

## BRIÓFITOS DE RÍOS Y BIOINDICACIÓN DEL CAMBIO CLIMÁTICO. UNA EXPERIENCIA EN LA RIOJA\*

E. NÚÑEZ OLIVERA<sup>1</sup>, J. MARTÍNEZ ABAIGAR<sup>1</sup>,  
R. TOMÁS<sup>1</sup>, N. BEAUCOURT<sup>1</sup>, Y M. ARRÓNIZ<sup>1</sup>

### RESUMEN

La reducción antropogénica de la capa de ozono estratosférica puede causar un aumento en la radiación ultravioleta-B (UV-B) en la superficie terrestre, y consecuentes daños a los seres vivos. Los cursos altos de los ríos son unos ecosistemas particularmente afectados en este aspecto, y los briófitos cumplen un relevante papel ecológico en ellos. Se describe este papel ecológico y la abundante utilización de los briófitos en bioindicación, como preámbulo para exponer los efectos del aumento de UV-B sobre los organismos fotosintéticos en general y sobre los briófitos en particular. Partiendo de estos conocimientos, se presentan algunos resultados de nuestro grupo sobre los efectos de la radiación UV-B en briófitos de cursos altos de ríos, y se discute su adecuación para ser utilizados como bioindicadores de un potencial aumento de esta radiación. En este sentido, el aumento de la concentración de compuestos absorbentes de radiación ultravioleta en algunas especies podría ser una prometedora variable bioindicadora. No obstante, el desarrollo de una Red de Bioindicación en ecosistemas de montaña basada en briófitos exige más experimentación combinada de laboratorio y campo para seleccionar adecuadamente las especies, poblaciones y variables. Se discuten finalmente las perspectivas sobre la puesta en marcha de esta iniciativa.

Palabras clave: Briófitos acuáticos, radiación ultravioleta-B (UV-B), cursos altos de ríos, arroyos de montaña, bioindicadores, La Rioja, España.

### ABSTRACT

*The depletion of the stratospheric ozone layer as a result of anthropogenic activities may increase the ultraviolet-B (UV-B) irradiance at ground level. This may lead to harmful biological consequences affecting living beings. Higher courses of rivers are a type of ecosystems particularly affected by UV-B increase, and bryophy-*

\*. Registrado el 29 de agosto de 2003. Aprobado el 25 de octubre de 2004.

1. Investigadores Agregados del Instituto de Estudios Riojanos. Universidad de La Rioja. Complejo Científico-Tecnológico, Madre de Dios 51, 26006 Logroño (La Rioja). E-mail: javier.martinez@daa.unirioja.es

tes play a key ecological role in them. We describe this ecological role and the wide utilization of bryophytes in bioindication processes as preamble to expose the effects of enhanced UV-B on photosynthetic organisms in general and on bryophytes in particular. Starting from this knowledge, we present some results obtained by our group on the effects of UV-B on bryophytes from higher courses of rivers and discuss their suitability for being used as bioindicators of a potential UV-B enhancement. In this sense, the increase in the concentration of UV-absorbing compounds in some species might be a promising variable for bioindication purposes. Nevertheless, the development of a bryophyte-based Bioindication Net of UV-B radiation in mountain ecosystems would require additional work combining laboratory and field experiments in order to select the adequate species, populations and variables. Perspectives on the initiation of this experience are finally discussed.

*Key words:* Aquatic bryophytes, ultraviolet-B (UV-B) radiation, higher courses of rivers, mountain streams, bioindicators, La Rioja, Spain.

## 0. EL PAPEL ECOLÓGICO DE LOS BRIÓFITOS EN LOS RÍOS

El río es el paradigma de lo variable, lo irregular, lo inestable y lo dinámico, y esto en diversos aspectos: la topografía, la velocidad de la corriente, la profundidad, la rugosidad del lecho, los sustratos que va atravesando, la cubierta vegetal que lo cubre, etc. Como consecuencia de esta diversidad, las comunidades vegetales se estructuran en un mosaico muy variado. Los cursos altos de ríos participan típicamente de esta variabilidad, y a la vez suponen un cúmulo de condiciones adversas para el desarrollo de la vegetación:

- La gran velocidad y turbulencia del agua, junto con el arrastre de materiales en suspensión, ocasiona daños físicos a las plantas e incluso las puede arrastrar.
- La temperatura fría limita la actividad fisiológica de todo organismo fotosintético sumergido.
- Hay escasez de nutrientes minerales, especialmente N y P, lo cual también limita la actividad fisiológica.
- El estiaje suele ser intenso, por lo que se pueden producir daños físicos, cese de la actividad fisiológica e incluso la muerte de los organismos. Además, este factor adverso suele estar acompañado de excesos térmicos y de radiación, tanto fotosintética como ultravioleta (por ejemplo, la radiación ultravioleta-B aumenta entre un 5 y un 15% por cada 1000 m de ascenso altitudinal: Björn et al., 1998).

Los macrófitos dominantes en los cursos altos de los ríos son los briófitos, junto con escasas especies de algas (típicamente, las rodófitas del género *Lemanea*). ¿Cuáles son las razones del dominio de los briófitos acuáticos en estos sistemas tan hostiles? En realidad, sólo bajo estas condiciones tan adversas son capaces de competir con otros organismos generalmente más productivos que ellos, pero que no pueden soportar la interacción de múltiples factores de estrés y perturbación. De hecho, en los cursos medios y bajos los briófitos son desplazados por algas o plantas vasculares. Si descendemos al detalle, el dominio de los briófitos en los cursos altos se basa en adaptaciones fenológicas, anatómico-morfológicas y fisiológicas (Martínez Abaigar et al., 1991; Bowden et al., 1999):

- Modo de vida perenne, por lo que pueden tener ápices en crecimiento prácticamente durante todo el año (Beaucourt et al., 2001).

- Escasa inversión en reproducción sexual en las poblaciones sumergidas, ya que la fecundación resulta difícil. Como contrapartida, se da un notable desarrollo de los métodos de propagación asexual, entre los cuales destaca la simple fragmentación.

- Fuerte adhesión al sustrato.

- Posesión de caulidios resistentes al embate del agua, y filidios solapados unos contra otros, aquillados o biestratificados, con márgenes engrosados o recurvados, todo ello para resistir así mismo las fuertes corrientes.

- En zonas turbulentas, adopción de formas de crecimiento en céspedes densos y compactos, que tan sólo exponen sus zonas periféricas a la corriente.

- Tolerancia a la desecación (fenómeno casi único entre las plantas) o inmersión permanente (esto último permite no sólo evitar la desecación, sino también la congelación y el calor excesivo).

- Metabolismo activo con temperatura fría: el máximo crecimiento se produce en el intervalo 5-15°C.

- Escasas necesidades de nutrientes minerales, junto con una gran capacidad de absorción de elementos cuando el agua se encuentra enriquecida en ellos, lo que permite su almacenamiento para épocas futuras (Núñez-Olivera et al., 2001).

- El único sustrato posible para llevar a cabo la fotosíntesis es el CO<sub>2</sub> libre, un compuesto abundante en las turbulentas aguas de los cursos altos.

- Escasa digestibilidad acompañada por una intensa producción de metabolitos secundarios, lo que dificulta su consumo por herbívoros.

- Economía en la producción, ya que sus costes metabólicos son bajos por su intrínseca simplicidad estructural. En realidad, la producción primaria está muy limitada en los cursos altos de los ríos, porque lo verdaderamente importante en estos sistemas tan hostiles es la supervivencia.

De acuerdo con el dominio que manifiestan los briófitos en los cursos altos de los ríos, tienen una importancia ecológica primordial: son los productores primarios más abundantes, y por consiguiente condicionan los ciclos de nutrientes y están en la base de las redes alimentarias (Bowden et al., 1999). Los briófitos proporcionan tanto refugio como alimento directo a larvas y adultos de diversos grupos de macroinvertebrados (principalmente insectos y crustáceos), que a su vez constituyen la dieta de otros invertebrados, anfibios y peces. Todo ello significa que la comprensión ecológica de los cursos altos de los ríos debe atender de manera especial a los briófitos.

