

Musgos: liliputienses jugando sus cartas

Javier

Martínez Abaigar

LECCIÓN INAUGURAL
CURSO ACADÉMICO 2020-2021



UNIVERSIDAD
DE LA RIOJA

Musgos: liliputienses
jugando sus cartas

Prof. Dr. Javier Martínez Abaigar
Departamento de Agricultura y Alimentación

Musgos: liliputienses jugando sus cartas

Lección Inaugural del Curso Académico 2020-2021

Universidad de La Rioja
Servicio de Publicaciones
2020

MARTÍNEZ ABAIGAR, Javier

Musgos: liliputienses jugando sus cartas : lección inaugural del curso académico 2020-2021 / Javier Martínez Abaigar. -- Logroño : Universidad de La Rioja, Servicio de Publicaciones, 2020.

115 p. ; 24 cm.

Lección inaugural del curso académico 2020-2021

ISBN 978-84-09-23456-1 (rústica)

ISBN 978-84-09-24317-4 (PDF)

1. Musgos. I. Universidad de La Rioja. Servicio de Publicaciones. II. Título.

582.34

PSTM - THEMA 1.0

© 2020

Javier Martínez Abaigar

Universidad de La Rioja. Servicio de Publicaciones

ISBN 978-84-09-23456-1 (rústica)

ISBN 978-84-09-24317-4 (PDF)

Depósito Legal: LR 580-2020

Diseño de colección: Servicio de Relaciones Institucionales y Comunicación de la UR

Imprime: ABZ Impresores

Cualquier forma de reproducción, distribución, comunicación pública o transformación de esta obra solo puede ser realizada con la autorización de sus titulares, salvo excepción prevista por la ley. Diríjase a CEDRO (Centro Español de Derechos Reprográficos, www.cedro.org) si necesita fotocopiar, escanear o hacer copias digitales de algún fragmento de esta obra.

Todo fluye
(HERÁCLITO DE ÉFESO, hace 2.500 años)

Índice

Resumen	11
Introducción	13
La palabra “musgo”	15
¿Musgo o briófito?	18
El ciclo vital de los Briófitos	20
Cómo diferenciar los Briófitos de otros organismos (y los musgos dentro de los Briófitos)	22
Los musgos en la evolución de los Briófitos	26
Los Briófitos en la evolución de las plantas	29
El secreto del éxito de los musgos (y el drama de sus limitaciones)	40
Una Biosfera diversa e inclusiva con oportunidades para todos	46
Dónde viven los musgos	50
La importancia ecológica de los musgos	56
Biodiversidad y conservación de los musgos	59
Los musgos en La Rioja	63
Los (a veces curiosos) usos de los musgos	71
Los musgos en la medicina y la biotecnología	77
Los musgos como biomonitores de contaminación y cambios ambientales	82
Los musgos en el arte y la poesía	89
Más musgo	95
Más Ciencia	97
Conclusión	100
Agradecimientos	101
Referencias bibliográficas	102

Resumen

En estas páginas he querido plasmar mi visión particular sobre los musgos, el grupo de plantas al que he dedicado mucho tiempo de mi vida, y espero dedicarle mucho más todavía. He incluido, de un modo académico, las principales cuestiones botánicas, fisiológicas, ecológicas, evolutivas y utilitarias de los musgos, junto con algunos apuntes regionales, referidos a La Rioja, sobre biodiversidad, conservación y biomonitorización. Así mismo, he comentado otros aspectos que me suscitan interés, como la etimología y la historia de la palabra “musgo”, o la presencia de los musgos en la literatura, y también he reflexionado sobre la ciencia en general y la pandemia que nos asola en particular. Una de las ideas principales que he intentado transmitir es que los musgos (en su simplicidad, con sus ventajas e inconvenientes) representan tan sólo una de las muchas estrategias que utilizan los organismos para sobrevivir en una Biosfera despiadada, pero a la vez diversa y acogedora para todas las formas de vida. Otra idea fundamental es que debemos ser conscientes de que esa Biosfera está en riesgo por la ignorancia y la avaricia (o viceversa) de la humanidad, en un nuevo (y seguramente ficticio) conflicto entre ecología y economía. De nosotros depende hacia dónde se incline la balanza.

Introducción

Esta es una historia desigual, como lo es la vida en general considerada en términos no sólo biológicos o evolutivos, sino también en el contexto del devenir de cada día (porque posiblemente la desigualdad es uno de los motores de los grandes cambios). En cierto modo, ésta también es la historia del simpático musgo David, que apenas levanta unos centímetros del suelo, contra las taimadas y gigantescas plantas Goliat, que pueden alcanzar mil veces ese tamaño. Es la historia de cómo, siendo pequeño y aparentemente débil, debe arreglárselas el musgo en una Naturaleza salvaje y despiadada donde la vida nace y se extingue con la misma facilidad, donde lo único que cuenta es sobrevivir aunque sea a costa de otros. Y para sobrevivir, cada uno juega las cartas que la evolución le ha repartido, no como consecuencia de un destino fatal e inquebrantable sino, simplemente, como realización efectiva de una de las azarosas combinaciones concretadas en esa huida hacia adelante que, con trágicos frenazos y esperanzadores acelerones, dura ya la friolera de 3.800 millones de años. Curiosamente, este enfrentamiento inmisericorde por la vida no está exento de episodios de solidaridad y mutua colaboración, como veremos más adelante. Quizá esto le devolvería a alguien la fe en una Naturaleza sabia y amable, pero en realidad estas colaboraciones (las simbiosis mutualísticas) no ocurren por heroísmo o amor al arte. El objetivo de los organismos que entablan este tipo de relaciones sigue siendo conservar la vida y, en su caso, intentar garantizarla al máximo introdu-

ciendo nuevas estrategias que acrecienten su fortaleza frente a las agresiones de todo tipo que tienen lugar cada día en la Naturaleza. Garantizar la vida implica al menos dos tareas: 1) prolongar la vida individual de cada organismo hasta su reproducción y, como consecuencia de esta, 2) perpetuar la especie a la que pertenece dicho organismo. O mejor que “especie” deberíamos decir “genotipo”, es decir, una combinación determinada de ADN, ya que la especie es un concepto artificial que hemos inventado para poder estudiar la Naturaleza de un modo más ordenado.

En todo este torbellino de pasiones físicas, químicas e incluso propiamente biológicas que constituye la vida, ¿qué papel le ha tocado representar al musgo-David? ¿Ha conseguido con su honda derrotar a todos los temibles Goliat con quienes ha tenido que enfrentarse?

En las páginas siguientes hablaremos de ello, aunque también de otros asuntos en relación con el musgo o, mejor dicho, los musgos, incluyendo algunas perspectivas locales o de otro tipo que pueden resultar interesantes para algunos lectores.

La palabra "musgo"

Según el Diccionario de la Real Academia Española (<https://dle.rae.es/musgo>), la palabra "musgo" parece derivar claramente del latín "*muscus*". Sin embargo, el "musgo" tiene su historia (Martínez Abaigar y Núñez Olivera 2001a). La utilización de los términos "musgo" o "musco" no se generalizó hasta el siglo XVIII, y con un carácter semiculto (Corominas y Pascual 1987). Anteriormente, al musgo se le denominaba "moho", como documenta Nebrija en su diccionario español-latino, publicado hacia 1495: "moho de árbol o de fuente: muscus" (Real Academia Española 1951). Nebrija distingue claramente entre ese "moho" y el "moho de pan o vino: mucor". Es decir, que hubo un momento histórico en el cual el término "moho" se utilizaba para denominar a dos organismos muy diferentes entre sí: el musgo y un tipo de hongo. Quizá la segunda acepción sea más antigua, y de hecho la voz "moho" se documenta por primera vez hacia 1270 con el significado de "vaharada de humedad y corrupción que despiden los cuerpos enmohecidos" (Corominas y Pascual 1987). Posteriormente, el significado de "moho" se habría ampliado para incluir al musgo, como evidencia el diccionario de Nebrija y también el de Francisco del Rosal, publicado hacia 1610: "Moho: el latino dice Mucor si no es el de Musco, moho o vello de árboles y piedras" (Gómez Aguado 1992). No obstante, el Diccionario de Autoridades de 1726-1737 (Real Academia Española 1990) menciona tanto "moho" como "musgo" y "musco" para designar a estas plantitas, y parece apuntarse que el significado primige-

nio del término “moho” sería “musgo”, y sólo “por traslación” se extendería a cierto tipo de hongos e incluso a la herrumbre:

–“Moho: un género de hierbecilla muy corta a manera de vello, que del polvo y la humedad se cría y engendra en los troncos y cortezas de los árboles, y en las piedras, el cual también se llama Musgo del latino Muscus. Por traslación se llama el vello que se cría en el pan y otras cosas por estar mucho tiempo en lugares húmedos y también la suciedad que se pega a los metales”.

–“Musco: hierbecilla futil, delicada y corta, que se cría en los troncos y ramas de los árboles, y algunas veces en las piedras. Dícese también Musgo y Moho. Lat. Muscus, i”.

Por lo tanto, el origen del término “musgo” parece más intrigante de lo que pudiera pensarse, y quizá su génesis pudo estar influida por ciertas variantes del término “moho”, como el vulgarismo “mogo” (Corominas y Pascual 1987). De hecho, tanto este vulgarismo como algunas contracciones y regionalismos derivados de “moho” (mofo, moflu, mofu, mufos, mogo, mojo, e incluso mó) se utilizan o utilizaban en algunas partes de España, como Asturias, Galicia, León y Salamanca, para designar los conceptos “musgo” o incluso “liquen”.

Curiosamente, el término “moho” aparece con el significado de musgo en el acto XV de *La Celestina*: “piedra movediza nunca moho la cobija”. Esta obra se publicó en 1502, pero las raíces de este refrán son más antiguas, griegas o latinas (ver *Refranero multilingüe* del Centro Virtual Cervantes: <https://cvc.cervantes.es/lengua/refranero/Ficha.aspx?Par=59293&Lng=14>). La versión latina (“*Saxum volutum non obducitur musco*”) fue recogida por Erasmo de Rotterdam (1466-1536) en sus *Adagia*, y existen adaptaciones en otros idiomas, entre ellos el inglés (“*a rolling stone gathers no moss*”). El refrán es certero desde un punto de vista ecológico,

puesto que el musgo necesita tiempo y estabilidad ambiental para crecer. Por esta razón, no suele tapizar de manera apreciable las rocas presentes en los cauces de ríos y arroyos, ya que están sometidas al arrastre de la corriente si su tamaño lo permite. Además de este sentido estrictamente ecológico, el refrán tiene asociados otros significados más metafóricos, como la necesidad de ser constante para mejorar las condiciones de vida, o la dificultad para adaptarse a un mundo cambiante.

En la actualidad, el significado de las palabras “moho” y “musgo” está claramente diferenciado, tanto para los científicos como para el público en general.

¿Musgo o briófito?

Los musgos representan una de las tres líneas evolutivas de los Briófitos, un grupo más amplio de plantas que engloba también a las hepáticas y los antocerotas (Figura 1), dos tipos de vegetales prácticamente desconocidos para el gran público (Goffinet y Shaw 2009). El término “briófito” o “briofito”, ya que ambas voces están aceptadas por la Real Academia Española, deriva de dos raíces griegas: *brýon*, que es la palabra con que los griegos designaban al musgo, y *phytón*, “planta”. Por su parte, el término “antocerota” deriva de las raíces griegas para “flor” (*anthos*) y “cuerno” (*keras*), lo que alude a la peculiar estructura de su parte reproductora, como veremos más adelante. Finalmente, las hepáticas deben su nombre a que la forma y el color rojizo de algunas de ellas recuerda los lóbulos del hígado. Por esta razón, y siguiendo la doctrina de las firmas o teoría del signo, se utilizaron en la antigüedad como remedio de las dolencias de este órgano, lógicamente sin resultado. Esta doctrina defendía el uso de plantas y animales para curar enfermedades tomando como única norma la coincidencia en forma o ambiente.

Los Briófitos en conjunto tienen alrededor de 20.000 especies en todo el mundo y, por lo tanto, son el segundo grupo más diverso de plantas después de las Angiospermas, que cuentan con unas 300.000 especies. De las tres líneas evolutivas de los Briófitos, la más numerosa es sin duda la de los musgos (12.000 especies), seguida por las hepáticas (7.000) y los antocerotas (apenas 250).

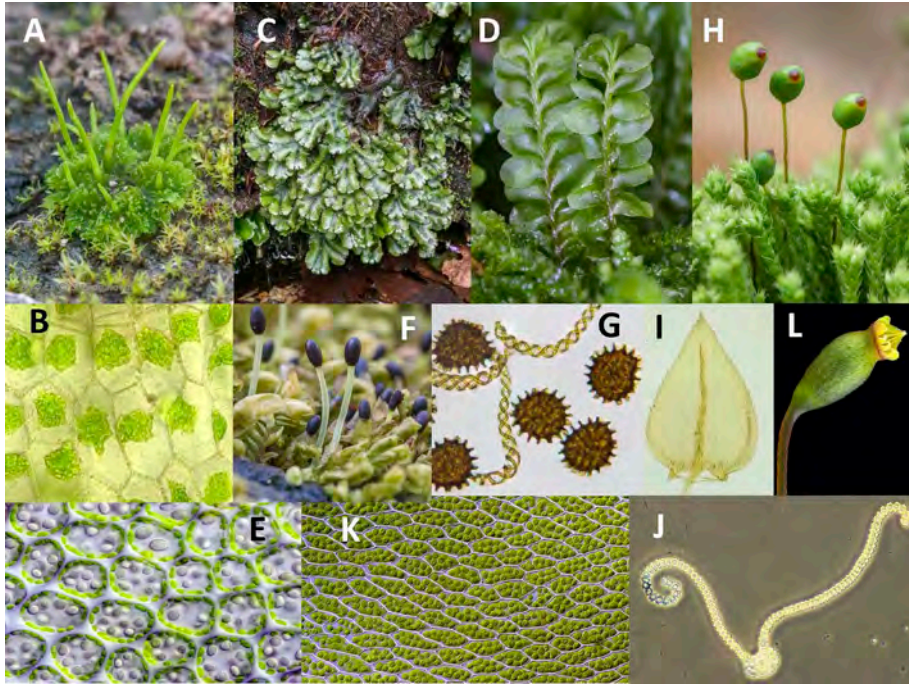


Figura 1. Organización estructural de los Briófitos. A, un antocerota (*Anthoceros agrestis*) mostrando el gametófito taloide y el esporófito en forma de cuerno. B, imagen microscópica del talo de *Anthoceros punctatus* mostrando las células con un solo cloroplasto. C, la hepática taloide *Marchantia polymorpha* subsp. *polymorpha* mostrando el gametófito taloide con ramas dicotómicas en forma de cinta. D, la hepática foliosa *Plagiochila asplenioides* mostrando dos tallitos con hojas dispuestas en dos filas en cada tallito. E, imagen microscópica de las células de la hoja de la hepática foliosa *Isopaches bicrenatus*, con cada célula mostrando un anillo de cloroplastos verdes periféricos y varios cuerpos oleíferos hialinos. F, los esporófitos efímeros de la hepática foliosa *Plagiochila porelloides*, mostrando el pedicelo (seta) hialino y la cápsula negra que contiene las esporas. G, imagen microscópica de las esporas ornamentadas de la hepática *Fossombronia pusilla*, junto con varios elaterios (células largas con engrosamientos espirales en la pared celular), cuyos movimientos higroscópicos colaboran en la dispersión de las esporas; tras su germinación, cada espora regenera un gametófito. H, el musgo *Philonotis fontana* mostrando los gametófitos compuestos por hojas sobre tallitos, y tres esporófitos persistentes, cada uno con su pedicelo (seta) y la cápsula que contiene las esporas; cada cápsula está cerrada por una tapadera rojiza (el opérculo) con forma de mamila. I, imagen microscópica de una hoja del musgo *Oxyrrhynchium hians*, mostrando pequeños dientes en los márgenes y el largo nervio central. J, imagen microscópica de la sección transversal de la hoja de un musgo (*Orthotrichum* sp.), mostrando una sola capa de células excepto en el nervio, que tiene varias capas. K, imagen microscópica de las células de la hoja del musgo *Ptychosotomum capillare*, mostrando su forma exagonal y varios cloroplastos en su interior. L, cápsula abierta del musgo *Sematophyllum demissum* después de que se haya caído el opérculo, mostrando el peristoma, un grupo de dientes cuyos movimientos higroscópicos colaboran en la dispersión de las esporas. Fotos por cortesía de Stepán Koval (A, C, D, F, G y H) y Des Callaghan (E, K y L).

El ciclo vital de los Briófitos

La parte más llamativa de todos los Briófitos es de color verde gracias a la clorofila, y se encarga de cumplir las funciones vegetativas de la planta: fotosintetizar, respirar, absorber agua y nutrientes minerales, y en conjunto, crecer (Figura 1). A esa parte verde se le denomina gametófito porque es la que produce gametos y por lo tanto es responsable de la reproducción sexual. Pero los Briófitos no están solo constituidos por esa parte verde vegetativa, sino que, como consecuencia de dicha reproducción sexual (la fusión de un gameto femenino con uno masculino, y el posterior desarrollo del cigoto resultante), en la parte verde surgen unas cápsulas soportadas generalmente por un pedicelo (seta). Esta estructura es el esporófito, y la cápsula es el esporangio donde se producirá una ingente cantidad de esporas por meiosis (Figura 1). Las esporas, cuando están maduras, salen de la cápsula y cada una se desarrollará para regenerar un nuevo gametófito. A esta sucesión de fases se le denomina ciclo vital.

