

BRIOECOLOGÍA Y BRIOGEOGRAFÍA. ENFOQUE Y APLICACIÓN

por

PATRICIA GEISSLER *

Resumen

GEISSLER, P. (1990). Brioeología y briogeografía. Enfoque y aplicación. *Anales Jard. Bot. Madrid* 46(2): 353-358.

Después de una breve discusión sobre los métodos y límites en brioeología y briogeografía, particularmente en briosociología, se intenta demostrar la aplicación de esas disciplinas en sistemática, con los resultados provisionales de la revisión del género *Marchesinia* (*Hepaticae*).

Palabras clave: *Lejeuneaceae*, *Marchesinia*, brioeología, briogeografía, sistemática.

Abstract

GEISSLER, P. (1990). Bryocology and bryogeography. Approaches and applications. *Anales Jard. Bot. Madrid* 46(2): 353-358 (in Spanish).

After a brief discussion of methods and limits in bryocology and bryogeography, particularly in bryosociology, the application of these approaches as tools in systematics is demonstrated with preliminary results of the revision of the liverwort genus *Marchesinia* (*Hepaticae*).

Key words: *Lejeuneaceae*, *Marchesinia*, bryocology, bryogeography, systematics.

La brioeología y briogeografía presentan varios puntos de partida comunes. En efecto, las dos tratan de las relaciones de los briófitos con el medio biótico y abiótico. Ya se sabe que la fisiología de estos organismos (con su generación gametofítica dominante, a su vez responsable del contacto con el medio ambiente), difiere fundamentalmente de la fisiología de las plantas superiores. El estado actual de este tipo de investigación está resumido en LONGTON (1980) y SMITH (1982).

El campo de la autoecología se ha ampliado mucho con el desarrollo del método de bioindicación del nivel de contaminación. Pero nuestros conocimientos sobre las exigencias de muchas especies son escasos, principalmente de las que colonizan hábitats particulares en las regiones ártico-alpinas y tropicales. Desgraciadamente, su cultivo y, por lo tanto, la experimentación se revelan difíciles, especialmente cuando se trata de las hepáticas. Sabemos aún poco sobre la ecología de las poblaciones de este grupo, a pesar del adelanto de los estudios sobre estrategia de vida.

Se dice que más de la mitad de los briófitos son dioicos (SCHOFIELD, 1985), pero creo que se desconoce la condición sexual de una gran parte de los táxones

* Conservatoire et Jardin Botaniques de la Ville de Genève. Case Postale 60, CH - 1292 Chambésy (Suiza).

tropicales. Este factor es importantísimo para la corología y, por consiguiente, para la biogeografía.

En su sentido original, la briogeografía era florística; se reunían las indicaciones geográficas sobre la presencia de una especie en un determinado lugar con el fin de producir un mapa de distribución. Pero su presencia depende también de factores ecológicos, pues toda especie pertenece a una formación vegetal. Además, la briogeografía histórica intenta explicar la distribución actual de una especie utilizando modelos paleogeográficos y paleoecológicos para poder seguir los caminos posibles de la evolución.

HERZOG (1926) es el autor de una obra clásica de briogeografía, siempre admirable y válida. Nuevos datos fundados en progresos florísticos y geológicos recientes se hallan en SCHUSTER (1983).

La brioecología y la briogeografía exigen un buen conocimiento de la especie, y el estudio de estas disciplinas es un buen recurso, necesario para la sistemática.

La briosociología se puede considerar como un caso especial de la brioecología-sinecología y, en los países donde se trabaja según la escuela franco-suiza, ocupa una parte de las actividades briológicas. La idea genial del método Braun-Blanquet para las regiones templadas consiste, si se me permite generalizar de esta manera, en que la ecología de una asociación está determinada por la autoecología de las especies características; por lo tanto, el método es florístico.