## 1. LOS BRIÓFITOS ACUÁTICOS COMO BIOINDICADORES

Probablemente, la vida es el mejor monitor de la calidad ambiental de un medio, ya que los organismos integran la influencia de las variables bióticas y abió-

ticas en su hábitat, y suministran un registro continuo de la calidad ambiental. Las variables biológicas incluyen la bioacumulación (medida de la concentración corporal de un contaminante), la toxicidad (respuestas de los diferentes niveles de organización biológica a los contaminantes por medio de bioensayos de laboratorio y campo) y las respuestas del ecosistema (evaluación de la integridad ecológica). Normalmente, en la literatura científica se usan indistintamente los términos bioindicador y biomonitor para referirse a la utilización de organismos biológicos para el control ambiental (así se hará en el presente trabajo), aunque en algunos casos el primer término implica un carácter más cualitativo y el segundo más cuantitativo (Carballeira et al., 2000). De cualquier manera, las principales características que debe cumplir un sistema biológico para ser utilizado en bioindicación son (Whitton et al., 1995):

- Relación clara entre la variable biológica analizada (presencia-ausencia, frecuencia, variables fisiológicas, concentración del contaminante...) y la calidad del medio.
- Evaluación veraz, simple, cuantificable, robusta y estable de la calidad del medio.
- Procedimiento operativo sencillo: toma de muestras, técnicas aplicables, identificación de los especímenes, procesamiento de datos, etc.
- Si se trata de una especie, es deseable que presente una amplia distribución ecológica y geográfica, que sea razonablemente abundante, accesible y sedentaria, que sea disponible todo el año, que aporte biomasa suficiente para realizar los análisis pertinentes, y que sea relativamente tolerante a las variaciones ambientales naturales y a la contaminación.

La utilización de los briófitos acuáticos como organismos bioindicadores se remonta a finales de la década de 1960, aunque es a partir de la década de 1970 cuando se generaliza su uso (ver revisiones en Brown, 1984; Burton, 1990; Glime, 1992; Carballeira et al., 2000). Los briófitos acuáticos se han empleado con gran profusión como bioindicadores de metales pesados, pero también han resultado útiles en casos de contaminación orgánica (tanto por compuestos específicos como de tipo difuso), acidificación, eutrofización, turbidez, salinidad, radiactividad y contaminación térmica. La razón de esta amplia utilización radica en que cumplen, como grupo, muchas de las características citadas anteriormente para los organismos bioindicadores, pero además también poseen otras peculiaridades en su generación gametofítica fotosintética (algunas de ellas compartidas con el resto de los briófitos) que los hacen sumamente interesantes:

- Alta capacidad de intercambio catiónico, que les permite retener cationes con facilidad.
- Simplicidad estructural: carencia de una cutícula desarrollada, de epidermis y de sistemas radical y vascular eficientes, de manera que pueden responder a las variaciones ambientales de manera más fiel que las plantas vasculares.
- Absorción de minerales casi exclusivamente a partir del agua circundante y a través de todo el vástago, sin sistema radical y con un transporte interno limitado. Esto simplifica la compartimentación de los elementos y la generación de modelos.
- Modo de vida perenne, lo que facilita un muestreo continuo durante todo el año y a lo largo de un periodo considerable de años.

- Abundancia y amplia distribución de algunas especies, como *Fontinalis anti-pyretica*.

En contraposición o de manera complementaria a las características anteriores, los briófitos acuáticos (o la generalidad de los briófitos) también muestran otras propiedades que deben ser tenidas en cuenta para los estudios de bioindicación:

- Las especies típicamente acuáticas suelen ser muy escasas o estar completamente ausentes de los cursos bajos de los ríos, los tramos frecuentemente más contaminados. Esta ausencia parece deberse más a factores distintos de la propia contaminación, como el tipo de sustrato (abundancia de cantos rodados), la temperatura alta o las irregularidades del caudal. Aunque la ausencia puede ser soslayada mediante el trasplante de material, éste siempre es un factor estresante adicional que debe considerarse en la metodología.

- El pequeño tamaño de los briófitos en comparación con las plantas vasculares ocasiona algunos problemas metodológicos al aplicar ciertas técnicas fisiológicas (metabolismo del carbono, fluorescencia de clorofilas, etc.).

- La fisiología básica de los briófitos en general, y de los acuáticos en particular, es mucho menos conocida que la de las plantas vasculares.

- Resulta difícil la interpretación de las variaciones temporales de las diversas variables fisiológicas en tiempos relativamente largos (por ejemplo un año), debido tanto al significativo crecimiento que pueden experimentar las muestras en periodos favorables como a la pérdida de biomasa en épocas de elevado caudal. En particular, las variaciones temporales son más difícilmente interpretables que las espaciales, por lo que los briófitos son sistemas más complejos de lo que haría presumir su simplicidad estructural.

- Aunque escasa, se ha demostrado que los briófitos tienen cierta capacidad de transporte de elementos y compuestos a lo largo de su cuerpo.

## 2. CAMBIO CLIMÁTICO, «AGUJERO» DE OZONO Y RADIACIÓN ULTRAVIOLETA-B

El llamado «cambio climático» o «cambio global» incluye básicamente tres procesos, relativamente independientes en su origen pero interconectados en sus consecuencias: el efecto invernadero, el adelgazamiento (coloquialmente, el «agujero») de la capa de ozono y el transporte de contaminantes a larga distancia (Ennis et al., 1996). En el presente trabajo nos limitaremos al segundo fenómeno.

Hacia 1970, los científicos alertaron de que ciertos gases producidos por el ser humano podían destruir el ozono (O<sub>3</sub>) estratosférico. Entre estos gases se encuentran los clorofluorocarbonados (CFCs), utilizados como refrigerantes, propelentes de aerosoles y agentes extintores de incendios. Su fabricación y utilización han sido prohibidas en los países desarrollados, pero se siguen usando en otras naciones, y además su vida activa es tan larga (hasta 150 años) que tardarán mucho en desaparecer totalmente de la atmósfera. Otro gas involucrado es el bromuro de metilo, un biocida utilizado en agricultura intensiva. El aspecto más llamativo de todo este proceso es el «agujero de ozono» en la Antártida, producido por una especial

conjunción de fenómenos atmosféricos que acumulan gases destructores sobre dicho continente en la primavera austral. Se puede llegar a perder hasta un 60% del ozono estratosférico presente sobre la Antártida, que posteriormente se recupera por el advenimiento de nuevas situaciones atmosféricas. Pero también se registran significativas pérdidas de ozono (hasta un 5% anual) en latitudes medias y en la zona ártica (Searles et al., 2001b).

El ozono estratosférico protege completamente de la radiación ultravioleta-C (100-280 nm de longitud de onda), letal para los seres vivos, pero sólo parcialmente de la ultravioleta-B (UV-B: 280-315 nm), por lo que cierta cantidad de UV-B llega a la superficie terrestre. Aunque esta cantidad depende de numerosos factores (latitud, hora del día, estación del año, altitud, dispersión por aerosoles o gotas de agua, presencia y tipo de nubes, propiedades de la superficie irradiada), se estima que una reducción de ozono del 1% causaría un 1-2% de aumento de UV-B (Ennis et al., 1996). Una exposición excesiva a la radiación UV-B puede provocar numerosos efectos lesivos a los seres vivos. Entre éstos, los más susceptibles son los más sencillos estructuralmente, como los organismos unicelulares o los huevos de animales acuáticos, ya que la radiación UV-B tiene una capacidad de penetración relativamente escasa a través de la piel animal o de las epidermis vegetales. No obstante, también pueden resultar afectados organismos pluricelulares complejos como las plantas vasculares, los animales superiores y el ser humano. En éste, se pueden producir lesiones en la piel y los ojos (eritema, quemaduras, diversos cánceres de piel, fotoqueratitis, fotoconjuntivitis, cataratas, cáncer de conjuntiva), pero también afecciones del sistema inmunológico. En las plantas vasculares se han descrito muchos efectos nocivos, aunque existe cierta controversia causada probablemente por la heterogeneidad de la metodología (Allen et al., 1998). Los efectos más importantes sobre los organismos fotosintéticos son los siguientes (Jansen et al., 1998):

- Daños en el aparato fotosintético: degradación de pigmentos, de membranas fotosintéticas (tilacoides estromales y de los grana), fotoinhibición de la fotosíntesis por destrucción de la proteína D1 del fotosistema II, disminución del rendimiento cuántico de la fotosíntesis y de la propia tasa fotosintética, y disminución de ciertas enzimas del ciclo de Calvin.

