontramos gametofitos tanto foliosos como laminares, si bien en ambos casos tienden a adoptar una disposición complanada, dorsiventral. La gran diversidad morfológica de este

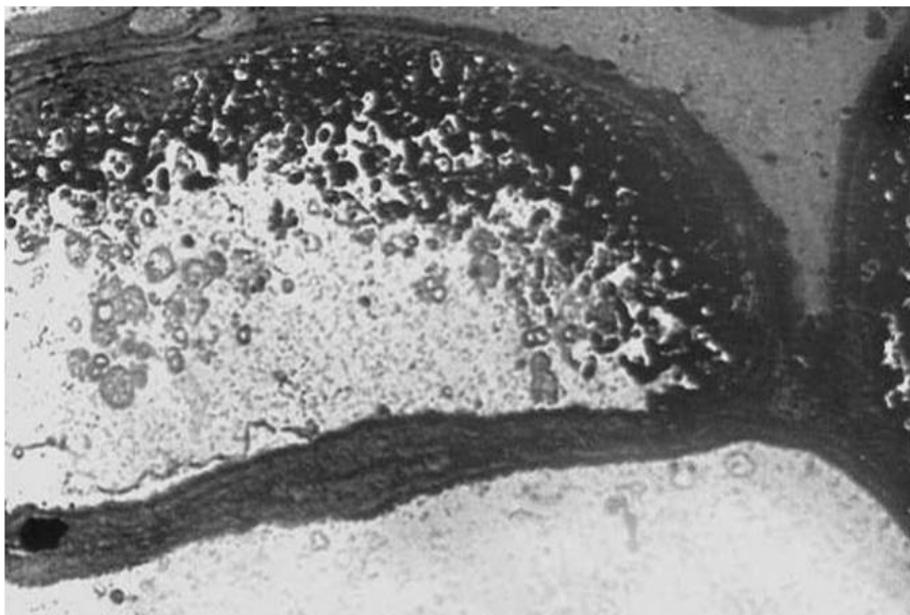


Figura 5. Células de transferencia placentarias en el pie esporofítico del musgo *Ptychomitrium* (microscopio electrónico de transmisión).

- . Placental transfer cells in the sporophyte foot of the moss *Ptychomitrium* (transmission electron micrograph).

grupo es, precisamente, el fundamento del esquema taxonómico tradicional (ENDLICHER, 1841), en el que a su vez se basa la sistemática aún frecuentemente utilizada (SCHUSTER, 1983, modificada por BARTHOLOMEW-BEGAN, 1990), a pesar de que los datos moleculares han obligado a reestructurarla. Sin embargo, en los nuevos sistemas taxonómicos se suele mantener la referencia a los grandes tipos morfológicos en que está basada la clasificación anterior, que son los que a continuación veremos (CRANDALL-STOTLER, 1981, 2009, CRUM, 2001):

Las **hepáticas talosas complejas** (figura 3,a, en la clasificación tradicional: subclase Marchantiidae, en la clase Marchantiopsida) tienen un cuerpo vegetativo con módulos lobulares, sin estructuras foliosas, complanado, con ramificaciones dicótomas, diferenciados a partir de una célula apical tetraédrica. Estos lóbulos presentan, en su cara ventral, diversas escamas y rizoides de paredes lisas o con granulaciones internas), y en su cara dorsal es muy frecuente observar cámaras aeríferas (cavidades subepidérmicas comunicadas con el exterior por un poro). Estructuralmente, estas hepáticas presentan numerosos estratos de células y alta diferenciación histológica, que incluye frecuentemente la presencia de cámaras aeríferas.

Las **hepáticas foliosas** (anteriormente, subclase Jungermanniidae, clase Jungermanniopsida) engloban aquellas en las que, a partir de una célula apical tetraédrica, se diferencia un caulidio y dos filas principales de filidios, dispuestos en un plano, casi siempre uniestratos, siempre sin nervio y con células en general uniformes e isodiamétricas. Estos filidios pueden estar conduplicados, es decir, plegados diferenciando un lóbulo dorsal y otro ventral, fragmentados en grado variable. En muchas especies, en la cara ventral se desarrollan diversas estructuras relacionadas con la retención capilar de agua: rizoides, pelos, estiletos, etc. Frecuentemente, en esta cara se desarrolla una tercera fila de filidios reducidos, denominados anfigastos, y en algunas especies con filidios conduplicados, el lóbulo ventral se modifica formando sacos. El grado de diferenciación estructural no se corresponde con el histológico: sólo la epidermis se desarrolla distintivamente con respecto al parénquima fundamental. En este grupo, las paredes celulares normalmente están característicamente engrosadas en los ángulos, formando trígonos de alto valor taxonómico.

Las **hepáticas talosas simples** (antiguamente consideradas como subclase Metzgeriidae, clase Jungermanniopsida) pueden presentar tanto formas laminares con escasa diferenciación histológica y pocas capas de células, como formas foliosas con filidios en disposición espiral o en un plano. La célula apical es diversa en morfología. A pesar de su simplicidad estructural, hay algunos géneros con tejidos conductores, tanto foliosos (*Haplomitrium*) como talosos (*Pallavicinia*).

Es característica en la división Marchantiophyta la presencia en el citoplasma de sus células de acúmulos de terpenoides en cuerpos oleíferos, que, de forma única en las plantas terrestres, están rodeados por una membrana derivada del retículo endoplasmático (DUCKETT & LIGRONE, 1995), y que constituyen una importante fuente de caracteres taxonómicos (CRANDALL-STOTLER & STOTLER, 2000).

En los **musgos (Div. Bryophyta)** los gametofitos son siempre foliosos y los filidios se disponen típicamente en espiral, aunque hay algunos géneros que presentan una complanación secundaria (*Fissidens*, por ejemplo). Alcanzan en este grupo su mayor diferenciación histológica. Normalmente, el caulidio tiene una epidermis diferenciada (a veces, como hialodermis, es decir, de células hialinas), un córtex y una traza conductora, normalmente de hidroides. En el orden Polytrichales hay además leptoides, y frecuentemente hay elementos fibrosos de sostén con paredes engrosadas, llamados estereidas. En este grupo se encuadra *Dawsonia superba*, que, con hasta 60 cm de altura, es el briófito de mayor tamaño. Es frecuente que los musgos de este grupo alcancen tamaños relativamente grandes.

Sus formas de crecimiento (ortótropa: con ejes principales perpendiculares al sustrato, o plagiótropa: ejes principales paralelos al sustrato) y de ramificación son características de los diversos taxones. Estas formas de crecimiento se asocian a menudo a dos grandes morfotipos de musgos, acrocárpico y pleurocárpico, que en realidad se definen en función de la posición de los gametangios femeninos (que se observará fácilmente tras el desarrollo del esporofito) en relación con el crecimiento modular de la planta (LA FARGE-ENGLAND, 1996). Los musgos **acrocárpico** son aquellos que diferencian sus gametangios femeninos en el extremo de los módulos principales, truncando con ello su crecimiento, de forma que la planta solamente puede seguir creciendo si desarrolla una ramificación. Los musgos **pleurocárpico** diferencian sus gametangios femeninos en módulos especializados como ramas cortas del módulo principal, y que no tienen capacidad de ramificarse a su vez. Aunque existen algunas excepciones, es muy frecuente

que los musgos acrocárpicos presenten crecimiento ortótropo, en tanto que los pleurocárpicos lo presentan plagiótropo (Fig. 6). Un tercer tipo es el que engloba a los musgos **cladocárpicos**, en los que los gametangios femeninos se diferencian en el extremo de módulos no principales, pero con una menor especialización, dado que presentan la capacidad de ramificarse por debajo del ápice una vez que éste trunca su crecimiento por la diferenciación gametangial.

Los filidios, con excepción de las láminas profundamente incisas de *Takakia*, son enteros o con accidentes relegados a los márgenes, y pueden tener nervio sencillo o de elevada complejidad, con hidroides y estereidas. En ocasiones

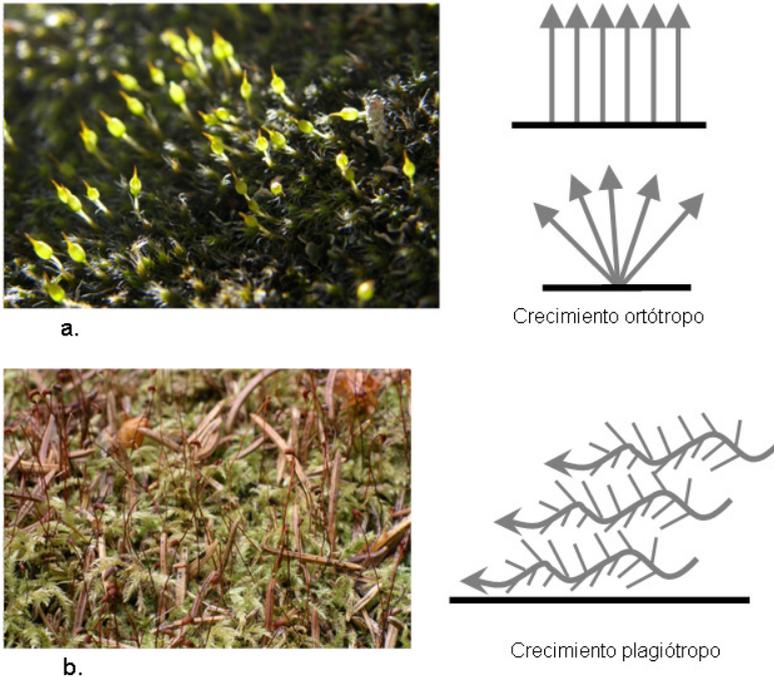


Figura 6. a: *Grimmia laevigata*, musgo acrocárpico. En este grupo predomina el crecimiento ortótropo. b: *Sciurohypnum starkii*, musgo pleurocárpico. En este grupo predomina el crecimiento plagiótropo.

- a: *Grimmia laevigata*, an acrocarpous moss. In this group orthotropic growth is predominant. b: *Sciurohypnum starkii*, a pleurocarpous moss. In this group plagiotropic growth is predominant.

puede faltar, o ser doble. En los esfagnos, dos clases de células se intercalan en los filidios: unas vacías, llamadas hialocistes, a menudo con refuerzos en espiral, y otras con citoplasma, fotosintéticas, llamadas clorocistes. La diferenciación de las células de los filidios suele ser un carácter fundamental en la identificación de los diferentes taxones de musgos. Muchas especies presentan adaptaciones a la desecación, como pelos hialinos, células papilosas, etc. En el orden Polytrichales y en algunos otros géneros, aparecen lamelas sobre el nervio, con ápices cutinizados. Estas lamelas aumentan la superficie fotosintética al tiempo que conforman cámaras de aire que contribuyen al intercambio gaseoso (PROCTOR,

2005). Además de los filidios, pueden aparecer paráfidos, pseudoparáfidos, pelos y, como hemos visto, rizoides. Todas estas estructuras refuerzan la red capilar para la conducción ectohídrica.

En las **antocerotas (división Anthocerotophyta)** los gametofitos son típicamente laminares y poco diferenciados histológicamente. Típicamente sus células presentan un solo cloroplasto con un pirenoide, que supone un mecanismo de concentración de carbono común en algas, pero insólito en plantas terrestres. Hay algunos representantes (el género *Megaceros*) con varios plastos sin pirenoide en las células. También es característico del grupo la asociación endofítica con cianobacterias del género *Nostoc*. La organización de estas colonias en el talo parece tener valor taxonómico, al igual que la estructura del plasto, en un grupo muy uniforme en cuanto a sus caracteres morfológicos, con taxones de difícil identificación y evaluación sistemática (VILLARREAL, 2010).

En el conjunto de los briófitos destaca la ausencia de estomas en las fases gametofíticas, a pesar de ser las principales responsables en desarrollar adaptaciones para maximizar la fotosíntesis. Ocasionalmente se desarrollan otras estructuras para favorecer el intercambio gaseoso (como las lamelas de los filidios en el Orden Polytrichales y las cámaras aeríferas de las hepáticas talosas complejas).

En los briófitos, los **gametangios** (anteridios y arquegonios), caracterizados por la presencia de una cubierta estéril de células, pueden ser exógenos, es decir, desarrollados a partir de células superficiales, como ocurre en musgos y hepáticas, o endógenos, como en antocerotas, donde se desarrollan a partir de células internas y quedan protegidos en cavidades. Los arquegonios suelen tener forma alargada, con la base algo ensanchada (Fig. 4) en la que se encuentra su única oosfera. Su posición, apical o no, es de valor sistemático en hepáticas. Tras la fecundación, las células del arquegonio pueden proliferar para dar una vaginula basal y, en musgos, una caliptra, o cubierta de la cápsula que se desgarrar del ápice del arquegonio por el crecimiento del esporofito en desarrollo. En las formas foliosas, los ápices de los caulidios portadores de arquegonios pueden estar rodeados por filidios diferenciados (periqueciales) que, en algunas hepáticas, aparecen fusionados para dar un perianto. Pueden asimismo inducir diferenciaciones orientadas a proteger y nutrir al embrión, tanto antes de la fecundación como una vez originado éste. En algunas hepáticas talosas complejas, los arquegonios aparecen en la cara ventral de diferenciaciones de los lóbulos llamadas arquegonióforos o carpocéfalos (Fig. 10). En ciertas hepáticas foliosas, pueden causar la proliferación del caulidio para dar un marsupio envolvente. En algunos musgos, pueden inducir la diferenciación de hidroides, o la penetración del pie esporofítico en el caulidio vegetativo (UZAWA & HIGUCHI, 2010).

Los anteridios, o gametangios masculinos, presentan cierto valor sistemático. En antocerotas, el número de anteridios y su estructura constituyen uno de los pocos caracteres que permiten fundar la diferenciación de géneros que ofrecen las secuencias moleculares (SHAW & RENZAGLIA, 2004, VILLARREAL *et al.*, 2010). También pueden inducir estructuras portadoras (anteridióforos) en hepáticas talosas, o diferenciación de filidios protectores (perigoniales). Los gametos masculinos que liberan son biflagelados y arrollados, al igual que los de las carofíceas. Salvo en antocerotas, donde son simétricos, están torsionados en sentido levógiro (CAROTHERS & DUCKETT, 1980). Normalmente, su motilidad es relativamente reducida. Se suponía que las salpicaduras de lluvia eran su principal mecanismo de dispersión (GLIME, 2007a), pero recientemente se está descubriendo una mayor diversidad de mecanismos. El equipo de SHIMAMURA *et*

al. (2008) estudió la dispersión activa de espermatozoides en forma de aerosol en la hepática talosa *Conocephalum*, y CRONBERG *et al.* (2006) demostraron el papel de los colémbolos en el transporte de espermatozoides y fecundación de especies de musgos urbanos.

2.3. El esporofito

El esporofito en briófitos es una generación de estructura muy sencilla: consta de un único meiosporangio y un pie que lo ancla a la fase gametofítica, a la que está permanentemente asociado. Nunca origina un meristemo apical o radical. Entre el esporangio y el pie puede intercalarse una seta que permite una mayor dispersión de las esporas. Nunca presenta ramificaciones de manera normal, aunque la manipulación genética puede lograrlas, sugiriendo que la estructura simple actual podría tratarse de una forma reducida (TANAHASHI *et al.*, 2005), a pesar de que, de manera generalizada, se tiende a considerar como la forma plesiotípica de las plantas terrestres (SHAW & RENZAGLIA, 2004, RENZAGLIA *et al.*, 2007).

En general, en el desarrollo embrionario el esporofito diferencia dos estratos fundamentales: el endotecio (interno) y el anfitecio (externo). La estructura de la fase esporofítica, por sí sola, permitiría diferenciar las tres divisiones de briófitos (Crum, 2001). El embrión desarrolla un meristemo de crecimiento limitado en hepáticas y musgos, en tanto que es de crecimiento indefinido y en posición intercalar (aunque es común referirse a él como “basal”, al desarrollarse justo por encima del pie), en antocerotos. Esto produce un desarrollo sincrónico de los tejidos esporógenos en los dos primeros linajes, que entran en meiosis de manera prácticamente simultánea. Por el contrario, en antocerotos la actividad del meristemo es continua, con lo que la maduración de los tejidos es diacrónica, y puede seguirse una secuencia desde la base hasta el ápice esporofítico (donde están las células más diferenciadas). Esta maduración secuencial es una característica única en el conjunto de las plantas terrestres.

En **hepáticas** su simplificación es máxima: se trata de una fase efímera, constituida por un pie, una seta hialina, histológicamente homogénea, y un meiosporangio en forma de cápsula que consta de un exotecio (cubierta externa) de escasas capas de células (normalmente una o dos), y una masa interior homogénea, que es la única parte diferenciada a partir del endotecio. De estas células internas se originarán esporas por meiosis, y eláteres unicelulares, por mitosis (es decir, diploides), que posteriormente vacían su citoplasma y desarrollan típicos refuerzos helicoidales. Los eláteres están implicados en la dispersión de las esporas. La apertura de esta cápsula no implica el desarrollo de estructuras especiales, y es por simples fisuras longitudinales (generalmente cuatro). En algunos géneros de hepáticas talosas complejas, como *Riccia*, el esporofito queda englobado completamente en el talo gametofítico materno, con lo que no se desarrolla seta, el pie es vestigial o se reduce totalmente, y las esporas se dispersan cuando se desintegran los tejidos gametofíticos que las rodean.

En **musgos** el esporofito es persistente, y puede alcanzar una alta diferenciación histológica. La seta, aunque falta en subdivisiones Sphagnophytina y Andreaephytina, posee frecuentemente una traza conductora de hidroides, y, como ya comentamos, ocasionalmente también de leptoides. El esporangio es asimismo una cápsula que, en las primeras fases de su desarrollo, está a menudo protegida por una caliptra o cubierta de origen arquegonial. El exotecio está más desarrollado y puede presentar estomas. En su interior se diferencia,

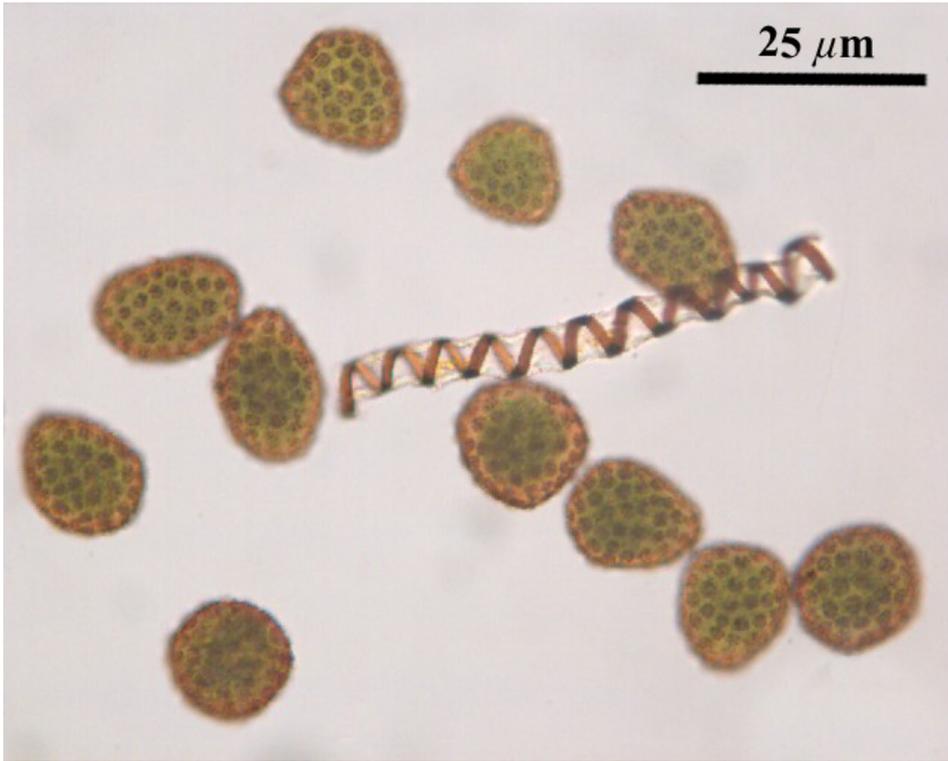


Figura 7. Esporas y un eláter de *Frullania tamarisci* (hepática foliosa).
- Spores and an elater of *Frullania tamarisci* (a leafy liverwort).

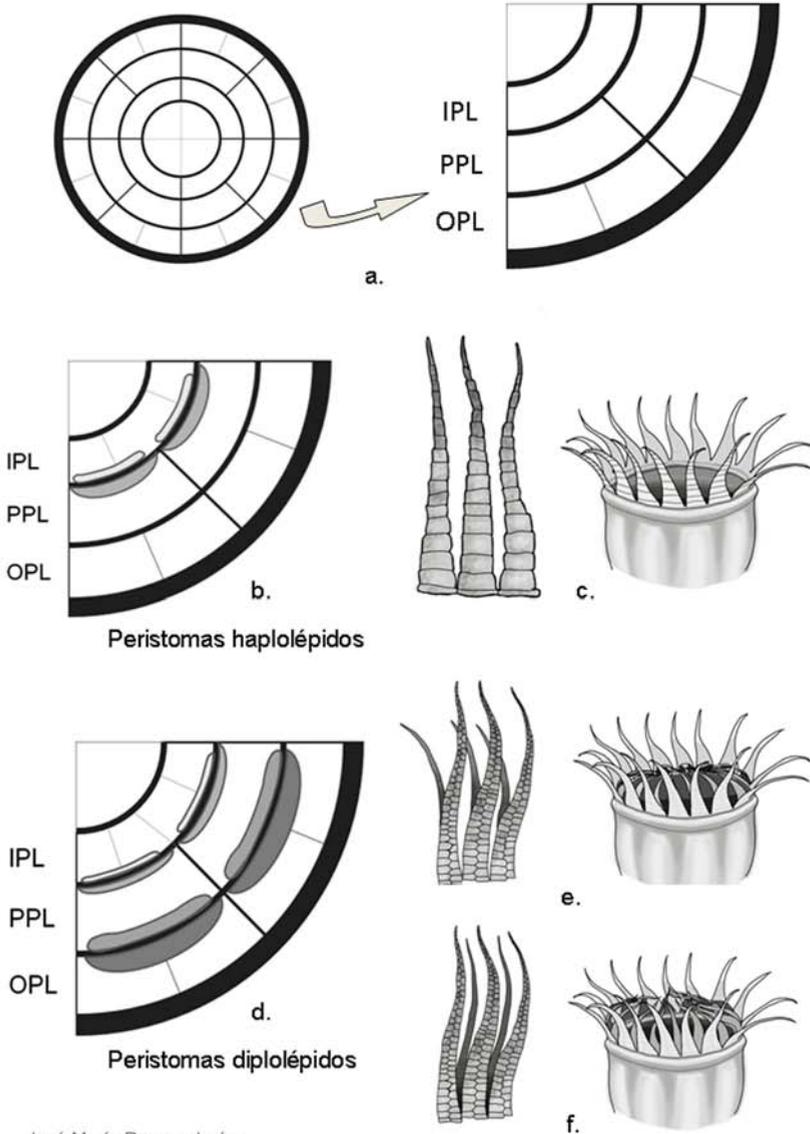
además del tejido esporógeno, una columela estéril. Ambas estructuras son de origen endotecial, excepto en la clase Sphagnopsida, donde sólo la columela es endotecial. En la división Bryophyta es típico el desarrollo de mecanismos de apertura. En las clases Takakiopsida, Andreaeopsida y Andreaebryopsida, el mecanismo consiste en fisuras exoteciales (única y en espiral en la primera clase: fig. 12, b, varias longitudinales en las restantes).