Mis propios comienzos en briología se relacionaron con la fitosociología. Era imprescindible para mí investigar a fondo el estrato muscíneo para poder describir, con más o menos exactitud, las asociaciones de las fuentes y de los arroyos del piso alpino (GEISSLER, 1976). En esos lugares, los briófitos constituyen a menudo más de la mitad de la biomasa de un hábitat definido. Esto ocurre también en otras comunidades de humedales, como las de pantanos, turberas y neveros.

En su génesis, los briófitos desempeñan un papel preponderante y proporcionan un valor indicativo para la ecología de la vegetación en su conjunto.

En esas comunidades (y otras terrícolas o saxícolas), más o menos uniestratificadas y poco complejas, parece difícil separar los componentes briófitos de los fanerógámicos. Esos dos grupos de organismos están prácticamente en la misma situación frente a los fenómenos de competencia; por esta razón, tratar solamente las brioasociaciones [como HÜBSCHMANN (1986) en su enumeración *non-critica*] no es justificable. En cambio, en asociaciones pluriestratificadas, como son los bosques, la vegetación epífita o epilítica, ocupa una situación particular. La independencia de estas comunidades fue discutida en BARKMAN (1958) y HERTEL (1974). Sin embargo, no creo equivocarme diciendo que el problema mayor en briosociología es, sin duda alguna, el reconocimiento de las especies. Con mucha frecuencia encontramos en nuestros inventarios muestras poco desarrolladas a las cuales, conscientes de nuestra responsabilidad, somos incapaces de dar un nombre específico.

En lo que a la mayoría de las especies de briófitos se refiere, todavía no conocemos sus variaciones ecológica y geográfica dentro de su área total. Por esta razón considero que los estudios sistemáticos son de importancia primordial.

Al revisar el género *Marchesinia* (*Lejeuneaceae*, *Hepaticae*), he intentado aplicar datos ecológicos y geográficos para delimitar mejor las especies. Este género está bien caracterizado por su perianto aplastado y liso, con solo dos pliegues laterales, y por la combinación de otros caracteres: gametofíticos unos (célu-

las isodiamétricas hasta hexagonales, paredes celulares delgadas posiblemente con engrosamientos intermedios, sin triángulos abombados, pigmentación secundaria negruzca, lóbulos no enrollados, o quizás reducidos, brácteas masculinas hipostáticas, etc.) y esporofíticos otros (seda no articulada, engrosamiento de la pared capsular interna fenestrada, etc.).

Si se exceptúa la especie tipo, *M. mackaii* (Hook.) S. F. Gray, la distribución del género está limitada a las regiones tropicales de América Latina y África.

M. mackaii crece en la Europa atlántica, desde Escocia hasta Portugal y Macaronesia, además de algunas localidades aisladas en el Mediterráneo. Todavía no he podido estudiar las muestras citadas de las islas de Cabo Verde (JOVET, 1946), equidistante de las localidades de *M. mackaii* en Canarias y de las de *M. excavata* (Mitt.) Schiffn. en Guinea.

M. mackaii vive, según mis observaciones, en lugares umbríos, protegidos, con humedad elevada del aire, pero no forzosamente mojados, probablemente para protegerse de las heladas, ya que unas gotas de agua se transformarían en hielo incluso en los países mediterráneos, sobre rocas más bien básicas, pero también sobre madera. La especie es autoica y muy fértil. Se distingue de todas las demás especies tropicales por los oleocuerpos de tipo *Jungermannia* (divididos en segmentos finos), por la ausencia frecuente de la segunda innovación, por unos eláteres con reforzamiento espiraloide incompleto y por la ausencia de rosetas sobre las esporas, caracteres todos ellos considerados como evolucionados.

Se ha descrito una var. *italica* De Not., basada en ejemplares con lóbulos grandes y dentados, pero esta variación se encuentra también en ejemplares de cualquier procedencia.

Se han descrito, sin tener bastantes conocimientos briogeográficos, unas cuarenta especies de las regiones tropicales, incluso de Asia; pero las asiáticas pertenecen claramente a otros géneros, tales como *Spruceanthus*, *Trocholejeunea* o incluso *Mastigolejeunea*.