- Disminución del crecimiento y de la producción primaria.

- Daños en el ADN.

- Disminución de la absorción de nutrientes minerales (N, P).

- Peroxidación de lípidos de membrana y otros daños oxidativos.

- Disminución en la concentración de proteínas y fosfolípidos.

- Disminución del tamaño de las hojas de las plantas vasculares.

- Pérdida de movilidad y orientación en organismos móviles del fitoplancton.

- Aumento del volumen celular del fitoplancton, por desacoplamiento entre la fotosíntesis y la división celular.

- En el nivel ecosistémico, cambios en las redes alimentarias, por la pérdida de productores primarios y por cambios en el valor nutritivo y la digestibilidad de éstos.

Frente a estos daños, los organismos fotosintéticos pueden desarrollar diversos mecanismos de protección y reparación (Jansen et al., 1998): producción de compuestos absorbentes de radiación ultravioleta (flavonoides, fenil-propanoides, antocianos, micosporinas, etc.), mecanismos antioxidantes (puramente enzimáticos o dependientes de glutatión o ascorbato), mecanismos fotoprotectores (posiblemente relacionados con el ciclo de las xantofilas) y mecanismos de reparación de ADN.

Las predicciones sobre la capa de ozono indican que, a partir del máximo debilitamiento que se está produciendo en la actualidad, habrá una recuperación lenta que podría culminar en 2045 si el resto de factores se mantiene constante (Allen et al., 1998). Este largo horizonte aconseja continuar con las investigaciones sobre la radiación UV-B y sus efectos, como queda plasmado en los actuales Planes Nacional y Riojano de I+D+I y en el VI Programa Marco Europeo.

### 3. EFECTOS DE LA RADIACIÓN ULTRAVIOLETA-B SOBRE LOS BRIÓFITOS

La mayor parte de la investigación realizada sobre los efectos de la radiación UV-B sobre los organismos fotosintéticos se ha centrado en plantas vasculares terrestres, especialmente en las cultivadas, mientras que otros organismos como los briófitos han recibido menos atención. Otro tanto ha ocurrido entre los organismos acuáticos, ya que el fitoplancton y las macroalgas de los ambientes marinos han sido considerablemente estudiados, pero no así los briófitos y otros organismos propios de ecosistemas de agua dulce como ríos y lagos. Estos hechos guardan una relación evidente con la importancia que tienen los diversos organismos para el hombre, y también con su distinta contribución a la biomasa y la producción primaria globales. No obstante, los briófitos revisten gran interés por su probada capacidad bioindicadora, y los organismos de agua dulce en general por su presencia en sistemas acuáticos de gran importancia ecológica local, por lo que parece aconsejable profundizar en su estudio.

Según los datos que tenemos, existen 46 trabajos en los que se recogen datos sobre los efectos de la radiación UV-B sobre los briófitos (Tabla 1), de los cuales sólo 33 aportan datos originales (el resto son artículos de revisión o citan briófitos pero no experimentan con ellos). Apenas la mitad de los 33 trabajos son estrictamente briológicos, ya que en el resto se estudian briófitos junto con otros organismos fotosintéticos, como plantas vasculares o líquenes. Los briófitos terrestres, especialmente los de brezales y pastizales circumpolares, y los de turberas han sido más estudiados que los acuáticos, y las especies más utilizadas han sido las del género *Sphagnum*, *Hylocomium splendens* (un musgo típico de suelos forestales) y *Polytrichum commune* (un musgo característico de ambientes muy húmedos o inundados, siempre ácidos). Han sido mucho más frecuentes las investigaciones con musgos que con hepáticas, mientras que no se ha realizado ninguna con los antocerotas, el tercer grupo de organismos que componen los briófitos en sentido amplio. Las aproximaciones metodológicas han sido muy variadas. Se han llevado a cabo estudios en condiciones naturales y controladas, y en este último caso tanto en laboratorio como en invernadero. El manejo de la radiación UV-B ha incluido experimentos de exclusión mediante filtros adecuados, y de suplemento mediante lámparas para simular diversos debilitamientos de la capa de ozono. La duración de los experimentos ha variado desde unas pocas horas de exposición de las muestras

(en condiciones controladas) hasta periodos de varios años (en condiciones naturales). Las respuestas de los briófitos se han evaluado mediante variables morfológicas, fisiológicas y fenológicas: color, síntomas de degradación celular, daños ultraestructurales, esclerofilia, crecimiento (tanto en longitud como en peso seco), fotosíntesis, respiración, fluorescencia de clorofilas, concentración de pigmentos fotosintéticos (clorofilas, carotenoides), daños en el ADN, niveles de glúcidos y proteínas, aparición de compuestos absorbentes de radiación ultravioleta (que podrían servir de protección), concentración de elementos minerales y esfuerzo reproductivo.

En varios estudios se ha encontrado una disminución en el crecimiento de los briófitos como respuesta a la radiación UV-B (Sonesson et al., 1996; Gehrke et al., 1996; Markham et al., 1998; Gehrke, 1998, 1999; Ballaré et al., 2001), pero este efecto parece depender de la especie, del diseño experimental y de otros factores adicionales como la disponibilidad de agua y la concentración de CO<sub>2</sub>. Otros efectos lesivos son menos claros, ya que se han obtenido resultados contradictorios, y sólo en ocasiones se ha encontrado una mayor concentración de compuestos absorbentes como respuesta al aumento de radiación UV-B o a la disminución de ozono (Markham et al., 1990; Ihle et al., 1996; Newsham et al., 2002; Martínez-Abaigar et al., 2003a). Algunos autores han señalado incluso efectos beneficiosos de la radiación UV-B sobre el crecimiento (Johanson et al., 1995; Searles et al., 1999; Phoenix et al., 2001), lo cual complica la interpretación global de los resultados.

Podría pensarse, en principio, que la simplicidad estructural típica de los briófitos debería tener como consecuencia una gran sensibilidad a la radiación UV-B, ya que carecen de las defensas estructurales que sí poseen las plantas vasculares: cutículas gruesas, tricomas, hojas (y a veces incluso epidermis) pluriestratificadas, etc. Debe recordarse que los filidios de los briófitos son monoestratificados y carecen de espacios aéreos, lo cual reduce drásticamente el camino de la radiación a su través y por tanto la atenuación de ésta, un fenómeno propio de las hojas de plantas vasculares (Bornman, 1999). En consecuencia, los briófitos sólo podrían tener acceso a las defensas químicas proporcionadas, por ejemplo, por los compuestos absorbentes. Sin embargo, los estudios realizados hasta el momento distan de apoyar esta generalización, sino que apuntan hacia que la sensibilidad parece depender de factores tanto genéticos como ambientales: la especie, las condiciones ambientales donde se han desarrollado las distintas poblaciones, etc. En consecuencia, no se puede establecer en la actualidad un modelo unificado y generalizado de respuestas de los briófitos a la radiación UV-B.

#### **4. LOS BRIÓFITOS ACUÁTICOS DE RÍOS COMO BIOINDICADORES DEL AUMENTO DE RADIACIÓN ULTRAVIOLETA-B: LA EXPERIENCIA RIOJANA**

Se ha establecido claramente que la radiación UV-B produce numerosos efectos nocivos para diversos organismos, incluido el ser humano (ver apartado 2). Por lo tanto, resulta aconsejable profundizar en el conocimiento de la capacidad bioindicadora que poseen los distintos organismos, ya que el hallazgo de buenos bioindicadores facilitaría el desarrollo de estrategias de protección de los ecosistemas y del propio ser humano frente a un potencial aumento de la radiación UV-B. Entre los organismos candidatos a servir como bioindicadores se encuentran los briófitos acuáticos de ríos, especialmente en zonas de montaña por su mayor exposición a dicha radiación.