Los Briófitos en conjunto (musgos, hepáticas y antocerotas) se reconocen como grupo diferenciado de otros organismos de tipo vegetal por las peculiares características de su ciclo vital. La alternancia de gametófito y esporófito ocurre también en las plantas más evolucionadas, llamadas cormófitos, que incluyen a los Pteridófitos (cuyo grupo principal son los Helechos), las Gimnospermas y las Angiospermas (Figura 2). Sin embargo, el hecho de que el gametófito sea la parte dominante y foto-

sintética del ciclo, mientras que el esporófito se desarrolle inserto sobre el gametófito y a expensas de éste, es exclusivo de los Briófitos. En los cormófitos, la generación dominante es el esporófito, es decir, que las plantas “grandes” que vemos en la Naturaleza (un helecho, un pino, una rosa o una acelga) son esporófitos.

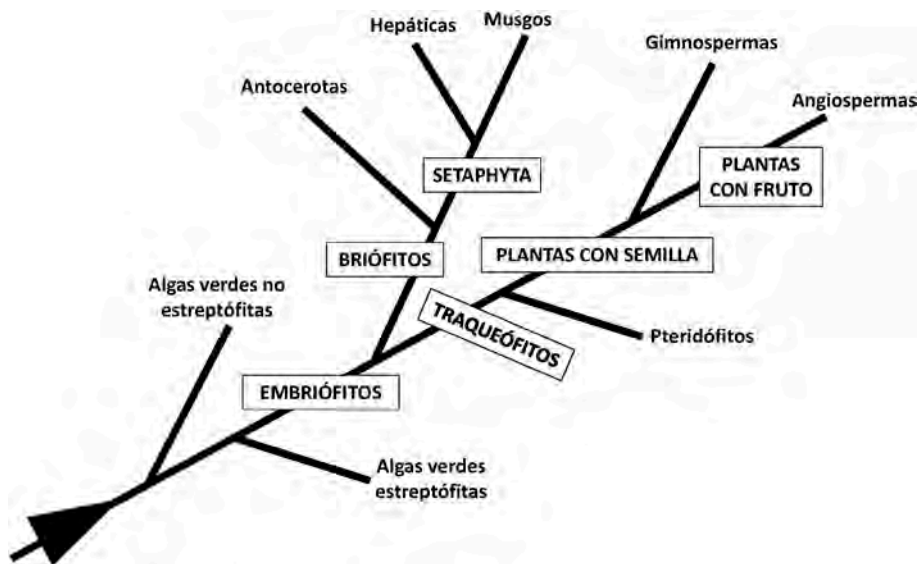


Figura 2. Evolución muy simplificada de los organismos fotosintéticos verdes, desde las algas verdes a las Angiospermas.

Cómo diferenciar los Briófitos de otros organismos (y los musgos dentro de los Briófitos)

La organización estructural de los Briófitos es intermedia entre las algas y los cormófitos (Figura 2). Por una parte, es más compleja que la presente en la mayoría de las algas macroscópicas, ya que los Briófitos desarrollan verdaderos tejidos, pero a la vez es más simple que la de los cormófitos, y no llegan a desplegar la variedad de tejidos y órganos que caracteriza a estos. En particular, los Briófitos carecen de tejidos de transporte de máxima especialización (xilema y floema) y de los órganos vegetativos (raíces, tallos y hojas) exclusivos de los cormófitos. No obstante, algunos musgos pueden desarrollar tejidos de transporte más o menos complejos (Brodrribb et al. 2020). Esto nos recuerda la dificultad de establecer reglas generales en biología, porque casi siempre hay excepciones.

Los tres grupos de Briófitos se pueden diferenciar atendiendo a la estructura del gametófito (Figura 1). Todos los antocerotas y algunas hepáticas tienen estructura talosa con forma de roseta o cinta ramificada, de donde parten pequeños filamentos llamados rizoides, que sirven tanto para arraigar la planta al sustrato como para crear espacios capilares que faciliten la absorción de agua. Esta estructura talosa puede recordar a la de las algas más complejas. Otras hepáticas y todos los musgos tienen estructura foliosa, ya que poseen tallitos donde se insertan tanto rizoides como diminutas hojas. Las hojas de estas hepáticas están dispuestas en un solo plano y carecen de nervio, mientras que las hojas de los

musgos se disponen en espiral sobre el tallito y frecuentemente tienen nervio. En todo caso, estos órganos tienen una estructura muy sencilla y reciben nombres técnicos específicos (rizoides a las “raíces”, caulidios a los “tallos” y filidios a las “hojas”), para diferenciarlos claramente de los órganos análogos presentes en los cormófitos y que constituyen las verdaderas raíces, tallos y hojas. Las diferencias son evidentes si atendemos, por ejemplo, a las hojas. Las hojas de los Briófitos suelen poseer una sola capa de células, salvo en el nervio (Figura 1J), mientras que en los cormófitos están diferenciadas en capas protectoras (epidermis) y tejidos fotosintéticos o de relleno (parénquimas). Además, en la epidermis poseen estomas, unos poros muy especializados que se abren y cierran en función de la disponibilidad de agua que tiene la planta y su necesidad de hacer fotosíntesis en un momento determinado. Cuando se abren, permiten la entrada de CO_2 para la fotosíntesis, pero esto conlleva inexorablemente la pérdida de agua y la progresiva desecación de la planta. Si se cierran, se limita esta pérdida, pero la planta no puede llevar a cabo la fotosíntesis. Esta paradoja es una de los factores principales que limitan el crecimiento vegetal.

Las características celulares del gametófito también ayudan a diferenciar los tres grupos de Briófitos (Figura 1). Vistas al microscopio, las células de los antocerotas sólo tienen un cloroplasto, orgánulo verde porque contiene la clorofila y cuya función es hacer la fotosíntesis. Por el contrario, las células de las hepáticas tienen varios cloroplastos y, además, unos orgánulos exclusivos llamados cuerpos oleíferos. Estos orgánulos, casi siempre hialinos, almacenan una gran diversidad de compuestos químicos, entre ellos muchos terpenoides que confieren a estas plantas olores o sabores característicos (Asakawa et al. 2013). Por su parte, las células de los musgos tienen varios cloroplastos y carecen de cuerpos oleíferos.

Los tres grupos de Briófitos también se pueden distinguir en función de la estructura del esporófito (Figura 1). En los antocerotas, el esporó-

fito tiene forma de cuerno alargado (a este hecho deben su nombre estas plantas) y se divide en dos valvas longitudinales para dispersar las esporas. Las hepáticas producen esporófitos efímeros, que duran sólo unos pocos días, y están constituidos por un pedicelo y una cápsula muy sencilla, cuya pared se rompe para liberar las esporas. Éstas se dispersan propulsadas por los movimientos higroscópicos de unas estructuras espirales llamadas elaterios. Por su parte, los esporófitos de los musgos duran semanas o meses, y tienen también un pedicelo y una cápsula como en las hepáticas. Sin embargo, la cápsula es más compleja y suele tener una especie de tapadera (el opérculo), que se cae cuando las esporas están maduras para permitir su dispersión. Además, esta dispersión se controla por los movimientos higroscópicos de unos dientes (el peristoma) que rodean la boca de la cápsula. Curiosamente, las cápsulas de los antocerotas y los musgos tienen estomas en su superficie, pero no así las hepáticas (Harris et al. 2020). Al parecer, la función de estos estomas primitivos estaría más relacionada con un adecuado desarrollo de las esporas (Renzaglia et al. 2020).

Además de las características vegetativas señaladas anteriormente, hay algunos rasgos reproductores comunes a todos los Briófitos que permiten diferenciarlos de las algas. El más destacado es la formación de embriones, un hecho común con los cormófitos que resulta tan importante evolutivamente que el conjunto de Briófitos y cormófitos recibe el nombre de Embriófitos, es decir, plantas con embrión (Figura 2). ¿En qué consiste el embrión? En la reproducción sexual de los organismos, la fusión de un gameto masculino con uno femenino conduce a la formación de un cigoto, que posteriormente puede desarrollarse siguiendo diferentes vías en función del ciclo vital de cada organismo. En los Embriófitos, el desarrollo del cigoto producirá el esporófito, pero con la peculiaridad de que la estructura pluricelular generada en las primeras fases de ese desarrollo (el embrión) estará protegida por la planta parental. Esto supone un revolucionario avance con respecto a lo que ocurre en las algas,

ya que aumenta la eficiencia de la reproducción sexual y la probabilidad de supervivencia de las siguientes generaciones.

Después de ser las primeras plantas capaces de desarrollar embriones, los Briófitos no pudieron seguir el ritmo de avance de la reproducción sexual de los Embriófitos, especialmente la producción de flores, semillas y frutos (Figura 2). La carencia de estos órganos diferencia claramente a los Briófitos de los Embriófitos más evolucionados (Gimnospermas y Angiospermas).

Los musgos en la evolución de los Briófitos

La evolución de los tres grupos de Briófitos (antocerotas, hepáticas y musgos), y las relaciones filogenéticas que existen entre ellos, han sido objeto de numerosos estudios, con resultados frecuentemente discordantes en función de los métodos utilizados o la selección de especies realizada. Para establecer sus relaciones evolutivas se han utilizado principalmente genomas, pero también se han dado algunas pistas basadas en datos metabolómicos, celulares, estructurales o funcionales: los terpenoides (Zhou y Pichersky 2020), los flavonoides (Yonekura-Sakakibara et al. 2019, Davies et al. 2020, Wen et al. 2020), las antocianinas (Piatkowski et al. 2020), la lignina (Alber et al. 2019), diversos componentes metabolómicos (Cannell et al. 2020), la cutina (Philippe et al. 2020), los factores de transcripción (Romani et al. 2018, Lai et al. 2020), el fotorreceptor de radiación ultravioleta-B UVR8 (Soriano et al. 2018a), la compartimentación de los compuestos absorbentes de radiación ultravioleta (Monforte et al. 2018), los estomas (Harris et al. 2020, Renzaglia et al. 2020), la simbiosis con hongos (Grosche et al. 2018), etc.

Después de muchas discrepancias y planteamientos alternativos, resumidos eficientemente por Puttick et al. (2018), la opinión más generalizada en la actualidad es que todos los Briófitos son monofiléticos, es decir, derivan de un ancestro común (Figura 2). Además, parece que los antocerotas divergieron antes que el conjunto de hepáticas y musgos,

que formarían un grupo llamado Setaphyta. Este término, acuñado por Puttick et al. (2018), reuniría a las plantas con un esporangio (cápsula) soportado por un pedicelo (seta), es decir, los actuales musgos y hepáticas, junto con su último ancestro común y todos los descendientes de este, algunos de los cuales podrían haberse extinguido. La mencionada opinión mayoritaria está basada en varios estudios recientes que han utilizado principalmente genomas nuclear, cloroplástico y mitocondrial (Puttick et al. 2018, Frangedakis et al. 2020, Harris et al. 2020, Li et al. 2020, Sousa et al. 2020a, 2020b, Zhang et al. 2020). Aunque hay un cierto acuerdo en cuanto a estas cuestiones básicas, aún existen algunos “eslabones perdidos” difíciles de rellenar en el árbol evolutivo de los Briófitos, como el antepasado común de las Setaphyta y el de todos los Briófitos. La escasez de fósiles de este tipo dificulta la resolución de estos problemas (Graham et al. 2014).

Puede resultar sorprendente el interés que despiertan entre los investigadores las relaciones evolutivas de los tres grupos de Briófitos pero, como se ha comentado en anteriores secciones, los Briófitos son unos organismos clave para entender la evolución de las plantas en general y la colonización del medio terrestre en particular. Desentrañar estas relaciones, especialmente en el nivel molecular, puede ayudar a construir organismos transgénicos con características ecofisiológicas competitivas para su aprovechamiento en aplicaciones agrícolas o biotecnológicas.

Curiosamente, la divergencia filogenética entre musgos y hepáticas, como dos líneas evolutivas diferentes dentro de Setaphyta, está apoyada, entre otras características ecofisiológicas, por una diferente compartimentación celular de los compuestos absorbentes de radiación ultravioleta (Monforte et al. 2018). En los musgos, estos compuestos se encuentran principalmente en la pared celular, donde ejercerían una mayor protección, al formar una pantalla completa que cubriría toda la célula. Sin embargo, en las hepáticas se localizan fundamentalmente en

la vacuola, un orgánulo que ocupa habitualmente la parte central de la célula, por lo que la protección sería menos eficiente. Por lo tanto, los musgos estarían mejor protegidos que las hepáticas frente a la radiación ultravioleta, lo que podría haber influido en el hecho de los musgos sean capaces de colonizar ambientes muy expuestos al sol, y por tanto ricos en radiación ultravioleta, en comparación con las hepáticas, que suelen habitar en ambientes menos expuestos. De aquí podemos inferir una segregación entre musgos y hepáticas no sólo filogenética, sino también ecológica, que pudo haber ocurrido ya en la colonización del medio terrestre por parte de estos grupos de Briófitos.

Los Briófitos en la evolución de las plantas

La evolución de la vida sobre la Tierra sigue siendo un tema apasionante que todavía no entendemos bien. En esta evolución hay varios momentos cruciales. Uno de ellos es el origen de las primeras formas de vida, y otro es la conquista del medio terrestre por parte de las plantas. Ambos son esenciales para entender nuestra propia evolución, porque nunca hubiera habido animales en el medio terrestre si no hubieran existido antes las plantas (Moreno Sanz 2004).

Nuestro planeta se formó hace aproximadamente 4.600 millones de años, y solo unos 800 millones de años después ya aparecieron las primeras formas de vida en el medio acuático. Esto apunta a que la vida es un proceso con gran capacidad invasiva, que se abre paso con tremenda fuerza para colonizar todo ambiente que sea mínimamente habitable. Por eso resulta sorprendente que la transición de la vida acuática a la terrestre tardase unos 3.300 millones de años más, ya que tuvo lugar en el periodo Ordovícico, hace “sólo” 450-500 millones de años (Björn 1999, Morris et al. 2018). Esto puede dar idea de la dimensión hercúlea de este proceso, ralentizado por la severa conjunción de presiones ambientales del medio terrestre en relación con el acuático, mucho más estable y hospitalario. En efecto, los organismos que pretendían colonizar la tierra firme desde el agua debían enfrentarse a nuevos problemas: una gran escasez de agua y nutrientes minerales; un aumento de radiación solar, incluida la radiación

ultravioleta; un aumento general de temperatura, pero con fluctuaciones diarias y estacionales mucho más marcadas, lo que implicaba también el riesgo de sufrir frío; un aumento de oxígeno y en consecuencia del riesgo de oxidación de las biomoléculas; y un aumento de la gravedad que dificultaba el crecimiento vertical de los organismos, dado que no poseían un sistema de auto soporte, innecesario en el medio acuático.

En ese inhóspito ambiente terrestre, las primeras formas de vida vegetal serían probablemente costras biológicas que comenzaron a transformar las rocas ordovícicas en primitivos suelos (Edwards et al. 2015). Estas costras, probablemente no muy diferentes a las que crecen en tiempos actuales en ambientes semidesérticos (Figura 3), estarían compuestas por colonias de cianobacterias (también llamadas algas cianofíceas o azul-verdosas), algas verdes unicelulares o filamentosas, hongos que para su alimento descompondrían los restos orgánicos de los demás colonizadores, y líquenes, esos pactos entre un alga y un hongo que seguramente constituyeron las primeras simbiosis de tipo mutualístico (con mutuo beneficio entre las partes) que se produjeron sobre tierra firme.