En musgos se observa una enorme diversidad en cuanto a la orientación de la cápsula, su apertura, el desarrollo de los tejidos, la curvatura de la seta, etc. Su valor adaptativo en diferentes circunstancias se ha discutido para distintas especies (VITT, 1981, HEDENÄS, 2001).

En las subdiv. Sphagnophytina y Bryophytina se desarrolla un opérculo que se abre por una fisura transversal. En los géneros en que falta (musgos cleistocárpicos) se interpreta como una reducción. En Bryophytina, al caer el opérculo, la boca de la cápsula muestra típicamente unas estructuras dentadas que constituyen el peristoma. Además de en los musgos sin opérculo, el peristoma falta en el género *Oedipodium*, considerado como basal en el grupo. La estructura y desarrollo del peristoma es uno de los principales caracteres sistemáticos en musgos (GOFFINET *et al.*, 2009, VANDERPOORTEN & GOFFINET, 2009). Los peristomas formados a partir del engrosamiento de las paredes de células enteras se llaman nematodontos. En la inmensa mayoría de las especies, por el contrario, los peristomas son artrodontos (articulados), es decir, están formados por engrosamientos de paredes enfrentadas de capas de células contiguas (Fig.

8). Suelen ser mucho más flexibles y responder a las variaciones de humedad ambiental, lo que les permite regular la dispersión de las esporas.

Tres son las capas implicadas en la constitución peristomial artrodonta. En todos estos peristomas interviene una capa primaria (PPL=*primary peristomial layer*). Interior a ésta se encuentra la capa IPL (= *inner peristomial layer*), con una proporción de células variable. Externamente a la capa PPL está la capa OPL (= *outer peristomial layer*), cuyas células presentan un patrón de dos por cada una contigua de la capa PPL. El número básico de dientes coincide con el de células PPL en corte transversal, que es primariamente 16. Si los dientes



José María Romero León

se forman exclusivamente por engrosamientos en el contacto IPL/PPL (Fig. 8, b), se forma una corona única de dientes, cada uno de los cuales mostrará, en su cara externa, una sola columna de placas, procedentes de la correspondiente columna de células PPL. Se trata del modelo **haplolépidido**. Si, por el contrario, los dientes se forman a partir de engrosamientos en el contacto PPL/OPL (Fig. 8, c), en su cara externa se observan dos columnas de placas, provenientes de las correspondientes células OPL. Se trata del modelo **dipololépidido**. En este caso, es común que se forme asimismo la corona de dientes interna, homóloga al modelo haplolépidido. Si es así, la corona interna se conoce como endostoma, en tanto que la externa constituye el endostoma. La resorción de las paredes restantes, que no intervienen en la formación de los dientes, condiciona la disposición de estas dos coronas. Si sus elementos quedan enfrentados, estaremos ante un modelo dipololépidido opuesto, en caso contrario, será alterno.

En las antocerotas, el esporofito carece de seta. Posee también un exotecio desarrollado, frecuentemente con estomas que podrían no ser homólogos a los de los musgos, y una columela estéril, que es la única estructura de diferenciación endotelial. El tejido esporógeno, en su maduración secuencial, origina esporas (por meiosis) y pseudoeláteres, procedentes de la transformación de unas células que no sufren meiosis. Los pseudoeláteres pueden ser pluricelulares e incluso ramificados, raramente presentan engrosamientos helicoidales, y se intercalan ordenadamente entre las esporas, en cuya dispersión están también implicados.

En musgos y antocerotas, el esporofito presenta a menudo un comportamiento diferente al gametofito en cuanto a sus relaciones hídricas. En algunos casos, su comportamiento es homeohídrico, esto es, presenta mecanismos de control de los niveles internos de hidratación, como se ha observado en el musgo *Tortula inermis* (STARK *et al.*, 2007). La relación matrótropa parece limitada a las primeras fases del crecimiento. A diferencia de las hepáticas, los tejidos fotosintéticos están desarrollados, y, aunque la unión física con el gametofito materno es permanente, nutricionalmente puede llegar a autoabastecerse (GLIME, 2007a). Esto es preciso en los casos neoténicos ya comentados, en que el esporofito se asocia más al protonema que a un gametóforo bien constituido. En antocerotas, el grado de

Figura 8. Principales modelos de peristomas artrodontos. a. Esquema de corte transversal de la cápsula y de un cuarto, con indicación de las capas responsables de la formación del peristoma. b-f: Esquemas de la configuración de las capas peristomiales e ilustración del patrón característico de los dientes. b-c: Peristoma haplolépidido. b. Esquema de la configuración de las capas peristomiales. c. Aspecto característico. d-f: Peristomas dipololépidos. d. Esquema de la configuración de las capas peristomiales. e. Peristoma dipololépidido opuesto: aspecto característico. f. Peristoma dipololépidido alterno: aspecto característico. IPL= capa peristomial interna (*inner peristomial layer*), PPL= capa peristomial primaria (*primary peristomial layer*), OPL= capa peristomial externa (*outer peristomial layer*)

- Main models of arthrodontous peristomes. a. Diagram of a cross section of a capsule, and a detail of a quadrant indicating the layers involved in peristomial formation. b-f: Diagrams showing configurations of the peristomial layers, and illustrations of the characteristic pattern of the peristome teeth. b-c: Haplolepidaceous peristome. b. Diagram showing the configuration of the peristomial layers. c. Characteristic aspect. d-f: Diplolepidaceous peristomes. d. Diagram showing the configuration of the peristomial layers. e. Opposite diplolepidaceous peristome: characteristic aspect. f. Alternate diplolepidaceous peristome: characteristic aspect. IPL=inner peristomial layer, PPL=primary peristomial layer, OPL=outer peristomial layer.

autosuficiencia es tal que puede llegar a transferir nutrientes al gametofito y sobrevivir a su senescencia (THOMAS *et al.*, 1978, BOLD *et al.*, 1987).

2.4. Las esporas

La esporogénesis en briófitos implica siempre meiosis. Su estudio en estas plantas está permitiendo encontrar claves acerca de patrones y genes de organización microtubular en las plantas terrestres. En las tres divisiones de briófitos, y en particular en los géneros considerados basales, hay representantes con esporogénesis monoplastidial, y sistemas complejos cuádrupolares de organización de microtúbulos. Se considera que estas características serían las ancestrales en las plantas terrestres (SHIMAMURA *et al.*, 2004, BROWN & LEMMON, 2007). En hepáticas, especialmente, podría ayudar a resolver la sistemática interna del grupo (BROWN *et al.*, 2010).

Una vez recuperada la dotación cromosómica haploide, la maduración de las esporas implica la formación de una pared, el esporoderma, que protege eficazmente la célula esporal durante su dispersión. En general (NEIDHART, 1979, BROWN & LEMMON, 1990), en el esporoderma aparecen dos capas principales: una intina, de polisacáridos propios de pared, y una exina compuesta por esporopolenina, ambas sintetizadas por la propia célula esporal. En particular, la exina se sintetiza como lamelas paralelas, tripartitas, que pueden sufrir una posterior compactación. Debido a su contenido en esporopolenina (polímero de gran resistencia que aparece también en algunas algas verdes y en esporas y polen de todas las plantas terrestres), permanece a menudo en el registro fósil.

En musgos, además, se deposita una capa adicional de perina, de composición controvertida, aunque probablemente con esporopolenina, generalmente responsable de la ornamentación, que es el resultado de la deposición de glóbulos procedentes del tapete, que es como se denomina en plantas terrestres al tejido que rodea y nutre los meiocitos. En antocerotas también se deposita una capa externa, llamada perisporio (a veces, “*perine-like material*”), pero, al ser de síntesis endospórica, no se considera homóloga a la perina (RENZAGLIA *et al.*, 2007, VILLARREAL *et al.*, 2006).

La intina y la exina pueden estar a su vez subestratificadas. En hepáticas es característica la permanencia en esporas adultas de las láminas tripartitas típicas del estado de deposición inicial, carácter que se ha empleado para tratar de identificar esporas fósiles (WELLMAN *et al.*, 2003, Taylor, 2009), pero esta estructura multilamelar también se ha observado en algunos musgos (RENZAGLIA *et al.*, 1997, ESTÉBANEZ *et al.*, 1998). La ornamentación, las capas implicadas en ésta, y la presencia o no de aperturas, se han usado con fines taxonómicos, pero hay datos que sugieren una alta variabilidad aun dentro de una misma especie (MEDINA *et al.*, 2009).

Según revisa GLIME (2007a), la mayoría de las esporas, con diámetros entre 10 y 25 micras, se dispersan por el viento, aunque en la familia Splachnaceae (musgos del estiércol) y en el musgo de la luz (*Schistostega pennata*), aparecen adaptaciones para su transporte por animales (esporas pegajosas y, en el primer caso, olores atractivos para moscas), y en algunos casos, transporte por agua o en condiciones de humedad. Existe diversidad en cuanto a su longevidad: algunas de ellas pueden vivir varios años, otras, apenas días. Esto sin duda condiciona tanto su capacidad de formar bancos de esporas como su distancia de dispersión.

2.5. La reproducción asexual

Aunque las distintas fases del ciclo sexual nos han servido para introducir la diversidad morfológica existente en los grandes grupos de briófitos, no hay que olvidar que la reproducción asexual presenta una gran importancia en las tres divisiones de briófitos (CRUM, 2001, GLIME, 2007a), y se considera uno de los factores claves en el éxito de su expansión (FRAHM, 2008, VANDERPOORTEN & GOFFINET, 2009). Puede venir mediada por simple fragmentación al azar del cuerpo vegetativo, o por estructuras diferenciadas: yemas (siempre sin célula apical diferenciada), filidios caducos, etc. La germinación de estas estructuras implica normalmente la formación de un protonema secundario (es decir, no desarrollado a partir de una espora).

La formación de protonemas secundarios se ha descrito para varias especies a partir de diversas estructuras, entre ellas hasta fragmentos esporofíticos. Por tanto, se podría regenerar una fase gametofítica diploide sin necesidad de formar esporas. Este fenómeno se denomina aposporia. Paralelamente, también algunas especies son capaces de formar esporofitos sin fusión gamética, en el proceso conocido como apogamia. En poblaciones estériles, o de briófitos dioicos en los

Tabla I. Síntesis de las tres divisiones de briófitos y sus principales características.
- Summaries of the three divisions of bryophytes and their main characteristics.

	Hepáticas (div. Marchantiophyta)	Musgos (div. Bryophyta)	Antocerotas (div. Anthocerotophyta)
Gametofito	Protonema poco desarrollado, laminar	Protonema desarrollado, laminar o filamentosos	Protonema: no (o apenas) diferenciado
	Laminar o folioso, frecuentemente complanado	Folioso, generalmente no complanado	Laminar
	Alta diferenciación histológica, a menudo tejidos conductores	Muy alta diferenciación histológica, tejidos conductores que pueden alcanzar gran complejidad	Escasa diferenciación histológica, plastos con pirenoides
	Rizoides generalmente unicelulares	Rizoides pluricelulares	Rizoides unicelulares
	Gametangios exógenos	Gametangios exógenos	Gametangios endógenos
Esporofito	Esporofito efímero, escasa diferenciación histológica, sin estomas	Esporofito persistente, alta diferenciación histológica, con estomas	Esporofito persistente, alta diferenciación histológica, con estomas
	Seta en general diferenciada, simple y hialina	Seta en general diferenciada, compleja	Seta no diferenciada
	Cápsula sin columela, con apertura en valvas	Cápsula con columela, generalmente con mecanismos complejos de apertura	Cápsula con columela, apertura apical longitudinal
	Meiosis simultánea, arqueosporio: esporas y eláteres	Meiosis simultánea, arqueosporio: solamente esporas	Meiosis gradual, arqueosporio: esporas y pseudoeláteres
	Esporas con exina desarrollada, multilamelar, sin perina	Esporas con exina homogénea, sólo localmente multilamelar, perina de origen extraesporal	Esporas con exina homogénea, perisporio de origen intraesporal

que un sexo esté ausente, esta forma de propagación sería esencial (GLIME, 2007a, VILLARREAL, 2010).

3. ASPECTOS FITOQUÍMICOS

Uno de los problemas más estudiados en briófitos es la presencia o no de lignina en sus paredes. Este polímero hidrófobo permite una conducción eficaz de agua, y proporciona una gran resistencia mecánica a los tejidos (SARKANEN & LUDWIG, 1971). La presencia o ausencia de esta sustancia no es trivial en la consideración de una planta como vascular. De hecho, en los riniófitos (grupo fósil donde se encuadran las primeras plantas vasculares que se conocen), fue la ausencia de lignina en *Rhynia major* la que forzó su exclusión de entre las plantas vasculares y su red denominación como *Aglaophyton major* (EDWARDS, 1986). Es preciso señalar, sin embargo, que el reciente descubrimiento de lignina en algas rojas (MARTONE *et al.*, 2009) obliga a considerar la posibilidad de que esta ruta metabólica pueda ser el producto de una convergencia evolutiva.

En briófitos hay algunos trabajos que refieren resultados positivos (SIEGEL, 1969, EDELMANN *et al.* 1998, CRUM, 2001). Estos hallazgos han sido discutidos, y parece que estos organismos carecen de verdadera lignina (POPPER 2008), aunque son capaces de producir lignanos (estructuralmente relacionados), con relativa inespecificidad en cuanto a los tejidos en que aparecen (LIGRONE *et al.*, 2008). En general, los compuestos de pared de los briófitos y sus rutas metabólicas se conocen poco, pero son de enorme interés (POPPER & TUOHY, 2010). Por ejemplo, las diferencias estructurales que ofrecen los xiloglucanos (PEÑA *et al.*, 2008) apoyan la relación entre plantas vasculares y antocerotas que sugieren los datos moleculares (QIU *et al.*, 2006).

Los briófitos invierten, además, una considerable cantidad de energía en sintetizar un gran número de metabolitos secundarios de enorme interés (ASAKAWA, 1995, 2007). En hepáticas destaca la producción de terpenoides volátiles, que se acumulan en sus cuerpos oleíferos. Los aceites esenciales son más raros en musgos, aunque no desconocidos (SARITAS *et al.*, 2001). En este grupo son de mayor interés los terpenoides de mayor peso molecular (triterpenos, etc.), y, particularmente, los flavonoides (ASAKAWA, 1995, Mues, 1990). En los briófitos se han encontrado numerosas estructuras moleculares nuevas para la ciencia (ASAKAWA, 1995, 2007, GEIGER *et al.*, 1995). A menudo, estos compuestos tienen valor quimiosistemático (*e.g.*, CHOPRA & KUMRA, 1988, ZINSMEISTER & MUES, 1990, HEINRICHS *et al.*, 2004, ASAKAWA, 2004). Se considera que la función de los metabolitos secundarios en estas plantas es defensiva ante patógenos y herbívoros, y de hecho se suceden los descubrimientos de nuevas moléculas y tipos de compuestos con esta función (por ejemplo, las oxilipinas: REMPT & POHNERT, 2010). Comentaremos más adelante la eficacia que poseen al respecto. También pueden actuar como pantallas protectoras ante las radiaciones ultravioleta (ARRÓNIZ *et al.*, 2004, LAPPALAINEN, 2010).

4. LA POSICIÓN DE LOS BRIÓFITOS EN LA HISTORIA EVOLUTIVA DE LAS PLANTAS

Los briófitos están en una posición clave para entender uno de los principales eventos en la evolución de la vida fotosintética: el paso a tierra. Tradicionalmente, se han propuesto diversas hipótesis acerca de su origen, y aunque para algunos

(HÉBANT, 1979) serían el producto de la evolución regresiva de algunos pteridófitos, la opinión más generalizada los consideraba como un linaje diferenciado que agruparía a los descendientes más directos de las primeras algas que conquistaron los medios terrestres y dieron lugar a las plantas con embrión.

Diversos estudios han venido confirmando la relación directa entre los briófitos y las carofíceas (clase Charophyceae), dentro de las algas verdes. Resaltamos las similitudes más representativas. Los espermatozoides de carofíceas y los de briófitos, al igual que los de algunas plantas vasculares como los licófitos, presentan dos flagelos anteriores con raíces en las que está presente de forma característica una estructura microtubular multiestratificada (Duckett *et al.*, 1982). En carofíceas se han encontrado compuestos fenólicos que son comunes en briófitos y en las demás plantas terrestres, como flavonoides en el género *Chara* (MARKHAM & PORTER, 1969), o compuestos similares a lignanos en *Nitella* (LIGRONE *et al.*, 2008). Es preciso recordar que en este mismo género aparecen verdaderos gametangios (protegidos por con una cubierta de células estériles), lo que tradicionalmente ha venido apoyando su supuesta relación con las plantas terrestres. En otro género de carofíceas (*Coleochaete*), GRAHAM & WILCOX (1983) demostraron una relación de matrotrofia entre el cigoto y el talo materno al encontrar células de transferencia alrededor del cigoto en una posición homóloga a las células de transferencia placentarias halladas en briófitos y pteridófitos.

El consenso es casi general en cuanto a la relación entre estas algas y los embriófitos, dado que los análisis moleculares la apoyan coherentemente. La agrupación monofilética que, en función de esta hipótesis, reúne carofíceas y plantas terrestres (fig. 2) se denomina estreptófitos. Sin embargo, hay controversia en cuanto al género más relacionado con la hipotética carofícea ancestral que se estableció en medios terrestres. Algunos análisis apuntan a la familia Characeae (KAROL *et al.*, 2001, COCQUYT *et al.*, 2009), pero en otros la rama basal a las plantas terrestres agrupa la familia Coleochaetaceae y las algas conjugadas (TURMEL *et al.*, 2007, LEMIEUX *et al.*, 2007).

En cuanto a si forman un grupo monofilético o un grado basal en la línea terrestre, y, de ser así, a qué división le corresponde la posición más tempranamente divergente y a cuál se le puede considerar grupo hermano de plantas vasculares, prácticamente todas las hipótesis posibles han sido planteadas (véase la revisión de CARRIÓN, 2003).

Sin embargo, el trabajo de QIU *et al.* (1998), basado en la ausencia en hepáticas y algas de tres intrones que aparecen en la línea terrestre, dio fuerza a la idea de que la Div. Marchantiophyta podría ser el grupo basal de embriófitos. Un trabajo filogenómico posterior (QIU *et al.*, 2006) ha establecido las pautas evolutivas más aceptadas actualmente, tal como se reflejan en la Fig. 3: las hepáticas constituirían efectivamente el linaje más tempranamente divergente, en tanto que las antocerotas (aunque menos concluyentemente) se señalan como el grupo basal a toda la línea de plantas vasculares. Resulta sorprendente que esta posición recaiga en el único grupo terrestre que, a pesar de su complejidad esporofítica, retiene un carácter tan “algal” como la presencia de un pirenoide, mecanismo de concentración de carbono típico de organismos acuáticos. En cualquier caso, aún faltan estudios que confirmen estas hipótesis.

Uno de los puntos más problemáticos en las discusiones acerca de la historia evolutiva de la vida fotosintética es la datación del origen de los briófitos sobre la superficie terrestre. Ni siquiera concuerdan las estimaciones según los datos moleculares calibrados con fósiles. Las que señalan un origen más antiguo sitúan

su origen en el Precámbrico (ca. 600 m.a.: MAGALLÓN & HILU, 2009, aunque hay una controvertida referencia de HECKMAN *et al.*, 2001, según la que se originarían hace 750 m.a.). Las estimaciones que apuntan a fechas más recientes estiman la aparición de las hepáticas, probablemente las primeras en divergir, en el Ordovícico Superior (ca. 460 m.a., HEINRICHS *et al.*, 2007).

Sin embargo, los fósiles inequívocos más antiguos de briófitos son relativamente recientes, del Devónico Medio (ca. 390 m.a.: HERNICK *et al.*, 2008), período en el que muchos grupos de plantas vasculares ya estaban diversificados (TAYLOR *et al.*, 2009). Si los briófitos forman realmente el grupo basal de la línea terrestre, como todos los análisis moleculares parecen concluir, tuvieron que originarse mucho antes.

Bajo la consideración de que, al tratarse de plantas no lignificadas, los briófitos entran con mayor dificultad en el registro fósil, se ha tratado de buscar restos fósiles que puedan atribuirse a los mismos. El trabajo de YANG *et al.* (2004) refiere la existencia de un posible musgo, *Parafunaria sinensis*, hace 520 m.a. (Cámbrico Inferior-Medio), pero la identificación no resulta convincente y no suele ser considerado.

Aunque no se puede asegurar que sean briófitos, se han hallado esporas dentro de esporangios en estratos desde el Ordovícico Inferior-Medio, hace unos 470-480 m.a. (RUBINSTEIN *et al.*, 2010, WELLMAN *et al.*, 2003). La adscripción a briófitos de estos restos es cuestionable, puesto que hay otros restos anteriores (cámbricos: STROTHER *et al.*, 2004, y del Ordovícico Inferior: Steemans *et al.*, 2009) que podrían estar relacionados con grupos extintos de plantas vasculares.

Otros intentos de localizar fósiles briofíticos en estratos anteriores al Devónico incluyen los experimentos de KODNER & GRAHAM (2001), comparando residuos hidrolizados de briófitos actuales con restos fósiles del Silúrico-Devónico, o la controvertida reinterpretación del misterioso fósil *Prototaxites*, del mismo período, como tapices enrollados de hepáticas talosas (GRAHAM *et al.*, 2010, y discusión posterior en PRESSEL *et al.*, 2010).