En una primera fase, y de acuerdo con la escasez de estudios y las aparentes contradicciones que se encontraban en ellos, nuestras investigaciones pretendían caracterizar adecuadamente las respuestas morfológicas y fisiológicas de los briófitos acuáticos a la radiación UV-B. Para ello se utilizaron dos especies: el musgo *Fontinalis antipyretica* y la hepática *Jungermannia exsertifolia* subsp. *cordifolia* (en adelante, *Jungermannia cordifolia*). Se trata de dos especies comunes y abundantes en los cursos altos de los ríos de La Rioja y gran parte de España, desde los Pirineos hasta Sierra Nevada, lo que aseguraba una buena disponibilidad de biomasa y también una posible extensión de los resultados obtenidos localmente a una escala geográfica más amplia. Además, elegimos una hepática por la escasez de estudios sobre este grupo de briófitos. Ambas especies tienen una morfología muy diferente, tanto en los filidios como en la forma de crecimiento. Los filidios son alargados y plegados por la mitad en el musgo, y ovales en la hepática. Con respecto a la forma de crecimiento, el musgo tiene vástagos largos y flexibles, mientras que la hepática forma céspedes extensos y compactos.

Ambas especies se cultivaron en el laboratorio aplicándoles un suplemento de radiación UV-B con respecto a los niveles que se registran de manera natural en el lugar de recolección. Este suplemento podía llegar a suponer hasta un 20% de reducción de la capa de ozono. La duración de los experimentos fue variable, desde 3 días hasta 4 meses. Para evaluar los daños producidos se utilizaron las siguientes variables morfológicas y fisiológicas:

- Daños macroscópicos y microscópicos: cambios de color, degradación de cloroplastos, aparición del cuerpo fibrilar central, y aspecto de las paredes celulares.

- Estado del aparato fotosintético, mediante el análisis de la concentración de clorofila, el cálculo de varios índices pigmentarios indicativos de estrés, y la medida de la fotosíntesis y de la fluorescencia de clorofilas.

- Medida de la respiración y de la concentración de proteínas.

- Producción de compuestos absorbentes de radiación ultravioleta que pudiesen contribuir a la fotoprotección.

- Medida del crecimiento, la variable más integradora de todas porque resume el estado de vitalidad de la planta.

Los experimentos realizados permiten establecer los siguientes puntos:

- Los efectos de la radiación UV-B sobre los briófitos acuáticos dependen de la especie, y por lo tanto los briófitos no constituyen un grupo funcional homogéneo en relación con este tipo de estrés. *Fontinalis antipyretica* es una especie relativamente sensible a la radiación UV-B y las muestras expuestas sufrieron cambios de color, daños microscópicos, y disminución en las clorofilas, la fotosíntesis, el rendimiento cuántico máximo del fotosistema II, las proteínas y el crecimiento. Por el contrario, *Jungermannia cordifolia* es relativamente resistente, ya que apenas mostró daños morfológicos ni fisiológicos cuando fue expuesta a la radiación UV-B, salvo una ligera disminución del crecimiento y del rendimiento cuántico máximo del fotosistema II.

- La diferente sensibilidad de ambas especies podría explicarse, al menos parcialmente, por un aumento (hasta un 20%) de los compuestos absorbentes de radiación

ción ultravioleta en las muestras irradiadas de la hepática con respecto al control. En el musgo no se registraron variaciones en este parámetro.

- Los efectos de la radiación UV-B se relacionaban consistentemente con la dosis aplicada.

- Dichos efectos también dependían de factores ambientales como la temperatura: al bajar la temperatura de cultivo de 10 a 2°C, se duplicaba la intensidad de los daños, posiblemente porque los mecanismos de protección quedan limitados por el frío. Esto es importante en los briófitos de cursos altos de ríos, que soportan frecuentemente temperaturas frías en condiciones naturales.

- Existían variaciones intraespecíficas de la sensibilidad a la radiación UV-B: las poblaciones crecidas en condiciones de sombra eran más sensibles que las de sol, independientemente de la especie utilizada.

Estos resultados sugerirían la posibilidad de utilizar la concentración de compuestos absorbentes de *Jungermannia cordifolia* como una variable bioindicadora del potencial aumento natural de radiación UV-B en zonas de montaña. Experimentos posteriores en condiciones de campo han confirmado que existe un gradiente natural en la concentración de dichos compuestos dependiente de un gradiente altitudinal, y que otras especies de briófitos acuáticos (especialmente hepáticas) poseen la capacidad de sintetizarlos. Por otra parte, la separación e identificación de los compuestos absorbentes permitiría comprobar que su aumento constituye una respuesta específica al incremento del agente estresante (en este caso, la radiación UV-B), una de las condiciones básicas de todo buen bioindicador.

En consecuencia, la futura combinación de experimentos de laboratorio con prospecciones de campo permitirá ampliar el conocimiento de la respuesta de los briófitos acuáticos al aumento de radiación UV-B en ambos tipos de condiciones. De esta manera, se podría diseñar una Red de Bioindicación que incluyera las especies, localidades y técnicas (fisiológicas, morfológicas) más adecuadas para evaluar el potencial aumento de radiación UV-B debido a factores antropogénicos, en unos ecosistemas especialmente expuestos a este fenómeno como son los cursos altos de los ríos. Esta Red sería similar en su objetivo a los Bancos de Especímenes Ambientales que se han propuesto para la evaluación de otros daños ambientales causados por diversos tipos de contaminación (Carballeira et al., 2000). Se abre con ello una interesante etapa de investigación en relación con la bioindicación del aumento de radiación UV-B mediante briófitos de cursos altos de ríos.

## **5. LA BIOINDICACIÓN DEL AUMENTO DE RADIACIÓN ULTRAVIOLETA-B: PROBLEMAS Y PERSPECTIVAS**

A pesar de las halagüeñas perspectivas descritas en el apartado anterior con respecto a la utilización de los briófitos acuáticos en la bioindicación de radiación UV-B, es preciso tener en cuenta que la variabilidad de resultados detectada en la literatura científica puede deberse, al menos en parte, a las distintas condiciones experimentales utilizadas por los diversos autores. Por lo tanto, es necesario prestar especial atención a las consideraciones metodológicas para realizar una interpretación adecuada de los datos publicados. Además, los resultados obtenidos en expe-

rimentos de laboratorio no se deberían extrapolar directamente a las condiciones naturales, a causa de los siguientes aspectos:

- Las dosis de radiación UV-B aplicadas en el laboratorio (irradiancias, tiempos de exposición) pueden ser excesivas con respecto a las naturales, incluso bajo un escenario de posible aumento de dicha radiación. Resulta indispensable, por lo tanto, aplicar dosis adecuadas y modelos capaces de calcular la equivalencia de cada dosis a un determinado nivel de debilitamiento de la capa de ozono.

- Cuando se utilizan lámparas para el cultivo, deben controlarse las proporciones entre las distintas bandas del espectro (UV-A, UV-B y radiación fotosintética) para adecuarlas en lo posible a las condiciones naturales, ya que la radiación UV-A y la fotosintética pueden ser indispensables para el desarrollo de mecanismos de defensa frente a la UV-B.

- Las condiciones de cultivo deben parecerse a las experimentadas por los especímenes en el campo: temperatura, nutrientes minerales, cantidad de carbono orgánico disuelto y otros materiales absorbentes de UV-B en la columna de agua, etc.

- La aplicación de radiación UV-B se realiza habitualmente en forma de onda cuadrada (*square-wave*), es decir, se implanta toda de una vez mediante un dispositivo adecuado, se mantiene durante un tiempo determinado y se suprime toda de una vez. Los métodos más sofisticados, y también más próximos a lo que ocurre en condiciones naturales, aplican la radiación de manera modulada, con pendientes más suaves de irradiancia tanto en la implantación como en la supresión.