Puede sorprender que fuesen organismos de tipo algal los primeros colonizadores del medio terrestre, dado que los suponemos más adaptados a la vida acuática. Sin embargo, ésta es la idea más aceptada hoy, y está apoyada, entre otros argumentos, en que casi todos los tipos actuales de algas tienen especies plenamente adaptadas a la vida terrestre. Entre las algas que dieron el salto del agua a la tierra, las más importantes evolutivamente fueron ciertas algas verdes de la línea evolutiva llamada estreptófitas (como *Klebsormidium*, *Chara* o *Zygnema*), quienes se atrevieron a afrontar los nuevos desafíos (Figura 2). Esto lo hicieron, en muchos casos, aprovechando mecanismos previamente desarrollados en la evolución. En este sentido, resulta curioso constatar que muchos genes y otras maquinarias metabólicas y moleculares (enzimas, otras proteínas,

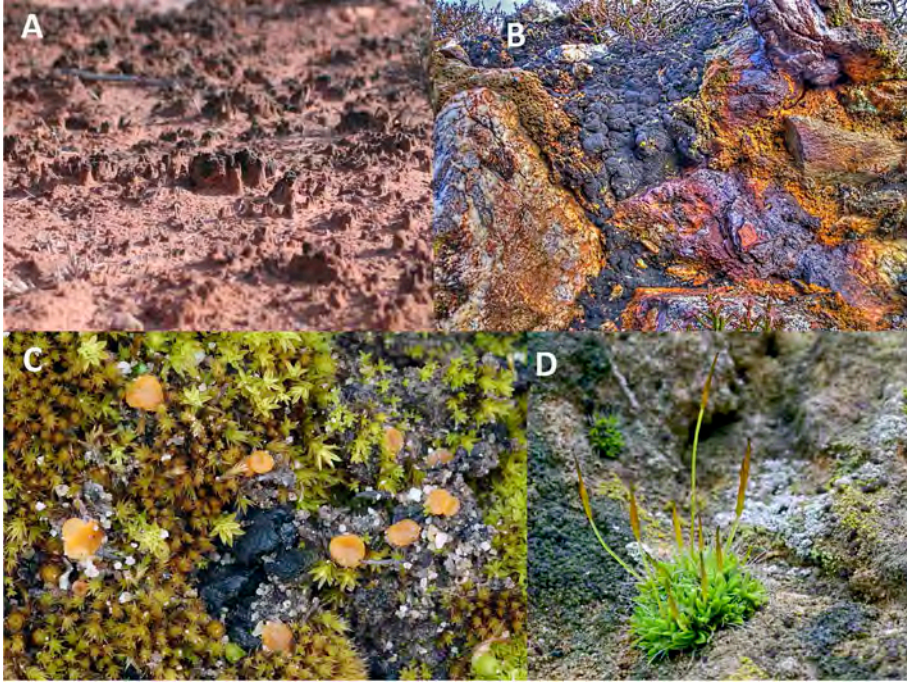


Figura 3. Diversos tipos de costras biológicas con distintos grados de cobertura y distinta composición: cianobacterias, líquenes, hongos, hepáticas y musgos. Fotos por cortesía de Matt Robson (A), Des Callaghan (B y D) y Rubén Martínez Gil (C).

factores de transcripción, metabolitos secundarios, hormonas, etc.) que pudieron tener importancia en la transición agua-tierra y la subsiguiente colonización del medio terrestre están altamente conservados en la evolución, a veces incluso desde organismos procariotas muy primitivos. En otros casos, fueron las propias algas verdes estreptófitas quienes innovaron mecanismos ventajosos para el medio terrestre, desde perspectivas estructurales, moleculares y metabólicas. Entre todos estos mecanismos, tanto primitivos como innovadores, destacan los siguientes (De Vries et al. 2017, Jenkins 2017, Puttick et al. 2018, Rensing et al. 2018, Bowman et al. 2019, Brunetti et al. 2019, Robson et al. 2019, Zhao et al. 2019, Furst-Jansen et al. 2020, Oliver et al. 2020):

- Enzimas reparadoras del ADN dañado por el exceso de radiación ultravioleta.
- Mecanismos de tolerancia a la escasez de agua y la desecación, y también a frecuentes ciclos de deshidratación-rehidratación: agregación celular, posesión de paredes celulares flexibles, y producción de lípidos extracelulares, mucílago y compuestos activos osmóticamente (Kondo et al. 2016, Holzinger y Pichrtova 2016, Rippin et al. 2017).
- Rizoides, al menos primitivos, para colaborar en la absorción de agua.
- Sistemas antioxidantes de diversos tipos para combatir los procesos oxidativos de variado origen que ocurren frecuentemente en las células.
- Moléculas, como los compuestos fenólicos, capaces de cumplir simultáneamente varias funciones críticas, como actuar como antioxidantes, absorber el exceso dañino de radiación ultravioleta solar, y evitar el consumo por parte de los herbívoros primitivos (insectos, arácnidos, crustáceos, etc.).
- Mecanismos para disipar como calor el exceso de luz que llega en ocasiones al cloroplasto para hacer la fotosíntesis, y que puede provocar graves fotooxidaciones.
- Circuitos de comunicación eficientes, formados por fotorreceptores, hormonas, factores de transcripción, etc. para coordinar y regular todos los procesos moleculares que controlan el desarrollo del organismo y sus respuestas a los factores adversos.
- Capacidad molecular para establecer simbiosis mutualísticas con otros organismos, como algunos hongos, para (entre otras ventajas) soslayar las deficiencias minerales o tolerar mejor la desecación.
- Sistemas de lucha contra nuevos organismos patógenos, porque no todos los microorganismos terrestres (hongos y bacterias, principalmente) serían amigables.

- Una nueva manera (el fragmoplasto) de producir la pared de separación entre las dos células hijas después de la división celular, lo que favorece el crecimiento tridimensional del organismo.

Los estudios genómicos a gran escala están ayudando decisivamente a desentrañar todas estas cuestiones. Estos estudios están basados en 1) la comparación bioinformática de los genomas de especies muy diversas evolutivamente, para acreditar cómo surgen o desaparecen determinados genes en la evolución, y 2) la experimentación con líneas mutantes y transgénicas para comprobar si un determinado gen de un organismo puede desarrollar la misma función en otro organismo que se encuentre más arriba o más abajo en el árbol de la evolución. En este contexto evolutivo, es necesario precisar que todos estos estudios INFIEREN lo que ocurrió en el pasado partiendo de los datos que nos proporcionan especies presentes actualmente en la Biosfera (Soriano et al. 2018a). Por lo tanto, tenemos muchas incertidumbres sobre lo que ocurrió concretamente en la transición del medio acuático al terrestre, ya que en realidad desconocemos los organismos concretos que estuvieron involucrados en el proceso, entre otras razones por la escasez de fósiles de tipo vegetal en aquella época geológica (Edwards et al. 2014, Graham et al. 2014, Morris et al. 2018).

En resumen, la puesta en juego de todas las estrategias mencionadas anteriormente permitió a las algas verdes estreptófitas ser pioneras en el duro proceso de colonización del medio terrestre, lo cual tiene un enorme mérito biológico. Sin embargo, estos organismos han tenido realmente poco éxito en tierra firme, y debieron evolucionar hacia nuevos seres vivos todavía más adaptados a este medio para que la vida vegetal se hiciera completamente dueña de él. Por lo tanto, en el ecosistema Ordovícico descrito en los párrafos anteriores, y a partir de ciertas algas verdes estreptófitas, surgieron los hipotéticos antepasados de todos los Embriófitos, tanto Briófitos como cormófitos (Figura 2). Posteriormente,

y a partir de este ancestro común, divergieron Briófitos y cormófitos formando dos líneas evolutivas diferentes, cada una con sus particularidades. En este proceso, parece que los Briófitos surgieron antes (Bowman et al. 2016), por lo que fueron las primeras plantas “verdaderas”, con embrión, en el medio terrestre, y en consecuencia constituyen un grupo filogenético clave en la evolución vegetal.

Los Briófitos han tenido más éxito que las algas en el medio terrestre. Esto no resulta sorprendente porque, por una parte, se aprovecharon de los mecanismos desarrollados previamente por sus ancestros evolutivos, y a la vez innovaron otros y armonizaron mejor el conjunto de todos ellos. En este sentido, resulta destacable su eficaz y sofisticada tolerancia a la desecación, que representa seguramente su principal bandera ecofisiológica, especialmente en los musgos (Proctor et al. 2007, Wood 2007, López-Pozo et al. 2019). Como las algas, los Briófitos son organismos poiquilohídricos, es decir, incapaces de regular su cantidad de agua interna, ya que no tienen mecanismos eficientes para absorberla y no perderla. Por lo tanto, se deshidratan fácilmente cuando se exponen al sol. Sin embargo, aprendieron mucho mejor que las algas a deshidratarse, y rehidratarse posteriormente, sin sufrir daños excesivos (Figura 4). Para ello despliegan un entramado de proteínas protectoras, compuestos activos osmóticamente, antioxidantes, fotoprotectores, reguladores de la expresión génica y sistemas de reparación, junto con el mayor desarrollo de una cutícula impermeable (Buda et al. 2013, Resemann et al. 2019, Philippe et al. 2020). Además de perfeccionar la tolerancia a la desecación, los Briófitos innovaron en varios aspectos clave, tanto vegetativos como reproductores:

- El ciclo vital con alternancia de gametófito y esporófito.
- La producción de gametos y esporas en órganos rodeados por capas de células protectoras.
- La producción de embriones para mejorar la supervivencia de los descendientes.

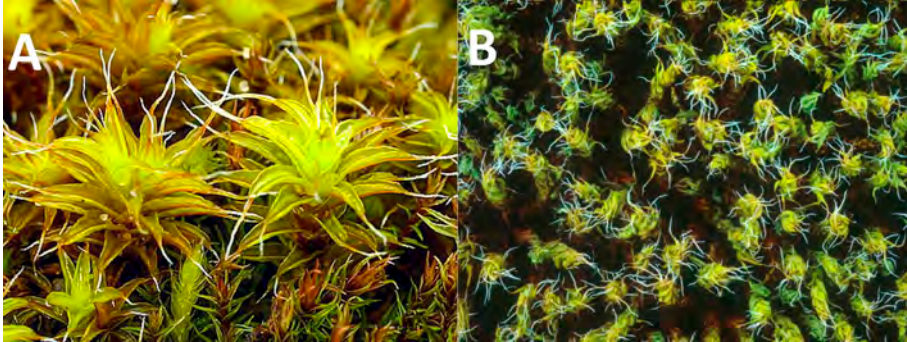


Figura 4. El musgo *Syntrichia ruralis* en estado hidratado (A) y deshidratado (B). En ambos casos se observa cómo cada hoja termina en un pelo hialino. Fotos por cortesía de Des Callaghan (A) y Marta Infante y Patxi Heras (B).

- Una estructura vegetativa más compleja que la de las algas, con una organización tridimensional y una mayor especialización funcional de tejidos (entre ellos, incipientes tejidos de transporte) y órganos.
- Estructuras específicas para evitar que un exceso de radiación solar llegue a los tejidos fotosintéticos, como los apéndices hialinos (puntas, escamas y pelos) de hepáticas y musgos (Figuras 4-5), o las capas superficiales de células presentes en muchas hepáticas Marchantiales. Estas capas pueden recordar a la epidermis foliar de los cormófitos, y en algunas especies están perforadas por poros para el intercambio gaseoso con el tejido fotosintético, que se halla en una cámara por debajo del poro (Figura 6).
- Una mayor diversificación de compuestos, como fenoles o terpenoides, con funciones específicas: absorber el exceso de radiación ultravioleta, evitar el consumo por parte de los herbívoros, etc. (Arróniz-Crespo et al. 2006, Soriano et al. 2018b, Soriano et al. 2019a, 2019b).
- En relación con el punto anterior, el avance en la síntesis de compuestos similares a la lignina, que pudieron en principio constituir filtros de radiación ultravioleta pero después asumieron otras funciones: proporcionar mayor rigidez a la planta y contribuir (aunque de mane-



Figura 5. Masa del musgo *Racomitrium lanuginosum* totalmente cubierta por los apéndices hialinos de sus hojas. Estas estructuras evitan que llegue un exceso de radiación solar a la parte fotosintética de las hojas.

ra limitada) a su crecimiento erecto en contra de la gravedad, además de colaborar en su impermeabilización (Renault et al. 2017). En este sentido, resulta sorprendente y admirable cómo la evolución recicla determinadas moléculas para otras funciones diferentes o adicionales a las que asumieron en principio (neofuncionalización).

- El progreso en las simbiosis con cianobacterias y hongos, entre otros microorganismos (Alcaraz et al. 2018, Grosche et al. 2018, Frangedakis et al. 2020, Rimington et al. 2020).

Con todo este arsenal de mecanismos, que les permitían combatir la combinación de factores adversos asociados al medio terrestre, los Briófitos se integraron como un componente más en las costras biológicas de los suelos ordovícicos (Figura 3). Sin embargo, los Briófitos parecen haber

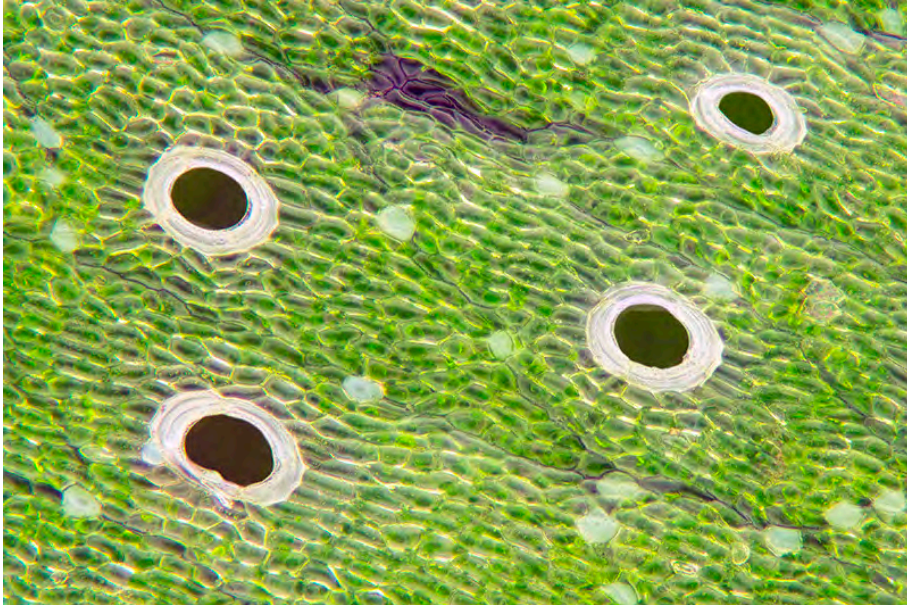


Figura 6. Poros para el intercambio gaseoso en la superficie del talo de la hepática *Marchantia polymorpha*; debajo de cada poro hay una cámara con el tejido fotosintético. Foto por cortesía de Des Callaghan.

sido un lugar de paso para preparar el camino a la explosión posterior que representaron los cormófitos en la conquista del medio terrestre, aunque para eso hubiera que esperar unos cuantos millones de años más. Fueron entonces los cormófitos quienes introdujeron progresivamente (primero los Pteridófitos, posteriormente las Gimnospermas y, finalmente y de una manera muy relevante, las Angiospermas: Figura 2) extraordinarias innovaciones vegetativas y reproductoras. Entre ellas se encuentran las siguientes:

- El dominio del esporófito en el ciclo vital, que permitió una innovación y diversificación mucho mayores, en estructura y función, que en el caso del gametófito de los Briófitos.
- La especialización de tejidos de transporte y sostén, con una síntesis completa y un uso eficiente de la lignina. Todo ello les permitió crecer de forma erecta sin las limitaciones de tamaño de los Briófitos.

- Sistemas muy elaborados para absorber agua (raíces) y evitar su pérdida (cutículas, epidermis y estomas desarrollados), por lo que superaron la poiquilohidria y adquirieron la homeohidria, es decir, un notable control sobre el contenido de agua interno de la planta.
- Protecciones estructurales muy eficaces frente al exceso de luz y radiación ultravioleta, como cutículas, epidermis y pelos.
- Una reproducción sexual muy eficiente, que en las Angiospermas supone que: 1) la fecundación de los gametos se realiza dentro del ovario de la flor, sin necesidad de agua externa; y 2) la producción del cigoto, el embrión y la semilla ocurre también dentro del ovario, en primer lugar, y después del fruto, todo lo cual constituye una protección adicional de la descendencia. En particular, la semilla es un órgano clave porque resguarda al embrión deshidratado el tiempo necesario (días, meses o, a veces, años) hasta que las condiciones ambientales sean favorables para su desarrollo. En ese momento, la semilla se rehidrata y el embrión produce una nueva planta adulta, asegurando al máximo la supervivencia.
- En relación con el punto anterior, tanto la fecundación independiente de agua externa como el logro que significa la semilla representan una nueva manera de gestionar el agua en la reproducción, que complementa la homeohidria ya comentada.

De esta forma, las Angiospermas fueron los organismos que más invirtieron en innovación y, en consecuencia, quienes completaron con gran éxito la transición del medio acuático al terrestre e impusieron su dominio en casi todos los ambientes de tierra firme del planeta, dominio que se ha prolongado hasta la actualidad. No obstante, hay que recordar que el desarrollo de las Angiospermas, y de los cormófitos en general, no hubiera ocurrido sin la contribución evolutiva previa de todos sus ancestros (Figura 2). En este sentido, hay acuerdo científico en que los Briófitos no fueron los precursores evolutivos de los cormófitos, sino que

representan una línea divergente a partir de un hipotético antepasado común (Puttick et al. 2018, Frangedakis et al. 2020, Harris et al. 2020, Li et al. 2020, Sousa et al. 2020a, 2020b), que Furst-Jansen et al. (2020) se han atrevido incluso a dibujar. En todo caso, los Briófitos surgieron en la evolución antes que los cormófitos (Morris et al. 2018), por lo que “ya estaban allí” cuando los primeros cormófitos comenzaron su triunfante colonización del medio terrestre. Además, en cierto modo se puede considerar que los Briófitos, junto con el resto de componentes de las costras biológicas ordovícicas, fueron los precursores ecológicos de los cormófitos, ya que favorecieron el desarrollo de los suelos que éstos invadirían exitosamente unos millones de años más tarde.

El secreto del éxito de los musgos (y el drama de sus limitaciones)

La sección anterior nos ha proporcionado un extenso abanico de ventajas e inconvenientes de ser musgo. Su principal virtud competitiva nace, precisamente, de una de sus limitaciones fundamentales: la poiquilohidria. Efectivamente, el drama existencial de los organismos vegetales terrestres es cómo conseguir agua y, una vez conseguida, cómo conservarla dentro del organismo sin perderla. Frente a este desafío, cada tipo funcional de organismo ha desarrollado su propia estrategia, incluida la de volver secundariamente al ambiente acuático primigenio para evitar la escasez de agua. Este retorno también ha ocurrido en diversas líneas evolutivas dentro de los musgos (Vitt y Glime 1984, Shevock et al. 2017), aunque no ha sido lo habitual. Además, en muchos ambientes acuáticos, especialmente en los ríos y arroyos, los musgos están sometidos a una intensa desecación estival (Martínez Abaigar y Núñez Olivera 1991), lo que les aboca al mismo problema que sus congéneres terrestres, aunque sólo sea estacionalmente. De todas formas, no se debe pensar en los musgos como un grupo homogéneo en cuanto a sus estrategias ecológicas; más bien al contrario, existen diversos tipos funcionales especializados según las características del hábitat donde viven, como puso de manifiesto el trabajo pionero de During (1979).