Utilizando las líneas evolutivas generales en conjunción con los fósiles conocidos para tratar de datar la aparición de los distintos linajes briofíticos, se estima, aún provisionalmente, que los linajes briofíticos se habrían originado en un intervalo de apenas 70 millones de años. Las hepáticas y musgos habrían surgido en el Ordovícico Inferior (HEINRICHS *et al.*, 2007, NEWTON *et al.*, 2007), aunque otras estimas, recogidas por MAGALLÓN & HILU (2009) retrasan la aparición de los musgos al Ordovícico Superior. Por su parte, las antocerotas, todavía más pobremente representadas en el registro fósil, podrían haber aparecido en el Silúrico, hace unos 425 m. a. (VILLARREAL *et al.*, 2010).

5. DIVERSIDAD Y LÍNEAS EVOLUTIVAS

A la hora de analizar la riqueza específica de cada grupo, es necesario establecer unas consideraciones acerca del concepto de especie en briófitos.

Las controversias entre los distintos conceptos de especie tienen una larga historia en biología debido fundamentalmente a que las propiedades que a menudo se usan para caracterizarlas surgen de forma secuencial durante el proceso de especiación (DE QUEIROZ, 2007). En otras palabras: la dificultad estriba en las potenciales incoherencias a la hora de usar distintos criterios de identificación empírica de las especies, sobre todo si la cladogénesis es aún reciente. En el caso de los briófitos, la mayor parte de las especies descritas se han fundamentado tradicionalmente en la detección de morfotipos distinguibles entre sí (SHAW,

2009). Debido a su relativa sencillez estructural, los briófitos ofrecen un rango menor de caracteres morfológicos susceptibles de usarse como caracteres de relevancia sistemática en comparación, por ejemplo, con las plantas vasculares (comparativamente más complejas anatómicamente).

No siempre es posible asegurar si una diferencia morfológica tiene o no base genética. Por este motivo se ha dicho que la validez de estos caracteres puede ser sensible a modificaciones al usarse otros tipos de aproximaciones sistemáticas, como las resultantes de estudios filogenéticos basados en marcadores de ADN. Durante las últimas dos décadas se han realizado multitud de estudios de filogenia molecular con briófitos y algunos de ellos han abordado casos concretos de delimitación de especies (véase un compendio global en SHAW, 2009).

En muchas ocasiones estos estudios han ayudado a una delimitación de especies diferente a la obtenida por un criterio morfológico, pero por el momento no parece que estén alterando de forma significativa las estimaciones acerca del número global de especies de briófitos. Hay que recordar además la importancia de conseguir un volumen de evidencias moleculares significativas, usando distintos métodos y explorando cuantas regiones del genoma sea posible, antes de tomar decisiones concluyentes (VANDERPOORTEN & SHAW, 2010).

Por el contrario, se está demostrando (MAGILL, 2010, VON KONRAT *et al.*, 2010) que un análisis profundo de la sinonimia en briófitos (conjunto de distintos nombres dados a la misma entidad biológica) puede alterar muy significativamente el número de especies estimado en este grupo.

A continuación presentamos las grandes líneas de las nuevas clasificaciones recientemente propuestas, con el fin de ofrecer una vista general de cada división y de su diversidad interna (figs. 9, 11 y 13, según los autores que figuran al pie de las mismas).

Un simple vistazo a tratados clásicos (e.g. SCHOFIELD, 1985), basta para comprender hasta qué punto los estudios de filogenia molecular han alterado nuestra comprensión de la sistemática interna, así como nuestra interpretación de los caracteres morfológicos. A este respecto, recapitularemos aquí algunos aspectos de la diversidad morfológica que hemos comentado para los tres grandes linajes de briófitos, resaltando los caracteres que se perfilan como importantes como apoyo de las nuevas agrupaciones.

5.1. *Hepáticas (Div. Marchantiophyta)*

Se suele calcular en 5000-6000 el número de especies de este grupo. Sin embargo, VON KONRAT *et al.* (2010) estiman que, incluso teniendo en cuenta el impacto de la sinonimia, podrían totalizar 7500-8500 especies, dada la tasa de descubrimiento de nuevos taxones (al menos 376 en los últimos 10 años).

La Fig. 11 muestra las líneas de diversificación interna que se consideran actualmente en el grupo de las hepáticas. En esta división es probablemente donde los cambios traídos por la sistemática molecular han sido más profundos. En especial, el grupo formado por las talosas simples (antigua clase Metzgeriidae) parece estar constituido por dos linajes basales: uno monotípico, representado por el género *Haplomitrium*, con filidios dispuestos en espiral, y otro con dos géneros (*Treubia* y *Apotreubia*), con gametofito laminar. Ambos se englobarían en la clase Haplomitriopsida, que sería la más emparentada con el hipotético antecesor de todos los briófitos.

El resto del grupo se divide en dos grandes conjuntos. En el primero se incluiría el grupo monofilético de las talosas complejas (Subcl. Marchantiidae)

y, en el segundo, el de las foliosas en sentido estricto (Subcl. Jungermanniidae). Las hepáticas foliosas son con diferencia el grupo más diverso (más de 4000 especies). De entre ellas habría que excluir el género *Pleurozia*, cuyo biotipo folioso complanado se piensa que podría ser el resultado de una convergencia evolutiva (DAVIS, 2004, CRANDALL-STOTLER, 2009).

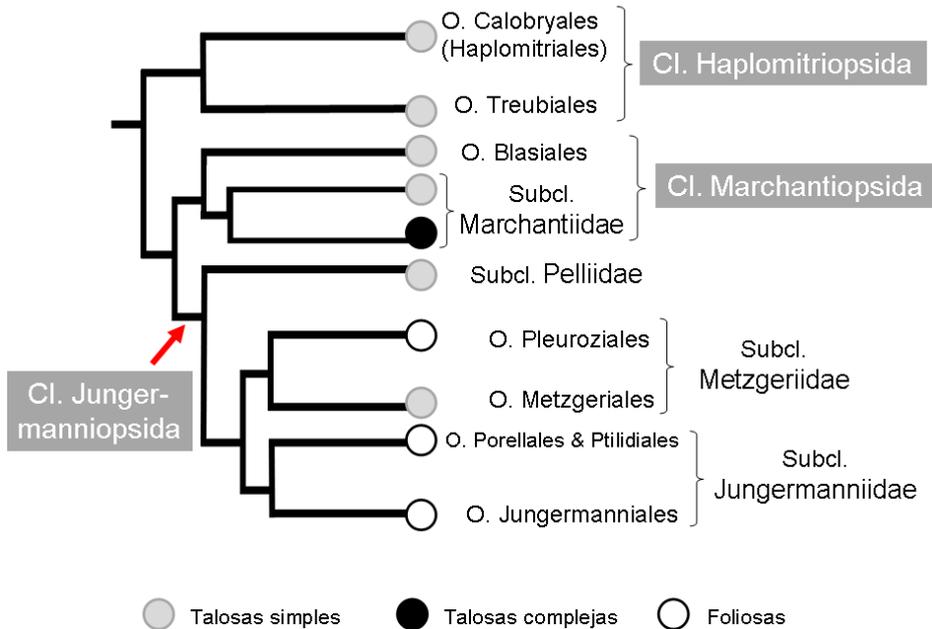
Entre los caracteres morfológicos más significativos, tenemos uno de los más antiguamente utilizados: la posición terminal de los arquegonios en un módulo indica que, salvo excepciones, el ejemplar es de las subclases Metzgeriidae o Jungermanniidae). La morfología de la célula apical es también de utilidad (permite, por ejemplo, diferenciar *Pleurozia* de las foliosas en sentido estricto: SHAW & RENZAGLIA, 2004). Además, la disposición de los filidios y su complejidad apoyan la separación de los dos grandes clados de este biotipo.

5.2 Musgos (*Div. Bryophyta*)

De nuevo, las estimaciones acerca del número de especies en este grupo son enormemente variables. COX *et al.* (2010) recopilan 12500, pero, en el mismo volumen de la revista, MAGILL (2010) discute el gran impacto de la sinonimia sobre los taxones de esta división y reduce el número a 9000 especies.

En esta división, los principales linajes pueden separarse con facilidad mediante caracteres morfológicos, en especial los mecanismos de dehiscencia de la cápsula y la diversidad morfológica del gametofito.

Los grupos basales (subdivisiones Sphagnophytina y Takakiophytina) muestran que aún queda trabajo para aclarar las relaciones internas, dado que no



Redibujada de Renzaglia *et al.* (2007), modificada según la clasificación de Crandall-Stotler (2009)

Figura 9. Relaciones filogenéticas en la división Marchantiophyta: principales linajes.
- Phylogenetic relationships within the Division Marchantiophyta: main lineages.

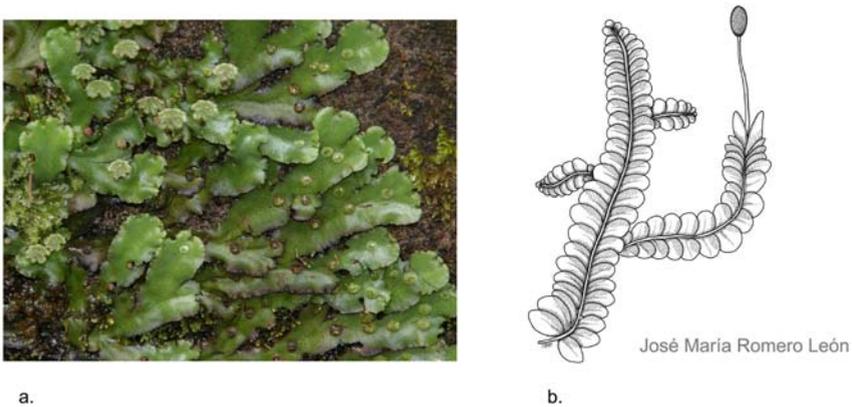


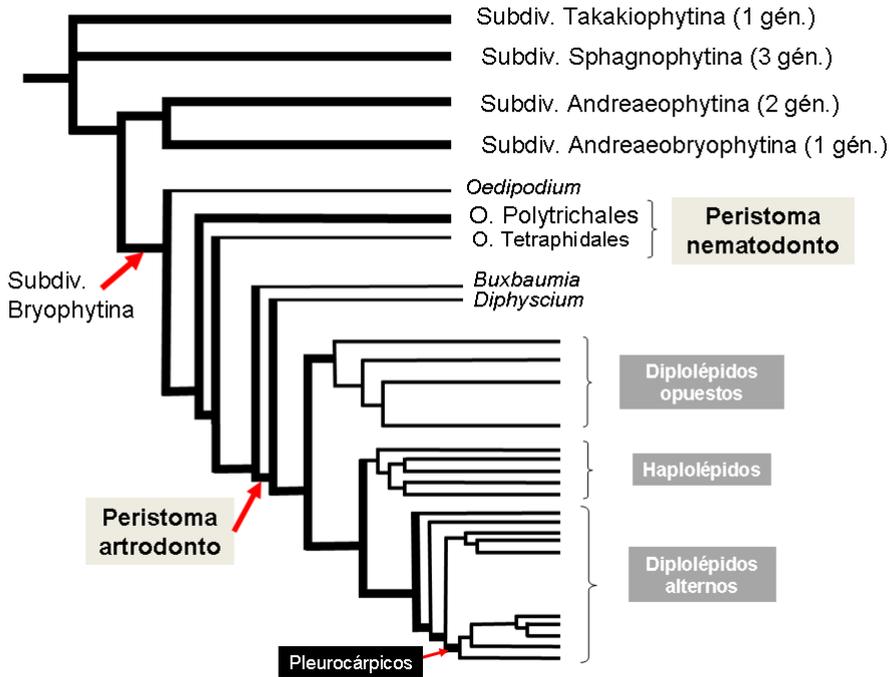
Figura 10. a: *Marchantia polymorpha*, una hepática talosa compleja. b: Ilustración de una hepática foliosa.

- a: *Marchantia polymorpha*, a complex thalloid liverwort. b: Illustration of a leafy liverwort.

están resuelto si uno de ellos, o ambos agrupados en un clado, constituyen el linaje más tempranamente divergente. Ambos grupos comparten su ausencia de rizoides. Los filidios divididos de *Takakia* hicieron pensar que se trataba de una hepática, hasta que se encontraron ejemplares fértiles y se pudo observar su esporofito persistente y su dehiscencia por fisura helicoidal. Sus tejidos conductores también recordaban a los del género basal de hepáticas *Haplomitrium*.

Los esfagnos y géneros asociados presentan cápsulas sin seta (sobre ápices de caulidios afilos llamados pseudopodios), con opérculos, y gametofitos altamente especializados para la vida en hábitats encharcados, con diferenciación de hialocistes. Las siguientes subdivisiones corresponden a dos grupos hermanos de musgos saxícolas cuyo esporofito, sin seta (o muy corta) se abre por fisuras longitudinales.

El resto de la división corresponde a la Subdiv. Bryophytina, donde se sitúan los musgos más típicos. Sus primeros grupos forman un grado (grupo parafilético) que encuadra un género sin peristoma, seguido de los musgos de peristoma nematodonto (aquí se engloban los Polytrichales, donde se da la mayor complejidad anatómica en briófitos), y de dos grupos de transición hacia el peristoma artrodonto. Los musgos con peristoma diplolépido también constituyen un grupo parafilético que forma dos grandes conjuntos: el clado monofilético de los diplolépidos opuestos, y otro grupo con dos ramas hermanas. La primera está formada por los musgos haplolépidos, que, a pesar de no ser el más rico en especies, reúne la mayor diversidad filogenética (Cox *et al.*, 2010). La segunda engloba los musgos diplolépidos alternos, en los que están anidados los pleurocárpicos (grupo que representa el 45% de la diversidad de especies existente en los musgos).



Redibujada de Cox *et al.* (2004, 2010), modificada según la clasificación de Goffinet *et al.* (2010)

Figura 11. Relaciones filogenéticas en la división Bryophyta: principales linajes.
 - Phylogenetic relationships within the Division Bryophyta: main lineages.

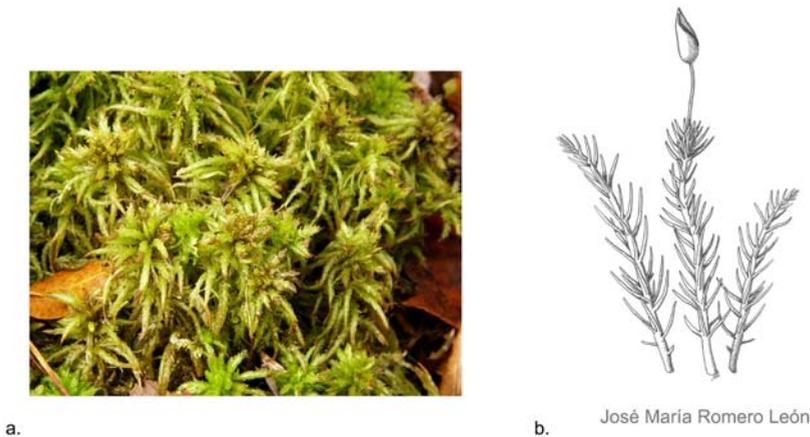
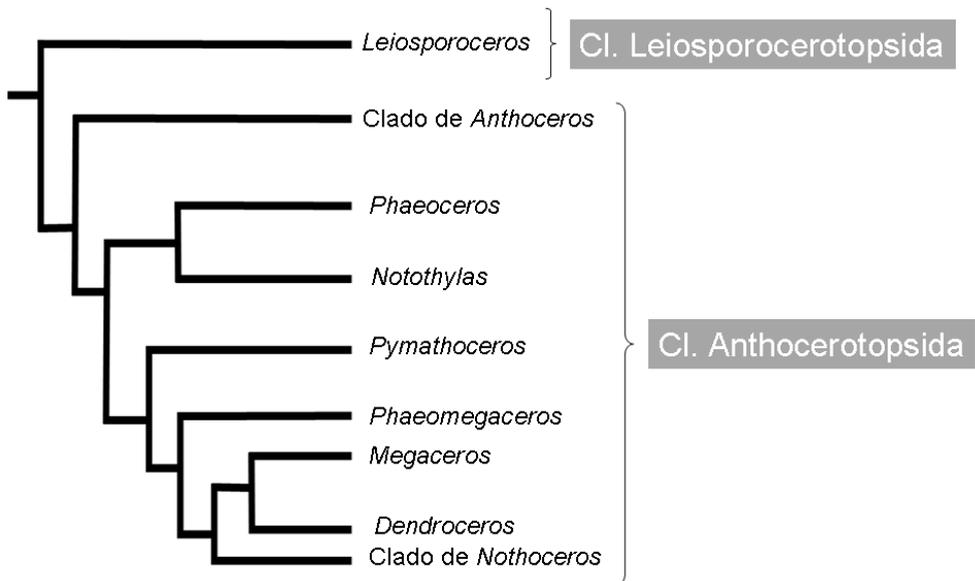


Figura 12. Dos géneros representantes de linajes basales de briófitos: a. Fotografía de *Sphagnum* (*S. palustre*); b. Ilustración de *Takakia*.
 - Basal lineages of mosses: two representative genera. a. Photograph of *Sphagnum* (*S. palustre*); b. Illustration of *Takakia*.

La circunscripción y relaciones de muchos taxones a todos los niveles en esta división están sin resolver, lo que implica la necesidad de más estudios en el grupo.

5.3. *Antocerotas*

Las antocerotas, con 200-250 especies (VILLARREAL *et al.*, 2010), constituyen la división más reducida. Destacan por la gran uniformidad de caracteres morfológicos, que no se corresponde con la diversidad filogenética del grupo. Muchos de los géneros tradicionales han quedado separados (entre ellos, *Phaeoceros*, cuyos representantes peninsulares están combinados ahora como *Phymathoceros*). Parece que el género *Leiosporoceros*, sin pirenoide, es el basal, aunque esta ausencia podría ser una reducción que también se da en otros géneros. Actualmente se investigan caracteres ultraestructurales de las esporas y plastos, presencia de estomas, número y estructura de los anteridios, organización de las cámaras de cianobacterias simbiotes, etc., y sería necesario emprender estudios anatómicos en profundidad para encontrar apoyo a las agrupaciones moleculares.



Redibujada de Renzaglia *et al.* (2007), modificada según la clasificación de Renzaglia *et al.* (2009)

Figura 13. Relaciones filogenéticas en la división Anthocerotophyta: principales linajes.
- Phylogenetic relationships within the Division Anthocerotophyta: main lineages.

6. ESTRATEGIAS ECOLÓGICAS DE LOS BRIÓFITOS

Con la única excepción de los medios acuáticos marinos, los briófitos se encuentran en todos aquellos ambientes en que puedan aparecer plantas terrestres (VANDERPOORTEN & GOFFINET, 2009). Si bien es cierto que normalmente su biomasa no es dominante en la mayoría de los ecosistemas, en algunos bosques su producción primaria puede alcanzar el 50% (BENSCOTER & VITT, 2007) y en las turberas (3% de la superficie del planeta: LIMPENS *et al.*, 2008) y zonas boreales pueden representar un 90-100% de la cobertura vegetal (VANDERPOORTEN & GOFFINET, 2009).

Los briófitos son típicamente poiquilohídricos, es decir, carecen de mecanismos eficaces para mantener los niveles internos de agua. Los tejidos aislantes en briófitos, en especial en el gametofito, están poco desarrollados (PROCTOR, 1979), y dada la alta relación superficie/volumen que les otorga su pequeño tamaño, los niveles de hidratación de estas plantas dependen fundamentalmente de la disponibilidad intermitente de hidratación ambiental (PROCTOR, 2009). Sin embargo, muchos de ellos, en períodos de deshidratación, son capaces de sobrevivir en un estado metabólicamente inactivo y recuperar sus funciones vitales al volver a tener agua disponible en el ambiente. Esta estrategia les permite aprovechar los cortos períodos favorables incluso de ambientes extremos, y existen especies adaptadas a desiertos (fríos y cálidos), así como a las condiciones de alta montaña. En la disponibilidad hídrica ambiental de los briófitos hay que incluir el agua retenida y conducida por la red de espacios capilares en el exterior de su cuerpo vegetativo: la estrategia ectohídrica es a menudo la principal en las especies de este grupo, y siempre es significativa, aun en musgos endohídricos, con tejidos de conducción interna bien desarrollados (PROCTOR *et al.*, 2007).

Existe un amplio rango de grados de tolerancia en el espectro taxonómico de los briófitos (WOOD, 2007). Hay especies que pueden resistir la pérdida de casi todo el agua de su protoplasto en pocos minutos y revivir tras varios años, en tanto que otras especies (el caso más evidente son las acuáticas) son muy sensibles a la desecación (PROCTOR *et al.*, 2007). En general, hay más especies de musgos tolerantes a la desecación que de hepáticas, y en éstas, esta característica está más extendida en las talosas (destaca el género *Riccia* en cuanto a su capacidad de reviviscencia). Por su parte, las antocerotas tienden a ser sensibles a la desecación (WOOD, 2007). La capacidad de sobrevivir a la deshidratación parece asociada a procesos de vitrificación del contenido celular, a través de azúcares y proteínas LEA unidas a macromoléculas y orgánulos, protegiéndolos y manteniendo su arquitectura espacial, y a mecanismos antioxidantes y fotoprotectores (OLIVER *et al.*, 2005).

Los briófitos destacan además por su capacidad de crecer a bajas temperaturas. En general, en zonas templadas presentan un rango óptimo de crecimiento entre 15 y 25°C, inferior al de las plantas vasculares (FURNESS & GRIME, 1982), probablemente como adaptación a crecer en otoño y primavera, cuando la disponibilidad de agua es máxima, pero incluso muchos briófitos tropicales pueden sobrevivir en laboratorio a temperaturas entre -10 y -27°C (GLIME, 2007a). El mecanismo implicado en la tolerancia al frío parece ser similar al de la tolerancia a la desecación (MINAMI *et al.*, 2005). De hecho, la inactivación metabólica que implica la desecación les permite resistir temperaturas que les serían letales en estado hidratado y activo (PROCTOR, 2009).