- La radiación UV-B puede interactuar con otros factores adversos (el frío, las deficiencias minerales...), de manera que el estrés sufrido por los organismos puede resultar más intenso que el mostrado cuando se enfrentan a los diversos factores por separado.

Así mismo, todavía tenemos una gran limitación en el conocimiento de las respuestas de las distintas especies de briófitos. En el caso de las plantas vasculares, de las aproximadamente 600 especies estudiadas, la mitad eran sensibles a la radiación UV-B y la otra mitad eran tolerantes (Searles et al., 2001b). La especificidad de las respuestas es una cuestión clave para realizar una adecuada selección de especies bioindicadoras. Otro tanto ocurre con el origen de las especies y poblaciones estudiadas (latitud, altitud, condiciones de crecimiento que han experimentado...), y con las técnicas y variables utilizadas en la evaluación de la sensibilidad. En relación con este último aspecto, sería conveniente profundizar en las técnicas de extracción e identificación de los compuestos absorbentes de radiación ultravioleta que se sintetizan en algunas especies (como *Jungermannia cordifolia*) al ser expuestas a un exceso de UV-B. En este sentido, la metodología puede resultar discutible, porque algunos autores (Taipale et al., 2002) han extraído compuestos absorbentes de las paredes celulares de los briófitos aplicando la misma técnica (extracción en metanol) que según la mayoría de investigadores sólo permite la extracción de dichos compuestos de los protoplastos de las células. De hecho, la extracción de compuestos de las paredes se realizaba mediante un tratamiento más agresivo a base de NaOH (Searles et al., 1999; Martínez-Abajgar et al., 2003a). Solucionar esta controversia resulta fundamental para aplicar la técnica a los estudios de bioindicación.

Todas las consideraciones anteriores no anulan los resultados que se puedan obtener en condiciones controladas, puesto que este tipo de experimentación ayuda a caracterizar las respuestas potenciales de las distintas especies a un exceso de radiación UV-B, y por lo tanto resulta indispensable como base para enfrentarse a la experimentación en campo. No obstante, los experimentos de laboratorio no deberían utilizarse para predecir las posibles consecuencias de un aumento de radiación UV-B en condiciones naturales, ya que esto requiere ineludiblemente la ejecución de trabajos de campo. De manera similar, las predicciones de las consecuencias sobre los ecosistemas a nivel global (efectos sobre las redes alimentarias, la competencia, la estructura de las comunidades, etc.) no deberían estar basadas en las respuestas particulares de las especies. A este respecto, resulta muy ilustrativo el experimento de Bothwell et al. (1994), en el que ciertas diatomeas reducían su fotosíntesis y su crecimiento cuando eran expuestas a radiación UV-B solar, pero al exponer las diatomeas junto con sus herbívoros consumidores (unos quironómidos) en un diseño experimental ecosistémico, el crecimiento de las diatomeas aumentaba, ya que los depredadores eran todavía más sensibles que ellas.

Por otra parte, la experimentación con briófitos (o en general, con cualquier organismo) de cursos altos de ríos presenta ciertas dificultades técnicas: problemas de accesibilidad (sobre todo en los meses centrales del invierno, en los que los cursos fluviales pueden estar completamente cubiertos por la nieve y el hielo), dificultades de muestreo y recolección en épocas de gran caudal, etc. Pero tanto los briófitos como los cursos altos de los ríos también ofrecen ventajas importantes para los objetivos concretos de nuestro trabajo, entre las que destacaremos dos: 1) en las poblaciones de briófitos que viven completamente sumergidas durante todo el año, se puede evaluar su estado fisiológico de manera continua, sin parones metabólicos ni interferencias graves de factores adversos como congelación, desecación o pérdida total de tejido fotosintético; esto es algo poco común, ya que sólo las plantas vasculares perennifolias y ciertas algas cumplen estas condiciones, y 2) adecuación de los cursos altos de los ríos para experimentar con radiación UV-B, dado que son sistemas expuestos intensamente a los riesgos que entraña esta radiación.

Como conclusión, se puede afirmar que se están sentando las bases para la utilización de los briófitos acuáticos presentes en los cursos altos de ríos como bioindicadores del potencial aumento de radiación UV-B causado por el debilitamiento antropogénico de la capa de ozono. Esto sería adecuado y deseable desde diversos puntos de vista: la demostrada capacidad bioindicadora de estas plantas, su adecuación a la experimentación con radiación UV-B, y el riesgo que tiene esta radiación tanto para los organismos en general como para los que habitan estos sistemas en particular. Sin embargo, todavía quedan algunas etapas por recorrer hasta la implantación de una primera Red de Bioindicación en condiciones naturales. La puesta en marcha y la evaluación del funcionamiento de esta iniciativa permitiría: 1) dilucidar algunos de los efectos biológicos que puede tener un posible aumento de radiación UV-B, 2) aumentar la información sobre la calidad del medio ambiente, y 3) fomentar el conocimiento de la radiación UV-B y sus riesgos por parte de la Sociedad, lo que podría mejorar la planificación de las actividades laborales y de ocio que se realizan en zonas de montaña y la seguridad de las personas involucradas en ellas.

## 6. AGRADECIMIENTOS

A la Comisión Interministerial de Ciencia y Tecnología (proyectos PB98-0202 y REN2002-03438) por la cobertura económica del trabajo, al Ministerio de Educación, Cultura y Deportes y al Gobierno de La Rioja (Consejería de Educación, Cultura, Juventud y Deportes, I Plan Riojano de I+D) por las becas concedidas a M. Arróniz, al Prof. L.O. Björn (Lund, Suecia) por hacer los cálculos de los modelos de ozono y radiación UV-B, y a Nacho Esquisábel (Gobierno de La Rioja), por las facilidades dadas para la realización de nuestro trabajo dentro del Parque Natural de Sierra Cebollera.

## 7. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Allen, D.J., Nogués, S., Baker, N.R., 1998. Ozone depletion and increased UV-B radiation: is there a real threat to photosynthesis? *J. Exp. Bot.* (49), 1775-1788.
- Ballaré, C.L., Scopel, A.L., Mazza, C.A., 1999. Effects of solar UV-B radiation on terrestrial ecosystems: case studies from southern South America. En: Rozema, J. (ed.), *Stratospheric ozone depletion: the effects of enhanced UV-B radiation on terrestrial ecosystems*. Backhuys Publishers, Leiden, pp. 293-311.
- Ballaré, C.L., Rousseaux, M.C., Searles, P.S., Zaller, J.G., Giordano, C.V., Robson, T.M., Caldwell, M.M., Sala, O.E., Scopel, A.L., 2001. Impacts of solar ultraviolet-B radiation on terrestrial ecosystems of Tierra del Fuego (southern Argentina). An overview of recent progress. *J. Photochem. Photobiol. B: Biol.* (62), 67-77.
- Barsig, M., Schneider, K., Gehrke, C., 1998. Effects of UV-B radiation on fine structure, carbohydrates, and pigments in *Polytrichum commune*. *Bryologist.* (101), 357-365.
- Beaucourt, N., Núñez-Olivera, E., Martínez-Abaigar, J., García-Alvaro, A., Tomás, R., Arróniz, M., 2001. Variaciones estacionales del crecimiento de *Fontinalis antipyretica* y *F. squamosa* en condiciones naturales. *Bol. Soc. Esp. Briol.* (18/19), 37-44.
- Björn, L.O., Callaghan, T., Gehrke, C., Gunnarsson, T., Holmgren, B., Johanson, U., Snogerup, S., Sonesson, M., Sterner, O., Yu, S.G., 1997a. Effects on subarctic vegetation of enhanced UV-B radiation. En: Lumsden, P.J. (ed.), *Plants and UV-B. Responses to environmental change*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 233-246.
- Björn, L.O., Callaghan, T.V., Johnsen, I., Lee, J.A., Manetas, Y., Paul, N.D., Sonesson, M., Wellburn, A.R., Coop, D., Heide-Jorgensen, H.S., Gehrke, C., Gwynn-Jones, D., Johanson, U., Kyparissis, A., Levizou, E., Nikolopoulos, D., Petropoulou, Y., Stephanou, M., 1997b. The effects of UV-B radiation on European heathland species. *Plant Ecol.* (128), 252-264.
- Björn, L.O., Callaghan, T.V., Gehrke, C., Johanson, U., Sonesson, M., Gwynn-Jones, D., 1998. The problem of ozone depletion in northern Europe. *Ambio.* (27), 275-279.