Dado su carácter poiquilohídrico, los gametófitos de los musgos pierden agua fácilmente cuando están expuestos al sol o en ambientes secos, pero

en contrapartida pueden sobrevivir mucho tiempo en ese estado latente, casi completamente deshidratados (Proctor et al. 2007). Este “casi” equivale a que el musgo, en estado desecado, haya perdido aproximadamente el 99% de su agua corporal (López-Pozo et al. 2019), y ese “mucho tiempo” se puede cifrar de momento en algo más de 20 años en una muestra de herbario de *Syntrichia ruralis* (Stark et al. 2017; Figura 4). Además, cuando el musgo se rehidrata, recupera sus funciones vitales en unos minutos o unas pocas horas, minimizando los daños producidos durante la desecación, y puede volver a crecer en un plazo de un día (Proctor et al. 2007). No obstante, los esporófitos son más sensibles a la desecación que los gametófitos (Stark et al. 2007), y en consecuencia la producción de esporas está más comprometida por la desecación que el crecimiento vegetativo.

Gracias a su tolerancia a la desecación, casi única entre las plantas (Proctor et al. 2007), los musgos pueden soportar otros factores adversos adicionales, como el calor o el frío. Por ejemplo, el récord de tolerancia al calor en estado deshidratado se ha encontrado en el musgo *Bryum argenteum* (120°C durante 20 minutos: Zhuo et al. 2020), y también algunas especies deshidratadas soportan la congelación en nitrógeno líquido a -196°C (Glime 2018). Además, los musgos pueden fotosintetizar, y por lo tanto crecer, con temperaturas muy bajas, incluso próximas a 0°C (Dilks y Proctor 1975). Otros factores adversos que pueden tolerar los musgos son la escasez y el exceso de radiación solar (incluida la radiación ultravioleta: Martínez Abaigar y Núñez Olivera 2011, 2019, Robinson et al. 2014, Monforte et al. 2018), o la carencia de nutrientes minerales (García-Álvaro et al. 2000, Martínez Abaigar et al. 2002). Estos fenómenos han llevado a algunos autores a afirmar que los musgos son en realidad plantas masoquistas que viven al límite de lo soportable (Martínez Abaigar y Núñez Olivera 2004).

Además de la tolerancia a la desecación y otros factores adversos, el éxito de los musgos también se debe, paradójicamente, a otra de sus li-

mitaciones: su sencillez estructural. Esta simplicidad hace que tengan unos costes de mantenimiento bajos y, por lo tanto, su crecimiento es “barato” en términos energéticos. Para crecer, no necesitan producir grandes y complejas estructuras, sino tan sólo unos pequeños tallitos con rizoides y diminutas hojas.

Como tercer pilar del éxito se puede señalar la protección al embrión en la reproducción sexual, además de que este hecho representa una gran innovación en la evolución de las plantas. Y secundariamente, un factor positivo adicional es la gran diversidad fitoquímica que poseen los musgos, con más de 1.000 compuestos conocidos actualmente, lo que les permite, entre otras cosas, enfrentarse a herbívoros y patógenos (Martínez Abaigar y Núñez Olivera 2020).

Frente a las ventajas señaladas, los musgos también tienen limitaciones evidentes. En primer lugar, su tamaño es pequeño, principalmente por el escaso desarrollo de tejidos de sostén y transporte (por ello se les llama frecuentemente plantas no vasculares: Raven 2003, Field et al. 2015), que en parte está provocado por una utilización ineficiente de la lignina. En este sentido, se considera que los musgos no pueden sintetizar esta molécula sino tan sólo compuestos parecidos (Weng y Chapple 2010, Espiñeira et al. 2011, Niklas et al. 2017). Tomando como base los datos de Hill et al. (2007), referidos a las Islas Británicas, la mediana de la longitud de los musgos está en torno a 3 cm, pero hay que tener en cuenta que en ese valor están incluidas las especies que crecen tanto de manera erecta como tendida. De hecho, un musgo de crecimiento tendido (por ejemplo las especies acuáticas del género *Fontinalis*) puede alcanzar hasta dos metros de longitud (Glime 2018). Sin embargo, los musgos de crecimiento erecto, y que por tanto deben autosustentarse con sus propios tejidos de soporte, no sobrepasan 70 cm en el mejor de los casos (*Dawsonia superba*, especie propia de Oceanía). En España, también podemos encontrar musgos erectos grandes, como *Polytrichum commune*, que pertenece a la misma



Figura 7. El musgo *Polytrichum commune*, que puede alcanzar los 30 cm de longitud. Foto por cortesía de María Arróniz-Crespo.

familia que *Dawsonia* (las Politrícáceas) y puede llegar a medir 30 cm de longitud (Figura 7). También los musgos del género *Sphagnum*, propios de turberas, alcanzan con facilidad los 20 cm (Figura 8). Pero esto no es lo habitual, porque muchas especies apenas llegan a 1 cm de longitud (Hill et al. 2007). Por consiguiente, los musgos son mucho más pequeños que los cormófitos, lo que limita drásticamente su capacidad competitiva, por ejemplo para recibir la luz solar para la fotosíntesis cuando tienen un dosel de vegetación por encima (como ocurre en un bosque). En esta comparación de tamaños hay que tomar en consideración una cuestión importante, y es que se está comparando el tamaño del gametófito de los musgos con el de los esporófitos de los cormófitos. Por su función reproductora de producir gametos, los gametófitos tienen una mayor restricción de tamaño que los esporófitos en la evolución vegetal terrestre, y por lo tanto la pequeña talla de los musgos se debe también a este factor.

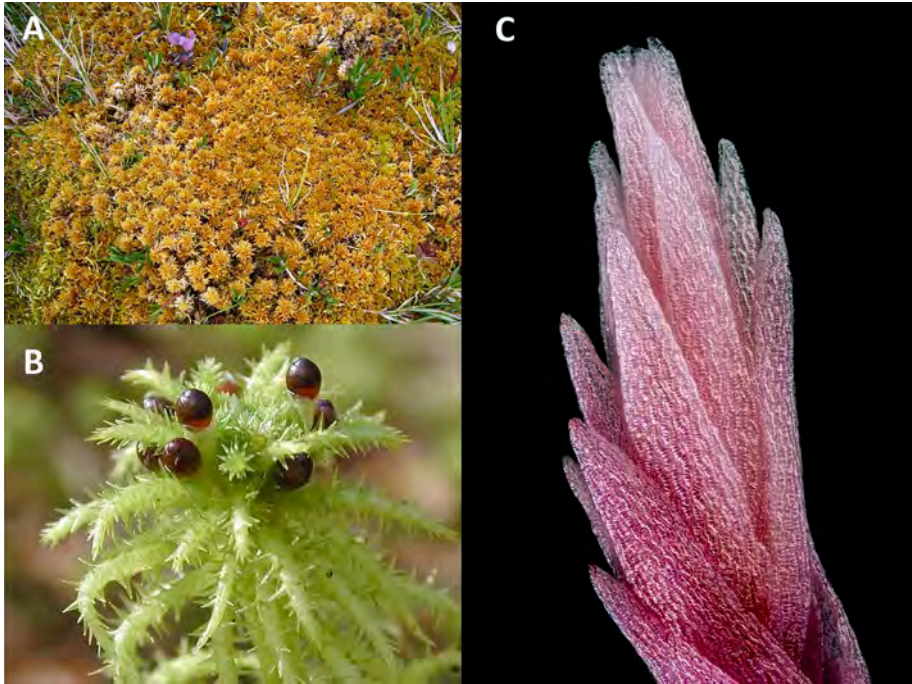


Figura 8. Varias especies de musgo de tipo esfagno mostrando diferentes colores: A, *Sphagnum sp.* verde pardusco; B, *Sphagnum squarrosum*, verde amarillento, mostrando sus esporófitos; C, *Sphagnum rubellum*, purpúreo, mostrando sus hojas. Los esfagnos son típicos de turberas. Fotos por cortesía de María Arróniz-Crespo (A), Michael Lüth (B) y Des Callaghan (C).

La segunda limitación de los musgos, ligada a su pequeño tamaño y su simplicidad estructural, es el escaso o nulo desarrollo de mecanismos eficientes para absorber agua y no perderla, como raíces, cutículas, epidermis y estomas plenamente funcionales (existen por ejemplo estomas, pero sólo en los esporófitos, no en los gametófitos fotosintéticos). Esto obliga a los musgos a adoptar la estrategia de la poiquilohidria (Figura 4), que puede resultar exitosa en ciertos ambientes, pero implica que sus periodos de crecimiento en el medio terrestre estén reducidos a los momentos en que permanecen hidratados, de acuerdo con la disponibilidad de agua externa, en forma líquida o de vapor (lluvia, rocío, alta humedad ambiental, etc.).

También resulta una severa limitación el hecho de que la fecundación de los musgos necesita una película continua de agua externa que permita a los espermatozoides (que son flagelados y, por lo tanto, móviles) alcanzar el gameto femenino que se encuentra dentro del arqueogonio. Por lo tanto, la reproducción sexual, de la que depende en parte la variabilidad genética y la adaptabilidad ambiental, está condicionada a la presencia de agua que humedezca suficientemente los gametófitos, y lógicamente se paraliza completamente si el musgo se deshidrata. Un mecanismo que compensa parcialmente esta limitación, pero solo en el plano asexual (por lo tanto, sin variabilidad genética asociada), es la reproducción vegetativa, que incluye desde la sencilla fragmentación del gametófito hasta la producción de yemas rizoidales o diferentes tipos de propágulos (Glime 2018).

En síntesis, el éxito ecológico de los musgos está basado en la combinación de una característica reproductora (la producción de embriones) y dos vegetativas, la tolerancia a la desecación (y a otros factores adversos), y la economía en el crecimiento, apoyada a su vez en una gran sencillez estructural. Este éxito está modulado por una serie de limitaciones, principalmente ligadas a esa misma sencillez estructural, que restringe su tamaño y les obliga a la completa dependencia de agua externa (la poiquilohidria), tanto para el crecimiento como para la reproducción sexual. El balance entre ambos platillos de la balanza (ventajas y limitaciones) ha permitido a los musgos encontrar su lugar en el mundo, y hace que estén presentes en la mayor parte de los ecosistemas de nuestro planeta, aunque raramente resultan dominantes en ellos. En realidad, están especializados en sacar partido de los ambientes ecológicamente más hostiles, insoportables para otros organismos (incluyendo a los todopoderosos cormófitos). Por el contrario, en ambientes más favorables, los musgos son fácilmente desplazados por organismos con mayor potencial competitivo, que pueden crecer más y más deprisa.

Una Biosfera diversa e inclusiva con oportunidades para todos

En la sección anterior hemos visto cómo, de acuerdo con sus ventajas y limitaciones, los musgos han tratado de encontrar su lugar en el mundo, y parece que lo han conseguido. Pero la Biosfera en su conjunto no es un mundo centrado en los musgos, sino más bien al contrario, un mundo diverso (y frecuentemente despiadado) en el que cada tipo de organismo trata de sobrevivir con las “herramientas” que la evolución (azarosa en muchas ocasiones) le ha dado. Aparte de los musgos, otras líneas evolutivas han adquirido, en el medio terrestre, diferentes peculiaridades adaptativas (moleculares, fisiológicas, reproductoras, etc.) útiles para manejar las diferentes presiones ambientales con las que se han tenido que enfrentar. Con ánimo de dar simplemente algunos ejemplos, y sin pretender ser exhaustivo, algunas de estas peculiaridades son (Figura 2):

- Los antocerotos poseen mecanismos de concentración de CO_2 para la fotosíntesis que resultan únicos entre los briófitos; además, han perfeccionado la simbiosis con cianobacterias y explotan su dominio en algunos ambientes efímeros, como suelos húmedos (Villarreal et al. 2010, Hanson et al. 2014, Villarreal y Renzaglia 2015).
- Las hepáticas están frecuentemente adaptadas a ambientes sombríos y húmedos (Monforte et al. 2018), adquieren simbiosis con hongos (Rimington et al. 2020) y poseen una enorme diversidad de compues-

tos con actividad biológica que pueden protegerlas de herbívoros y patógenos (Asakawa et al. 2013).

- Las cianobacterias, de acuerdo con su antigüedad evolutiva, probablemente “inventaron” los primeros fotoprotectores, entre ellos la escitonemina y diversos aminoácidos similares a las micosporinas (Cockell y Knowland 1999), y se piensa que cumplieron un papel ecológico muy relevante en la formación de las costras biológicas ordovícicas, estableciendo simbiosis con los componentes eucariotas de estas costras.
- Las algas verdes estreptófitas desarrollaron incipientes mecanismos de adaptación al medio terrestre que luego fueron aprovechados por sus descendientes, entre ellos los Briófitos y los cormófitos: tolerancia a la desecación, tridimensionalidad, compuestos fenólicos, antioxidantes, fotorreceptores, lípidos extracelulares, factores de transcripción, etc. (De Vries et al. 2017, 2018, Wilhelmsson et al. 2017, Furst-Jansen et al. 2020).
- Los pteridófitos, que constituyen la rama más basal de los cormófitos, desarrollaron un esporófito vascular ¡y ya homeohídrico! dominante sobre un gametófito efímero, aunque (como los briófitos) no pudieron independizar el proceso de fecundación del agua externa.
- Las Gimnospermas y Angiospermas, especialmente estas últimas, perfeccionaron todos los sistemas vegetativos y reproductores para conseguir la máxima adaptación al medio terrestre: gestión del agua, protección estructural y bioquímica frente al exceso de radiación solar, máximo aprovechamiento de la lignina y la vascularización para lograr un gran crecimiento vertical, fecundación dentro del ovario de la flor y por lo tanto independiente del agua externa (lo que mejoró el éxito reproductivo, la variabilidad genética y la adaptabilidad ambiental), y finalmente la producción de semillas y, en el caso de

las Angiospermas, frutos. En particular, la consecución de la semilla, un órgano cormofítico tolerante a la desecación (Proctor et al. 2007, Oliver et al. 2020), significó probablemente la culminación de la estrategia homeohídrica y la adaptación al medio terrestre.

En línea con las consideraciones anteriores, el mayor desafío del medio terrestre para los organismos vegetales es seguramente la escasez de agua. Por ello, la homeohidria conseguida por los cormófitos, y especialmente por las Angiospermas, parece ser el clímax para la adaptación a dicho medio, mientras que la poiquilohidria aparentaría ser un fracaso evolutivo. Sin embargo, homeohidria y poiquilohidria son simplemente dos estrategias diferentes y complementarias en la conquista del medio terrestre, y la adopción de una u otra depende del tamaño del organismo. En palabras de Michael C. F. Proctor (1929-2017), el ecofisiólogo de Briófitos más importante de la historia, la homeohidria es óptima para tamaños grandes (mayores que unos pocos centímetros), mientras que la poiquilohidria es óptima para menores tamaños, como es el caso de los Briófitos (Proctor 2014). Esto significa que, sorprendentemente, los organismos poiquilohídricos competirán mejor que los homeohídricos, y acabarán por desplazarlos o dominar sobre ellos, en ciertos ambientes específicos (ver sección siguiente). Por lo tanto, la poiquilohidria tiene sus limitaciones, pero también sus ventajas.

En conclusión, cada organismo se ha especializado como ha podido en los ambientes que ha conseguido colonizar. Para ello ha utilizado diferentes combinaciones de estrategias y adaptaciones que no siempre han estado dirigidas a producir un gran crecimiento, sino a veces a crecer solo lo posible (o lo indispensable) en ambientes hostiles, para evitar de este modo la competencia. En todo caso, a lo largo de la evolución ha habido oportunidades para todos dentro de la gran diversidad de hábitats que ofrece la Biosfera de nuestro, todavía y a pesar de todo, maravilloso planeta.