Dado que los procesos metabólicos requieren hidratación, y la disponibilidad de agua está inversamente relacionada con la irradiación en medios terrestres, los briófitos se comportan generalmente como plantas de sombra, y sus puntos de compensación y de saturación lumínica son normalmente mucho más bajos que los de las plantas vasculares (MARSCHALL & PROCTOR, 2004, GLIME, 2007a). Esto es cierto incluso para especies de hábitats insolados, dado que los niveles necesarios de hidratación se alcanzan solamente en días lluviosos o nublados, o a las horas crepusculares. Algunos musgos están adaptados a aprovechar intensidades lumínicas mínimas. Ya hemos mencionado *Schistostega pennata*, el “musgo de la luz”. Recientemente, se han hallado ejemplares de *Fontinalis* (un género de musgos acuáticos) en las profundidades de lagos geotermales de Yellowstone, en condiciones percibidas por el ojo humano como de oscuridad (LOVALVO *et al.*, 2010).

Suelen presentar una baja relación N:C, lo que indica un escaso requerimiento de nutrientes minerales. Es común usar en su cultivo diluciones de los medios empleados en plantas vasculares de hasta 1:10, y, de hecho, a menudo una alta concentración de nutrientes ejerce un efecto tóxico para ellos (GLIME, 2007a). En condiciones naturales, además, no están restringidos a la toma de minerales únicamente del sustrato, dado que pueden aprovechar los presentes en el polvo atmosférico y la precipitación, captándolos por toda su superficie o acumulándolos en intersticios. Esto les permite crecer directamente sobre sustratos normalmente inaccesibles para plantas vasculares, como troncos, rocas, zapatos abandonados y, en zonas subtropicales y tropicales, tan inhóspitos como hojas (los géneros de hepáticas *Cololejeunea* o *Microlejeunea* son típicamente epífilos) o incluso escarabajos (se ha descrito para varias hepáticas y para un musgo, *Daltonia angustifolia*: GRADSTEIN *et al.*, 1984). Sin embargo, no se limitan a actuar como acumuladores pasivos, y se ha demostrado su capacidad para tomar minerales radiactivos de un sustrato artificial (HÉBRARD *et al.*, 1974), para absorber nutrientes procedentes del percolado de hojarasca y detritus (HOFFMAN, 1972), o incluso, en medios boreales, de restos de salmones llevados a tierra por sus depredadores (WILKINSON *et al.*, 2005).

Tal vez asociada a la tolerancia a la desecación, que los capacita para evitar períodos desfavorables inactivando su metabolismo, muchos briófitos presentan un mayor rango de tolerancia ecológica que las plantas vasculares. En el esquema triangular clásico C-S-R de GRIME (1977), que clasifica las plantas en competidoras (C), tolerantes al estrés (S) y tolerantes a la perturbación o ruderales (R), en función de su estrategia principal en cuanto a los factores limitadores de su biomasa, la mayoría de los briófitos quedarían situados entre los vértices S y R (GRIME *et al.* 1990). En general, en correspondencia con la estrategia S, son plantas perennes, con bajas tasas de crecimiento, pero tanto en su ciclo como a través de su reproducción asexual muestran una especialización funcional que les permite responder a perturbaciones estacionales y colonizar con rapidez otros medios (GRIME *et al.*, 1990, GLIME, 2007a).

Sin embargo, tampoco son uniformes en cuanto a sus estrategias vitales. Ya ALLORGE (1947) se refirió a las grandes diferencias que presentan las distintas especies de briófitos en cuanto a su amplitud ecológica. La estrategia particular de cada especie en cuanto a su morfología, ramificación, agrupamiento de sus individuos y ciclo biológico se conoce como forma vital. MÄGDEFRAU (1982) propuso una sistematización de estas formas vitales, luego matizada o completada por otros autores (e.g. DURING, 1992, BATES, 1998, GLIME, 2007a). En esencia, estas formas vitales dan respuesta a los retos ambientales a que se enfrenta cada

especie, en especial la necesidad de retener agua minimizando la evaporación, de maximizar la productividad fotosintética y de protegerse.

Los briófitos se comportan a menudo como pioneros en los ecosistemas, a lo que contribuye su capacidad, ya comentada, de captar nutrientes, y de acumular polvo y partículas para conformar su propio sustrato. En bosques tropicales, este “suelo briofítico” juega un papel esencial en el establecimiento de vegetación epífita (PÓCS, 1982, LAFARGE, 2002). También pueden regular la transferencia de nutrientes al ecosistema. En bosques, se considera que los tapices briofíticos serían “fertilizantes de liberación lenta” (GLIME, 2007a), dado que transfieren a lo largo de varios años los nutrientes retenidos a las capas subyacentes (WEBER & VAN CLEVE, 1984). A esta regulación de los nutrientes puede contribuir la presencia de cianobacterias fijadoras de nitrógeno epífitas en los musgos, que a su vez controlarían la abundancia y actividad de sus epífitos en función de la disponibilidad de nitrógeno en el ecosistema (DE LUCA *et al.*, 2007).

En zonas áridas y semiáridas, participan en la costra criptogámica, colaborando en la formación y estabilización del suelo y permitiendo el desarrollo de comunidades de plantas vasculares (BELNAP & LANGE, 2001). Igualmente, en estudios de recolonización tras incendios, tanto en Tasmania (DUNCAN & DALTON, 1982) como en el SE ibérico (DE LAS HERAS *et al.*, 1990), los briófitos figuraban entre los primeros organismos en aparecer, con ejemplares identificables desde los primeros meses tras la quema.

Se ha comprobado también su función en el mantenimiento de las condiciones de humedad y temperatura en los ecosistemas. Los briófitos pueden acumular hasta 15 veces su peso en agua (PROCTOR, 2009), y en ecosistemas forestales pueden ser responsables hasta de un 50% del agua total interceptada (PRICE *et al.*, 1997). Además, los estratos briofíticos son aislantes térmicos efectivos (LONGTON, 1997).

A pesar de jugar un papel importante en el establecimiento de plantas vasculares, también pueden competir exitosamente con éstas. Los estratos de briófitos pueden constituir una barrera física que impide arraigar las plántulas germinadas (ZAMFIR, 2000), a veces limitando efectivamente la expansión de plantas invasoras (MORGAN, 2006). En los ecosistemas en que dominan, pueden alterar las condiciones restringiendo el crecimiento de otras plantas. Así, en zonas boreales, debido a su capacidad aislante, pueden mantener incluso en verano el permafrost en el sustrato, dificultando el crecimiento de las plantas vasculares. Asimismo, las turberas, a través de la acidificación y la anoxia provocada por la acumulación de turba, pueden extenderse a zonas forestales y desplazarlas (VANDERPOORTEN & GOFFINET, 2009).

La presencia de metabolitos secundarios (compuestos fenólicos y, en su caso, de aceites esenciales, etc.) parece ser responsable de que los briófitos sean escasamente consumidos por herbívoros. Aunque su valor nutritivo es comparable al de las angiospermas, parecen ser difícilmente digeribles (IHL & BARBOZA, 2007), y en general son evitados, exceptuando las cápsulas jóvenes, frecuentemente consumidas por babosas (DAVIDSON *et al.*, 1990). Tan sólo en regiones árticas son comidos en cantidades significativas (LONGTON, 1992), y se considera que esto es debido a su riqueza en ácido araquidónico, que podría rebajar el punto de fusión de la grasa corporal (PRINS, 1982), lo que contribuiría a la resistencia de los herbívoros al frío.

Hasta donde conocemos, las interacciones más frecuentes con animales se basan fundamentalmente en las propiedades aislantes y en la capacidad de retención de agua de los briófitos. Algunas aves los emplean para construir o tapizar nidos

(BREIL & MOYLE, 1976), pero, más frecuentemente, las comunidades briofíticas son empleadas abundantemente como refugio por numerosos invertebrados y otros pequeños animales tanto en medios terrestres como en acuáticos (GLIME, 2007a). Estos animales cuentan con la protección añadida de que sus refugios no son frecuentemente seleccionados como alimento por herbívoros. Sin embargo, no siempre son refugios seguros, pues algunas hepáticas han desarrollado carnivoría, de forma que pueden aprovechar los compuestos nitrogenados de pequeños organismos apresados en los lóbulos ventrales de sus filidios. Esto se ha demostrado para *Colura zoophaga* (BARTHLOTT *et al.*, 2000) y *Pleurozia purpurea* (HESS *et al.*, 2005). Los colémbolos refugiados en céspedes de musgos, como hemos visto, pueden contribuir a la fecundación de los mismos (CRONBERG *et al.*, 2006), y, de igual manera, otros animales pueden dispersar esporas, fragmentos y propágulos de briófitos. Así se ha documentado para babosas (KIMMERER & YOUNG, 1995) y para hormigas (RUDOLPHI, 2009). Se considera que puede ocurrir asimismo con vertebrados que los transportaran o consumieran, sea accidental o intencionadamente.

Al igual que la inmensa mayoría de las plantas terrestres, muchos briófitos establecen asociaciones micorrizógenas con hongos de diversas divisiones. La distribución entre los grandes grupos de hepáticas (el linaje mejor estudiado) y los taxones correspondientes de hongos asociados es muy distintiva, con lo que, dada la posición basal de los briófitos entre las plantas terrestres, estos estudios pueden permitir seguir las grandes líneas evolutivas de un proceso tan importante en la biosfera como la simbiosis micorrizógena (KOTTKE & NEBEL, 2005, PRESSEL *et al.*, 2010). Sin duda, a esto contribuye la buena conservación en el registro fósil de estos hongos en plantas terrestres desde el Devónico (BERBEE & TAYLOR, 2007). Esta simbiosis parece haber derivado en micoheterotrofia en el caso de la hepática *Aneura mirabilis*, que a través de las micorrizas obtiene de abedules todos los nutrientes que precisa, por lo que carece de clorofila (BIDARTONDO *et al.*, 2003).

Resulta llamativo que no se haya demostrado concluyentemente para los musgos la asociación micorrizógena, aunque GLIME (2007a) defiende esta denominación para los hongos asociados a partes subterráneas de musgos que podrían favorecer su crecimiento. En antocerotas, aunque se han encontrado hongos endófitos que responden a esta relación, su especificidad taxonómica está aún insuficientemente estudiada (PRESSEL *et al.*, 2010).

Otras asociaciones simbióticas son las establecidas con bacterias. En musgos la presencia de cianobacterias suele ser epífita (con la excepción de aquellas que colonizan los hialocistes de esfagnos), y ya hemos discutido el papel que pueden jugar en el equilibrio de nitrógeno en sistemas forestales. Por el contrario, se conocen simbiosis endofíticas permanentes en antocerotas (donde estos nódulos son característicos de la división) y en las hepáticas del orden Blasiales (ADAMS & DUGGAN, 2008). Recientemente, se ha investigado la relación mutualista entre plantas terrestres, incluyendo briófitos, y metilobacterias epífitas que degradan pequeños compuestos (metanol, aminoácidos, etc.) al tiempo que segregan hormonas que promueven el crecimiento de la planta (KUTSCHERA, 2007).

Tanto los bajos niveles de nitrógeno que presentan los briófitos como la presencia de compuestos fenólicos en sus paredes parecen incidir en que las tasas de descomposición de los briófitos sean bajas (SCHEFFER *et al.* 2001). Cualquier botánico que haya recolectado plantas vasculares y briófitos sabe que éstos se preservan mucho mejor, lo que, por otra parte, facilita enormemente los trabajos de campo y de conservación de material de herbario. Tampoco son fácilmente

atacados por hongos, aunque este parasitismo también está documentado (DÖBBELER, 1997, MARTÍNEZ-ABAIGAR *et al.*, 2005).

Los briófitos mantienen un crecimiento activo en las partes apicales, en tanto que las basales entran en senescencia y se descomponen, o se mineralizan, lo que es excepcional en otros grupos de plantas terrestres. A diferencia de las plantas vasculares, estas partes basales no constituyen un lugar de paso necesario en la conducción de nutrientes. Las regiones en crecimiento activo no parecen afectadas por la senescencia basal, y de hecho podrían recibir elementos trasvasados desde estos tejidos degenerados (ECKSTEIN, 2000). Muchas veces estas zonas pueden albergar microorganismos sin causar daños aparentes a la planta (DAVEY & CURRAH, 2006). En esporofitos de años anteriores y otras zonas senescentes de ejemplares, aparentemente en buen estado, de musgos del género *Grimmia*, hemos observado la presencia de hongos y bacterias intracelulares (ESTÉBANEZ, 2002), lo que indica un posible control del musgo, a través de sustancias antimicrobianas, de los microorganismos oportunistas. Éstos serían capaces de descomponer los tejidos degenerados sin dañar las zonas activas.

La extensión de las regiones senescentes depende en gran medida de la especie y de las condiciones ambientales (GLIME, 2007a). En condiciones de baja descomposición, la acumulación de esta biomasa senescente puede tener enorme importancia ecológica. Las regiones basales de *Sphagnum* en las turberas, en condiciones anaeróbicas, de baja temperatura y pH, se descomponen escasamente y se acumulan formando la turba que, a lo largo de milenios, ha ido sedimentando en extensas zonas frías del Globo. Esta materia orgánica, además de sus múltiples aplicaciones, proviene en última instancia del dióxido de carbono atmosférico, de manera que constituye un importante sumidero estable de carbono que se estima equivalente, teniendo en cuenta sólo el del hemisferio Norte, al 44% del carbono libre en la atmósfera (RYDIN, 2009, VITT & WIEDER, 2009).

Por otra parte, el proceso de mineralización de las regiones basales de los briófitos constituye un agente fundamental en la formación de depósitos tobáceos y travertínicos (FORD & PEDLEY, 1996). De esta manera, por ejemplo, los briófitos han contribuido a la construcción del Coliseo de Roma (edificado a partir de calizas travertínicas principalmente). Estos procesos de mineralización de partes senescentes se han descrito asimismo, a menor escala, en otros briófitos no tobáceos (AKAI *et al.*, 1999, ESTÉBANEZ *et al.*, 2001, 2002). En cualquier caso, falta mucho por conocer acerca de la translocación de nutrientes en un individuo, del reciclado en el ecosistema de la biomasa briofítica, y del papel que juegan otros organismos en estos procesos.

7. ALGUNOS ASPECTOS BIOGEOGRÁFICOS

A menudo, se asume que el comportamiento de los briófitos en cuanto a su distribución se corresponde con la hipótesis de BAAS BECKING (1934), formulada para microorganismos: “todo está en todas partes, y el ambiente selecciona”. El pequeño tamaño de sus diásporas (esporas, propágulos y fragmentos) permite su fácil dispersión, de forma que sus áreas de distribución son muy amplias, a menudo con frecuentes disyunciones transcontinentales (véase, por ejemplo, las recopilaciones de FRAHM, 2008, o VANDERPOORTEN & GOFFINET, 2009), y la escala reducida de las plantas las haría menos dependientes de condiciones macro- o mesoclimáticas, siempre que tuvieran disponibles en el área los microambientes adecuados (SCHUSTER, 1983).

Mientras que la hipótesis de Baas Beeking parece cumplirse si consideramos la escala taxonómica de familias, dado que más de un 75% están ampliamente distribuidas en todo el Globo (TAN & PÓCS, 2000), un análisis más atento referido al rango específico (MEDINA *et al.*, en prensa) sugiere que, aun siendo las áreas de briófitos en general más amplias que las de plantas vasculares, están sometidas igualmente a constricciones geográficas. Estos autores estiman para las especies europeas, el porcentaje de cosmopolitas en solamente 7,2%, y calculan que un 61,5% de las que muestran afinidades mediterráneas están restringidas al Paleártico. SCHOFIELD (1988) ya consideró que estas áreas, así como las frecuentes disyunciones observables en las áreas de distribución de briófitos podían depender fundamentalmente a la deriva continental, y que su amplitud era consecuencia de la antigüedad del grupo sobre la superficie del planeta. Esto implicaría la conservación morfológica de los taxones, sin gran incidencia de fenómenos de especiación (HÄLLINBACK, 2002).

Por otra parte, se conoce desde hace tiempo la importancia de la dispersión a larga distancia, ya desde observaciones de DARWIN (1846) acerca del polvo atmosférico que precipitaba en el Atlántico. En la primera mitad del siglo XX, Meier, con la ayuda del famoso aviador Charles Lindbergh, rescató, del recubrimiento aceitoso de portaobjetos colocados en un brazo mecánico instalado en el exterior del avión, gran número de esporas, granos de polen y organismos unicelulares recogidos durante un vuelo intercontinental (MEIER & LINDBERGH, 1935). Poco después, PETERSON (1940) consiguió cultivar, a partir de esporas precipitadas en una estación meteorológica finlandesa, un musgo de alta afinidad mediterránea (*Aloina rigida*), que posteriormente se identificó como procedente del sur de Europa (PERSSON, 1944). Sin duda, la presencia de especies de distribución bipolar señala insistentemente la implicación de fenómenos de transporte a larga distancia. Tal es el caso de *Arctoa fulvella*, musgo panholártico-alpino, presente además en Tierra de Fuego, Chile (OCHYRA & BUCK, 2003). Además, MUÑOZ *et al.* (2004) pusieron de manifiesto, no solamente para briófitos, que las afinidades florísticas en las masas continentales del hemisferio Sur se explicaban mejor por los patrones de vientos que por la proximidad geográfica.

La facilidad de dispersión de las diásporas explicaría que existen áreas ricas en especies de angiospermas que no destacan particularmente en cuanto a briófitos, como las islas del Caribe o la Región Mediterránea. Existen otras que, por el contrario, presentan un número excepcional de especies de briófitos que no se corresponde con una riqueza similar en angiospermas (TAN & PÓCS, 2000). En cualquier caso, es de reseñar que los *hot spots* propuestos para briófitos tienden a solaparse, a grandes rasgos, con los considerados para plantas vasculares. Además, el análisis de la endemidad florística indica que las áreas ricas en endemismos de plantas vasculares tienden a coincidir con las correspondientes para briófitos, aunque éstos están en porcentajes muy inferiores. Así, como indican MEDINA *et al.* (en prensa) áreas cuyo porcentaje de endemidad para plantas vasculares es superior al 70%, como Nueva Caledonia, Nueva Zelanda o la cordillera de los Andes, destacan también por su riqueza en briófitos endémicos, aunque los porcentajes descienden a valores inferiores a 50%. Recientes trabajos sobre las montañas aisladas de la región del Pantepui, en el norte de Sudamérica, vuelven a señalar este fenómeno: 42% de angiospermas endémicas frente a 10% de endemidad en hepáticas para el conjunto del área; 60% de las angiospermas endémicas aparecen en un solo tepui, proporción que baja a la tercera parte para las hepáticas endémicas, lo que indica dos niveles de escala geográfica en los que

los efectos barrera son menores para esta división de briófitos (DESAMORÉ *et al.*, 2010).

Las altas tasas de endemidad de briófitos en algunas de estas áreas pueden estar relacionadas con el grado de resistencia de las esporas a factores de estrés experimentados durante el transporte. Diversos experimentos de van Zanten apuntan a esto. Algunos de los trabajos más significativos refieren escasos valores de supervivencia de esporas de las especies endémicas neozelandesas sometidas a luz ultravioleta, desecación y bajas temperaturas (VAN ZANTEN, 1976, 1978).

Sin duda, las diásporas llegadas a un territorio, aun encontrando nichos adecuados para el establecimiento exitoso de una población, han de enfrentarse a diversas constricciones ambientales para colonizarlos, y una de las principales puede ser la competencia con otros organismos ya establecidos. Los eventos de dispersión a larga distancia que resultan en una colonización efectiva podrían no ser tan frecuentes, y se viene señalando asimismo la importancia de fenómenos de extinción, recolonización, dispersión a corta distancia y diversificación para explicar diversos rangos de distribución de especies de briófitos (HEINRICHS *et al.*, 2009).

En resumen, a pesar del desconocimiento que todavía tenemos acerca de la biogeografía de briófitos y los factores que la explican, en líneas generales, puede decirse que el comportamiento biogeográfico de los briófitos es paralelo en cierta medida al de las plantas vasculares, y les afectan las mismas barreras geográficas, aunque con efectos atenuados por la dispersión a larga distancia, factor muy significativo en este grupo vegetal, lo que resulta en estas mayores amplitudes de área y menores porcentajes de endemidad que hemos comentado (MEDINA *et al.*, en prensa). Una de las principales líneas de investigación actualmente en auge es el estudio de la diversidad morfológica y la estructura filogenética de las especies y poblaciones de briófitos con disyunciones en sus áreas de distribución (HEINRICHS *et al.*, 2009).

Los briófitos muestran cierta singularidad en cuanto a sus patrones de diversidad en relación con la latitud. Se considera un patrón casi general en los diversos grupos de organismos la existencia de un gradiente de diversidad latitudinal con máximos intertropicales (ROSENZWEIG, 1995). Sin embargo, tanto los musgos (MUTKE & BARTHOLOTT, 2005) como las hepáticas (VON KONRAT *et al.*, 2010) parecen seguir esta pauta en Sudamérica, pero no en África; y estudios recientes (CHURCHILL, 2009) afirman que la máxima diversidad de briófitos se da en las regiones boreales y templadas del hemisferio Norte. Está por estudiarse hasta qué punto el distinto esfuerzo de muestreo, y la escala usada para el mismo en cada región del planeta, influyen en estas consideraciones (MEDINA *et al.*, en prensa).

Asimismo, queda por ver cómo podría influir el cambio climático en la diversidad de briófitos y en su distribución. Las turberas, altamente dependientes de la precipitación, serían especialmente sensibles, y el cambio inducido por el aumento de CO₂ atmosférico podría hacerlas desaparecer de muchas zonas boreales (GIGNAC *et al.*, 1998), lo que a su vez, por su importante papel como sumidero de carbono, incidiría en los niveles de CO₂. Sin embargo, en zonas templadas el impacto podría ser relativamente modesto (BATES *et al.*, 2005), dada la capacidad de recuperación de los briófitos frente a la desecación. En cualquier caso, en la Europa templada se registra una expansión del área de muchos briófitos mediterráneos (FRAHM & KLAUS, 2001, ZECHMEISTER *et al.*, 2007); y BERGAMINI *et al.* (2009), empleando datos desde 1880, refiere para Suiza un claro ascenso altitudinal de briófitos criófilos. Dado que en la península Ibérica se cuenta con

datos florísticos de cierta antigüedad, sería de interés repetir los muestreos en áreas estudiadas hace más de 20 años, y reevaluar la composición florística para detectar un posible aumento de especies termófilas.