En África, *M. excavata* se encuentra en los bosques de zonas bajas, desde el oeste de Guinea hasta el Zaire. Es una especie pequeña, dioica, corticícola, que por lo visto presenta pocas variaciones. Nunca he tenido la suerte de ver un ejemplar vivo de esa región. Sin embargo, he podido observar la especie de los bosques elevados de las montañas de África oriental, cuya área de distribución incluye también Madagascar y las islas Mascareñas.

En esta área encontramos con más frecuencia unas poblaciones monoicas, de mayor tamaño, con lobos y brácteas enteros, a veces con lóbulos reducidos, una pigmentación más negruzca (por una composición distinta de las flavonas) y una variabilidad morfológica considerable; encontramos también sustratos más diversificados y variados, con inclusión de helechos arborescentes, hojas y rocas. El nombre prioritario de este taxon es probablemente *M. madegassa* Steph. VANDEN BERGHEN describió hace poco (1984) una nueva especie de la isla de Reunión, que, en mi opinión, no es sino una forma robusta de este complejo y entra perfectamente dentro de su gran variabilidad.

En América Latina, los problemas taxonómicos son más complicados. La especie más frecuente, *M. brachiata* (Sw.) Schiffn., ya fue descrita en el año 1788. Procedía ésta de Jamaica. Más tarde se describieron docenas de especies, a menudo basándose en fragmentos pobres gametofíticos, sin conocimiento alguno de su biología. El análisis de sus muestras de herbario demuestra que los caracte-

res considerados hasta ahora como distintivos coinciden en parte y que muchas formas de transición son de difícil atribución. Tomando como base la forma típica de *M. brachiata* se observan dos tendencias: una hacia formas más robustas con hojas y anfigastrios fuertemente dentados, *M. robusta* (Mitt.) Schiffn., que se encuentra desde las cordilleras del Perú hasta Costa Rica, más bien en lugares elevados; la otra hacia formas más tenues, *M. bongardiana* (Lehm. & Lindenb.) Trev., con lóbulos reducidos, hojas caducas (en el caso de las *Ptychanthoideae* hasta ahora no se conocía la reproducción asexual más que en *Caudalejeunea*), en un sustrato muy variado, con frecuencia sobre rocas, pero también muchas veces en estaciones secundarias, hasta casi convertirse en una "mala yerba". En Brasil, Venezuela y Ecuador, el área se extiende hasta el mar.

He intentado realizar un análisis ecológico y biogeográfico basándome, cuando ha sido posible, en muestras de herbario (con datos incompletos muchas veces) con el fin de estudiar las relaciones entre la estación y la expresión morfológica, y de ahí sacar conclusiones acerca de la estrategia de vida (fig. 1).

Según la botánica tradicional, las especies latinoamericanas se consideraban dioicas, o quizá polioicas, a excepción de *M. robusta* y de *M. galapagona* (Ångstr.) Steph., coespecífica con *M. bongardiana*. Sin embargo, entre unas muestras bien desarrolladas y bien recolectadas he encontrado poblaciones monoicas dentro de todos los grupos. Pienso que el coleccionista ni vio las partes masculinas. Para lograr unos buenos estudios sobre estrategia de vida, sería importante observar el período de tiempo transcurrido entre los gametos masculinos en actividad, la fecundación y la formación del perianto y del esporófito. Me parece que una tendencia hacia una "pseudo-dioecia" —un período masculino seguido por un período femenino— está más marcada en lugares elevados, mientras que las poblaciones con monoecia evidente se encuentran con más frecuencia en tierras bajas.

El hecho de que todas las formas descritas anteriormente coincidieran en regiones tan bien exploradas como Colombia, Costa Rica o Cuba, confirma mi idea de que se trata de una sola especie.