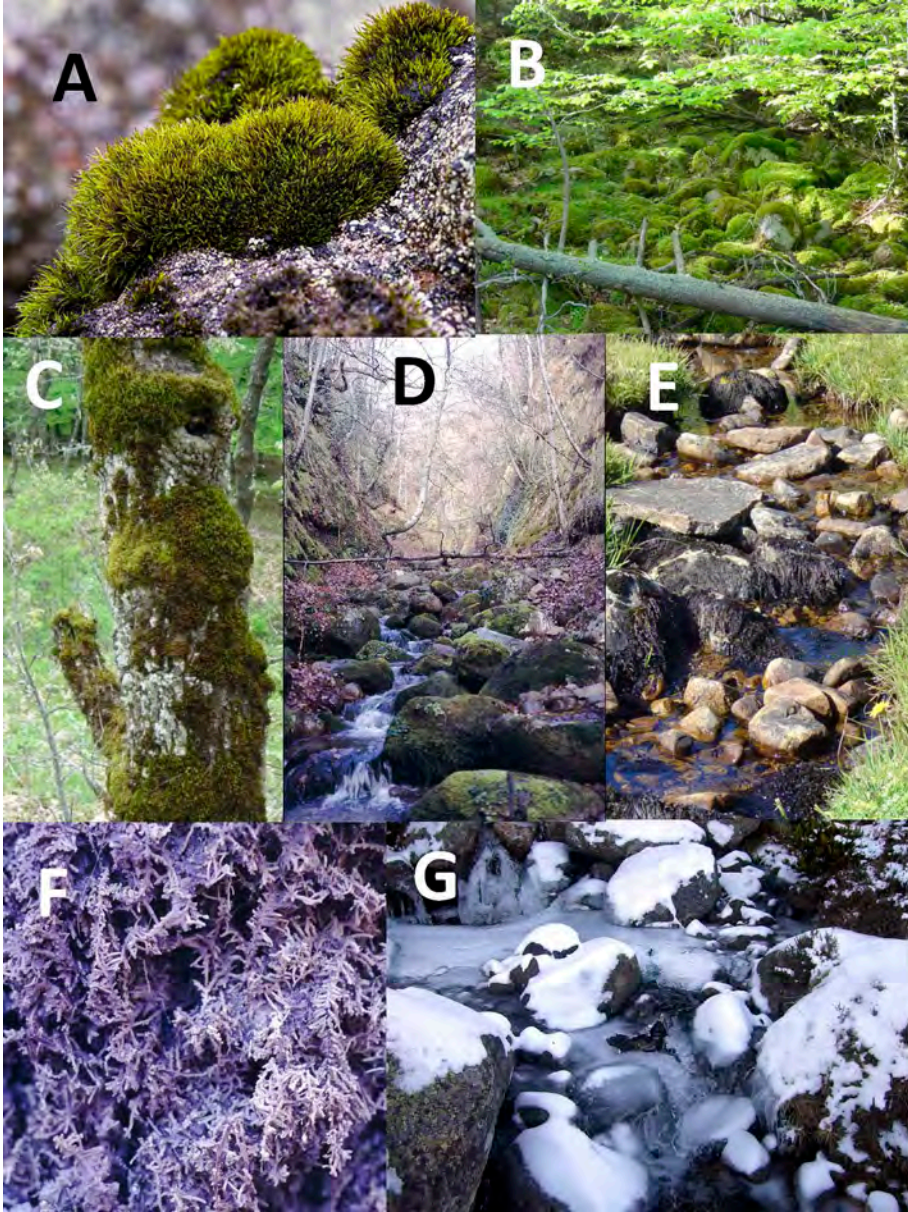
En este contexto, resulta imprescindible aludir a la amenaza que representa el cambio climático para las distintas formas de vida presentes en esta Biosfera diversa e inclusiva (Tuba et al. 2011, He et al. 2016, Bornman et al. 2019, Martínez Abaigar y Núñez Olivera 2019, Williamson et al. 2019). El cambio climático es un proceso que lamentablemente ha creado la humanidad, y combatir sus causas y mitigar cuanto antes sus efectos es una tarea tanto global como local, un compromiso de todos, pero especialmente de los poderes políticos y económicos. En muchas batallas previas entre ecología y economía, la clara ganadora ha sido la segunda, pero este nuevo reto tiene un sesgo diferente porque afecta a todo el planeta, es un problema globalizado como lo es la economía actual: solo tenemos una atmósfera para todos. Por ello, en la resolución de esta cuestión nos jugamos nuestro futuro y el de toda la Biosfera.

Dónde viven los musgos

Los musgos están presentes en la mayor parte de los ecosistemas terrestres y de agua dulce del planeta, desde las rocas de las montañas hasta los bosques, ríos y lagos. El único ecosistema vedado completamente a estas plantas es el mar, aunque existen musgos en los acantilados marinos y también en suelos salinos (Smith 1982). A pesar de su amplia distribución, los musgos rara vez son dominantes en los ambientes donde están presentes, debido a su peculiar equilibrio entre ventajas y limitaciones, que se han expuesto anteriormente y condicionan lógicamente su comportamiento ecológico. Por lo tanto, entre las diversas oportunidades que ofrece la Biosfera para las distintas formas de vida, ¿cuáles son las que han aprovechado los musgos? Como ya se ha comentado, prefieren colonizar ambientes adversos, donde pueden sacar partido a sus ventajas competitivas frente a otros organismos y, a la vez, minimizar sus limitaciones (Figura 9):

- Rocas desnudas que se secan fácilmente y donde no pueden penetrar las raíces de los cormófitos. De hecho, los musgos son los primeros co-

Figura 9. Algunos de los ambientes dominados por musgos: A, *Grimmia incurva* sobre rocas desnudas; B, rocas del sombrío interior de un hayedo, completamente colonizadas por diversos musgos; C, *Leucodon sciuroides* sobre la corteza rugosa de un roble; D, bloques rocosos en el cauce de un arroyo, cubiertos por varios musgos; E, masas del musgo acuático *Fontinalis antipyretica*, emergidas y deshidratadas en el estiaje; F, toba con *Palustriella commutata* completamente petrificada en carbonato cálcico; y G, un arroyo de montaña a 1.800 m de altitud en invierno, totalmente congelado en superficie pero con musgos (no visibles) creciendo debajo del hielo. Foto por cortesía de Des Callaghan (A).



lonizadores de este tipo de hábitat junto con los líquenes, y contribuyen a desarrollar los protosuelos donde se instalarán posteriormente otros organismos.

- Suelos de bosque donde apenas llega luz, que resulta filtrada por las hojas de todas las plantas que están por encima de los musgos. Ellos pueden crecer en este ambiente por su capacidad de hacer fotosíntesis con muy bajas intensidades luminosas, aunque entre los musgos hay especies que pueden estar adaptadas a diversas condiciones de radiación solar, tanto de sombra como de sol (Martínez Abaigar y Núñez Olivera 1998, Marschall y Proctor 2004).
- Profundidades de lagos. Este ambiente es uno de los más duros para la vida vegetal, por la escasez de luz, la temperatura fría y la gran presión hidrostática, aunque este último factor es contrarrestado por los musgos con su carencia de espacios aeríferos. A pesar de estas adversidades, se han llegado a encontrar musgos a 128 m de profundidad en lagos de Oregon y a 81 m en lagos antárticos (Ignatov y Kurbatova 1990, Wagner et al. 2000, Wagner y Seppelt 2006).
- Costras de suelos semidesérticos, que se humedecen con el rocío y se secan con los primeros rayos de luz del día, y que además soportan altas temperaturas e insolaciones. Este ambiente nos resulta ya familiar porque nos recuerda a las costras biológicas ordovícicas donde se piensa que surgieron los primeros musgos. En estos ambientes, algunos musgos son fugaces: brotan cuando hay algo de agua disponible, se extienden rápidamente y mueren en unos pocos días tras haber asegurado la siguiente generación mediante esporas o propágulos vegetativos. Por el contrario, otros musgos viven durante periodos largos en continuos ciclos de desecación-rehidratación (Belnap et al. 2007, Coe et al. 2014, Hui et al. 2015). Como curiosidad, Ekwealor et al. (2020) han descrito una curiosa comunidad de musgos compuesta por *Syntrichia caninervis*, *Tortula inermis* y *Bryum argenteum* viviendo bajo rocas de cuarzo semitranslúcidas en el desierto de Mojave. En

este ambiente, donde las temperaturas están amortiguadas y el agua de condensación es más disponible con respecto al suelo desnudo, estos musgos pueden crecer gracias a la escasa luz que se filtra a través de la roca.

- Cursos altos de ríos, que resultan ambientes hostiles por una especial combinación de factores adversos: la temperatura fría del agua (y a veces la congelación completa en invierno: Figura 9G), la escasez de nutrientes minerales, la alta radiación solar, el fuerte embate de la corriente en el deshielo y la posterior desecación durante el estiaje, etc. (Martínez Abaigar y Núñez Olivera 2013). En estos ambientes el dominio de los musgos es muy destacado.
- Cortezas de árboles en las que el agua se escurre tan rápido que casi ningún otro organismo puede aprovecharla (salvo los líquenes, muchas veces compañeros de vida de los musgos).
- Las turberas, humedales de carácter ácido donde las plantas deben soportar una permanente inundación (no siempre exenta de episodios de desecación) y, frecuentemente, deficiencias en minerales esenciales como nitrógeno y fósforo. Muchas turberas están dominadas por unos musgos muy particulares, los esfagnos, que pertenecen al género *Sphagnum* (Figura 8). Sus hojas poseen dos tipos de células, unas especializadas en la fotosíntesis, y otras muertas, huecas y porosas, que acumulan agua hasta multiplicar por 20 el peso del musgo en seco, por lo que este actúa como si fuese una esponja. Las partes apicales de los esfagnos mantienen el crecimiento global de la turbera, mientras que las basales se van descomponiendo progresivamente, formando la turba. Curiosamente, el ambiente anóxico y ácido de las turberas hace que la descomposición de la materia orgánica sea muy lenta, y esto es lo que ocurrió por ejemplo con el Hombre de Tollund, un cadáver con una soga al cuello que fue descubierto, perfectamente conservado, en una turbera danesa en 1952, y cuya muerte (supuestamente ritual) ocurrió hace más de 2.000 años (Glime 2018).

- La superficie de las hojas de otras plantas, especialmente en ambientes tropicales donde dichas hojas se mantienen mucho tiempo hidratadas porque condensan la humedad ambiental (Pócs 1982).
- Excrementos de animales, un hábitat muy particular donde se desarrollan los representantes de la familia Splachnáceas.
- Las tobas, formaciones calcáreas rezumantes donde los musgos se van petrificando a medida que se deposita sobre ellos el carbonato cálcico contenido en el agua (Pentecost y Zhang 2002).
- Zonas extremas del planeta, como las altas montañas, el Ártico y la Antártida, donde la vida vegetal se encuentra severamente limitada por el frío y la escasez de agua líquida. Sin embargo, y una vez más junto con los líquenes, son los musgos los principales organismos presentes (Geissler 1982, Longton 1982, Jägerbrand et al. 2011, Schroeter et al. 2012, Seppelt 2011, Bramley-Alves et al. 2014). Por ejemplo, Wang et al. (2019) encontraron *Bryum argenteum* a 5.500 m de altitud en el Tíbet, y La Farge et al. (2013), aprovechando la retirada de los glaciares canadienses por el calentamiento global, hicieron crecer musgos que llevaban enterrados en hielo más de 400 años.

Todo lo anterior pone de manifiesto, una vez más, la tolerancia de los musgos a ambientes extremos. En este sentido, también se puede añadir que un musgo, concretamente una especie de *Grimmia* procedente de los Alpes suizos, se ha utilizado con éxito en programas espaciales donde se ha comprobado, en experimentos de simulación, su tolerancia a las condiciones de temperatura, vacío y radiación ultravioleta de Marte (Huwe et al. 2019).

Pero no todo va a ser sufrimiento para los musgos. Además de los ambientes desfavorables donde son capaces de crecer, los musgos también se desarrollan profusamente en otros más propicios, como los bosques húmedos tropicales, donde confluyen la sombra y una elevada hume-

dad ambiental (Pócs 1982, Gradstein 1992). Pero no hay que viajar a los trópicos para encontrar una alta presencia y diversidad de musgos. En nuestras latitudes, los musgos de ciertos bosques, como los hayedos, muestran una gran belleza porque cubren rocas, suelos y troncos con un permanente color verde, y resultan muy llamativos para los aficionados a la Naturaleza.

La importancia ecológica de los musgos

En los ambientes donde habitan, los musgos cumplen funciones ecológicas muy importantes (Glime 2018):

- Al ser organismos fotosintéticos, y en consecuencia productores primarios, se encuentran en la base de las redes tróficas de los ecosistemas que habitan. En este sentido, en la tundra sirven de alimento, junto con los líquenes, a los grandes mamíferos árticos, como alces, renos y caribúes. Así mismo, aves y pequeños mamíferos (especialmente roedores) consumen musgos en muchos ecosistemas, y tienen predilección por las cápsulas jóvenes rellenas de esporas, que probablemente son más nutritivas (Figura 10).
- En ecosistemas tanto terrestres como acuáticos, y dado que pueden cubrir extensamente rocas y suelos, los musgos proporcionan refugio o alimento directo a muchos protozoos, artrópodos, gusanos, etc. Por ejemplo, resulta destacable que unos pequeños invertebrados, los Tardígrados (llamados “osos de agua” por su aspecto de gusano rechoncho) viven de manera exclusiva sobre musgos, y son fácilmente visibles cuando se examinan musgos al microscopio.
- Los musgos necesitan absorber CO_2 para la fotosíntesis, y por tanto contribuyen a retirar de la atmósfera uno de los principales gases responsables del cambio climático que sufre nuestro planeta. Evidentemente, tanto sus



Figura 10. Masa de *Polytrichum piliferum* con los pedicelos desnudos porque algún animal, posiblemente roedores o aves, se han comido las cápsulas.

tasas de fotosíntesis como su biomasa global son limitadas con respecto a las de los cormófitos, lo que reduce su papel cuantitativo en este proceso.

- Forman parte de los ciclos biogeoquímicos, y en este sentido almacenan gran cantidad de agua en los bosques y turberas, absorben nutrientes minerales del agua de lluvia y evitan que se pierdan por lavado, se descomponen cuando van muriendo para incorporarse a la materia orgánica del suelo, etc.
- Frenan la erosión de los suelos, ya que, por ejemplo, son de las primeras plantas en crecer después de los incendios (Figura 11).
- Favorecen la germinación de semillas al humedecerlas sin ahogarlas en el interior del fieltro que forman.
- Muchos pájaros y roedores utilizan musgos para construir sus nidos (Figura 12) y madrigueras, respectivamente.



Figura 11. A, regeneración de un tapiz del musgo *Funaria hygrometrica* tras un incendio en el parque de La Grajera (Logroño). B, detalle del gametófito y numerosas cápsulas de dicha especie.



Figura 12. Nido de pájaro construido con musgo. Foto por cortesía de María Jesús Cano.

Biodiversidad y conservación de los musgos

Se estima que existen unas 12.000 especies de musgos en todo el mundo, de las cuales aproximadamente 1.000 se encuentran en España (Guerra et al. 2006-2018, Albertos et al. 2018) y 336 en La Rioja (Martínez Abaigar et al. 2019). Estos números son muy destacados para un grupo vegetal considerado por algunos, hasta hace unas décadas, como un fracaso evolutivo. Si comparamos estas cifras con los cormófitos, las Angiospermas suponen alrededor de 300.000 especies en todo el mundo, 10.000 en España y 2.000 en La Rioja, es decir, números muy superiores. Sin embargo, las Gimnospermas solo son, respectivamente, 1.000, 24 y 14, y los Pteridófitos 13.000, 114 y 54, por lo que los Musgos representan un grupo de plantas muy relevante en términos de biodiversidad.

Después de décadas en el ostracismo, los musgos (y los Briófitos en general) se han incorporado a los inventarios de conservación de especies. En 1992 aparecen por primera vez en las directivas de la Unión Europea (Infante y Heras 2005), y desde entonces han tenido cierta presencia en la conservación de la flora del continente (Hodgetts et al. 2019). Con respecto a España, en 1994 se publicó el primer *Libro Rojo de los Briófitos de la Península Ibérica* (Sérgio et al. 1994), que incluyó los territorios de España peninsular y balear junto con Portugal, y que fue actualizado posteriormente (Sérgio et al. 2007). Más recientemente, se ha publicado un nuevo Libro Rojo de toda España en el que han

participado hasta 32 especialistas (Garilleti et al. 2012), y la Lista Roja de musgos contenida en este trabajo se ha renovado en dos ocasiones (Brugués et al. 2014, Sáez et al. 2019). Como resumen de estos estudios, 273 musgos de España peninsular y balear (puesto que Canarias tiene su propia Lista) se han catalogado dentro de alguna de las categorías de conservación de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza: una especie extinta (EX), 12 extintas regionalmente (RE), 29 en peligro crítico (CR), 33 en peligro (EN), 120 vulnerables (VU), 9 casi amenazadas (NT), 12 con preocupación menor pero a las que es necesario prestarles atención (LC-att) y 57 con datos insuficientes (DD). Esto supone aproximadamente el 30% del total de especies de musgos del territorio mencionado. A pesar de todos estos esfuerzos científicos, y de que en España se hallan 63 especies exclusivas o raras a nivel europeo o mundial, apenas existen medidas legislativas concretas y eficientes, nacionales o autonómicas, para proteger los musgos (Infante y Heras 2005, Infante et al. 2017, Albertos et al. 2018).

Las principales amenazas que sufren los Briófitos son consecuencia de las actividades humanas, que frecuentemente ocasionan la destrucción o alteración de sus hábitats típicos por diversas razones: cambios en el uso del suelo, contaminación (en sus más diversas manifestaciones), urbanización de espacios, construcción de infraestructuras, modificación de cursos de agua, extracción de agua del subsuelo, drenaje de zonas húmedas, erosión, deforestación, incendios, introducción de especies forestales exóticas, presión turística en áreas tradicionalmente libres de ella, apertura de pistas y otras prácticas forestales, uso de herbicidas, recolección ilegal, cambio climático y fenómenos meteorológicos extremos, etc. (Hodgetts et al. 2019). Curiosamente, otra de las amenazas locales es la introducción accidental de musgos exóticos, como *Campylopus introflexus*, que tiene una gran capacidad competitiva y puede por tanto poner en riesgo a las especies autóctonas (Hassel y Söderström 2005).