8. CONSERVACIÓN

La preocupación creciente por la llamada “crisis de la biodiversidad” en una parte de la población y, muy especialmente, en la comunidad científica ha desembocado en las últimas décadas en el nacimiento de un nuevo campo de conocimientos teóricos y prácticos: la biología de la conservación. Esta disciplina tiene como objetivos estudiar el impacto que el ser humano ejerce en la biodiversidad, desarrollar medidas prácticas para restaurar ecosistemas y comunidades amenazados, prevenir la extinción de las especies y conservar su variabilidad genética (PRIMACK, 1993). A pesar de que, como sabemos, los briófitos en su conjunto representan el segundo grupo más diversificado de plantas terrestres y juegan un papel ecológico importante, el interés por su conservación comenzó a manifestarse más tarde que para otros organismos, si bien en tiempos recientes está experimentando progresos muy notables (Hylander & JONSSON, 2007).

Todo parece indicar que los briófitos están, de hecho, acusando gravemente los impactos negativos del ser humano en la biosfera. En una selección de 16 países donde la flora briofítica está relativamente bien conocida (muchos de ellos europeos), una porción sustancial de las especies de musgos (3-51%) y hepáticas (4-81%) estarían amenazadas y entre un 2 y un 4% de las mismas estarían ya extintas en cualquiera de los países considerados. Estas cifras pueden ser aún más graves en países tropicales (VANDERPOORTEN & HALLINGBÄCK, 2009).

Además, la gran influencia que tienen en la biología de los briófitos las condiciones microclimáticas y sus pequeñas alteraciones se traducen en una especial sensibilidad a los factores potenciales de amenaza (CLEAVITT, 2005).

Al igual que ocurre con otros organismos, las amenazas que sufren los briófitos pueden ser directas o indirectas. Dentro de estas últimas se incluyen aquellos factores que influyen en la pérdida o deterioro de los hábitats y que lógicamente afectan a toda la biota que vive en ellos. En VANDERPOORTEN & HALLINGBÄCK (2009) se ofrece un resumen de estudios del efecto de este tipo de perturbaciones en los briófitos, que abarcan la roturación del terreno para su uso agrícola, la explotación forestal, la acumulación de contaminantes, la extracción de turba y el cambio climático.

Las amenazas de tipo directo, específicas de los briófitos, suelen estar relacionadas con la recolección de musgos con fines comerciales (uso como sustrato en jardinería y horticultura: GLIME, 2007b) o por su frecuente uso decorativo en varios países, especialmente para la confección de belenes. Estas actividades pueden ser muy destructivas (LARRAÍN, 2010). Por este motivo, en países como México, Ecuador, Guatemala o Colombia hay campañas para evitar la recolección y el comercio de briófitos en fechas navideñas (DE LUNA, 2010). En España, donde también se producen estas recolecciones, no hay estudios que valoren el impacto real que tiene este uso en las poblaciones de briófitos (LARA *et al.*, 2006). Con el propósito de dar a conocer la importancia ecológica de los briófitos a la población y evitar la recolección indiscriminada, se han llevado a cabo algunas experiencias educativas destinadas a la población (LEÓN & USSHNER, 2005). Hay que destacar además que una parte de la comunidad de briólogos

desarrolló un código de conducta para minimizar el impacto de la recolección de briófitos con fines científicos (PECK & STUDLAR, 2007).

Una vez reconocidas las amenazas, es necesario establecer qué debe ser conservado. En un mundo en el que los recursos destinados a la conservación de la biodiversidad son limitados, es importante optimizarlos. Para ello, es preciso contar con criterios surgidos a partir de un conocimiento profundo, y de la búsqueda de medidas factibles, efectivas y que estén enfocadas también a aumentar la conciencia del problema entre la población (HALLINGBÄCK & TAN, 2010). Como es bien sabido, los criterios y categorías de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, 2001) son la opción más generalizada y solvente por ser el resultado del trabajo y la reflexión continuados de expertos en la materia y por su posibilidad de aplicación prácticamente universal.

Se ha dicho varias veces que los criterios de la IUCN estaban especialmente pensados para los animales y que ofrecen dificultades cuando se quieren aplicar a organismos como los briófitos. Esto es parcialmente cierto, pues, aunque ya hace tiempo que se desarrolló un protocolo específico para los briófitos, actualmente adoptado oficialmente por la IUCN (HALLINGBÄCK *et al.* 1998), ciertas dificultades son ineludibles. Para los problemas típicos de organismos clonales (definir qué es un individuo y estimar el tiempo de generación) el protocolo establece una serie de estimaciones operativas que permiten la aplicación de los criterios. Sin embargo, otras dificultades persisten, especialmente aquellas relacionadas con la insuficiencia de datos detallados sobre poblaciones pasadas y presentes.

Los esfuerzos por determinar qué especies de briófitos merecen una atención prioritaria se han visto reflejados en un número creciente de listas rojas a distintas escalas (VANDERPOORTEN & HALLINGBÄCK, 2009), incluyendo una mundial (TAN *et al.*, 2000) que recoge únicamente 80 especies en teoría amenazadas globalmente. Hay que tener en cuenta que la escasez comentada de conocimientos detallados acerca de la distribución y frecuencia de las especies de briófitos en general puede sesgar el verdadero grado de amenaza, como pone en evidencia el caso de *Orthotrichum scanicum*. Hasta hace poco tiempo, esta especie era conocida de unas pocas localidades del norte de Europa, donde su escasez y rareza hacía pensar que la supervivencia de este musgo podía estar en peligro debido a la desaparición de su hábitat y la contaminación. La aplicación de los criterios vigentes de la IUCN por la ECCB (*European Comitee for the Conservation of Bryophytes*) desembocó en la inclusión de esta especie en la categoría de “Vulnerable” (VU) a escala global, y así fue recogido en el Libro Rojo de los Briófitos europeos (ECCB, 1995) y, posteriormente, en la mencionada lista roja global. Sin embargo, durante los últimos años se han descubierto nuevas localidades de este taxón en un buen número de países, especialmente en la Región Mediterránea (donde puede llegar a ser localmente frecuente y abundante) por lo que, pese a que pueda seguir siendo un musgo amenazado localmente, se ha sugerido su exclusión de la lista roja mundial (MEDINA *et al.*, 2009). Este caso pone de relieve, una vez más, la importancia de conocer en profundidad la distribución de las especies para poder enfocar los recursos de la biología de la conservación a las necesidades realmente prioritarias.

Las medidas que han de tomarse cuando se ha determinado qué especies sufren algún tipo de amenaza vienen dadas por la naturaleza del organismo. En el caso de los briófitos, la estrategia preferente para la conservación *in situ* es la de delimitar y proteger determinadas áreas de especial relevancia, como de hecho se hace con otros grupos vegetales (ANDERSON, 2002). De nuevo, esto se ve complicado si no se conoce bien la distribución de las especies, y además hay

que tener muy en cuenta que a menudo los patrones geográficos de biodiversidad que se dan en grupos de plantas mejor conocidos no siempre coinciden con los de los briófitos (NORDÉN *et al.*, 2007). Por otra parte, las actuaciones de conservación *ex situ*, que pueden representar la última solución para especies al borde de la extinción, también puede aplicarse a los briófitos (ROWNTREE & RAMSAY, 2009).

Hasta hace muy poco tiempo, el panorama del conocimiento y la conservación de los briófitos en España era un tanto paradójico. Por una parte, se sabe que España alberga una diversidad briofítica muy representativa de todo el continente europeo (CASAS *et al.*, 2006, 2009), por lo que le correspondería igualmente una responsabilidad proporcional a la hora de conservar esta parte de su patrimonio natural. Al mismo tiempo, la legislación española apenas contempla la conservación de especies de briófitos al no existir un catálogo nacional de briófitos amenazados y ser muy escasos los catálogos regionales que los incluyen (INFANTE & HERAS, 2005). Si bien desde 1994 existe una lista roja de briófitos ibéricos (SÉRGIO *et al.*, 1994), posteriormente actualizada (SÉRGIO *et al.*, 2006), ésta no ha tenido ninguna repercusión legal que pudiera traducirse en medidas de las administraciones dirigidas a la conservación de los briófitos. A pesar de todo, el interés de la conservación de los briófitos ha sido creciente en los últimos años, como muestran, por ejemplo, iniciativas para dar a conocer el valor ecológico de estos organismos al público general (HERAS & INFANTE, 2004) o propuestas regionales de designación de áreas importantes para briófitos (GARCÍA-FERNÁNDEZ *et al.*, 2010).

En esta situación puede tener gran trascendencia el proyecto del Atlas y Libro Rojo de los briófitos amenazados de España, recientemente comenzado, financiado por el Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino, y con el apoyo técnico de la Sociedad Española de Briología. Este proyecto podría encauzar el conocimiento científico de los especialistas hacia una política de conservación integrada con la Administración. En la actualidad, su actividad se encuentra en pleno desarrollo y se puede encontrar información actualizada en su página web (<http://www.uv.es/abraesp/ABrA/Inicio.html>). Por el momento se han seleccionado un total de 105 especies de musgos y hepáticas actualmente consideradas “En Peligro Crítico” (CR), “Amenazadas” (EN) y “Vulnerables” (VU), junto con algunas consignadas en “Datos Deficientes” (DD). Dentro de los objetivos del proyecto se incluyen precisamente aspectos mencionados anteriormente como necesarios para llevar a cabo políticas de conservación eficaces: redactar una Lista Roja actualizada de los briófitos del territorio nacional, definir áreas de interés para los briófitos, valorar *in situ* los briófitos potencialmente amenazados, aplicar adecuadamente los criterios de la IUCN y elaborar una base de datos de la distribución de los briófitos españoles en la que centralizar el conocimiento corológico.

9. LOS BRIÓFITOS EN LA PENÍNSULA IBÉRICA

Al igual que ocurre con otros linajes de organismos, los briófitos están bien representados en la península Ibérica. La riqueza de musgos conocida hasta la fecha ronda un 65% de toda la flora presente en el continente europeo (CASAS *et al.*, 2006), porcentaje que asciende al 68% en el caso de las hepáticas (CASAS *et al.*, 2009). El nivel de endemidad, sin embargo, no alcanza el 1%, como consecuencia de las peculiaridades de la biogeografía de estos organismos (MEDINA *et al.*, en prensa). A la alta representatividad de la brioflora ibérica contribuyen a buen seguro factores como la posición de la Península entre las regiones

biogeográficas mediterránea y eurosiberiana, lo accidentado de su orografía, un notable gradiente de continentalidad y su diversidad en formaciones vegetales. Esto conforma una amplia variabilidad de ambientes, que engloba desde bosques con gran influencia oceánica en las costas atlánticas hasta la región más árida de Europa en el Sureste peninsular. Si bien es frecuente encontrar correlación entre patrones de riqueza y rareza de briófitos y áreas con amplia cobertura forestal (e.g. VANDERPOORTEN & ENGELS, 2003), no hay que ignorar que las zonas áridas representan el hábitat de briófitos singulares y característicos, especialmente en el caso ibérico, como se conoce desde hace tiempo (MARTÍNEZ-SÁNCHEZ *et al.* 1994).

Aún estamos lejos de tener un conocimiento detallado y preciso de la biodiversidad de briófitos peninsulares, pero el ritmo al que se incorporan nuevos datos es ciertamente notable. En la actualidad, los distintos equipos de briología de la península Ibérica trabajan para completar la Flora Briofítica Ibérica (GUERRA & CROS, 2006-), que ya se ha constituido en un referente internacional de trabajo florístico. Sin embargo, el rápido aumento de la información disponible hace difícil dar unas cifras exactas sobre la diversidad de los briófitos ibéricos y sus familias, debido a las constantes actualizaciones corológicas, nomenclaturales y taxonómicas.

En este momento, la flora conocida de musgos peninsulares ronda las 812 especies, cifra calculada a partir del manual de CASAS *et al.* (2006), actualizada según el catálogo de musgos europeos HILL *et al.* (2006), y después de incluir algunas especies descritas recientemente como *Enthostodon kroonkurk* (DIRKSE & BRUGUÉS, 2010), *Grimmia horrida* (MUÑOZ *et al.*, 2009), *Neckera baetica* (GUERRA *et al.*, 2010) y *Rhynchostegium confusum* (CEZÓN *et al.*, 2010), así como novedades corológicas igualmente recientes (BRUGUÉS *et al.*, 2010, CEZÓN, *com. pers.*, LARA *et al.*, 2009, OLIVÁN *et al.* 2007, SÉRGIO *et al.* 2010).

En la división Bryophyta la familia que, con diferencia, comprende una mayor riqueza de especies en la península Ibérica es Pottiaceae, con 149 especies aceptadas en la actualidad (GUERRA *et al.*, 2006). Se trata de una familia de musgos acrocárpicos muy ampliamente representada en todo el mundo, pero especialmente diversificada en hábitats áridos, para cuyas condiciones suelen estar especialmente bien adaptados. Le sigue la familia Grimmiaceae, con 66 especies reconocidas. La gran mayoría de estos musgos acrocárpicos suelen encontrarse en ambientes saxícolas. Otra familia de gran importancia es Brachytheciaceae (51 especies), que está experimentando cambios profundos en su taxonomía y nomenclatura y que alberga musgos pleurocárpicos muy versátiles en cuando a sus afinidades ecológicas. Con un número ligeramente menor (45 especies), encontramos las familias Bryaceae y Orthotrichaceae. La primera de ellas comprende algunos musgos acrocárpicos muy frecuentes y diversificados en ambientes terrícolas, principalmente del género *Bryum*, el más diverso de la flora ibérica, con 39 taxones (GUERRA *et al.* 2010). En cuanto a Orthotrichaceae, se trata de la familia más típica y diversa de los ambientes epífitos de la Región Mediterránea. Por su importancia ecológica en las turberas y otros ambientes encharcados es destacable también la familia Sphagnaceae, que según la Flora Briofítica Ibérica (BRUGUÉS *et al.* 2007) está representada por 29 especies, todas ellas del género *Sphagnum*. Las otras familias con más de 20 taxones de entre los musgos ibéricos son Amblystegiaceae, Dicranaceae, Hypnaceae, Fissidentaceae, Mielichhoferiaceae y Rhabdoweisiaceae.

En lo que respecta a las hepáticas, la cifra de especies conocidas la Península Ibérica es de 282 (CASAS *et al.*, 2009, SÁEZ *et al.*, en prensa), de las cuales 36 pertenecen a la familia de hepáticas foliosas Lophoziaceae, la más rica de la flora

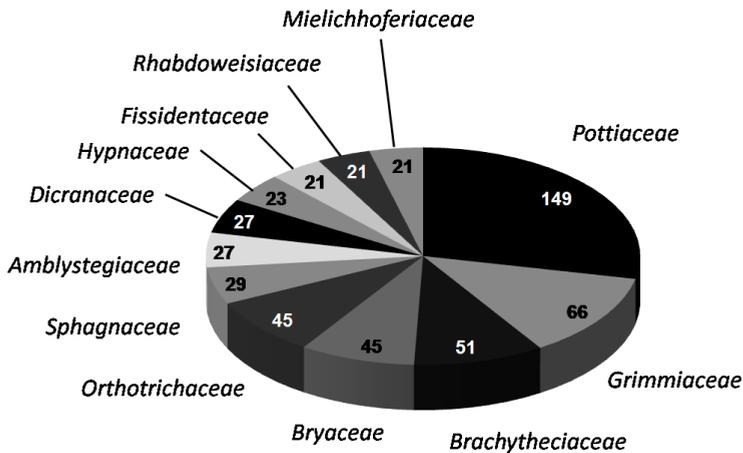


Figura 14: Familias de musgos mejor representadas en la Península (cifras: número de especies presentes en este territorio).

- Moss families best represented in the Iberian Peninsula (number figures: number of species present in the territory in each family).

peninsular. La familia Ricciaceae, segunda en diversidad con sus 29 especies aceptadas, alberga hepáticas talosas, algunas de las cuales están bien adaptadas a ambientes mediterráneos, mientras que la familia Scapaniaceae, con 25, se encontraría en tercer lugar.

Por último, se han citado seis especies de antocerotas en el territorio, lo que constituye la práctica totalidad de las que se pueden encontrar en la Región Mediterránea (Ros *et al.* 2007).

Como se ha mencionado, es de esperar que estas cifras deban ser actualizadas en muy poco tiempo debido al importante esfuerzo que llevan a cabo los especialistas para conocer la diversidad briológica de la Península, que si bien ya es muy destacable en su contexto continental (véase, por ejemplo, MAGILL, 2010), sin lugar a dudas está insuficientemente conocida, especialmente a niveles regionales. Así, no es raro que se citen especies muy comunes como novedades corológicas en provincias insuficientemente estudiadas (LUNA & ESTÉBANEZ, 2008), e incluso en otras cuya flora está, supuestamente, bien conocida. A modo de ejemplo, LARA *et al.* (2005) recopilan en la Comunidad de Madrid 290 especies de musgos, lo que la situaría entre las provincias mejor estudiadas de España, y sin embargo la gran mayoría de estas citas proceden de un número muy reducido de localidades, mientras que quedan grandes extensiones de la zona sin apenas citas briológicas e incluso ninguna en absoluto. Un estudio posterior en una de esas áreas madrileñas sin prospectar (VILLAVERDE *et al.* 2008) se tradujo en un catálogo de 91 especies de briófitos de las cuales 11 eran novedades corológicas para la provincia de Madrid, corroborando lo necesario que es un esfuerzo de muestreo intenso, incluso en las regiones supuestamente ya estudiadas, para revelar el valor de la diversidad briológica ibérica. Planteamientos más sofisticados, como la estimación de la riqueza específica mediante uso de modelos predictivos (*e.g.*

CALLAGHAN & ASHTON, 2008) sólo serán posibles si la información corológica del territorio se llega a conocer con mayor detalle.

10. APLICACIONES Y PERSPECTIVAS DE ESTUDIO

Si hay en el mundo vegetal un grupo que tiende a ser ignorado por la sociedad es el de los briófitos. El hombre tiende a conocer las plantas atraído por sus utilidades agrícolas, medicinales y ornamentales, y el pequeño tamaño e incomedibilidad de estas plantas no favorece que se desarrolle interés por ellas.

Tal vez como respuesta al mil veces repetido comentario que todo briólogo ha oído acerca de la inutilidad de su objeto de estudio, Janice GLIME (2007b) ha realizado una impresionante recopilación de usos de briófitos en muy diversas culturas a lo largo del tiempo. En general, los briófitos nunca han sido del todo olvidados, y muchos de los usos que actualmente se redescubren tienen orígenes antiguos.

Un caso especial lo constituye el uso de la turba, que procede de la acumulación de material vegetal en ecosistemas dominados por esfagnos. Desde antiguo, la turba ha sido uno de los principales combustibles usados, en especial en áreas de altas latitudes. Aunque fue sustituida por el gas y el petróleo, la complicada situación geopolítica de estas materias primas ha hecho volver los ojos de nuevo a este combustible briofítico, escasamente contaminante y de gran poder calorífico. Se emplea con estos fines cerca de la mitad de la producción mundial de turba (GLIME, 2007c).

En cuanto a otros usos, fundamentalmente, y al igual que hemos comentado como base de su relación con los animales, el ser humano ha empleado las propiedades absorbentes y aislantes de los briófitos, especialmente de los musgos, y los ha empleado en sus hogares como rellenos de almohadas, cunas, pañales, botas, y también en despensas y almacenes, en intersticios de construcciones, etc. En el siglo XX se han desarrollado algunos materiales de construcción que incluyen briófitos como aislantes y estabilizadores (GLIME, 2007b). Un ejemplo es el hormigón de turba (*peatcrete*).

La antigüedad de estas prácticas está documentada por numerosas excavaciones arqueológicas, que incluyen, por ejemplo, el hallazgo en Escocia de musgos en letrinas romanas (posiblemente como papel higiénico: BIRKS, 1982). También Ötzi, el “hombre de hielo” hallado en la frontera austroitaliana del Tirol en 1994, y cuya muerte se estima que acaeció hace 5300 años, llevaba consigo musgos que pudo usar como aislantes o como apósitos para las heridas que finalmente acabaron con su vida (DICKSON *et al.*, 1996), además de las seis especies que aparecieron, probablemente por ingestión accidental, en su tubo digestivo (DICKSON *et al.*, 2009).

Para estas funciones, los musgos con gran productividad en biomasa son los más empleados, y entre ellos destacan nuevamente los esfagnos, usados tanto en fresco como a través de la turba. Las especies del orden Polytrichales, con sistemas de conducción más desarrollados y mayor tamaño, también han sido empleadas en cestería, confección de cuerdas y otros usos textiles (GLIME, 2007b).

También se ha hecho empleo, especialmente en China, India y en las culturas nativas norteamericanas, de las propiedades medicinales que les otorgan sus metabolitos secundarios. Los vendajes con esfagnos (más fáciles de explotar, por la biomasa que pueden alcanzar en las turberas) tienen la ventaja de su poder desinfectante unido al absorbente, lo que provocó su uso masivo durante la Primera Guerra Mundial, que ha venido continuando en China (TING, 1982). La

“teoría de las signaturas”, que se basa en semejanza de la planta con el órgano afectado o el agente de la enfermedad, explica el tradicional uso de *Marchantia* para enfermedades del hígado (MILLER & MILLER, 1979), por su semejanza con los lóbulos de esta víscera (de ahí el nombre común de “hepáticas”). Otras veces el fundamento del tratamiento tradicional es, en cambio, un compuesto con actividad biológica demostrable. En el musgo *Rhodobryum giganteum*, usado desde antiguo como medicinal en China, se han hallado aceites esenciales, lactonas y aminoácidos con efectos en el sistema cardiovascular (WU 1982). Los estudios de SPUJT *et al.* (1986) sobre más de 200 especies identificaron 43 con actividad anticancerígena, y la revisión de ASAKAWA (2007), tras estudiar más de 1000 especies, concluye que la mayoría de las hepáticas tienen compuestos biológicamente activos (lo que incluye actividad antivírica, antibacteriana, antifúngica y antitumoral, entre otras propiedades).

En ocasiones, los efectos medicinales son indirectos y ponen de manifiesto las complejas interrelaciones entre los briófitos y otros organismos. Las agallas de la angiosperma *Rhus javanica* constituyen una fuente de taninos usados en China tanto en medicina como en industria (MIN & LONGTON, 1993). Estas agallas son causadas por una especie de áfidos, *Schlechtendalia chinensis*, que necesita refugiarse en musgos del género *Plagiomnium* o similares para pasar el invierno. El conocimiento de este fenómeno propició la cría industrial de estos áfidos empleando musgos para favorecer la producción de agallas (TANG, 1976).