- Björn, L.O., Callaghan, T.V., Gehrke, C., Johanson, U., Sonesson, M., 1999. Ozone depletion, ultraviolet radiation and plant life. *Chemosphere: Global Change Sci.* (1), 449-454.
- Bornman, J.F., 1999. Localisation and functional significance of flavonoids and related compounds. En: Rozema, J. (ed.), *Stratospheric ozone depletion: the effects of enhanced UV-B radiation on terrestrial ecosystems*. Backhuys Publishers, Leiden, pp. 59-69.
- Bothwell, M.L., Sherbot, D.M.J., Pollock, C.M., 1994. Ecosystem response to solar ultraviolet-B radiation: influence of trophic-level interactions. *Science*. (265), 97-100.
- Bowden, W.B., Arscott, D., Pappathanasi, D., Finlay, J., Glime, J.M., LaCroix, J., Liao, C.L., Hershey, A., Lampella, T., Peterson, B., Wollheim, W., Slavik, K., Shelley, B., Chesterton, M.B., Lachance, J.A., LeBlanc, R.M., Steinman, A., Suren, A., 1999. Roles of bryophytes in stream ecosystems. *J. North Am. Benthol. Soc.* (18), 151-184.
- Brown, D.H., 1984. Uptake of mineral elements and their use in pollution monitoring. En: Dyer, A.F., Duckett, J.G. (eds.), *The Experimental Biology of Bryophytes*. Academic Press, London, pp. 229-255.
- Burton, M.A.S., 1990. Terrestrial and aquatic bryophytes as monitors of environmental contaminants in urban and industrial habitats. *Bot. J. Linn. Soc.* (104), 267-280.
- Callaghan, T.V., Sonesson, M., Somme, L., 1992. Responses of terrestrial plants and invertebrates to environmental change at high latitudes. *Philos. Trans. Royal Soc. London Ser. B Biol. Sci.* (338), 279-288.
- Carballeira, A., Aboal Viñas, J., 2000. *Bancos de especímenes ambientales. Una propuesta para Galicia*. Universidade de Santiago de Compostela, Santiago de Compostela. 1-123.
- Conde-Álvarez, R.M., Pérez-Rodríguez, E., Altamirano, M., Nieto, J.M., Abdala, R., Figueroa, F.L., Flores-Moya, A., 2002. Photosynthetic performance and pigment content in the aquatic liverwort *Riella helicophylla* under natural solar irradiance and solar irradiance without ultraviolet light. *Aquatic Bot.* (73), 47-61.
- Csintalan, Z., Tuba, Z., Takács, Z., Laitat, E., 2001. Responses of nine bryophyte and one lichen species from different microhabitats to elevated UV-B radiation. *Photosynthetica*. (39), 317-320.
- Day, T.A., 2001. Ultraviolet radiation and plant ecosystems. En: Cockell, C.S., Blaustein, A.R. (eds.), *Ecosystems, evolution, and ultraviolet radiation*. Springer, New York, pp. 80-117.
- Dormann, C.F., Woodin, S.J., 2002. Climate change in the Arctic: using plant functional types in a meta-analysis of field experiments. *Funct. Ecol.* (16), 4-17.
- Ennis, C.A., Marcus, N.H., 1996. *Biological consequences of global climate change*. University Science Books, Sausalito, California. 1-53.

- Gehrke, C., 1998. Effects of enhanced UV-B radiation on production related properties of a *Sphagnum fuscum* dominated subarctic bog. *Funct. Ecol.* (12), 940-947.
- Gehrke, C., 1999. Impacts of enhanced ultraviolet-B radiation on mosses in a subarctic heath ecosystem. *Ecology.* (80), 1844-1851.
- Gehrke, C., Johanson, U., Gwynn-Jones, D., Björn, L.O., Callaghan, T.V., Lee, J.A., 1996. Effects of enhanced ultraviolet-B radiation on terrestrial subarctic ecosystems and implications for interactions with increased atmospheric CO<sub>2</sub>. *Ecol. Bull.* (45), 192-203.
- Glime, J.M., 1992. Effects of pollutants on aquatic species. En: Bates, J.W., Farmer, A.M. (eds.), *Bryophytes and lichens in a changing environment*. Clarendon Press, Oxford, pp. 333-361.
- Gwynn-Jones, D., Johanson, U., Phoenix, G.K., Gehrke, C., Callaghan, T.V., Björn, L.O., Sonesson, M., Lee, J.A., 1999. UV-B impacts and interactions with other co-occurring variables of environmental change: an arctic perspective. En: Rozema, J. (ed.), *Stratospheric ozone depletion: the effects of enhanced UV-B radiation on terrestrial ecosystems*. Backhuys Publishers, Leiden, pp. 187-201.
- Huiskes, A.H.L., Lud, D., Moerdijk-Poortvliet, T.C.W., Rozema, J., 1999. Impact of UV-B radiation on Antarctic terrestrial vegetation. En: Rozema, J. (ed.), *Stratospheric ozone depletion: the effects of enhanced UV-B radiation on terrestrial ecosystems*. Backhuys Publishers, Leiden, pp. 313-337.
- Huiskes, A.H.L., Lud, D., Moerdijk-Poortvliet, T.C.W., 2001. Field research on the effects of UV-B filters on terrestrial Antarctic vegetation. *Plant Ecol.* (154), 77-86.
- Huttunen, S., Kinnunen, H., Laakso, K., 1998. Impact of increased UV-B on plant ecosystems. *Chemosphere.* (36), 829-833.
- Ihle, C., 1997. Degradation and release from the thylakoid membrane of Photosystem II subunits after UV-B irradiation of the liverwort *Conocephalum conicum*. *Photosynth. Res.* (54), 73-78.
- Ihle, C., Laasch, H., 1996. Inhibition of photosystem II by UV-B radiation and the conditions for recovery in the liverwort *Conocephalum conicum* Dum. *Bot. Acta.* (109), 199-205.
- Jansen, M.A.K., Gaba, V., Greenberg, B.M., 1998. Higher plants and UV-B radiation: balancing damage, repair and acclimation. *Trends Plant Sci.* (3), 131-135.
- Johanson, U., Gehrke, C., Björn, L.O., Callaghan, T.V., Sonesson, M., 1995. The effects of enhanced UV-B radiation on a subarctic heath ecosystem. *Ambio.* (24), 106-111.
- Lewis Smith, R.I., 1999. Biological and environmental characteristics of three cosmopolitan mosses dominant in continental Antarctica. *J. Veg. Sci.* (10), 231-242.
- Markham, K.R., Franke, A., Given, D.R., Brownsey, P., 1990. Historical Antarctic ozone level trends from herbarium specimen flavonoids. *Bull. Liaison Groupe Polyphenols.* (15), 230-235.