Capítulo aparte merece en España y otros países la amenaza global que supone para los musgos la recolección abusiva que se hace en la época navideña para adornar los tradicionales nacimientos (Martínez Abaigar y Núñez Olivera 2004, León y Ussher 2005, Lara et al. 2006). Aunque generalmente se recolectan especies comunes y abundantes, se retiran de la Naturaleza muchos kilos de musgo que tardarán décadas en volver a crecer (Muir et al. 2006, Peck 2006). Esta práctica cuestiona cada vez más la conciencia ambiental actual, y debería abandonarse cuanto antes. Además, muchos musgos acaban en la basura después de las fechas navideñas, otro mayúsculo error puesto que los musgos conservan su color verde durante años y se pueden reciclar sin problema. Pensemos, por otra parte, que los caminos y montañas de Belén no estaban tapizados por esas espectaculares alfombras de grandes musgos, sino más bien todo lo contrario: tan sólo diminutas especies prácticamente invisibles a nuestros ojos, típicas de las zonas semidesérticas de Oriente Próximo, podrían salpicar ralmente los arenales y las rocas. ¿Por qué no confeccionar nacimientos alternativos utilizando materiales que no pongan en riesgo a nuestros musgos? Seguro que con piedras, arena, serrín, tronquitos secos y otros componentes reciclables se recrearía mucho más fielmente el paisaje de Belén.

Las medidas que pueden implementarse para la conservación de los musgos son múltiples y afectan a instituciones y gobiernos a todos los niveles (desde las organizaciones mundiales a las entidades locales, pasando por los gobiernos europeo, nacional y autonómicos): elaboración de Listas Rojas efectivas (lo que incluye la investigación pormenorizada de las especies-diana y el seguimiento de sus poblaciones), prohibición o regulación de su recolección, creación de microrreservas, conservación *ex situ*, cultivo controlado para la reintroducción, usos racionales de los suelos (agrícolas, industriales, urbanos, etc.), adecuación de las prácticas forestales para evitar el riesgo de desaparición de especies, protección (y en su caso restauración) de hábitats favorables para las especies-diana,

inclusión de los musgos en los procesos de evaluación de impacto ambiental, campañas de educación ambiental (León y Ussher 2005) y, en general, una mejor conservación de la Naturaleza y su biodiversidad. Hay que pensar que la extinción de una especie, sea musgo o cualquier otro organismo, representa una merma irreemplazable no sólo en sí misma, sino también para el resto de organismos relacionados ambientalmente con el desaparecido. Además, no sólo se pierde un genotipo determinado e irrepetible, sino que también se pierden (si pensamos egoístamente en un mundo centrado en el ser humano) todos los usos que podríamos haberle dado, desde extraer un compuesto medicinal capaz de curar enfermedades hasta utilizar su genoma para conseguir cultivos alimenticios más eficientes.

Los musgos en La Rioja

Las primeras citas documentadas de musgos riojanos datan de principios del siglo XIX y se deben a un trabajo general, referido a toda España (Lagasca et al. 1802). En él se incluyen unas pocas especies comunes de San Millán de la Cogolla (*Polytrichum juniperinum*, *Polytrichum piliferum*) y Logroño (*Isothecium myosuroides*). Curiosamente, estas especies fueron recolectadas por Joseph del Pozo y Luis Neé, no por los autores del trabajo, lo que merecería mayor investigación sobre las expediciones botánicas y briológicas que fueron pioneras en nuestra región. A lo largo del siglo XIX se suceden algunas citas más, pero escasas, y hay que esperar hasta el último tercio del siglo para encontrar el primer trabajo sólido sobre los musgos riojanos, el realizado por el Dr. Ildelfonso Zubía Icazuriaga (1819-1891) como parte de su *Flora de La Rioja*. Este trabajo se publicó póstumamente ya entrado el siglo XX gracias a los esfuerzos de su nieto José María Zubía, a pesar de ciertas vicisitudes explicadas en una nota introductoria (Zubía Icazuriaga 1921). En esta obra se recogen citas de alrededor de 75 musgos procedentes de localidades riojanas (Logroño, Viguera, Nieva de Cameros, El Rasillo de Cameros, Santo Domingo de la Calzada y Ezcaray), junto con otras especies de Panticosa (Huesca) y Urberuaga (Vizcaya), dos balnearios que al parecer visitaba Zubía. Este trabajo contiene diversos errores de identificación en las especies, quizá provocados por la propia dificultad de este proceso en aquella época, por lo que las aportaciones de Zubía fueron reevaluadas por Martínez Abai-

gar y Núñez Olivera (1996). Estos autores identificaron 125 especies en el material de Zubía, que todavía se conserva mayoritariamente, repartido por legación testamentaria entre el Real Jardín Botánico de Madrid, la Facultad de Farmacia de la Universidad Complutense de Madrid, y el Instituto Sagasta de Logroño, donde Zubía fue catedrático, vicedirector y director (Martínez Abaigar y González Bueno 1991, Martínez Abaigar 1997a, 1997b).

Después del trabajo de Zubía, fue Antonio Casares Gil (1871-1929), el mayor especialista de Briófitos de su época en España, quien citó alrededor de 70 especies de musgos riojanos, principalmente de la Sierra de Cameros (Casares Gil 1915). En este estudio no queda constancia clara de que Casares Gil explorase La Rioja, ya que la mayor parte de sus citas están basadas en recolecciones procedentes de Ortigosa de Cameros y atribuidas al botánico belga Auguste Tonglet (1864-1936). Y aquí hay que hacer un inciso obligatorio para corregir este aspecto y reconocer el trabajo de Melchor Vicente (1870-1954) en relación con estas recolecciones, ya que fue él quien realmente las hizo. Melchor Vicente fue un turolense que ejerció de maestro en Ortigosa de Cameros durante décadas, dejando una honda huella en la región, y cuyas inquietudes abarcaban no sólo la botánica sino también la geología y la arqueología, disciplinas en las que efectuó importantes contribuciones (De Jaime Lorén y De Jaime Ruiz 2018). Lamentablemente, a muchos nos habían pasado desapercibidas sus iniciales (M.V.) al final del trabajo donde se recogían las 77 especies de Ortigosa de Cameros que (esto sí) identificó Tonglet (Vicente 1906). También se deben a Melchor Vicente las tres recolecciones de musgos que publicó Casares Gil en la misma época (Casares Gil 1905). Por lo tanto, la labor de este maestro rural resulta muy destacable en la historia de los musgos riojanos. Con respecto a las identificaciones de Tonglet, sería imprescindible (como se hizo con el material de Zubía), revisarlas a la luz de los conocimientos actuales, puesto que citó algunas especies que no se han vuelto a encontrar en La Rioja, a pesar de los muestreos rea-

lizados en el mismo o similares territorios (Casas 1975, Casas et al. 1981, Gil y Guerra 1985, Martínez Abaigar et al. 1985, 2019, Martínez Abaigar y Ederra 1992). En particular, debería confirmarse la presencia en La Rioja de *Distichium capillaceum*, *Fissidens osmundoides*, *Myurella julacea*, *Nec-keria menziesii* y *Plagiopus oederianus*. Esta labor parece difícil porque, a pesar de numerosos esfuerzos, no se ha conseguido encontrar el material original recolectado por Melchor Vicente e identificado por Tonglet.

Después del oscuro periodo de varias décadas que atravesaron tanto la ciencia como la sociedad españolas en la etapa central del siglo XX, fue en los años 70 y 80 de dicho siglo cuando se recuperó la actividad briológica en La Rioja. La principal impulsora de esta labor, extensible a toda España, fue la Dra. Creu Casas (1913-2007), catedrática de Botánica en la Universidad Autónoma de Barcelona desde 1971 hasta su jubilación en 1983, y posteriormente profesora emérita. La Dra. Casas (así era conocida y respetada por todos los briólogos ibéricos) mantuvo siempre una intensa actividad investigadora hasta su fallecimiento a los 94 años, y representó no sólo una científica clave para el avance y consolidación de la briología en España, sino también una figura decisiva para la visibilidad femenina en la Botánica del país, ampliamente copada por hombres. Su carácter decidido, su maestría botánica y su amable disposición para la colaboración, le valieron el respeto de todos sus colegas, y su ejemplo, dedicación y enseñanzas llegan hasta nuestros días, a través tanto del recuerdo de su imborrable personalidad como de su minucioso trabajo de campo y laboratorio, lógicamente cristalizado en sus publicaciones (Duran 2004).

A partir de las exploraciones de la Dra. Casas en La Rioja (Casas 1975, Casas et al. 1981), el desarrollo de la briología en nuestra región nunca se ha detenido, y continuamente se mencionan nuevos hallazgos de musgos hasta alcanzarse en la actualidad las 336 especies (Martínez Abaigar et al. 2019). Este número representa aproximadamente la tercera parte de las citadas en España, lo que resulta muy destacable si se considera

que la superficie de La Rioja apenas supone una centésima parte de la española. La variedad geográfica y ecológica de nuestra región es la causante de esta notable biodiversidad de musgos, aplicable también a otros grupos de plantas. Claramente, las zonas más muestreadas han sido las sierras del cuadrante sudoccidental, pero es necesario estudiar más detenidamente otras áreas muy poco exploradas, como toda la parte oriental de la región, de carácter más mediterráneo y seco, que entronca con las Bardenas y los Monegros. En conjunto, y a pesar de la intensa labor ya realizada, La Rioja dista de haberse agotado desde el punto de vista naturalístico briológico, y todavía guarda importantes tesoros muscíneos que esperan ser descubiertos.

Entre los musgos riojanos, algunos resultan verdaderamente llamativos. Por ejemplo, *Saelania glaucescens*, un raro musgo que en España sólo se conoce de los Pirineos y la Sierra de Cameros (Martínez Abaigar et al. 1985), recibe esta denominación por el color glauco de sus hojas, casi único entre los musgos (Figura 13). Así mismo, *Hookeria lucens* es un musgo tan raro como bello. Se ha hallado también en la Sierra de Cameros (Martínez Abaigar y Ederra 1992), y su nombre alude a la coloración que lo caracteriza, verde amarillenta con un brillo muy particular (Figura 14).

En relación con los aspectos de conservación, en la Lista Roja de musgos de Brugués et al. (2014) se hallan en La Rioja 4 musgos vulnerables (*Andreaea mutabilis*, *Calliergon cordifolium*, *Pohlia obtusifolia* y *Sphagnum squarrosum*: Figura 8B), además de una especie casi amenazada (*Mnium spinulosum*), otra que exige atención (*Grimmia caespiticia*) y otra con datos insuficientes (*Ulota hutchinsiae*). Todas estas especies se han encontrado en las sierras del Sistema Ibérico Norte (Cameros, Cebollera, Demanda y Urbión), una zona que se ha declarado Área Importante para Briófitos (Garilleti et al. 2012) y que constituye la zona con mayor biodiversidad briológica de La Rioja. La importancia de estas sierras radica en que conectan biogeográficamente las cadenas montañosas del norte



Figura 13. *Saelania glaucescens*, un raro musgo que en España sólo se encuentra en los Pirineos y la Sierra de Cameros. Se observa el color glauco de sus hojas, a lo que alude el nombre de la especie. Foto por cortesía de Stepán Koval.



Figura 14. *Hookeria lucens*, un musgo con un brillo muy peculiar, propio de taludes ácidos en arroyos. Foto por cortesía de Stepán Koval.

de la Península Ibérica (especialmente la Cordillera Cantábrica y los Pirineos) con las del centro (Sistema Central) y sur (por ejemplo, Sierra Nevada). En consecuencia, muchos musgos que se conocían de estas últimas montañas, tradicionalmente más exploradas que el Sistema Ibérico, acaban por aparecer en éste cuando se estudia más intensamente. De las especies anteriores, resulta especialmente importante *Pohlia obtusifolia* (Figura 15), puesto que la población hallada en las rocas silíceas de los Picos de Urbión (Martínez Abaigar et al. 1997c: Figura 15) representa la única localidad ibérica de esta especie (Garilleti et al. 2012).

Hasta el momento, no se ha documentado en La Rioja la extinción de ningún musgo, aunque por ejemplo se daba por completamente desaparecido al acuático *Fontinalis hypnoides*. Esta especie debía crecer abundantemente en ríos, arroyos y acequias de todo el valle riojano (incluido el Ebro) a finales del siglo XIX, ya que existen varias muestras recolectadas por el Dr. Zubía en esa época (Martínez Abaigar y Núñez Olivera 1996). Sin embargo, no se volvió a encontrar hasta 2001, más de un siglo después. Además, el hallazgo se realizó en un barranco de la zona de Canales de la Sierra (Martínez Abaigar et al. 2019), un lugar mucho menos presionado ambientalmente que la zona de valle, cuyos cauces de agua han sido intensamente intervenidos y contaminados desde la época del Dr. Zubía. Otro aspecto preocupante en la región es la progresión del musgo invasor *Campylopus introflexus*, que puede comprometer el desarrollo de especies autóctonas en las primeras etapas de colonización de suelos desnudos (Martínez Abaigar et al. 2019).

En La Rioja no existe todavía ninguna medida legislativa específica de protección de musgos, excepto las relacionadas con la protección global de determinados espacios naturales, como el Parque Natural de Sierra Cebollera. Tampoco existe una Lista Roja de musgos, cuya elaboración y seguimiento serían importantes para conservar la biodiversidad de estas plantas a nivel regional.

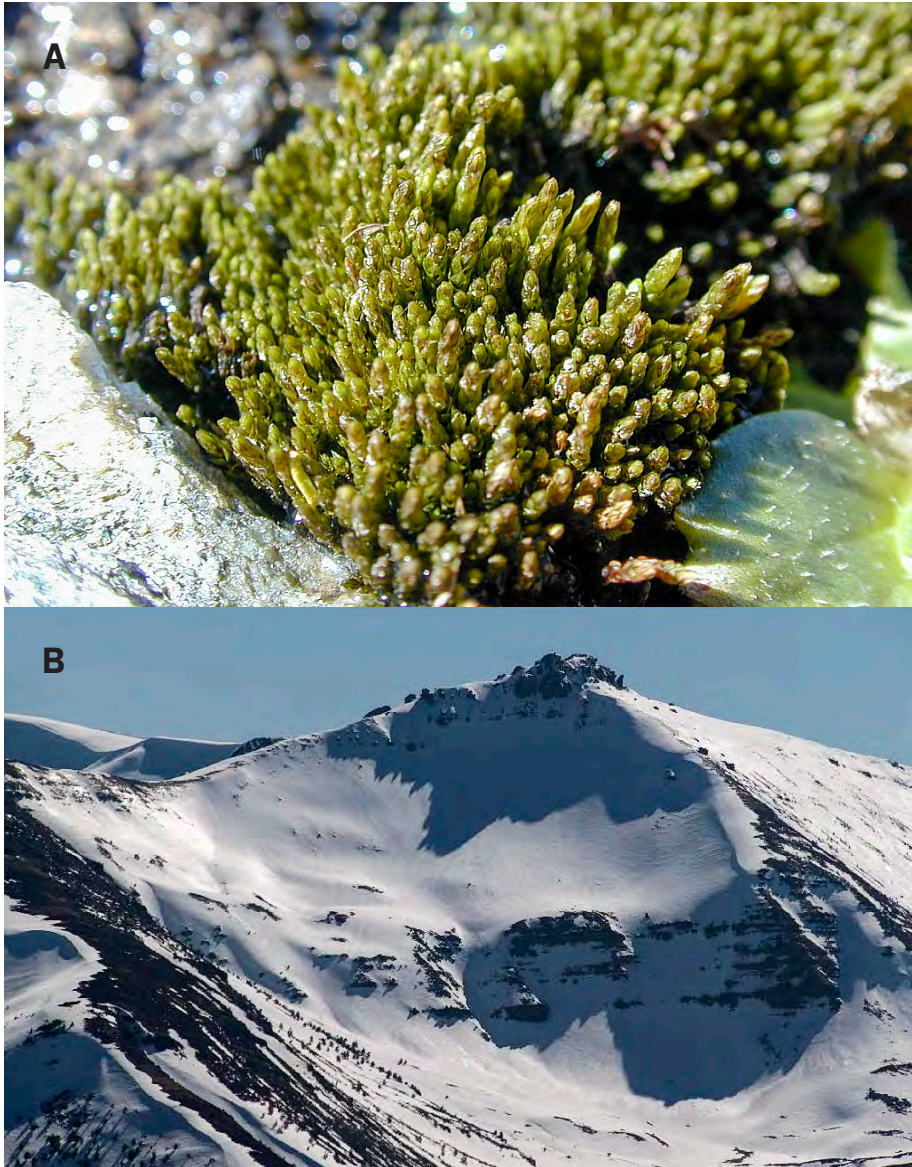


Figura 15. A, *Pohlia obtusifolia*, uno de los cuatro musgos con categoría de conservación Vulnerable que se encuentran en La Rioja. B, las rocas silíceas del Pico de Urbión (2.228 m) es el lugar donde se halla la única población conocida de esta especie en la Península Ibérica. Fotos por cortesía de Michael Lüth (A) y Andrés Ruiz Bastida (B).