Algunos efectos, en cambio, son perjudiciales: destacan por su frecuencia los alérgicos. Aunque, entre las hepáticas, *Frullania* es el género más conocidamente problemático, se han identificado al menos 24 especies más con estos efectos (ASAKAWA *et al.*, 1981). En cualquier caso, tanto por la novedad y diversidad estructural de compuestos hallados como por sus aplicaciones, aún poco investigadas, la fitoquímica de briófitos es un campo de estudio prometedor.

Aunque a menudo se consideran “malas hierbas” y se venden productos para eliminarlos, el valor estético de los briófitos también ha sido apreciado en algunas culturas, especialmente en Japón, donde, además de contar con jardines tradicionales donde los musgos especialmente juegan un papel esencial, aparecen habitualmente en la literatura, e incluso en el himno nacional (ANDO & MATSUO, 1984). Más recientemente, también en Occidente se ha extendido el cultivo de briófitos como ornamentales (SCHENK, 1997). Existen en la actualidad compañías dedicadas al cultivo industrial de briófitos para su uso en ciudades, por ejemplo en las azoteas de los edificios, con el fin de aumentar las superficies verdes urbanas. Sin ánimo propagandístico ni intereses de ninguna clase, podemos mencionar como ejemplo Moss Farm, en Japón (<http://www.mossfarm.jp>), o Moss Acres, en Estados Unidos (<http://www.mossacres.com>).

En España y Latinoamérica son más conocidos otros usos ornamentales relacionados con la decoración de belenes. Para tratarse de plantas habitualmente consideradas como “todas iguales”, los estudios realizados al respecto (LARA *et al.*, 2006, SALAZAR ALLEN, 2001), muestran una sorprendente diversidad de especies empleadas, incluso selectivamente. Ya hemos comentado los daños ambientales que pueden asociarse a estas prácticas. La procesión del Hombre de Musgo en Béjar (Salamanca) proporciona otro ejemplo de uso de briófitos en festividades (MARTÍNEZ ABAIGAR & NÚÑEZ OLIVERA, 2001). También contribuyen a la decoración de acuarios, en especial el género de musgos *Taxiphyllum*, e, indirectamente y de nuevo a través de sus propiedades aislantes, al valor ornamental de otras especies, tanto en la protección de animales en terrarios como de bulbos y orquídeas, para lo que vuelven a destacar los esfagnos como principal

material empleado. La turba, además, es uno de los principales acondicionadores de sustratos para cultivos hortícolas (GLIME, 2007b, c).

Una de las líneas de estudio con mayor ámbito de expansión en la actualidad es el uso de briófitos en bioindicación. Ya a principios de siglo XX se proponía el uso de briófitos como bioindicadores (CAJANDER, 1926). Aunque se consideran en conjunto como dependientes de microhábitats, lo cierto es que el estudio de los epífitos indica que sus comunidades vienen determinadas por factores climáticos (e.g. DRAPER *et al.*, 2006, MEDINA *et al.*, 2010).

Sin embargo, los briófitos suelen emplearse más como bioindicadores de contaminación, tanto en función de los efectos sufridos por diferentes especies transplantadas como de los contaminantes acumulados en su cuerpo vegetativo.

Con respecto al primer caso, hace casi 40 años TAODA (1973) desarrolló en Japón un “briómetro” que le permitía inferir el grado de polución ambiental según un estándar de efectos negativos sufridos por distintas especies. Actualmente está más extendido el estudio de las concentraciones de diversos contaminantes, sea en briófitos transplantados (“moss bags”: ZECHMEISTER *et al.*, 2007) o en su hábitat, tanto en medios acuáticos como terrestres. Se ha demostrado que los briófitos son capaces de acumular diversos metales pesados, dioxinas, hidrocarburos poliaromáticos, antibióticos, etc. (ROY & HÄNNINEN, 1995, DELÉPÉE *et al.*, 2004, GLIME, 2007b). Se han llegado a usar como un registro histórico de la polución en un área (HERPIN *et al.*, 1997), y hay programas europeos (véase HARMENS *et al.*, 2004) que, con protocolos sistemáticos, pretenden cartografiar la deposición de metales pesados en el continente (aunque las especies que emplean no son adecuadas para zonas mediterráneas).

Señalan ABOAL *et al.* (2010) que estos métodos no deben emplearse para medidas cuantitativas absolutas, pues hay muchas variables dependientes del estado biológico del musgo, la fuente de los contaminantes y el protocolo seguido, sí pueden detectar la presencia de estos contaminantes y permitir el estudio de sus efectos en los organismos. Una excepción la constituyen el plomo y cadmio, que los briófitos recogen en niveles sorprendentemente correlacionados con los emitidos. En cualquier caso, se están poniendo a punto protocolos para biomonitorizar la disminución del ozono atmosférico utilizando briófitos como indicadores (LAPPALAINEN, 2010).

Otra línea de estudio en auge es la que emplea *Physcomitrella patens*, una especie de musgo de ciclo biológico rápido cuyo genoma ha sido completamente secuenciado, como organismo modelo. Equipos como el del Dr. Hasebe en Japón están descubriendo distintos mecanismos operativos en los genomas esporofíticos y gametofíticos, lo que permite estudiar homologías con otras plantas, y son capaces de conseguir, silenciando genes, esporofitos ramificados, lo que apuntaría a un posible ancestro con esporofito pluriesporangiado para la línea terrestre (TANAHASHI *et al.*, 2005, SAKAKIBARA *et al.*, 2008).

De manera más aplicada, los briófitos en general, y *Physcomitrella* en particular, presentan una alta tasa de recombinación homóloga, con lo que, en producción biotecnológica de medicamentos, etc., que requieran de la inserción de genes, éstos son muy estables. Esto, unido a la sencillez de manejo y cultivo del musgo, está abriendo nuevas líneas tecnológicas (HOHE & RESKI, 2005).

Tampoco la policía desdeña del todo los briófitos. Con técnicas de *fingerprinting*, es posible determinar la identidad y procedencia de algunos briófitos con exactitud suficiente para usar los datos como prueba en un juicio. La culpabilidad de un asesino en Finlandia se demostró así (VIRTANEN *et al.*, 2007).

Realizar una enumeración exhaustiva de otras aplicaciones está fuera del alcance de este trabajo. Para poner de manifiesto la vitalidad de la briología en la Península, bastaría señalar que hay al menos 15 grupos de investigación activos, desarrollando proyectos relativos en una gran variedad de líneas: taxonomía, ecología, biogeografía, bioindicación, morfología funcional, biotecnología y conservación. De ser una rama menor de la Botánica, en la actualidad está pasando al primer plano, y aumenta su presencia y relevancia tanto en otros campos científicos como en el conjunto de la sociedad, que empieza a tomar conciencia de la importancia en la biosfera del grupo de plantas vivientes más antiguo sobre el planeta.

BIBLIOGRAFÍA

- ABOAL, J.R., FERNÁNDEZ, J.A., BOQUETE, T. & CARBALLEIRA, A. 2010. Is it possible to estimate atmospheric deposition of heavy metals by analysis of terrestrial mosses? *Science of The Total Environment*, **408**: 6291-6297.
- ADAMS, D.G. & DUGGAN, P.S. 2008. Cyanobacteria-bryophyte symbiosis. *Journal of Experimental Botany*, **59**: 1047-1058.
- AKAI, J., AKAI, K., ITO, M., NAKANO, S., MAKI, Y., SASAGAWA, I. 1999. Biologically induced iron ore at Gunma iron mine, Japan. *Am. Mineral.*, **84**: 171-182.
- ALLORGE, P. 1947. *Essai de Bryogéographie de la Peninsule Iberique. Encyclopedie Biogeographique et Ecologique*. 114 págs. Ed. Paul Lechevalier, Paris.
- ANDERSON, S. 2002. *Identifying Important Plant Areas. A site selection manual for Europe, and a basis for developing guidelines for other regions of the world*. 52 págs. Plantlife International, Londres. <http://www.rec.hu/ipa/doc/Site_Selection_Manual.pdf>. [Consulta: 15-12-2010].
- ANDO, H. & MATSUO, A. 1984. Applied bryology. In: W. SCHULTZE-MOTEL, Ed. *Advances in Bryology, Vol. 2*, págs. 133-224. J. Cramer, Vaduz.
- ARRÓNIZ-CRESPO, M., NÚÑEZ-OLIVERA, E., MARTÍNEZ-ABAIGAR, J. & TOMÁS, R. 2004. A survey of the distribution of UV-absorbing compounds in aquatic bryophytes from a mountain stream. *The Bryologist*, **107**: 202-208.
- ASAKAWA, Y. 1995. Chemical constituents of the bryophytes. In: W. HERZ, G.W. KIRBY, R.E. MOORE, W. STEGLICH & C. TAMM, Eds. *Progress in the chemistry of organic natural products*, **65**, págs. 1-562. Springer, Viena.
- ASAKAWA, Y. 2007. Biologically active compounds from bryophytes. *Pure and Applied Chemistry*, **79(4)**: 557-580.
- BAAS BECKING, L.G.M. 1934. *Geobiologie of inleiding tot de milieukunde*. 263 págs. Diligentia Wetensch. Serie 18/19, van Stockum's Gravenhange, La Haya.
- BARTHLOTT, W., FISCHER, E., FRAHM, J.-P. & SEINE, R. 2000. First experimental evidence for zoophagy in the hepatic *Colura*. *Plant Biology*, **2**: 93-97.
- BARTHOLOMEW-BEGAN, S.E. 1990. Classification of the Haplomitriales and Metzgeriales into the subclass Metzgeriidae, subclass nov. (Hepatophyta, Jungermanniopsida). *Phytologia*, **69**: 464-466.
- BATES, J.W. 1998. Is 'life-form' a useful concept in bryophyte ecology? *Oikos*, **82**: 223-237.
- BATES, J.W., THOMPSON, K., GRIME, J.P. 2005. Effects of simulated long-term climatic change on the bryophytes of a limestone grassland community. *Global Change Biology*, **11**: 757-769.
- BELNAP, J. & LANGE, O.L. Eds. 2001. *Biological soil crusts: structure, function, and management*, 503 págs. Springer, Nueva York, EE.UU.
- BENSCOTER, B.W. & VITT, D.H. 2007. Evaluating feathermoss growth: A challenge to traditional methods and implications for the boreal carbon budget. *Journal of Ecology*, **95**: 151-158.
- BERBEE, M.L. & TAYLOR, J.W. 2007. Rhynie chert: a window into a lost world of complex plant-fungus interactions. *New Phytologist*, **174**: 475-479.

- BERGAMINI, A. UNGRICH, S. & HOFMANN, H. 2009. An elevational shift of cryophilous bryophytes in the last century - an effect of climate warming? *Diversity and Distributions*, **15**(5): 871-879.
- BIDARTONDO, M.I., BRUNS, T.D., WEISS, M., SÉRGIO, C. & READ, D.J. 2003. Specialized cheating of the ectomycorrhizal symbiosis by an epiparasitic liverwort. *Proceedings of the Royal Society B*, **270**: 835-842.
- BIRKS, H.J.B. 1982. Quaternary bryophyte palaeo-ecology. In: A.J.E. SMITH. Ed. 1982. *Bryophyte ecology*. págs. 473-490. Chapman and Hall Ltd. Nueva York.
- BOLD, H.C., ALEXOPOULOS, C.J. & DELEVORYAS, T. 1987. *Morphology of plants and fungi*. 921 págs. Harper & Row, Publishers, Inc., Nueva York.
- BREIL, D.A. & MOYLE, S.M. 1976. Bryophytes used in construction of bird nests. *The Bryologist*, **79**: 95-98.
- BROWN, R.C. & LEMMON, B.E. 1990. Sporogenesis in bryophytes. In: S. BLACKMORE & R. B. KNOX Eds. *Microspores, evolution and ontogeny*, págs. 55-94. Acad. Press, Londres.
- BROWN, R.C. & LEMMON, B.E. 2007. The pleiomorphic plant MTOC: an evolutionary perspective. *J. Int. Plant Biol.*, **49**: 1142-1153.
- BROWN, R.C., LEMMON, B.E. & SHIMAMURA, M. 2010. Diversity in meiotic spindle origin and determination of cytokinetic planes in sporogenesis of complex thalloid liverworts (Marchantiopsida) *J. Plant Res.*, **123**: 589-605.
- BRUGUÉS, M., MUÑOZ, J., RUIZ, E. & HERAS, P. 2007. *Sphagnum*. In: BRUGUÉS, M., GUERRA, J. & CROS, R.M. Eds. *Flora Briofítica Ibérica. Volumen I. Sphagnales, Andreaeales, Polytrichales, Tetraphidales, Buxbaumiales, Diphysciales*. 183 págs. Universidad de Murcia y Sociedad Española de Briología, Murcia.
- BRUGUÉS, M., ROS, R.M., SÁEZ, L. & CANO, M.J. 2010. *Enthostodon commutatus* Durieu & Mont. (Funariaceae, Bryopsida), new to Europe and Morocco. *Cryptogamie, Bryologie*, **31**: 271-276.
- CAJANDER, A.K. 1926. The theory of forest types. *Acta Forest. Fenn.* **29**: 1-108.
- CALLAGHAN, D.A. & ASCHTON, P.A. 2008. Knowledge gaps in bryophyte distribution and prediction of species-richness. *Journal of Bryology*, **30**: 147-158.
- CAROTHERS, Z. B. & DUCKETT, J.G. 1980. The bryophyte spermatozoid: a source of new phylogenetic information. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, **107**: 281-297.
- CARRIÓN, J.S. 2003. *Evolución vegetal*. 497 págs. Diego Marín, Murcia.
- CASAS, C., BRUGUÉS, M., CROS, R. M. & SÉRGIO, C. 2006. *Handbook of mosses of the Iberian Peninsula and the Balearic Islands. Illustrated keys to genera and species*. 349 págs. Institut d'Estudis Catalans, Barcelona.
- CASAS, C., BRUGUÉS, M., CROS, R.M., SÉRGIO, C. & INFANTE, M. 2009. *Handbook of the liverworts and hornworts of the Iberian Peninsula and the Balearic Islands. Illustrated keys to genera and species*. 183 págs. Institut d'Estudis Catalans, Barcelona.
- CEZÓN, K., MUÑOZ, J., HEDENÄS, L. & HUTTUNEN, S. 2010. *Rhynchostegium confusum*, a new species from the Iberian Peninsula and its relation to *R. confertum* based on morphological and molecular data. *Journal of Bryology*, **32**: 1-8.
- CHOPRA, R.N & KUMRA, P.K. 1988. *Biology of bryophytes*. 350 págs. John Wiley & Sons, Nueva York.
- CHURCHILL, S.P. 2009. Moss diversity and endemism of the tropical Andes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **96**: 434-449.
- CLEAVITT, N. 2005. Patterns, hypotheses and processes in the biology of rare bryophytes. *The Bryologist* **108**: 554-566.
- COCQUYT, E., VERBRUGGEN, H., LELIAERT, F., ZECHMAN, F.W., SABBE, K., DE CLERCK, O. 2009. Gain and loss of elongation factor genes in green algae. *BMC Evol Biol.*, **9**: 39.
- CORTELLA, A., RON, E., ESTÉBANEZ, B. & ALFAYATE, C. 1994. On the occurrence of primary pit-field cells in the caulidia of *Hookeria lucens* (Hedw.) Sm. (Bryopsida, Bryophyta). *Journal of the Hattori Botanical Laboratory*, **77**: 287-294.
- COX, C. J., GOFFINET, B., NEWTON, A.E., SHAW, A.J. & HEDDERSON, T.A.J. 2000. Phylogenetic *Memorias R. Soc. Esp. Hist. Nat.*, 2ª ép., 9, 2011

- relationships among the diplolepidaceous-alternate mosses (Bryidae) inferred from nuclear and chloroplast DNA sequences. *The Bryologist*, **103**: 224-240.
- COX, C.J., GOFFINET, B., WICKETT, N.J., BOLES, S.B. & SHAW, A.J. 2010. Moss diversity: a molecular phylogenetic analysis of genera. *Phytotaxa*, **9**: 175-195.
- CRANDALL-STOTLER, B. & STOTLER, R.E. 2000. Morphology and classification of the Marchantiophyta. In A. J. SHAW & B. GOFFINET, EDs., *Bryophyte biology*, págs. 21–70. Cambridge University Press, Cambridge.
- CRANDALL-STOTLER, B. 1981. Morphology/anatomy of hepatics and anthocerotetes. In W. SCHULTZE-MOTEL Ed., *Advances in Bryology*, **1**: 315-389.
- CRANDALL-STOTLER, B. 2009. Morphology and classification of the Marchantiophyta. In: GOFFINET, B. & SHAW, A.J. Eds. *Bryophyte biology*, 2nd edition, págs. 1-54. Cambridge University Press, Cambridge.
- CRONBERG, N., NATCHEVA, R. & HEDLUND, K. 2006. Microarthropods mediate sperm transfer in mosses. *Science*, **313**: 1255-1255.
- CRUM, H.A. 2001. *Structural diversity of bryophytes*. 379 págs. The University of Michigan Herbarium, Ann Arbor.
- DARWIN, C. 1846. An account of the fine dust which often falls on vessels in the Atlantic Ocean. *Quarterly Journal of the Geological Society*, **2(1-2)**: 26-30.
- DAVEY, M.L. & CURRAH, R.S. 2006. Interactions between mosses (Bryophyta) and fungi. *Canadian Journal of Botany*, **84**: 1509-1519
- DAVIDSON, A.J., HARBORNE, J.B. & LONGTON, R.E. 1990. The acceptability of mosses as food for generalist herbivores, slugs in the Arionidae. *Journal of the Linnean Society, Botany*, **104**: 99-113.
- DAVIS, E.C. 2004. A molecular phylogeny of leafy liverworts (Jungermanniidae: Marchantiophyta). In: B. GOFFINET, V.C. HOLLOWELL & R.E. MAGILL. Eds. *Molecular systematics of bryophytes: progress, problems & perspectives*. págs. 61-86. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden 98. St. Louis, Missouri.
- DE LUNA, E. 2010. *Briología*. <<http://www.briologia.blogspot.com>>. [Consulta: 15-12-2010].
- DE QUEIROZ, K. 2007. Species concepts and species delimitation. *Systematic Biology*, **56**: 879-886.
- DE LAS HERAS, J., GUERRA, J. & HERRANZ, J.M. 1990. Bryophyte colonization of soils damaged by fire in South-East Spain: a preliminary report on dynamics. *J. Bryol.*, **16**: 275-288.
- DELUCA, T.H, ZACKRISSON, O., GENTILI, F, SELLSTEDT, A., NILSSON, M.-C. 2007. Ecosystem controls on nitrogen fixation in boreal feather moss communities. *Oecologia*, **152**: 121-130.
- DELÉPÉE, R., POULIQUEN, H. & LE BRIS, H. 2004. The bryophyte *Fontinalis antipyretica* Hedw. bioaccumulates oxytetracycline, flumequine and oxolinic acid in the freshwater environment. *Sci. Total Environ.*, **322**:243–253.
- DICKSON, J.H., BORTENSLAGER, S., OEGGL, K., PORLEY, R., McMULLEN, A. 1996. Mosses and the Tyrolean Iceman's southern provenance. *Proc Roy Soc Lond B*, **263**:567–571.
- DICKSON, J.H., HOFBAUER, W., PORLEY, R., SCHMIDL, A., KOFLER, W. & OEGGL, K. 2009. Six mosses from the Tyrolean Iceman's alimentary tract and their significance for his ethnobotany and the events of his last days. *Vegetation History and Archaeobotany*, **18(1)**: 13-22.
- DIERSSEN, K. 2001. *Distribution, ecological amplitude and phytosociological characterization of European bryophytes*. 289 págs. Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- DIRKSE, G.M. & BRUGUÉS, M. 2010. *Enthostodon kroonkurk* (Bryophyta: Funariaceae), a new species from the Iberian Peninsula and Macaronesia. *Journal of Bryology*, **32**: 133-139.
- DOBBELER, P. 1997. Biodiversity of bryophilous ascomycetes. *Biodiversity and Conservation*, **6**: 721-738.
- DRAPER, I., LARA, F., ALBERTOS, B., GARILLETI, R. & MAZIMPAKA, V. 2006. Epiphytic