- Markham, K.R., Ryan, K.G., Bloor, S.J., Mitchell, K.A., 1998. An increase in the luteolin:apigenin ratio in *Marchantia polymorpha* on UV-B enhancement. *Phytochemistry*. (48), 791-794.
- Martínez-Abaigar, J., Núñez-Olivera, E., 1991. *Briófitos acuáticos del río Iregua (La Rioja). Estudio florístico, ecológico y ecofisiológico. Respuestas a la contaminación orgánica*. Gobierno de La Rioja, Instituto de Estudios Riojanos, Logroño. 1-222.
- Martínez-Abaigar, J., Núñez-Olivera, E., Beaucourt, N., García-Álvaro, A., Tomás, R., Arróniz, M., 2003a. Different physiological responses of two aquatic bryophytes to enhanced ultraviolet-B radiation. *J. Bryol.* (25), 17-30.
- Martínez-Abaigar, J., Núñez-Olivera, E., Tomás, R., Beaucourt, N., García-Álvaro, A., Arróniz, M., 2003. Daños macroscópicos y microscópicos causados por un aumento de la radiación ultravioleta-B en dos briófitos acuáticos del Parque Natural de Sierra Cebollera (La Rioja, norte de España). *Zubia*. (21), 29-49.
- Montiel, P., Smith, A., Keiller, D., 1999. Photosynthetic responses of selected Antarctic plants to solar radiation in the southern maritime Antarctic. *Polar Res.* (18), 229-235.
- Musil, C.F., Wand, S.J.E., 1999. Impact of UV-B radiation on South African Mediterranean ecosystems. En: Rozema, J. (ed.), *Stratospheric ozone depletion: the effects of enhanced UV-B radiation on terrestrial ecosystems*. Backhuys Publishers, Leiden, pp. 265-291.
- Newsham, K.K., Hodgson, D.A., Murray, A.W.A., Peat, H.J., Lewis Smith, R.I., 2002. Response of two Antarctic bryophytes to stratospheric ozone depletion. *Global Change Biol.* (8), 972-983.
- Núñez-Olivera, E., García-Álvaro, A., Beaucourt, N., Martínez-Abaigar, J., 2001. Changes in element concentrations in aquatic bryophytes over an annual cycle. *Arch. Hydrobiol.* (152), 253-277.
- Phoenix, G.K., Gwynn-Jones, D., Callaghan, T.V., Sleep, D., Lee, J.A., 2001. Effects of global change on a sub-Arctic heath: effects of enhanced UV-B radiation and increased summer precipitation. *J. Ecol.* (89), 256-267.
- Post, A., Veski, M., 1992. Photosynthesis, pigments, and chloroplast ultrastructure of an Antarctic liverwort from sun-exposed and shaded sites. *Can. J. Bot.* (70), 2259-2264.
- Rader, R.B., Belish, T.A., 1997. Short-term effects of ambient and enhanced UV-B on moss (*Fontinalis neomexicana*) in a mountain stream. *J. Freshw. Ecol.* (12), 395-403.
- Rozema, J., Oudejans, A., Houter, N., Schoonheim, H., Walraven, I., Van't Klooster, C., Van de Staaij, J., Tossierams, M., De Bakker, N., Van Beem, A., Stroetenga, M., Broekman, R., Van Heerwaarden, L., Nelissen, H., Aerts, R., 1999. Responses of plants from a dune grassland ecosystem in the Netherlands to solar UV-B: UV-B filtration and supplementation experiments. En: Rozema, J. (ed.), *Stratospheric ozone depletion: the effects of enhanced UV-B radiation on terrestrial ecosystems*. Backhuys Publishers, Leiden, pp. 203-225.



- Rozema, J., Björn, L.O., Bornman, J.F., Gaberscik, A., Häder, D.P., Trost, T., Germ, M., Klisch, M., Gröniger, A., Sinha, R.P., Lebert, M., He, Y.Y., Buffoni-Hall, R., De Bakker, N.V.J., Van de Staaij, J., Meijkamp, B.B., 2002a. The role of UV-B radiation in aquatic and terrestrial ecosystems - an experimental and functional analysis of the evolution of UV-absorbing compounds. *J. Photochem. Photobiol. B: Biol.* (66), 2-12.
- Rozema, J., Van Geel, B., Björn, L.O., Lean, J., Madronich, S., 2002b. Toward solving the UV puzzle. *Science*. (296), 1621-1622.
- Schipperges, B., Gehrke, C., 1996. Photosynthetic characteristics of subarctic mosses and lichens. *Ecol. Bull.* (45), 121-126.
- Searles, P.S., Flint, S.D., Díaz, S.B., Rousseaux, M.C., Ballaré, C.L., Caldwell, M.M., 1999. Solar ultraviolet-B radiation influence on Sphagnum bog and Carex fen ecosystems: first field season findings in Tierra del Fuego, Argentina. *Global Change Biol.* (5), 225-234.
- Searles, P.S., Kropp, B.R., Flint, S.D., Caldwell, M.M., 2001a. Influence of solar UV-B radiation on peatland microbial communities of southern Argentina. *New Phytol.* (152), 213-221.
- Searles, P.S., Flint, S.D., Caldwell, M.M., 2001b. A meta-analysis of plant field studies simulating stratospheric ozone depletion. *Oecologia.* (127), 1-10.
- Searles, P.S., Flint, S.D., Díaz, S.B., Rousseaux, M.C., Ballaré, C.L., Caldwell, M.M., 2002. Plant response to solar ultraviolet-B radiation in a southern South American Sphagnum peatland. *J. Ecol.* (90), 704-713.
- Solheim, B., Johanson, U., Callaghan, T.V., Lee, J.A., Gwynn-Jones, D., Björn, L.O., 2002. The nitrogen fixation potential of arctic cryptogam species is influenced by enhanced UV-B radiation. *Oecologia.* (133), 90-93.
- Sonesson, M., Callaghan, T.V., Carlsson, B.A., 1996. Effects of enhanced ultraviolet radiation and carbon dioxide concentration on the moss *Hylocomium splendens*. *Global Change Biol.* (2), 67-73.
- Sonesson, M., Carlsson, B.A., Callaghan, T.V., Halling, S., Björn, L.O., Bertgren, M., Johanson, U., 2002. Growth of two peat-forming mosses in subarctic mires: species interactions and effects of simulated climate change. *Oikos.* (99), 151-160.
- Taipale, T., Huttunen, S., 2002. Moss flavonoids and their ultrastructural localization under enhanced UV-B radiation. *Polar Record.* (38), 211-218.
- Takács, Z., Csintalan, Z., Sass, L., Laitat, E., Vass, I., Tuba, Z., 1999. UV-B tolerance of bryophyte species with different degrees of desiccation tolerance. *J. Photochem. Photobiol. B: Biol.* (48), 210-215.
- Whitton, B.A., Kelly, M.G., 1995. Use of algae and other plants for monitoring rivers. *Australian J. Ecol.* (20), 45-56.

TABLE 1. Trabajos en los que se citan briófitos en el ámbito de los efectos de la radiación ultravioleta-B. Clave de «Especies utilizadas»: H, hepática; M, musgo. Clave de «Ambiente»: T, terrestre; Tu, turberas; A, acuático (R: ríos o arroyos; L, lagos). Clave de «Tipo de Experimento»: C, campo; I, invernadero; L, laboratorio; E, exclusión de radiación UV-B; S, suplemento de radiación UV-B; N, muestras sometidas a valores naturales de radiación solar; MCo, duración muy corta (menor que 1 día); Co, duración corta (1-30 días); M, duración media (mayor que 1 mes y menor que 6 meses); La, duración larga (6 meses - 1 año); MLa, duración muy larga (mayor que 1 año); ¿?, duración no determinada en el trabajo; H, estudio histórico (comparación de muestras a lo largo de un periodo prolongado de años). Clave de «Variables utilizadas»: A, alteraciones en el ADN; C, crecimiento; E, espectros de fluorescencia; F, fotosíntesis; Fl, fluorescencia de clorofilas; Fn, fenología; H, relaciones bióticas; M, morfología; Mt1, metabolitos primarios (glúcidos, proteínas, lípidos); Mt2, metabolitos secundarios, incluidos los compuestos absorbentes de radiación ultravioleta; N, nutrientes minerales; P, pigmentos, fotosintéticos; R, respiración; U, ultraestructura.