Los (a veces curiosos) usos de los musgos

Una de las preguntas más frecuentes que el público en general, incluidos los amigos, le formula a un briólogo es: ¿para qué sirven los musgos? La pregunta, en realidad, es fácil de contestar con otra pregunta: ¿tienen que servir para algo? Pero quizá este cruce de interpelaciones se podría interpretar como un acto de arrogancia, y por eso resulta más recomendable, educativo e interesante intentar explicar los usos de los musgos (Glime 2018). El primero de ellos se ha expuesto anteriormente, y es su importancia ecológica como productores primarios y mitigadores del cambio climático, en línea con el concepto relativamente moderno de los “servicios ecosistémicos” que presta la Naturaleza en beneficio de la humanidad. Aparte de esto, los usos de los musgos son limitados en comparación con los de otras plantas. En particular, los musgos no se utilizan en la alimentación humana, por su textura fibrosa, escasa digestibilidad, pequeño valor calórico y sabor poco apetecible (fundamentalmente, a hierba). No obstante, se han encontrado fragmentos de musgos en el tubo digestivo de la famosa momia hallada en los hielos alpinos del Tirolo en 1991, a la que se denominó Ötzi por el valle concreto donde apareció (Dickson et al. 2019). La momia, de cinco milenios de antigüedad y notablemente bien conservada, correspondía a un hombre de unos 45 años de edad que probablemente murió asesinado, y no se ha podido determinar con seguridad si ingirió los musgos deliberadamente o por casualidad. Sin embargo, otros usos de los musgos son más sólidos y están muy documentados.

Los musgos más utilizados por la humanidad son los esfagnos de las turberas (Figura 8). Como se ha dicho, la turba es un tipo de carbón formado por las partes muertas y parcialmente carbonizadas de los esfagnos. La extracción de la turba como combustible es una actividad milenaria en los lugares donde las turberas son abundantes, principalmente las zonas septentrionales de Norteamérica, Europa y Asia. Así mismo, se debe a la turba el aroma característico del whisky escocés, ya que tradicionalmente se utiliza este combustible para secar la malta utilizada en su elaboración. Además de su uso como combustible, la turba es un importante sustrato para el crecimiento de las plantas, sola o mezclada con suelo mineral, por su capacidad para absorber agua y retener nutrientes (ya se dijo anteriormente que los esfagnos actúan como esponjas). En este sentido, también los esfagnos en fresco tienen una gran utilización en horticultura como semilleros, sustratos para el cultivo de plantas ornamentales como orquídeas, revestimiento de tutores para plantas trepadoras, etc. Estas actividades no están exentas de preocupantes implicaciones ambientales por la cantidad de esfagnos que se retiran de la Naturaleza y la posible destrucción de las turberas. Estos fenómenos se están intentando resolver con el cultivo artificial de esfagnos y la explotación sostenible de las turberas en distintas partes del mundo, como Chile, Nueva Zelanda o varios países de Europa (Díaz y Silva 2012, Pouliot et al. 2015, Wichmann et al. 2020).

Algunos de los usos hortícolas de los esfagnos son extensibles a otros musgos, procedentes especialmente de bosques. Como ocurre con los esfagnos, la recolección con estos fines resulta un grave problema. Por ejemplo, sólo en el estado de Oregon, en el noroeste de los Estados Unidos, se estima que se extraen anualmente 750.000 kg de musgo, de los cuales las dos terceras partes son ilegales (Muir et al. 2006, Peck 2006).

La jardinería es otra de las actividades donde se utilizan musgos, especialmente en países orientales como Japón, donde existen jardines



Figura 16. Uso de musgos como “césped” en los jardines del templo Ninna-ji en Kioto (Japón). Foto por cortesía de Ricardo Garilleti.

convencionales cuyo “césped” está hecho de una alfombra continua de musgo (Figura 16). Su mantenimiento es mucho más ecológico que el de los céspedes convencionales, puesto que no hace falta el riego dada la tolerancia a la desecación de los musgos. Así mismo, en Oriente existe un tipo de jardinería que aprovecha los musgos en la confección de paisajes en miniatura sobre bandejas o dentro de recipientes de vidrio. En este arte floral se utilizan musgos de distintos tamaños, formas de crecimiento y tonalidades de verde para simular pequeños árboles, césped y otros elementos. También se pueden combinar piedras, arena, líquenes, flores secas, figuras animales, bonsáis, etc. En España, un uso parecido es la decoración de los nacimientos navideños, a la que ya se ha aludido anteriormente.

En relación con algunos aspectos de la horticultura y la jardinería, como en campos de golf, invernaderos o viveros, puede ocurrir que el

crecimiento de los musgos sea indeseado y, en consecuencia, se intentan eliminar como si fueran malas hierbas, aplicando herbicidas o métodos mecánicos (Borst et al. 2010). De hecho, en los comercios especializados existen preparados antimusgo, formados generalmente por diversas sales inorgánicas (sulfatos de amonio y de hierro, así como sales de magnesio y boro), por lo que actúan también como abono.

La creciente conciencia ecológica del sector de la edificación está haciendo que la utilización de musgos en la construcción sea cada vez más común en todo el mundo (Garabito et al. 2017, Bakatovich y Gaspar 2019). Esta actividad tiene su origen en países orientales y zonas con climas extremos como Escandinavia, donde el musgo es un material barato (en realidad gratuito en muchos lugares todavía) y sencillo de obtener. Los musgos pueden servir como sustitutos de las plantas vasculares en fachadas y cubiertas verdes de edificios, aprovechando algunas de sus características ecofisiológicas como su tolerancia a factores adversos, capacidad de reviviscencia y gran retención de agua. También se usan cada vez más en una actividad clásica en países árticos como es la construcción de “tejados verdes”, ya que tienen una gran capacidad aislante (Cruz de Carvalho et al. 2020). El auge de los musgos en jardinería y construcción ha provocado el desarrollo de empresas especializadas en el cultivo y suministro de musgos en alfombras u otros formatos de crecimiento (ver por ejemplo <https://www.mountainmoss.com>), lo que representa una gran ventaja ecológica puesto que no se depreda la Naturaleza para conseguir este tipo de material.

La variedad de compuestos bioquímicos producidos por los musgos permite también utilizar sus extractos en la elaboración de perfumes. Parecen ser más adecuados para proporcionar persistencia y constituir las notas bajas o de fondo, la base aromática, de un perfume. En realidad, la mayor parte de los musgos tienen un aroma húmico (a tierra, a suelo de bosque) y eso parece ser lo que buscan en ellos los diseñadores de perfu-

mes. No obstante, algunas denominaciones en esta industria son equívocas, ya que por ejemplo se habla de un componente llamado “*oak moss*” (“musgo de roble”) que seguramente se refiere a un líquen, quizá porque al público en general no le resulta fácil diferenciar líquenes y musgos. Resulta así mismo sorprendente que en enología exista un componente aromático llamado “notas de musgo”.

Los musgos tienen curiosos usos etnográficos como elementos decorativos, productos de higiene (como pañales y compresas, por su poder absorbente), relleno de colchones y almohadas, e incluso apósitos para heridas (para ello se usaron por ejemplo esfagnos, por su capacidad tanto absorbente como antiséptica). Los usos decorativos se han conservado hasta la actualidad para recubrir cajas o vasijas, diseñar joyas (introducir “musgo” y “joya” en un buscador de internet puede conducir a verdaderas maravillas), etc. Otro uso insospechado de los musgos tiene lugar en el ámbito forense, donde han servido para resolver algunos casos judiciales, por ejemplo mediante la datación de un cadáver por el crecimiento de musgo sobre sus restos, o la identificación morfológica o molecular de fragmentos de musgo adheridos al calzado del sospechoso (Virtanen et al. 2007, Margiotta et al. 2015).

Finalmente, el uso de los musgos como vestimenta o disfraz tiene dos asombrosos ejemplos en el mundo. Por una parte, en la procesión del *Corpus Christi* de Béjar (Salamanca), desfilan cada año unos personajes ataviados completamente con musgo, y llamados por esta razón “hombres de musgo” (Martínez Abaigar y Núñez Olivera 2001b: Figura 17). Esta tradición se mantiene al menos desde 1397 y entronca con una leyenda datada en los tiempos de la Reconquista, hacia el siglo XI. Cuenta esta leyenda que un grupo de cristianos se cubrieron de musgo para tomar la ciudad, que estaba en poder de los musulmanes. Amparados en la noche con este disfraz, penetraron dentro de las murallas y tras una encarnizada batalla consiguieron su propósito. A estas figuras se les



Figura 17. Varios “hombres de musgo” ataviados con sus indumentos en el convento de San Francisco de Béjar (Salamanca), dispuestos para desfilan en la procesión del Corpus Christi. Foto por cortesía de Eloy Díaz Redondo.

denominaba antiguamente “osos”, “salvajes” o “monstruos”, todo ello debido a su fiero aspecto. Casi en el otro extremo del mundo, concretamente en Papúa Nueva Guinea, existen otros “hombres de musgo” que también utilizan la misma vestimenta para representar a los espíritus del bosque en celebraciones tradicionales (Jordan 2012). Y es que los usos de los musgos nunca dejarán de sorprendernos.

Los musgos en la medicina y la biotecnología

Los usos medicinales etnográficos de los musgos se remontan a la antigua China, India y las tribus de nativos norteamericanos (Glime 2018). Un total de 40 musgos forman parte de fórmulas magistrales tradicionales contra diversas enfermedades infecciosas (cistitis, neumonía, tuberculosis), cardiovasculares y nerviosas, así como para el tratamiento tópico de quemaduras, heridas y fracturas. Otros usos medicinales antiguos son simplemente mitos basados en la doctrina de las signaturas, como el uso del musgo *Fontinalis antipyretica* contra la fiebre por el mero hecho de que habita en aguas frías.

Desde una perspectiva moderna, se conocen más de 1.000 metabolitos diferentes en los musgos, y muchos de ellos tienen propiedades bioactivas (Martínez Abaigar y Núñez Olivera 2020). Entre esta diversidad de metabolitos se encuentran terpenoides, compuestos fenólicos, alcaloides, lípidos, polisacáridos y aminoácidos especiales (Asakawa et al. 2013). Algunas aplicaciones de estos compuestos que han sido demostradas en medicina, biotecnología o agricultura, son las siguientes:

- Diversos terpenoides (pineno, octanona, eicosano y momilactonas) de *Bryum argenteum* e *Hypnum cupressiforme* (Figura 18) tienen actividad antibacteriana.



Figura 18. *Hypnum cupressiforme*, un musgo frecuente y abundante en latitudes medias, con uso en medicina y biomonitorización. Foto por cortesía de Des Callaghan.

- Las momilactonas son también citotóxicas frente a varias líneas de células cancerosas humanas, y antifúngicas frente a hongos patógenos de cultivos. En conjunto, estos compuestos parecen ser los más interesantes hallados en musgos, aunque sus posibles efectos secundarios se deben investigar más.
- El compuesto fenólico atranorina tiene propiedades antifúngicas frente a hongos dermatofitos.
- Diversos compuestos, como el tocoferol, la vitamina B2, derivados fenólicos (luteolinas, apigeninas, ácidos hidroxicinámicos), carotenos y xantofilas, son reconocidos antioxidantes y se pueden usar como suplementos dietéticos.
- Los derivados fenólicos también se han ensayado como filtros protectores frente a la radiación ultravioleta.

- Algunos ácidos grasos se han utilizado como insecticidas frente a larvas de gorgojos.
- En ciertas especies musgos se encuentran altas cantidades de ácidos grasos poliinsaturados de tipo omega-3 u omega-6, que son esenciales en la dieta humana (Beike et al. 2014).

La explotación de musgos nativos como fuente de metabolitos interesantes choca con el pequeño tamaño de los musgos y su crecimiento relativamente escaso, por lo que es difícil conseguir suficiente biomasa para extraer las cantidades necesarias del metabolito. Además, se pueden plantear problemas ambientales y legales para la recolección de material en la Naturaleza, especialmente si las especies necesarias están protegidas de alguna manera. Para evitar todos estos inconvenientes y poder producir a escala comercial la cantidad necesaria del compuesto-diana, se están desarrollando rutas de síntesis química en laboratorio, así como métodos de cultivo y biotecnológicos. Por una parte, estos métodos implican el uso de fotobiorreactores (Figura 19) y el perfeccionamiento de las condiciones de cultivo para aumentar tanto la cantidad de biomasa producida como la concentración de los compuestos en el musgo. Así mismo, la biotecnología abre la puerta al diseño de líneas transgénicas de especies modelo con genoma conocido, como *Physcomitrella patens*, que sobreexpresan determinados genes para aumentar la eficiencia del proceso. Además, también se puede utilizar el propio musgo como biorreactor o “granja molecular”, transfiriéndole los genes apropiados para producir sustancias farmacéuticas valiosas. Así se están fabricando ya proteínas recombinantes humanas, anticuerpos monoclonales, factores de crecimiento endotelial vascular, factores de coagulación, eritropoyetina, etc., útiles en el tratamiento de diversas enfermedades (Decker et al. 2014, Top et al. 2019, Decker y Reski 2020). Éste es un campo de investigación incipiente, pero en el cual se está progresando rápidamente. De hecho, ya existen empresas involucradas en nuevos desarrollos de bioingeniería en musgos, como Greenovation (<http://www.greenovation.com>) y Eleva

(<https://www.elevabiologics.com>), cuyo origen radica en los propios grupos de investigación y universidades donde se realizan los estudios. Los musgos son organismos ideales en este ámbito innovador, puesto que su gametófito haploide se puede modificar genéticamente con mayor facilidad que en el caso de los esporófitos de los cormófitos.



Figura 19. Fotobiorreactor utilizado para hacer crecer musgos con usos biotecnológicos.

Los musgos como biomonitores de contaminación y cambios ambientales

El proceso de conseguir y conservar la calidad ambiental del aire, el suelo y el agua debe estar basado en unos métodos de vigilancia y control. Los indicadores clásicos son análisis fisicoquímicos, pero éstos representan sólo el estado de un sistema en un momento puntual, además de que a veces son poco extensibles a zonas amplias (como las rurales) y, en todo caso, no miden los efectos sobre los organismos. Por estas razones, es aconsejable complementar estos métodos con otros de tipo biológico, que integren las variaciones temporales de la calidad del ambiente, permitan disponer de una información con una resolución espacial precisa, evalúen los efectos sobre los organismos y estén en línea con la sensibilidad social. Es ahí donde entran los bioindicadores y biomonitores. La bioindicación es un método más bien cualitativo, mientras que la biomonitorización es más cuantitativa, y se basa en procesos de bioacumulación, alteraciones fisiológicas o biomarcadores. Por consiguiente, un bioindicador o biomonitor se puede definir sencillamente como un organismo que mide la calidad ambiental y el nivel de contaminación de un medio, y puede ser de muy diversa naturaleza (protozoos, macroinvertebrados, aves, algas, musgos, otras plantas, etc.).

La utilización de musgos como bioindicadores y biomonitores de contaminación parte posiblemente de una locura científica, al menos parcialmente. En la década de los 60 del siglo pasado, algunos briólogos

comenzaron a preguntarse por los efectos de la contaminación atmosférica sobre los musgos, y se dieron cuenta de dos cosas: que muchas especies desaparecían de las ciudades y los núcleos industriales, y que mostraban daños evidentes cuando se exponían a los contaminantes (LeBlanc y Rao 1966, Gilbert 1968, entre otros). El empeño de estos pioneros, rayano con la locura porque en aquellos tiempos era inconcebible investigar en los musgos más allá de la simple curiosidad botánica, fue desarrollando paulatinamente métodos para evaluar dichos daños y relacionarlos con la concentración de los contaminantes en el medio. Y se comprobó que el invento funcionaba (Rühling y Tyler 1970). Desde entonces han sido muchos los estudios de bioindicación y biomonitorización que se han realizado: 1) investigando en toda clase de ecosistemas terrestres y acuáticos para cubrir la contaminación del aire, del suelo y del agua; 2) utilizando muy diversos métodos (composición florística, estructura de las comunidades, contenido de contaminantes en el musgo, localización celular de estos contaminantes, uso de musgos nativos y trasplantados, utilización de muestras de herbario para analizar los cambios temporales, etc.); y 3) aplicando estos métodos a todos los contaminantes imaginables: metales pesados, metaloides, flúor, dióxido de azufre, óxidos de nitrógeno, lluvia ácida, ozono, polvo, contaminantes orgánicos (dioxinas, hidrocarburos, PCB, HCH, PAH, PBD, TBT, antibióticos), materia orgánica difusa en el medio acuático, eutrofización, compuestos radiactivos, etc. (Aboal et al. 2010, Harmens et al. 2013, 2015, Debén et al. 2015, Gecheva et al. 2014, Fernández et al. 2015, Aboal et al. 2020, Decker y Reski 2020). También se han investigado contaminaciones de tipo físico, como campos magnéticos, el calor o la radiación ultravioleta y, dado que los musgos acumulan oro, plata y otros elementos valiosos, también han resultado útiles en prospecciones mineras. Las especies utilizadas han sido diversas, principalmente *Hypnum cupressiforme* (Figura 18), *Pleurozium shcreberi*, *Hylocomium splendens*, *Pseudoscleropodium purum*, esfagnos y, en el medio acuático, *Fontinalis antipyretica*.