- bryoflora of the Atlas and AntiAtlas mountains, including a synthesis on the distribution of the epiphytic bryophytes in Morocco. *Journal of Bryology*, **28**: 312-330.
- DUCKETT, J.G. & LIGRONE, R. 1995. The formation of catenate foliar gemmae and the origin of the oil bodies in the liverwort *Odontoschisma denudatum* (Mart.) Dum. (Jungermanniales): a light and electron microscope study. *Annals of Botany*, **76**: 406-419.
- DUCKETT, J.G., CAROTHERS, Z.B. & MILLER, C.C.J. 1982. Comparative spermatology and bryophyte phylogeny. *J. Hattori Bot. Lab.*, **53**: 107-125.
- DUNCAN, D. & DALTON, P.J. 1982. Recolonisation by bryophytes following fire. *Journal of Bryology*, **12**: 53-63.
- DURING, H.J. 1992. Ecological classifications of bryophytes and lichens. In: J.W. BATES & A.M. FARMER Eds. *Bryophytes and lichens in a changing environment*. págs. 1-31. Clarendon Press, Oxford.
- DÉSAMORÉ, A., VANDERPOORTEN, A., LAENEN, B., KOK, P. & GRADSTEIN, S.R. 2010. Biogeography of the Lost World (Pantepui area, South America): insights from bryophytes. *Phytotaxa*, **9**: 254-265.
- ECCB. 1995. *Red Data Book of European bryophytes*. 291 págs. European Committee for Conservation of Bryophytes, Trondheim, Noruega.
- ECKSTEIN, R.L. 2000. Nitrogen retention by *Hylocomium splendens* in a subarctic birch woodland. *Journal of Ecology*, **88**: 506-515.
- EDELMANN, H.G., NEINHUIS, C., JARVIS, M., EVANS, B., FISCHER, E. & BARTHOLOTT, W. 1998. Ultrastructure and chemistry of the cell wall of the moss *Rhacocarpus purpurascens* (Rhacocarpaceae): A puzzling architecture among plants. *Planta*, **206**: 315-321.
- EDWARDS, D.S. 1986. *Aglaophyton major*, a non-vascular land-plant from the Devonian Rhynie chert. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **93**: 173-204.
- ENDLICHER, S. 1841. *Enchiridion botanicum*. 777 págs. W. Engelmann, Leipzig.
- ESTÉBANEZ, B., ALFAYATE, C. & RON, E. 1998. Observations on spore ultrastructure in six species of *Grimmia* (Bryopsida). *Grana*, **36**: 347-357.
- ESTÉBANEZ, B. 2002. *Ensayo sobre anatomía, palinología y fitoquímica de especies españolas de la sección Trichophyllae B.S.G. del género Grimmia Hedw. (Bryopsida, Bryophyta)*. 355 págs. Libro electrónico. Repositorio de tesis doctorales de la Universidad Complutense de Madrid. <<http://eprints.ucm.es/tesis/19911996/X/3/X3008401.pdf>>. [Consulta: 15-12-2011]
- ESTÉBANEZ, B., BALLESTEROS, T., GÓMEZ, D., FERNÁNDEZ MENDOZA, F., CORTELLA, A., ALFAYATE, C., MARFIL R. & RON, E. 2001. Acúmulos minerales masivos en musgos. *Boletín de la Sociedad Española de Briología*, **18/19**: 45-52.
- ESTÉBANEZ, B., ALFAYATE, C., BALLESTEROS, T., CORTELLA, A., FERNÁNDEZ, F., GÓMEZ, D., MARFIL, R. & RON, E. 2002. Amorphous mineral incrustations in *Homalothecium sericeum* (Hedw.) Bruch & Schimper (Bryopsida). *Journal of Bryology*, **24**: 25-32.
- FORD, T.D. & PEDLEY, H.M. 1996. A review of tufa and travertine deposits of the world. *Earth-Science Reviews*, **41**: 117-175.
- FRAHM, J.-P. 2008. Diversity, dispersal and biogeography of bryophytes (mosses). *Biodiversity and Conservation*, **17**: 277-284.
- FRAHM, J.P. & KLÁUS, D. 2001. Bryophytes as indicators for past and present climate fluctuations. *Lindbergia*, **26**, 97-104.
- FURNESS, S.B. & GRIME, J.P. 1982. Growth rate and temperature responses in bryophytes II. A comparative study of species of contrasted ecology. *J. Ecol.*, **70**: 525-536.
- GARCÍA-FERNÁNDEZ, M.E., DRAPER, I. & ROS, R.M. 2010. Contribución a la conservación de la biodiversidad en la Región de Murcia: áreas importantes para briófitos. *Boletín de la Sociedad Española de Briología*, **34/35**: 37-60.
- GEIGER, H., VOIGT, A., SEEGER, T., ZINSMEISTER, H.D., LÓPEZ-SÁEZ, J.A., PÉREZ-ALONSO, M.J. & VELASCO-NEGERUELA, A. 1995. Cyclobartramiatriluteolin, a unique triflavonoid from *Bartramia stricta*. *Phytochemistry*, **39(2)**: 465-467.
- GIGNAC, L.D., NICHOLSON, B.J. & BAYLEY, S.E. 1998. The utilization of bryophytes in bioclimatic modelling: the distribution of peatlands in the Mackenzie River Basin, *Memorias R. Soc. Esp. Hist. Nat.*, 2ª ép., 9, 2011

- Canada. *The Bryologist*, **101**: 560-571.
- GLIME, J. M. 2007c. Economic and ethnic uses of bryophytes, vol. 27. In: FLORA OF NORTH AMERICA EDITORIAL COMMITTEE, Eds. 1993. *Flora of North America North of Mexico*. págs. 14-41. Flora of North America Association. Nueva York.
- GLIME, J.M. 2007a. *Bryophyte ecology. Vol. 1: Physiological ecology*. Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. Libro electrónico. <<http://www.bryoecol.mtu.edu/>> [Consulta: 15-02-2011].
- GLIME, J.M. 2007b. *Bryophyte ecology. Vol. 5: Uses*. Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. <<http://www.bryoecol.mtu.edu/>>. [Consulta: 15-02-2011].
- GOFFINET, B. COORD. The Goffinet Lab. *Classification of the Bryophyta*, <<http://www.eeb.uconn.edu/people/goffinet/Classificationmosses.html>>[Consulta: 15-02-2011].
- GOFFINET, B., BUCK, W.R & SHAW, A.J. 2009. Morphology, anatomy, and classification of the Bryophyta. In: GOFFINET, B. & SHAW, A.J. Eds. *Bryophyte biology*, págs. 237-268. Cambridge University Press, Cambridge.
- GRADSTEIN, S.R., VITT, D.H. & ANDERSON, R.S. 1984. The epizoic occurrence of *Daltonia angustifolia* (Musci) in Papua New Guinea. *Cryptogamie*, **5**: 47-50.
- GRAHAM, L.E. & L.W. WILCOX. 1983. The occurrence and phylogenetic significance of putative placental transfer cells in the green alga *Coleochaete*. *Amer. J. Bot.*, **70**: 113-120.
- GRAHAM, L.E., COOK, M.E., HANSON, D.T., PIGG, K.B. & GRAHAM, J.M. 2010. Structural, physiological, and stable carbon isotopic evidence that the enigmatic paleozoic fossil Prototaxites formed from rolled liverwort mats. *American Journal of Botany*, **97**: 268-275.
- GRIME, J.P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Amer. Nat.*, **111**: 1169-1195.
- GRIME, J.P., RINCÓN, E.R. & WICKERSON, B.E. 1990. Bryophytes and plant strategy theory. *J. Linn. Soc. Bot.*, **104**: 175-186.
- GUERRA, J. & CROS, R. M. Coords. 2006-. *Flora Briofítica Ibérica*. Universidad de Murcia y Sociedad Española de Briología, Murcia.
- GUERRA, J., CANO, M.J. & ROS, R.M. Eds. 2006. *Flora Briofítica Ibérica. Volumen III. Pottiales, Encalyptales*. 305 págs. Universidad de Murcia y Sociedad Española de Briología, Murcia.
- GUERRA, J., GALLEGO, M.T., JIMÉNEZ, J.A. & CANO, M.J. 2010. *Bryum*. In: GUERRA, J., BRUGUÉS, M., CANO, M. J. & CROS, R.M. Eds. *Flora Briofítica Ibérica. Volumen IV. Funariales, Splachnales, Schistostegales, Bryales, Timmiales*. 317 págs. Universidad de Murcia y Sociedad Española de Briología, Murcia.
- GUERRA, J., JIMÉNEZ-MARTÍNEZ, J. F. & JIMÉNEZ, J. A. 2010. *Neckera baetica* sp. nov. (Neckeraceae, Bryophyta). *Nova Hedwigia*, **91**: 255-263.
- GUNNING, B.E.S., PATE, J.S & BRIARTY, L.G.. 1968. Specialized "transfer cells" in minor veins of leaves and their possible significance in phloem translocation. *Journ. Cell Biol.*, **37**: 7-12.
- HALLET, J.-N. 1978. Le cycle cellulaire de l'apicale muscinale: données nouvelles et caractères originaux. *Bryophytorum Bibliotheca*, **13**: 1-20.
- HALLINGBÄCK, T. & TAN, B.C. 2010. Past and present activities and future strategy of bryophyte conservation. *Phytotaxa*, **9**: 266-274.
- HALLINGBÄCK, T. 2002. Globally widespread bryophytes, but rare in Europe. *Portugaliae Acta Biologica*, **20**: 11-24.
- HALLINGBÄCK, T., HODGETTS, N., RAEYMAEKERS, G., SCHUMACKER, R., SÉRGIO, C., SÖDERSTRÖM, L., STEWART, N. & VÁÑA, J. 1998. Guidelines for application of the revised IUCN threat categories to bryophytes. *Lindbergia*, **23**: 6-12.
- HARMENS, H., BUSE, A., BÜKER, P., NORRIS, D., MILLS, G., WILLIAMS, B., REYNOLDS, B., ASHENDEN, T.W., RÜHLING, Á. & STEINNESS, E. 2004. Heavy metal concentrations in European mosses: 2000/2001 survey. *Journal of Atmospheric Chemistry*, **49**: 425-436.
- HÉBANT, C. 1977. *The conducting tissues of bryophytes*. 157 págs. J. Cramer, Vaduz.

- HÉBANT, C. 1979. Les bryophytes sont-elles des plantes vasculaires regressees? *Bryophytorum Bibliotheca*, **13**: 21-28.
- HÉBRARD, J.P., FOULQUIER, L. & GRAUBY, A. 1974. Approche expérimentale sur les possibilités de transfert du ^{90}Sr d'un substrat solide à une mousse terrestre: *Grimmia orbicularis* Bruch. *Bull. Soc. Bot. France*, **121**: 235-250.
- HECKMAN, D. S., GEISER, D. M., EIDELL, B.R., STAUFFER, R.L., KARDOS, N.L. & HEDGES, S.B. 2001. Molecular evidence for the early colonization of land by fungi and plants. *Science*, **293**: 1129-33.
- HEDENÄS, L. 2001. Environmental factors potentially affecting character states in pleurocarpous mosses. *The Bryologist*, **104**: 72-91.
- HEINRICHS, J., GROTH, H., LINDNER, M., FELDBERG, K. & RYCROFT, D.S. 2004. Molecular, morphological, and phytochemical evidence for a broad species concept of *Plagiochila bifaria* (Hepaticae). *The Bryologist*, **107**: 28-40.
- HEINRICHS, J., HENTSCHEL, J., WILSON, R., FELDBERG, K. & SCHNEIDER, H. 2007. Evolution of leafy liverworts (Jungermanniidae, Marchantiophyta): estimating divergence times from chloroplast DNA sequences using penalized likelihood. *Taxon*, **56**: 31-4.
- HEINRICHS, J., HENTSCHEL, J., FELDBERG, K., BOMBOSCH, A., SCHNEIDER, H. 2009. Phylogenetic biogeography and taxonomy of disjunctly distributed bryophytes. *Journal of Systematics and Evolution*, **47**: 497-508.
- HERAS, P. & INFANTE, M. 2004. *Musgos: la añoranza del agua*. 16 págs. Museo de Ciencias Naturales de Alava, Vitoria.
- HERNICK, L.V., LANDING, E. & BARTOWSKI, K.E. 2008. Earth's oldest liverworts. *Metzgeriothallus sharonae* sp. nov. from the Middle Devonian (Givetian) of eastern New York, USA. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **148**: 154-162.
- HERPIN, U., MARKERT, B., WECKERT, V., BERLEKAMP, J., FRIESE, K., SIEWERS, U. & LIETH, H. 1997. Retrospective analysis of heavy metal concentrations at selected locations in the Federal Republic of Germany using moss material from a herbarium. *Science of the Total Environment*, **205**: 1-12.
- HESS, S., FRAHM, J-P. & THEISEN, I. 2005. Evidence of zoophagy in a second liverwort species, *Pleurozia purpurea*. *The Bryologist*, **108**: 212-218.
- HIGUCHI, S., KAWAMURA, M., MIYAJIMA, I., AKIYAMA, H., KOSUGE, K., KATO, M. & NOZAKI, H. 2003. Morphology and phylogenetic position of a mat-forming green plant from acidic rivers in Japan. *Journal of Plant Research*, **116**: 461-467.
- HILL, M. O., BELL, N., BRUGGEMAN-NANNENGA, M. A., BRUGUÉS, M., CANO, M. J., ENROTH, J., FLATBERG, K.I., FRAHM, J.-P., GALLEGO, M. T., GARILLETI, R., GUERRA, J., HEDENÄS, L., HOLYOAK, D. T., HYVÖNEN, J., IGNATOV, M. S., LARA, F., MAZIMPAKA, V., MUÑOZ, J. & SÖDERSTRÖM, L. 2006. An annotated checklist of the mosses of Europe and Macaronesia. *Journal of Bryology*, **28**: 198-267.
- HOHE, A., RESKI, R. 2005. From axenic spore germination to molecular farming: one century of bryophyte in vitro culture. *Plant Cell Rep.*, **23**: 513-521.
- HYLANDER, K. & JONSSON, B.G. 2007. The conservation ecology of cryptogams. *Biological Conservation*, **135**: 311-314.
- IUCN. 2001. Categorías y Criterios de la Lista Roja de la UICN: Versión 3.1. Comisión de Supervivencia de Especies de la UICN. UICN, Gland, Suiza y Cambridge, Reino Unido. ii + 33 págs. <http://www.iucnredlist.org/documents/redlist_cats_crit_sp.pdf>. [Consulta: 15-02-2011].
- IUCN. 2007. *Guidelines for applying the precautionary principle to biodiversity conservation and natural resource management*. <http://cmsdata.iucn.org/downloads/ln250507_ppguidelines.pdf>. [Consulta: 15-02-2011].
- IHL, C. & BARBOZA, P.S. 2007. Nutritional value of moss for arctic ruminants: a test with muskoxen. *Journal of Wildlife Management*, **71**(3): 752-758.
- INFANTE, M. & HERAS, P. 2005. Bryophytes in the Spanish law. *Boletín de la Sociedad Española de Briología*, **26/27**: 5-16.
- KAROL, K.G., McCOURT, R.M., CIMINO, M.T., DELWICHE, C.F. 2001. The closest living relatives of land plants. *Science*, **294**: 2351-2353.
- KERN, V.D., SCHWUCHOW, J.M., REED, D.W., NADEAU, J.A., LUCAS, J., SKRIPNIKOV, A. & *Memorias R. Soc. Esp. Hist. Nat.*, 2ª ép., 9, 2011

- SACK, F.D. 2005. Gravitropic moss cells default to spiral growth on the clinostat and in microgravity during spaceflight. *Planta*, **221**: 149-157.
- KERN, V.D., SMITH, J.D., SCHWUCHOW, J.M., SACK, F.D. 2001. Amyloplasts that sediment in protonemata of the moss *Ceratodon purpureus* are nonrandomly distributed in microgravity. *Plant Physiol.*, **125**: 2085-2094.
- KIMMERER, R.W. & YOUNG, C.C. 1995. The role of slugs in dispersal of the asexual propagules of *Dicranum flagellare*. *The Bryologist*, **98**: 149-153.
- KODNER R. B. & GRAHAM, L.E. 2001. High-temperature, acid-hydrolyzed remains of *Polytrichum* (Musci, Polytrichaceae) resemble enigmatic Silurian-Devonian tubular microfossils. *American Journal of Botany* **88**(3): 462-466.
- KOTTKE, I. & NEBEL, M. 2005. The evolution of mycorrhiza-like associations in liverworts: an update. *New Phytologist*, **167**: 330-334.
- KUTSCHERA, U. 2007. Plant-associated methylobacteria as co-evolved phytosymbionts: a hypothesis. *Plant Signal. Behav.*, **2**: 74-78.
- LA FARGE, C. 2002. *Leucoloma* I: A revision of subgenus *Leucoloma* (Dicranaceae, Bryopsida) in Africa and Madagascar. *The Bryologist*, **105**: 509-590.
- LA FARGE-ENGLAND, C. 1996. Growth form, branching pattern, and perichaetial position in mosses: cladocarp and pleurocarpy redefined. *The Bryologist*, **99**: 170-186.
- LAPPALAINEN, N. 2010. *The responses of ectohydric and endohydric mosses under ambient and enhanced ultraviolet radiation*. Tesis doctoral, Universidad de Oulu, Finlandia. <<http://herkules.oulu.fi/isbn9789514262142/isbn9789514262142.pdf>>. [Consulta: 15-02-2011].
- LARA, F., ALBERTOS, B., GARILLETI, R. & MAZIMPAKA, V. 2005. El estado de conocimiento y la conservación de los briófitos de la Comunidad de Madrid (España): interpretación actual a partir del caso de los musgos. *Boletín de la Sociedad Española de Briología*, **26/27**: 33-45.
- LARA, F., MAZIMPAKA, V., ESTÉBANEZ, B. & GARILLETI, R. 2009. *Orthotrichum consobrinum* Cardot in Western Europe and South-Western Asia. *Journal of Bryology*, **31**: 80-85.
- LARA, F., SAN MIGUEL, E. & MAZIMPAKA, V. 2006. Mosses and other plants used in nativity sets: a sampling study in northern Spain. *Journal of Bryology*, **28**: 374-381.
- LARRAÍN, J. 2010. *Musgos de Chile*. <<http://www.musgosdechile.cl>>. [Consulta: 15-02-2011].
- LEMIEUX, C., OTIS, C., TURMEL, M. 2007. A clade uniting the green algae *Mesostigma viride* and *Chlorokybus atmophyticus* represents the deepest branch of the Streptophyta in chloroplast genome-based phylogenies. *BMC Biol.*, **5**: 2.
- LEÓN, V.Y. & USSHNER, M.M.S. 2005. Educational program directed towards the preservation of Venezuelan Andean bryophytes. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory*, **97**: 227-231.
- LIGRONE R., CARAFA, A., DUCKETT, J.G., RENZAGLIA, K.S. & RUEL, K. 2008. Immunocytochemical detection of lignin-related epitopes in cell walls in bryophytes and the charalean alga *Nitella*. *Plant Systematics and Evolution*, **270**: 257-272.
- LIGRONE, R., DUCKETT, J.G. & RENZAGLIA K.S. 1993 The gametophyte-sporophyte junction in land plants. *Adv. Bot. Res.* **19**, 231-317.
- LIGRONE, R., DUCKETT, J.G. & RENZAGLIA, K.S. 2000. Conducting tissues and phyletic relationships of bryophytes. *Philos. Trans. R. Soc. Lond, Biol.*, **355**: 795-813.
- LIMPENS, J., BERENDSE, F., BLODAU, C., CANADELL, J.G., FREEMAN, C., HOLDEN, J., ROULET, N., RYDIN, H. & SCHAEPMAN-STRUB, G. 2008. Peatlands and the carbon cycle: from local processes to global implications- a synthesis. *Biogeosciences*, **5**: 1475-1491.
- LONGTON, R.E. 1992. The role of bryophytes and lichens in terrestrial ecosystems, In: J.W. BATES & A.M. FARMER Eds. *Bryophytes and lichens in a changing environment*. págs. 32-76. Clarendon, Oxford., Reino Unido.
- LONGTON, R.E. 1997. The role of bryophytes and lichens in polar ecosystems. In: S.J. WOODIN & M. MARQUISS Eds. *Ecology of arctic environments*. págs. 69-96. Blackwell Science, Oxford.
- LOVALVO, D. CLINGENPEEL, S.R., MCGINNIS, S., MACUR, R.E., VARLEY, J.D. INSKIP, W.P., GLIME, J., NEALSON, K., McDERMOTT, T. R. 2010. A geothermal-linked biological

- oasis in Yellowstone Lake, Yellowstone National Park, Wyoming. *Geobiology*, **8**: 327-336.
- LUNA, J. & ESTÉBANEZ, B. 2008. Brioflora de Valsain (Segovia): Catálogo y observaciones corológicas. *Boletín de la Sociedad Española de Briología*, **32/33**: 9-19.
- MAGALLÓN, S. & HILU, K.W. 2009. Land plants (Embryophyta). In: S.B. HEDGES & S. KUMAR, Eds. *The time tree of life*,. Oxford University Press, Nueva York, Estados Unidos <<http://www.timetree.org/book.php>> [Consulta: 15-02-2011].
- MAGILL, R. E. 2010. Moss diversity: New look at old numbers. *Phytotaxa*, **9**: 167-174.
- MARKHAM, K.R. & PORTER, L.J. 1969. Flavonoids in the green algae (Chlorophyta). *Phytochemistry* **8**: 1777-1781.
- MARSCHALL, M. & PROCTOR, M.C. 2004. Are bryophytes shade plants? Photosynthetic light responses and proportions of chlorophyll a, chlorophyll b and total carotenoids. *Ann. Bot.*, **94**: 593-603.
- MARTONE, P.T., ESTEVEZ, J., LU, F., RUEL, K., DENNY, M., SOMERVILLE, C. & RALPH, J. 2009. Discovery of lignin in seaweed reveals convergent evolution of cell-wall architecture. *Curr. Biol.*, **19**(2): 169-175.
- MARTÍNEZ ABAIGAR, J. & NÚÑEZ OLIVERA, E. 2001. The legend and procession of the Moss Men from Béjar (Salamanca, Spain). *Journal of Bryology*, **23**: 264-266.
- MARTÍNEZ-ABAIGAR, J., NÚÑEZ-OLIVERA, E., MATCHAM, H.W. & DUCKETT, J.G. 2005. Interactions between parasitic fungi and mosses: pegged and swollen-tipped rhizoids in *Bryum* and *Funaria*. *Journal of Bryology*, **27**: 47-53.
- MARTÍNEZ-SÁNCHEZ, J.J., CASARES-PORCEL, M., GUERRA, J., GUTIÉRREZ-CARRETERO, L., ROS, R.M., HERNÁNDEZ-BASTIDA, J. & CANO, M.J. 1994. A special habitat for bryophytes and lichens in the arid zones of Spain. *Lindbergia*, **19**: 116-121.
- MEDINA, N.G., ESTÉBANEZ, B., LARA, F. & MAZIMPAKA, V. 2009. On the presence of dimorphic spores in *Orthotrichum affine* (Bryopsida, Orthotrichaceae). *Journal of Bryology*, **31**(2): 124-126.
- MEDINA, N.G., DRAPER, I., LARA, F. & FONTANETO, D., Eds., en prensa. Biogeography of mosses and allies: does size matter? In: *Biogeography of microscopic organisms. Is everything small everywhere?* Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- MEDINA, R., GARILLETI, R., MAZIMPAKA, V. & LARA, F. 2009. A new look to *Orthotrichum scanicum* Grönvall (Orthotrichaceae, Bryophyta). *Journal of Bryology*, **31**: 86-92.
- MEDINA, R., LARA, F., ALBERTOS, B., DRAPER, I., GARILLETI, R., MAZIMPAKA, V. 2010. Epiphytic bryophytes in harsh environments: the *Juniperus thurifera* forests. *Journal of Bryology*, **32**: 23-31.
- MEIER, F.C. & LINDBERGH, C.A. 1935. Collecting micro-organisms from the Arctic atmosphere. *The Scientific Monthly*, **40**: 5-20.
- MILLER, N. G. & MILLER, H. 1979. Make ye the bryophytes. *Horticulture*, **57**(1): 40-47.
- MIN, L. & LONGTON, R.E. 1993. Mosses and the production of Chinese gallnuts. *J. Bryol.*, **17**: 421-430.
- MINAMI, A., NAGAO, M., IKEGAMI, K., KOSHIBA, T., ARAKAWA, K., FUJIKAWA, S. & TAKEZAWA, D. 2005. Cold acclimation in bryophytes: low-temperature induced freezing tolerance in *Physcomitrella patens* is associated with increases in expression levels of stress-related genes but not with increase in level of endogenous abscisic acid. *Planta*, **220**: 414-423.
- MORGAN, J.W. 2006. Bryophyte mats inhibit germination of non-native species in burnt temperate native grassland remnants. *Biological Invasions*, **8**: 159-168.
- MUES, R. 1990. The significance of flavonoids for the classification of bryophyte taxa at different taxonomic rank. In: H.D. ZINSMEISTER, R. MUES Eds. *Bryophytes. Their chemistry and chemical taxonomy*, págs. 421-435. Clarendon Press, Oxford, Reino Unido.
- MUTKE, J. & BARTHLOTT, W. 2005. Patterns of vascular plant diversity at continental to global scales. *Biologische Skrifter*, **55**: 521-537.
- MUÑOZ, J., FELICÍSIMO, A.M., CABEZAS, F., BURGAZ, A.R. & MARTÍNEZ, I. 2004. Wind as a long-distance dispersal vehicle in the Southern Hemisphere. *Science*, **304**: 1144-1145.