He observado muestras de *Marchesinia*, en vivo solamente una vez, en la selva del norte de Perú, entre 900 y 1700 m, por tanto, por debajo del bosque nublado. Los ejemplares corticícolas y epífilos bien desarrollados, de color marrón dorado, pertenecían al tipo *robusta*. Sin embargo, en las poblaciones saxícolas, los ejemplares masculinos eran más negruzcos y las hojas dentadas, como en *M. brachiata*. He recibido también material fresco de Colombia procedente del proyecto ECOANDES; pero desgraciadamente no lo he podido mantener en cultivo. Las colecciones de la transección en el estado de Boyacá demuestran bien la transición, según la altitud, del tipo *bongardiana* hacia *robusta*. Por ahora no tengo suficientes elementos para poder reconocer otro taxon que *M. brachiata*, que se encuentra de manera específica en América Latina.

Las numerosísimas especies descritas, sobre todo por Stephani y Herzog, no están basadas en unas diferencias constantes. Es problemático crear nuevos táxones, basándose en una sola población, sin conocer las variaciones de los grupos vecinos.

Todo esto nos lleva a dos conclusiones:

Desde el punto de vista briocológico, el género se encuentra en todos los bosques tropicales primarios de altitud media, pero no es frecuente. Tan solo el tipo

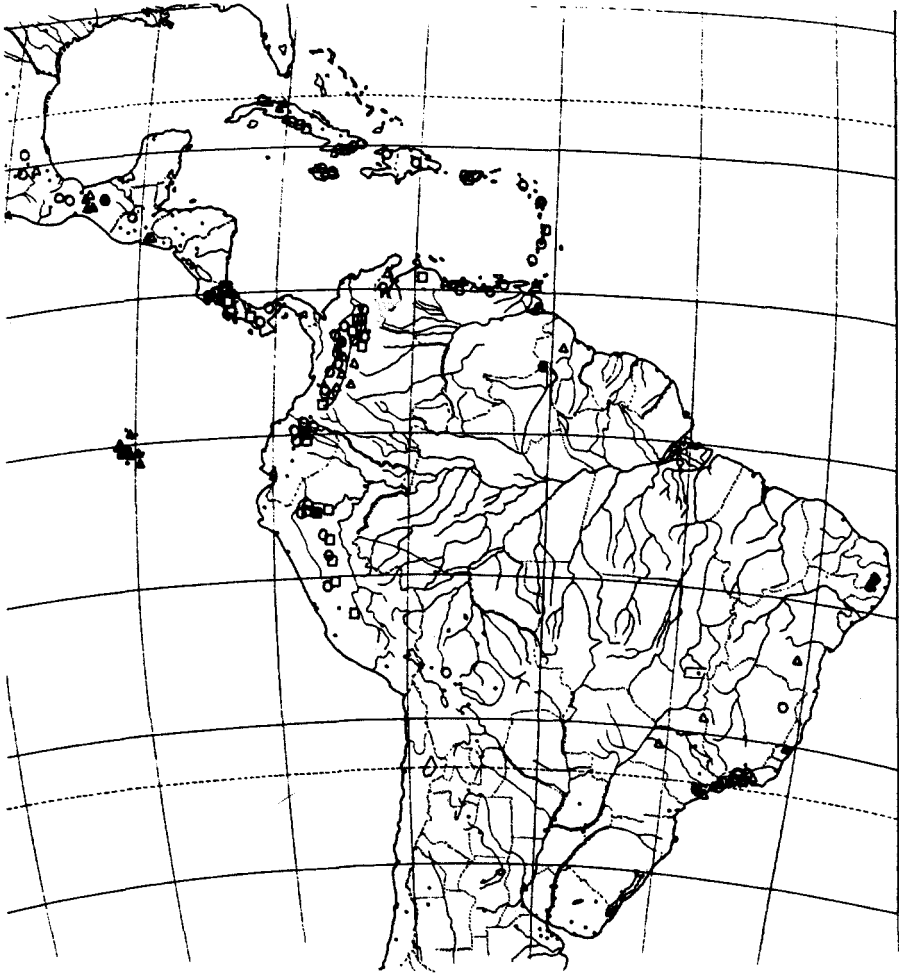


Fig. 1.—Mapa de distribución de los táxones sudamericanos del género *Marchesinia*: (Δ) *M. bongardiana*; (\circ) *M. brachiata*; (\square) *M. robusta*. (Los signos en negro corresponden a poblaciones monoicas.)

bongardiana y las poblaciones monoicas del tipo *brachiata* se muestran agresivos, colonizando estaciones secundarias. Todavía se sabe muy poco acerca de su ciclo de reproducción y de los factores que limitan su distribución —puede que sean la humedad del aire y las fuertes oscilaciones diurnas de la temperatura—. La diversificación del sustrato elegido podría depender también de la humedad elevada del aire en lugares cercanos al mar.