REFERENCIA	ESPECIES UTILIZADAS	AMBIENTE	TIPO DE EXPERIMENTO	VARIABLES UTILIZADAS
Ballaré <i>et al.</i> (1999)			Revisión en la que se repiten resultados de Searles <i>et al.</i> (1999)	
Ballaré <i>et al.</i> (2001)	<i>Sphagnum magellanicum</i> (M)	Tu	C, E, MLa	C, Mt2
Barsig <i>et al.</i> (1998)	<i>Polytrichum commune</i> (M)	Tu	I, S, M	Mt1, Mt2, P, U
Björn <i>et al.</i> (1997a)	Revisión en la que se repiten resultados ya publicados o que se publicaron después con más detalle (Johanson <i>et al.</i> , 1995; Gehrke <i>et al.</i> , 1996; Gehrke, 1998, 1999)			
Björn <i>et al.</i> (1997b)	Revisión en la que se repiten resultados de Gehrke <i>et al.</i> (1996)			
Björn <i>et al.</i> (1998)	<i>Aulacomnium turgidum</i> (M) <i>Dicranum elongatum</i> (M) <i>Hylocomium splendens</i> (M) <i>Polytrichum commune</i> (M) <i>Polytrichum hyperboreum</i> (M) <i>Sphagnum fuscum</i> (M)	T, Tu	C, S, M-MLa	C, H (*)
Björn <i>et al.</i> (1999)	Revisión en la que se repiten resultados de Gehrke <i>et al.</i> (1996) y Björn <i>et al.</i> (1998)			
Borman (1999)	Revisión en la que se repiten resultados de Markham <i>et al.</i> (1990, 1998)			
Callaghan <i>et al.</i> (1992)	Revisión en la que se repiten resultados de Markham <i>et al.</i> (1990)			
Conde-Alvarez <i>et al.</i> (2002)	<i>Riella heliophylla</i> (H)	A (L)	L, E, MCo	F, Fl, Mt2, P, R

TABLA 1. (Continuación).

REFERENCIA	ESPECIES UTILIZADAS	AMBIENTE	TIPO DE EXPERIMENTO	VARIABLES UTILIZADAS
Csintalan <i>et al.</i> (2001)	<i>Dicranum scoparium</i> (M) <i>Leucobryum glaucum</i> (M) <i>Mnium hornum</i> (M) <i>Pellia epiphylla</i> (H) <i>Plagiommium undulatum</i> (M) <i>Plagiothecium undulatum</i> (M) <i>Polytrichum formosum</i> (M) <i>Sphagnum capillifolium</i> (M) <i>Tortula ruralis</i> (M)	T	L, S, Co-M	E, Fl, Mt2
Day (2001)	Revisión en la que se repiten resultados de Markham <i>et al.</i> (1998) y Searles <i>et al.</i> (1999)			
Dormann & Woodin (2002)	Revisión en la que se repiten resultados de Sonesson <i>et al.</i> (1996)			
Gehrke (1998)	<i>Sphagnum fuscum</i> (M)	Tu	C, S, MLa	C, F, M, Mt2, P, R
Gehrke (1999)	<i>Hylocomium splendens</i> (M) <i>Polytrichum commune</i> (M)	T, Tu	C, S, MLa	C, M, Mt2, P
Gehrke <i>et al.</i> (1996)	<i>Hylocomium splendens</i> (M) <i>Sphagnum fuscum</i> (M)	T, Tu	C, S, MLa	C, H, Mt2, P
Gwynn-Jones <i>et al.</i> (1999)	Revisión en la que se repiten resultados de Björn <i>et al.</i> (1998) y Gehrke (1998, 1999)			
Huiskes <i>et al.</i> (1999)	<i>Santonia uncinata</i> (M)	T	No aporta resultados	
Huiskes <i>et al.</i> (2001)	<i>Santonia uncinata</i> (M)	T	C, E, Co	Fl
Huittunen <i>et al.</i> (1998)	<i>Dicranum sp.</i> (M) <i>Hylocomium splendens</i> (M) <i>Polytrichum commune</i> (M)	T, Tu	I, S, ¿?	M
Ihle (1997)	<i>Conocephalum conicum</i> (H)	T	L, S, MCo	Mt1
Ihle & Laasch (1996)	<i>Conocephalum conicum</i> (H)	T	L, S, MCo-Co	F, Fl, Mt1, Mt2
Johanson <i>et al.</i> (1995)	<i>Hylocomium splendens</i> (M)	T	I, S, ¿?	C, Fn

TABLA 1. (Continuación).

REFERENCIA	ESPECIES UTILIZADAS	AMBIENTE	TIPO DE EXPERIMENTO	VARIABLES UTILIZADAS
Lewis Smith (1999)	<i>Bryum argenteum</i> (M) <i>Bryum pseudotriquetrum</i> (M) <i>Ceratodon purpureus</i> (M)	T	C, E, M	C
Markham <i>et al.</i> (1990)	<i>Bryum argenteum</i> (M)	T	H	Mt2
Markham <i>et al.</i> (1998)	<i>Marchantia polymorpha</i> (H)	T	I, S, M	C, Fn, M, Mt2
Martínez-Abaigar <i>et al.</i> (2003a)	<i>Jungermannia cordifolia</i> (H) <i>Fontinalis antipyretica</i> (M)	A (R)	L, S, M	F, Fl, P, R, M, Mt2
Martínez-Abaigar <i>et al.</i> (2003b)	<i>Jungermannia cordifolia</i> (H) <i>Fontinalis antipyretica</i> (M)	A (R)	L, S, M	M
Montiel <i>et al.</i> (1999)	<i>Sanionia uncinata</i> (M)	T	C, S, ¿?	Fl
Musil & Wand (1999)	Estimaciones sobre el número especies afectadas (incluidos los briófitos) en varios posibles escenarios de debilitamiento de ozono a escala regional			
Newsham <i>et al.</i> (2002)	<i>Sanionia uncinata</i> (M) <i>Cephalozia varians</i> (H)	T-A (R)	C, N, Co-M	Fl, Mt2, P
Phoenix <i>et al.</i> (2001)	<i>Hylacomium splendens</i> (M)	T	C, S, MLa	C, H
Post & Vesk (1992)	<i>Cephalozia exiliflora</i> (H)	T	C, N, Co	F, M, Mt2, P, U
Rader & Belish (1997)	<i>Fontinalis neomexicana</i> (M)	A (R)	C, E-S, M	C
Rozema <i>et al.</i> (1999)	Revisión en la que se repiten resultados de Sonesson <i>et al.</i> (1996)			
Rozema <i>et al.</i> (2002a)	<i>Tortula ruralis</i> (M)	T	C, E, ¿?	C, Mt2
Rozema <i>et al.</i> (2002b)	Revisión en la que se repiten resultados de Markham <i>et al.</i> (1990)			
Schippages & Gehrke (1996)	<i>Hylacomium splendens</i> (M) <i>Sphagnum fuscum</i> (M)	T, Tu	C-L, S, M-MLa	C, F, H
Searles <i>et al.</i> (1999)	<i>Sphagnum magellanicum</i> (M)	Tu	C, E, La	C, Mt2, P
Searles <i>et al.</i> (2001a)	<i>Sphagnum magellanicum</i> (M)	Tu	C, E, MLa	C, M, Mt2
Searles <i>et al.</i> (2002)	<i>Sphagnum magellanicum</i> (M)	Tu	C, E, MLa	C, M, Mt2, P
Solheim <i>et al.</i> (2002)	Los datos se refieren a las cianobacterias que viven sobre los musgos, no a éstos directamente			

TABLA 1. (Continuación).

REFERENCIA	ESPECIES UTILIZADAS	AMBIENTE	TIPO DE EXPERIMENTO	VARIABLES UTILIZADAS
Sonesson <i>et al.</i> (1996)	<i>Hylocomium splendens</i> (M)	T	L, S, M	C, F
Sonesson <i>et al.</i> (2002)	<i>Dicranum elongatum</i> (M) <i>Sphagnum fuscum</i> (M)	Tu	C, S, MLa	C, H
Taipale & Huttunen (2002)	<i>Hylocomium splendens</i> (M) <i>Pleurozium schreberi</i> (M)	T	C, S, M	Mt2
Takács <i>et al.</i> (1999)	<i>Dicranum scoparium</i> (M) <i>Leucobryum glaucum</i> (M) <i>Mnium hornum</i> (M) <i>Pellia epiphylla</i> (H) <i>Plagiothecium undulatum</i> (M) <i>Polytrichum formosum</i> (M) <i>Tortula ruralis</i> (M)	T	I, S, Co-M	FI

(\*) Se mezclan datos originales con otros contenidos en Gehrke *et al.* (1996) y Gehrke (1998, 1999).