- 1147.
- MUÑOZ, J., HESPANHOL, H., CEZÓN, K. & SÉNECA, A. 2009. *Grimmia horrida* (Grimmiaceae), a new species from the Iberian Peninsula. *The Bryologist*, **112**: 325-328.
- NEHIRA, K. 1983. Spore germination, protonemata development and sporeling development, In: R.M. SCHUSTER Ed. *New manual of bryology, Vol. 1*. págs. 343-385. The Hattori Botanical Laboratory, Nichinan, Japón.
- NEIDHART, H.V. 1979. Comparative studies of sporogenesis in bryophytes. In: G.C.S. CLARKE & J.O. DUCKETT Eds. *Bryophyte systematics*, págs. 251-280. Londres, Reino Unido.
- NORDÉN, B., PALTTO, H., GÖTMARK & WALLIN, K. 2007. Indicators of biodiversity, what do they indicate? - Lessons for conservation of cryptogams in oak-rich forest. *Biological Conservation*, **135**: 369-379.
- OCHYRA, R. & BUCK, W.R. 2003. *Arctoa fulvella*, new to Tierra del Fuego, with notes on trans-American bipolar bryogeography. *The Bryologist*, **106**: 532-538.
- OLIVER, M.J., VELTEN, J. & MISHLER, B.D. 2005. Desiccation tolerance in bryophytes: a reflection of the primitive strategy for plant survival in dehydrating habitats? *The Society for Integrative and Comparative Biology*, **45**: 788-799.
- OLIVÁN, G., FUERTES, E. & ACÓN, M. 2007. *Hygrohypnum* (Amblystegiaceae, Bryopsida) in the Iberian Peninsula. *Cryptogamie, Bryologie*, **28**: 109-143.
- PECK, J.E. & STUDLAR, S.M. 2007. Establishing international guidelines for the sustainable harvest of forest moss. *Evansia*, **25(2)**: 65-71.
- PERSSON, H. 1944. On some species of *Aloina*, with special reference to their dispersal by wind. *Svensk Bot. Tidskr.*, **38**: 260-268.
- PETTERSON, B. 1940. Experimentelle Untersuchungen über die euanemochore Verbreitung der Sporenpflanzen. *Acta Bot. Fenn.*, **25**: 1-102.
- PEÑA, M.J., DARVILL, A.G., EBERHARD, S., YORK, W.S. & O'NEILL, M.A. 2008. Moss and liverwort xyloglucans contain galacturonic acid and are structurally distinct from xyloglucans synthesised by hornworts and vascular plants. *Glycobiology*, **18**: 891-904.
- POPPER, Z.A. & TUOHY, M. 2010. Beyond the green: understanding the evolutionary puzzle of plant and algal cell walls. *Plant Physiology*, **153**: 373-383.
- POPPER, Z.A. 2008. Evolution and diversity of green plant cell walls. *Curr. Opin. Plant Biol.*, **11**: 286-292.
- PRESSEL, S., BIDARTONDO, M.I., LIGRONE, R. & DUCKETT, J.G. 2010. Fungal symbioses in bryophytes: New insights in the Twenty First Century. *Phytotaxa*, **9**: 238-253.
- PRESSEL, S., DAVIS, E.C., LIGRONE, R. & DUCKETT, J.G. 2008. An ascomycetous endophyte induces branching and septation of the rhizoids in the leafy liverwort family the Schistochilaceae (Jungermanniidae, Hepaticopsida). *American Journal of Botany*, **95**: 531-541.
- PRIMACK, R. B. 1993. *Essentials of conservation biology*. 564 págs. Sinauer Associates, Sunderland, Reino Unido.
- PRINS, H.H.T. 1982. Why are mosses eaten in cold environments only? *Oikos*, **38**: 374-380.
- PROCTOR, M.C.F., ALPERT, P., CLEAVITT, N., MISHLER, B.D., OLIVER, M.J., STARK, L.R. & WOOD, A.J. 2007. Desiccation tolerance in bryophytes: a review. *The Bryologist*, **110**: 595-621.
- PROCTOR, M.C.F. 1979. Surface wax on the leaves of some mosses. *Journal of Bryology*, **10**: 531-8.
- PROCTOR, M.C.F. 2005. Why do Polytrichaceae have lamellae? *Journal of Bryology*, **27**: 221-229.
- PROCTOR, M.C.F. 2009. Physiological ecology. In: GOFFINET, B. & SHAW, A.J. Eds. *Bryophyte biology, 2nd edition*, págs. 237-268. Cambridge University Press, Cambridge.
- PÓCS, T. 1982. Tropical forest bryophytes. In: A.J.E. SMITH Ed. *Bryophyte ecology*. págs. 59-104. Chapman & Hall, Londres.
- QIU, Y.-L., CHO, Y.R., COX, J.C., PALMER, J.D. 1998. The gain of three mitochondrial introns identifies liverworts as the earliest land plants. *Nature*, **394**: 671-674.

- QIU, Y.-L., LI, L., WANG, B., CHEN, Z., KNOOP, V., GROTH-MALONEK, M., DOMBROVSKA, O., LEE, J., KENT, L., REST, J., ESTABROOK, G.F., HENDRY, T.A., TAYLOR, D.W., TESTA, C.M., AMBROS, M., CRANDALL-STOTLER, B., DUFF, R.J., STECH, M., FREY, W., QUANDT, D., DAVIS, C.C. 2006. The deepest divergences in land plants inferred from phylogenomic evidence. *PNAS*, **103**(42): 15511-15516.
- REMPT, M. & POHNERT, G. 2010. Novel acetylenic oxylipins from the moss *Dicranum scoparium* with antifeeding activity against herbivorous slugs. *Angewandte Chemie International Edition*, **49**: 4755-4758.
- RENZAGLIA, K.S., MCFARLAND, K.D. & SMITH, D.K. 1997. Anatomy and ultrastructure of the sporophyte of *Takakia ceratophylla* (Bryophyta). *American Journal of Botany*, **84**: 1337-1350.
- RENZAGLIA, K.S., SCHUETTE, S., DUFF, R.J., LIGRONE, R., SHAW, A.J., MISHLER, B.D. & DUCKETT, J.G. 2007. Bryophyte phylogeny: Advancing the molecular and morphological frontiers. *The Bryologist*, **110**: 179-213.
- RENZAGLIA, K.S., SCHUETTE, S., DUFF, R.J., LIGRONE, R., SHAW, A.J., MISHLER, B.D. & DUCKETT, J.G. 2007. Bryophyte phylogeny: Advancing the molecular and morphological frontiers. *The Bryologist*, **110**: 179-213.
- ROS, R.M., MAZIMPAKA, V., ABOU-SALAMA, U., ALEFFI, M., BLOCKEEL, T.L., BRUGUES, M., CANO, M.J., CROS, R.M., DIA, M.G., DIKSE, G.M., EL SAADAWI, W., ERDAG, A., GANEVA, A., GONZALEZ-MANCEBO, J.M., HERRNSTADT, I., KHALIL, K., KÜRSCHNER, H., LANFANCO, E., LOSADA-LIMA, A., REFAI, M.S., RODRIGUEZ-NUNEZ, S., SABOVLEVIC, M., SERGIO, C., SHABBARA, H., SIM-SIM, M. & SÖDERSTRÖM, L. 2007. Hepatics and anthocerotales of the Mediterranean, an annotated checklist. *Cryptogamie, Bryologie*, **28**: 351-437.
- ROSENZWEIG, M.L. 1995. *Species diversity in space and time*. 460 págs. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- ROWNTREE, J.K. & RAMSAY, M.M. 2009. How bryophytes came out of the cold: successful cryopreservation of threatened species. *Biodiversity Conservation*, **18**: 1413-1420.
- ROY, S. & HÄNNINEN, O. 1995. Chapter 8. Use of aquatic plants in ecotoxicology monitoring of organic pollutants: bioconcentration and biochemical responses. In: M. Richardson, Ed. *Environmental Toxicology Assessment*.
- RUBINSTEIN, C.V., GERRIENNE, P., DE LA PUENTE, G.S., ASTINI, R.A. & STEEMANS, P. 2010. Early Middle Ordovician evidence for land plants in Argentina (eastern Gondwana). *New Phytologist*, **188**: 365-369.
- RUDOLPHI, J. 2009. Ant-mediated dispersal of asexual moss propagules. *The Bryologist*, **112**: 73-79.
- RYDIN, H. 2009. Population and community ecology of bryophytes. In: GOFFINET, B. & SHAW, A.J. Eds. *Bryophyte biology, 2nd edition*, págs. 487-532. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- SÁEZ, L., INFANTE, M. & BRUGUÉS, M. (en prensa). Two new liverworts for the bryophyte flora of Spain. *Cryptogamie, Bryologie*.
- SAKAKIBARA, K., NISHIYAMA, T., DEGUCHI, H. & HASEBE, M. 2008. Class 1 KNOX genes are not involved in shoot development in the moss *Physcomitrella patens* but do function in sporophyte development. *Evolution & Development*, **10**:5, 555-566.
- SALAZAR ALLEN, N. 2001. La Navidad y la conservación de nuestra diversidad: los nacimientos (pesebres) y los 'musgos'. *El Tucán*, **28**: 3-4.
- SARITAS, Y., MEKEM SONWA, M., IZNAGUEN, H., KÖNIG, W.A., MUHLE, H. & MUES, R., 2001. Volatile constituents in mosses (Musci). *Phytochemistry*, **57**: 443-457.
- SATAKE, K., NISHIKAWA, M., SHIBATA, K. 1990. A copper-rich protonemal colony of the moss *Scopelophila cataractae*. *J Bryol.*, **16**: 109-116.
- SCHIEFFER, R.A., VAN LOGTESTIJN, R.S.P. & VERHOEVEN, J.T.A. 2001. Decomposition of *Carex* and *Sphagnum* litter in two mesotrophic fens differing in dominant plant species. *Oikos*, **92**: 44-54.
- SCHENK, G. 1997. *Moss gardening: including lichens, liverworts, and other miniatures*. 261 págs. Timber Press, Portland, Estados Unidos.
- SCHOFIELD, W.B. 1985 *Introduction to bryology*. 480 págs. Collier Macmillan Publishers, *Memorias R. Soc. Esp. Hist. Nat.*, 2^a ép., 9, 2011

- Londres, Reino Unido.
- SCHOFIELD, W.B. 1988. Bryophyte disjunctions in the northern hemisphere: Europe and North America. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **98**: 211-224.
- SCHUETTE, S., RENZAGLIA, K.S. 2010. Development of multicellular spores in the hornwort genus *Dendroceros* (Dendrocerotaceae, Anthocerotophyta) and the occurrence of endospory in bryophytes. *Nova Hedwigia*, **91**: 301-316.
- SCHUSTER, R.M. Ed. 1983. *New manual of bryology, vol. 1*. 626 págs. The Hattori Botanical Laboratory, Nichinan, Miyazaki, Japón.
- SCHUSTER, R.M. Ed. 1984. *New manual of bryology, vol. 2*. págs. 627-1295. The Hattori Botanical Laboratory, Nichinan, Miyazaki, Japón.
- SÉRGIO, C., BRUGUÉS, M., CROS, R.M., CASAS, C. & GARCIA, C. 2007. The 2007 Red List of bryophytes of Iberian Peninsula (Portugal, Spain and Andorra). *Lindbergia*, **31**: 109-125.
- SÉRGIO, C., CASAS, C., BRUGUÉS, M. & CROS, R.M. 1994. *Lista Vermelha dos briófitos da Península Ibérica. Red List of bryophytes of the Iberian Peninsula*. 50 págs. Instituto da Conservação da Natureza. Museu, Laboratório e Jardim Botânico, Universidade de Lisboa, Lisboa.
- SÉRGIO, C., SIM-SIM, M. & LUÍS, L. 2010. *Atrichum androgynum* (Müll. Hal.) A. Jaeger in Portugal, Azores and Madeira, new to the European bryoflora. *Cryptogamie, Bryologie*, **31**: 281-288.
- SHAW, A.J. & RENZAGLIA, K.S. 2004. Phylogeny and diversification of bryophytes. *American Journal of Botany*, **9**: 1557-1581.
- SHAW, A.J. 2009. Bryophyte species and speciation. In: GOFFINET, B. & SHAW, A.J. Eds. *Bryophyte biology, 2nd edition*, págs. 357-392. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- SHIMAMURA, M., BROWN, R.C. LEMMON B.E., AKASHI, T., MIZUNO, K., NISHIHARA, N., TOMIZAWA, K.-I., YOSHIMOTO, K., DEGUCHI, H., HOSOYA, H., HORIO, T. & MINEYUKI, Y. 2004. Gamma-tubulin in basal land plants: characterization, localization, and implication in the evolution of acentriolar microtubule organizing centers. *The Plant Cell*, **16**: 45-59.
- SHIMAMURA, M., YAMAGUCHI, T. & DEGUCHI, H. 2008. Airborne sperm of *Conocephalum conicum* (Conocephalaceae). *J. Plant Res.*, **121**: 69-71.
- SIEGEL, S.M. 1969. Evidence for the presence of lignin in moss gametophytes. *Amer. J. Bot.* **56**: 175-179.
- SPIJUT, R.W., SUFFNESS, M., CRAGG, G.M. & NORRIS, D.H. 1986. Mosses, liverworts, and hornworts screened for antitumor agents. *Econ. Bot.*, **40**: 310-338.
- STARK, L.R., OLIVER, M.J., MISHLER, B.D. & MCLETCHIE, D.N. 2007. Generational differences in response to desiccation stress in the desert moss *Tortula inermis*. *Annals of Botany*, **99**: 53-60.
- STEEMANS P, LE HÉRISSE, A., MELVIN, J., MILLER, M.A., PARIS, F., VERNIERS, J., WELLMAN, C.H. 2009. Origin and radiation of the earliest vascular land plants. *Science*, **324**: 353.
- STROTHER, P.K., WOOD, G.D., TAYLOR, W.A. & BECK, J.H. 2004. Middle Cambrian cryptospores and the origin of land plants. *Memoirs of the Association of Australasian Palaeontologists*, **29**: 99-113.
- TAN, B., GEISSLER, P., HALLINGBÄCK, T. & SÖDERSTRÖM, L. 2000. The 2000 IUCN World Red List of bryophytes. In: HALLINGBÄCK, T & HODGETTS, N. Comps. 2000. *Mosses, liverworts, and hornworts. Status survey and conservation action plan for bryophytes*. IUCN/SSC Bryophyte Specialist Group. Gland y Cambridge, Reino Unido. [Disponible en: <http://data.iucn.org/dbtw-wpd/edocs/2000-074.pdf>].
- TAN, B.C. & PÓCS, T. 2000. Bryogeography and conservation of bryophytes. In: GOFFINET, B. & SHAW, A.J. Eds. *Bryophyte biology, 2nd edition*, págs. 403-448. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- TANAHASHI, T., SUMIKAWA, N., KATO, M. & HASEBE, M. 2005. Diversification of gene function: homologs of the floral regulator FLO/LFY control the first zygotic cell division in the moss *Physcomitrella patens*. *Development*, **132**: 1727-1736.

- TANAHASHI, T., SUMIKAWA, N., KATO, M., & HASEBE, M. 2005. Diversification of gene function: homologs of the floral regulator FLO/LFY control the first zygotic cell division in the moss *Physcomitrella patens*. *Development*, **132**: 1727-1736.
- TANG, C. 1976. The Chinese gallnuts, their multiplication and means for increasing production. *Acta Entomol. Sinica*, **19**: 282-296.
- TAODA, H. 1973. Bryo-meter, an instrument for measuring the phytotoxic air pollution. *Hikobia*, **6**: 224-228.
- TAYLOR, T.N., TAYLOR, E.L. & KRINGS, M. 2009. *Paleobotany: the biology and evolution of fossil plants*, 2nd ed. 1252 págs. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- THOMAS, R.J., STANTON, D.S., LONGENDORFER, D.H., & FARR, M.E. 1978. Physiological evaluation of the nutritional autonomy of a hornwort sporophyte. *Bot. Gaz.*, **139**: 306-311.
- TURMEL, M., POMBERT, J.F., CHARLEBOIS, P., OTIS, C. & LEMIEUX, C. 2007. The green algal ancestry of land plants as revealed by the chloroplast genome. *Int. J. Plant Sci.*, **168**: 679-689.
- UZAWA, M & HIGUCHI, M. 2010. Comparative development of the sporophyte-gametophyte junction in six moss species. *J. Plant Res.*, **123(6)**: 777-87.
- VANDERPOORTEN, A. & ENGELS, P. 2003. Patterns of bryophyte diversity and rarity at a regional scale. *Biodiversity and Conservation*, **12**: 545-553.
- VANDERPOORTEN, A. & GOFFINET, B. 2009. *Introduction to bryophytes*. 312 págs. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- VANDERPOORTEN, A. & HALLINGBÄCK, T. 2009. Conservation biology of bryophytes. In: GOFFINET, B. & SHAW, A.J. Eds. *Bryophyte biology*, 2nd edition, págs. 487-532. CAMBRIDGE UNIVERSITY PRESS, CAMBRIDGE, REINO UNIDO.
- VANDERPOORTEN, A. & SHAW, A.J. 2010. The application of molecular data to the phylogenetic delimitation of species in bryophytes: A note of caution. *Phytotaxa*, **9**: 229-237.
- VILLAREAL, J.C. & RENZAGLIA, K.S. 2006. Sporophyte structure in the neotropical hornwort *Phaeomegaceros fimbriatus*: implications for phylogeny, taxonomy and character evolution. *Int. J. Plant Sci.*, **167**: 413-427.
- VILLARREAL, J.C., CARGILL, D.C., HARGBORG, A., SÖDERSTRÖM, L. & RENZAGLIA, K.S. 2010. Hornwort diversity: Patterns, causes and future work. *Phytotaxa*, **9**: 150-166.
- VILLAVERDE, C., MEDINA, N. G., ESTÉBANEZ, B., MEDINA, R., MAZIMPAKA, V., INFANTE, M. & LARA, F. 2008. Contribución al conocimiento de la brioflora del extremo suroeste de la Comunidad de Madrid. *Boletín de la Sociedad Española de Briología*, **32/33**: 21-29.
- VIRTANEN, V., KORPELAINEN, H. & KOSTAMO, K. 2007. Forensic botany: usability of bryophyte material in forensic studies. *Forensic Science International*, **172**: 161-163.
- VITT, D.H. & WIEDER, R.K. 2009. The structure and function of bryophyte-dominated peatlands. In: GOFFINET, B. & SHAW, A.J. Eds. *Bryophyte biology*, 2nd edition, págs. 357-392. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- VITT, D.H. 1981. Adaptive modes of the moss sporophyte. *The Bryologist*, **84**: 166-186.
- VON KONRAT, M., SÖDERSTRÖM, L., RENNER, M.A.M., HARGBORG, A., BRISCOE, L. & ENGEL, J.J. 2010. Early Land Plants Today (ELPT): How many liverwort species are there? *Phytotaxa*, **9**: 22-40.
- WEBER, M.G. & CLEVE, K. VAN. 1984. Nitrogen transformations in feather moss and forest floor layers of anterior Alaska, U.S.A., black spruce (*Picea mariana*) ecosystems. *Can. J. Forest Res.*, **14**: 278-290.
- WELLMAN, C.H., OSTERLOFF, P.L. & MOHIUDDIN, U. 2003. Fragments of the earliest land plants. *Nature*, **425**: 282-285.
- WILKINSON, C.E., HOCKING, M.D. & REIMCHEN, T.E. 2005. Uptake of salmon-derived nitrogen by mosses and liverworts in coastal British Columbia. *Oikos*, **108**: 85-98.
- WOOD, A. J. 2007. The nature and distribution of vegetative desiccation tolerance in hornworts, liverworts and mosses. *The Bryologist*, **110**: 163-77.

- WU, P.C. 1977. *Rhodobryum giganteum* (Schwaegr.) Par can be used for curing cardiovascular disease. *Acta Phytotax. Sin.*, **15**: 93.
- YANG R.-D., MAO, J.-R., ZHANG, W.-H., JIANG, L.-J. & GAO, H. 2004. Bryophyte-like fossil (*Parafunaria sinensis*) from Early-Middle Cambrian Kaili formation in Guizhou Province, China. *Acta Botanica Sinica*, **46**: 180-185.
- ZAMFIR, M. 2000. Effects of bryophytes and lichens on seedling emergence of alvar plants: evidence from greenhouse experiments. *Oikos*, **88**: 603-611.
- ZANTEN, B.O. VAN. 1976. Preliminary report on germination experiments designed to estimate the survival chances of moss spores during aerial trans-oceanic long-range dispersal in the southern hemisphere, with particular reference to New Zealand. *J. Hattori Bot. Lab.*: **41**:133-140.
- ZANTEN, B.O. VAN. 1978. Experimental studies on trans-oceanic long-range dispersal in the southern hemisphere. *J. Hattori Bot. Lab.*, **44**: 455-482.
- ZECHMEISTER, H., DIRNBÖCK, T., HÜLBER, K. & MIRTIL, M. 2007. Assessing airborne pollution effects on bryophytes: lessons learned through long-term integrated monitoring in Austria. *Environmental Pollution*, **147**: 696-705.
- ZECHMEISTER, H.G., MOSER, D., MILASOWSKY, N. 2007. Spatial distribution patterns of *Rhynchostegium megapolitanum* at the landscape scale - an expanding species? *Applied Vegetation Science*, **10**: 111-120.
- ZINSMEISTER, H.D., MUES, R. EDS. 1990. *Bryophytes. Their chemistry and chemical taxonomy*, 470 págs. Clarendon Press, Oxford.