En fin, queda mucho por hacer todavía, sobre todo si se trata de llevar a cabo observaciones permanentes, que pueden realizar solamente nuestros colegas que viven en los países tropicales.

Desde el punto de vista biogeográfico, se conocen varios táxones de briófitos de distribución afro-americana, elementos meridionales templados con penetra-

ción en las montañas tropicales y en Europa atlántica, como demostraron GRADSTEIN & *al.* (1983). Contrariamente a esos ejemplos, la distribución de *Marchesinia* está limitada por el Trópico de Capricornio.

Quedan todavía muchas preguntas: ¿Dónde está el centro de especiación? ¿Por qué falta en Australasia? ¿Es *M. excavata* una forma avanzada o primitiva? En general todavía existen muchos vacíos florísticos que habrá que colmar con material recogido cuidadosamente y que comporte el mayor número de indicaciones ecológicas. Es de esperar que se desarrollen mejores métodos de cultivo para estudiar mejor la biología de las especies.

Esta discusión es el resultado provisional de una revisión en curso, una demostración de la importancia de los caracteres ecológicos y geográficos en sistemática. Creo que todo sirve para el progreso de la Ciencia y para saber admirar las maravillas de la Naturaleza. El análisis serio de nuestro medio ambiente requiere todavía mucho trabajo por nuestra parte.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco la ayuda de Tina Moruzzi-Bayo y de Veronica Martin por sus consejos para la redacción del texto español.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BARKMAN, J. J. (1958). *Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes*. Assen.
- GEISSLER, P. (1976). Zur Vegetation alpiner Fließgewässer. *Beitr. Kryptogamenfl. Schweiz* 14(2): 1-52.
- GRADSTEIN, S. R., T. PÓCS & J. VÁNA (1983). Disjunct hepaticae in tropical America and Africa. *Acta Bot. Hungarica* 29: 127-171.
- HERTEL, E. (1974). Epilithische Moose und Moosgesellschaften im nordöstlichen Bayern. *Beih. Ber. Naturwiss. Ges. Bayreuth* 1: 1-489.
- HERZOG, T. (1926). *Geographie der Moose*. Jena.
- HÜBSCHMANN, A. V. (1986). Prodrómus der Moosgesellschaften Zentraleuropas. *Bryophyt. Biblioth.* 32: 1-413.
- JOVET-AST, S. (1946). Hépatiques des Îles du Cap Vert (principalement récoltées par Aug. Chevalier, 1934). Essai sur leur répartition. *Mém. Soc. Biogéogr.* 8: 363-367.
- LONGTON, R. E. (1980). Physiological ecology of mosses. In: R. J. Taylor & A. E. Leviton (Eds.) *The mosses of North America*, pp. 77-113. San Francisco: Pacific Div. AAAS.
- SCHOFIELD, W. B. (1985). *Introduction to Bryology*. New York, London.
- SCHUSTER, R. M. (1983). Phytogeography of the Bryophyta. In: R. M. Schuster (Ed.), *New Manual of Bryology* 1: 463-626. Nichinan.
- SMITH, A. J. E. (Ed.) (1982). *Bryophyte Ecology*. London, New York.
- VANDEN BERGHEM, C. (1984). Lejeuneaceae (Hepaticae) nouvelles de La Réunion: *Marchesinia obtusiloba* sp. nov. et *Cheilolejeunea ecarinata* sp. nov. *Bull. Jard. Bot. Natl. Belgique* 54: 7-14.

Aceptado para publicación: 17-VI-1988