Los musgos tienen algunas ventajas para su uso como biomonitores en relación con otras plantas: su simplicidad estructural favorece un contacto más directo con los contaminantes y facilita la acumulación de éstos; se puede establecer una relación cuantitativa entre la concentración del contaminante en el medio y en el musgo (Aboal et al. 2020); muchas especies son perennes, lo que permite el muestreo durante todo el año; son abundantes y tienen una amplia distribución; son fácilmente muestreables; son económicos puesto que su utilización no requiere grandes infraestructuras; pueden aplicarse a contaminantes muy diversos; y resultan adecuados para hacer trasplantes (“*moss-bags*”) si la zona de estudio carece de musgos. Como consecuencia de todo lo anterior, el uso de musgos como bioindicadores y biomonitores de diversos tipos de contaminación se ha extendido por todo el mundo, aunque se utilizan de una manera especial en la biomonitorización de metales pesados en Europa (Frontasyeva et al. 2020).

En el caso de España, la legislación aplicable sobre calidad ambiental surge de una directiva europea (Directiva Marco 2008/50), desarrollada a nivel nacional por el Real Decreto 102/2011. Esta legislación establece que se debe hacer una evaluación preliminar de la calidad del aire de los territorios, una zonificación en función de esa calidad, un seguimiento y evaluación posterior, y además se debe proporcionar una información actualizada sobre la calidad del aire a las instituciones y al público en general. Los musgos permiten dar cumplimiento a todos estos objetivos en diferentes escalas geográficas, como hemos puesto de relieve muchos grupos de investigación. En nuestro caso, lo hemos demostrado a nivel europeo mediante la participación en el “*European Metals in Mosses Survey*”, integrado en el programa “*ICP-vegetation*” (Harmens et al. 2015, Frontasyeva et al. 2020), y también a nivel regional y local.

En el caso regional, en el periodo 2006-2019 hemos desarrollado la Red Autonómica de Biomonitorización de la Calidad del Aire, en cola-

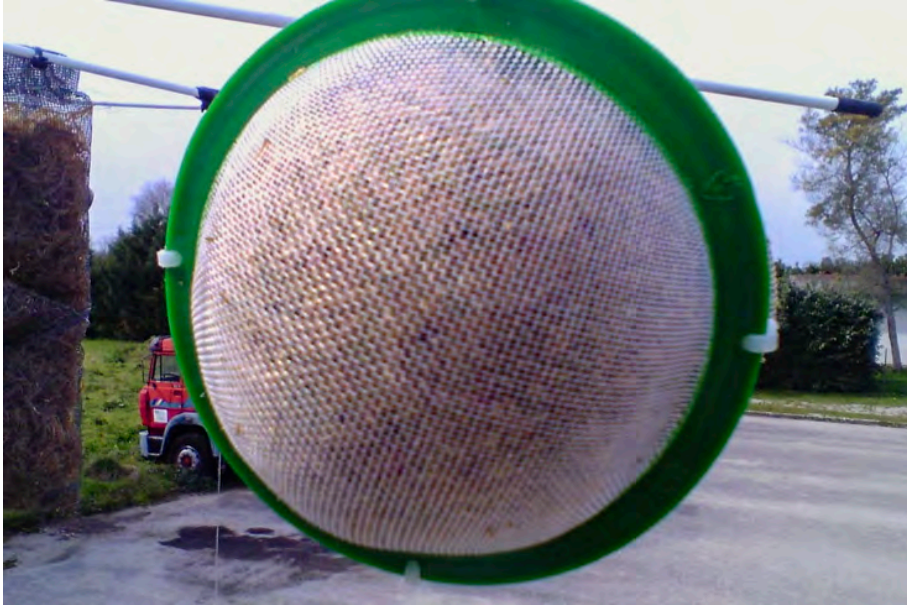


Figura 20. La “esfera de musgo” o “*Mossphere*”, un innovador dispositivo ambiental utilizado en biomonitorización, en el que se utiliza un clon de *Sphagnum palustre* cultivado en laboratorio.

boración con el Gobierno de La Rioja (<https://www.larioja.org/medio-ambiente/es/calidad-aire-cambio-climatico/calidad-aire/red-biomonitorizacion-metales-pesados-rioja/red-biomonitorizacion-metales-pesados-rioja>). Esta Red se ha basado en la especie *Hypnum cupressiforme*. Así mismo, a nivel local, en 2018 realizamos una campaña de biomonitorización en la ciudad de Logroño, en este caso con la colaboración del Gobierno de La Rioja, el Ayuntamiento de Logroño y la financiación privada de CaixaBank. La red local se basó en bolsas de musgo de tipo “*Mossphere*”, un innovador dispositivo ambiental que utiliza un clon de *Sphagnum palustre* cultivado en laboratorio (Figura 20). De esta forma se evitan las recolecciones de musgo nativo y se parte de un material homogéneo y limpio de contaminantes. Este instrumento biotecnológico se desarrolló gracias al proyecto europeo “*Mossclone*” (<http://www.mossclone.eu>). Tanto en la red regional como en la local, los contaminantes analizados fueron

cinco elementos de tipo metal o metaloide (arsénico, cadmio, mercurio, níquel y plomo, que son los incluidos en la legislación citada más arriba), el nitrógeno (junto con la relación isotópica $\delta^{15}\text{N}$, para diferenciar el origen industrial o agrícola del nitrógeno), y 16 hidrocarburos aromáticos policíclicos (HAP) contemplados por la *Environmental Protection Agency (EPA)* de los Estados Unidos (uno de los cuales, el benzo(a)pireno, también está incluido en la legislación al efecto). En la red regional se establecieron 25 puntos de muestreo distribuidos en una malla de 25 km de lado que cubría regularmente todo el territorio deseado, mientras que la red local constaba de 84 puntos repartidos por toda la ciudad de Logroño y sus alrededores.

Los resultados obtenidos revelaron que los territorios estudiados gozaban de una buena calidad del aire, de acuerdo con la ausencia de focos de contaminación importantes (Boquete et al. 2016). El único aspecto preocupante eran las altas concentraciones de arsénico encontradas repetidamente en la parte oriental de La Rioja, y que se debían a un foco puntual (Frontasyeva et al. 2020: Figura 21). Este carácter puntual se comprobó aplicando una de las flexibilidades que tiene el uso de musgos como biomonitores, y es la posibilidad de extender fácilmente la zona de muestreo a los territorios que interesen por alguna razón. En este sentido, comprobamos que la contaminación por arsénico no se prolongaba más al este de la zona conflictiva, sino que, por el contrario, se restablecían los valores normales.

Además de su uso en la biomonitorización de contaminantes químicos, los musgos también resultan útiles en la evaluación de otros cambios ambientales. Por ejemplo, los musgos acuáticos se han empleado en la estimación del posible aumento de radiación ultravioleta-B en la Biosfera como consecuencia de la degradación de la capa de ozono (Núñez Olivera et al. 2010, Martínez Abaigar y Núñez Olivera 2011). En este aspecto, se ha comprobado que algunas especies sintetizan compuestos protectores en respuesta a los valores de radiación que reciben en el medio natural.

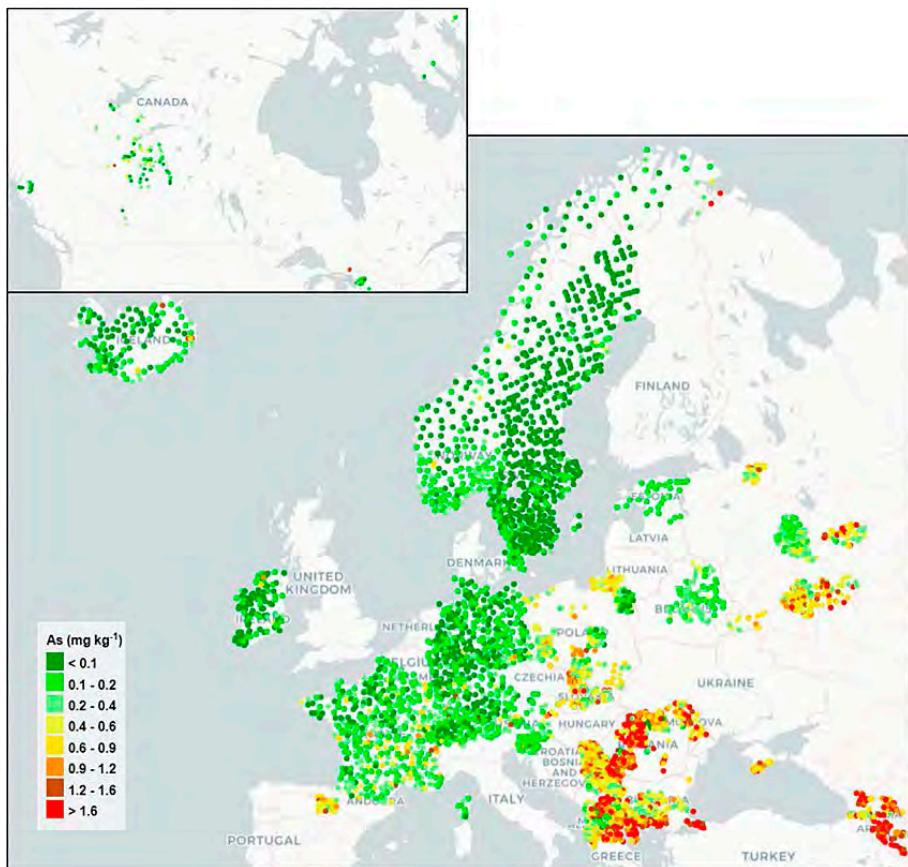


Figura 21. Mapa de concentración de arsénico en musgo en los países y regiones participantes en el muestreo europeo integrado en el programa “ICP-vegetation” (Frontasyeva et al. 2020).

Finalmente, resulta relevante señalar que los musgos también son indicadores de los procesos asociados al cambio climático, por su sensibilidad al aumento de temperatura y la previsible mayor incidencia de sequías en muchas partes del planeta (He et al. 2016). Ambos factores podrían influir negativamente sobre todos los musgos por su carácter poiquilohídrico, pero de una manera especial en las especies típicamente acuáticas y las de turberas (Martínez Abaigar y Núñez Olivera 2019). Por

otra parte, las especies que viven en zonas de elevada latitud o altitud correrían mayores riesgos de extinción por el calentamiento global, ya que se verían desplazadas de sus hábitats naturales. En conjunto, se conoce muy poco sobre los posibles efectos del cambio climático sobre los musgos, y seguramente serán diferentes de los efectos sobre otros tipos de organismos, por lo que se deberían emprender estudios específicos sobre la materia.

Los musgos en el arte y la poesía

Las sensaciones que transmiten los musgos en la Naturaleza han sido bien resumidas por Ando (1990): 1) longevidad, eternidad, antigüedad, solemnidad; 2) belleza, quietud, elegancia; 3) soledad, retiro, sencillez; y 4) desolación, añoranza, mutabilidad, retrospección, muerte. Evidentemente, son sensaciones muy diversas y, en ocasiones, contradictorias que dependen en gran manera del estado anímico de cada persona en un momento concreto. No obstante, podemos encontrar muchas de esas emociones en las referencias al musgo que se han hecho en diversas disciplinas artísticas. Poetas y compositores de tradición principalmente romántica, como Keats, Coleridge, Baudelaire, Rimbaud, Wagner o Smetana, han utilizado a los musgos en sus obras (Glime 2018). Muchas veces, estos artistas han intentado transmitir los mismos sentimientos de belleza, ingravidez, paz, quietud, etc., que cualquier persona sensible puede experimentar al pasear por un bosque y contemplar las rocas, los troncos y los arroyos cubiertos de musgo. Las referencias al musgo en el arte, y concretamente en la literatura, son muy antiguas, aunque notablemente coincidentes con respecto a las imágenes mencionadas. Por ejemplo, un poema anónimo japonés del siglo VII dice:

*Eternas montañas verdes
y a su pie el musgo eterno e inmutable,
verde claro bajo la lluvia de primavera.*

Y el poeta chino Li-Po (701-762) finaliza así un poema titulado *A mi amor lejano*:

*Te añoro, y de los árboles caen hojas amarillas.
Lloro, y sobre el verde musgo brilla el rocío.*

Siguiendo esta tradición oriental, es destacable el himno de Japón, que data del siglo XIX y es uno de los más cortos del mundo:

*Que su reinado, Señor,
dure mil generaciones,
ocho mil generaciones,
hasta que las piedras
se hagan rocas
y de ellas brote el musgo.*

Si nos centramos en la poesía en lengua española, y sin ánimo de ser exhaustivo, hay ejemplos muy diversos. Por una parte, hay algunos poemas muy descriptivos, donde se identifican los ambientes propicios al crecimiento de los musgos en la Naturaleza. En este sentido, Antonio Machado es quizá el poeta más ecológico cuando dice, en tres de sus composiciones:

Como esmeraldas lucen los musgos de las peñas.

*Crece en la plaza en sombra
el musgo, y en la piedra vieja y santa
de la iglesia. En el atrio hay un mendigo...*

*¡El olmo centenario en la colina
que lame el Duero! Un musgo amarillento
le mancha la corteza blanquecina
al tronco carcomido y polvoriento.*

No obstante la belleza del musgo en la Naturaleza, Machado deja también un poso de añoranza en el tercer poema. Rosalía de Castro alude también al hábitat de los musgos en sus versos:

*Para el pájaro el aire, para el musgo la roca,
Los mares para el alga, mayo para las rosas.*

Sin embargo, en otro poema la parte ecológica se junta con la soledad y la desolación:

*Como la peña oculta por el musgo
de algún arroyo solitario al pie,
inmóvil y olvidada, yo quisiera
ya vivir sin amar ni aborrecer.*

Son comunes a varios poetas las imágenes de perplejidad ante el paso del tiempo, e incluso de ruina más o menos explícita, una sensación entroncada directamente con el hecho real de cómo el musgo va creciendo sobre los restos abandonados. Un atisbo de esto se encuentra en el poema *Atardecer en la catedral* de Luis Cernuda:

*Una vigilia dicen esos ángeles
y su espada desnuda sobre el pórtico,
florido con sonrisas por los santos viejos,
como huerto de otoño que brotara
musgos entre las rocas esculpidas.*

Y también Gabriel Celaya, en su poema *A Pablo Neruda*:

*Te escribo desde un puerto con un gemido largo.
¡Ay focos encendidos en los muelles sin gente!
¡Ay viento con harapos de música arrastrada,
campanas sumergidas y gargantas de musgo!*

En un sentido parecido, Alfonsina Storni dice:

*Sobre la cruz del tiempo
clavada estoy.
Mi queja abre la pulpa
del corazón divino
y su estremecimiento
aterciopela
el musgo de la tierra.*

En ocasiones, el musgo significa la ruina más completa, sin ningún tapujo, como en dos poemas de Pablo Neruda:

Y lo que en mi alma crece como el musgo en las ruinas.

*Ayer –mirando el último crepúsculo–
yo era un manchón de musgo entre unas ruinas.*

Y encontramos la misma imagen en Mario Benedetti:

*... son ruinas sin prestigio,
sin guías y con musgo,
inmensas y mezquinas
señas de lo que fui...*

Las ideas anteriores, junto con la muerte que menciona Ando (1990), resultan especialmente perturbadoras en García Lorca, que alude con cierta frecuencia al musgo en ese contexto:

*Quiero bajar al pozo,
quiero morir mi muerte a bocanadas,
quiero llenar mi corazón de musgo
para ver al herido por el agua.*

Y en *Gacela del niño muerto* llega a decir:

Los muertos llevan alas de musgo.

Las imágenes de la muerte se repiten en la poetisa contemporánea Blanca Andreu:

***Así morirán mis manos oliendo a espliego falso
y morirá mi cuello hecho de musgo.***

Cambiando completamente de enfoque, en ocasiones la metáfora del musgo es mucho más apacible, como ocurre en el poema *Movimiento* de Octavio Paz:

***Si tú eres la boca del agua
yo soy la boca del musgo.***

Y para recuperar al Pablo Neruda sensual que muchos tenemos en la cabeza, éstas son quizá las imágenes más eróticas del musgo que se pueden encontrar, procedentes de *Veinte poemas de amor y Los versos del capitán*:

Cuerpo de piel, de musgo, de leche ávida y firme.

***¡Oh qué musgo gigante!
¡Y un cráter, una rosa
de fuego humedecido!***

Para poner fin a esta breve antología, el musgo también ha despertado intensos sentimientos en contra de incierto significado, como encontramos en Carlos Edmundo de Ory:

***odio el musgo el licopodio
odio la mano maestra.***

Todos estos versos quizá nos deberían hacer reflexionar (si es que se puede o se debe reflexionar a partir de unos versos) sobre los sentimientos tan particulares que puede despertar en los poetas, y por extensión en el resto de las personas, un ser tan tangible como el musgo, desde las imágenes más realistas hasta las más oníricas y delirantes. Quizá la cumbre de esta transfiguración de lo concreto a lo abstracto sea la representación ideada recientemente por la escritora Sanita Fejzic y la artista Nicole Crozier, llamada “*Mossification*” (Fejzic 2019). En ella se asiste, a través de un tríptico de fotografías, a la transformación de un busto humano en una entidad suprahumana, mediante la progresiva cubrición del busto por una capa de elementos naturales compuesta (sobre todo) por musgos, junto con algunos líquenes y flores. Es curioso que sea el musgo una de las piezas elegidas para escenificar cómo se desestabilizan, subvierten y entierran dinámicamente los códigos y símbolos tradicionales de la humanidad hasta hacerlos desaparecer. Arte y musgo, musgo y arte.

Más musgo

Si el lector interesado ha conseguido llegar hasta aquí, lo primero que se debe hacer es darle la más cordial enhorabuena. Y si todavía quiere saber más sobre los musgos, se le recomiendan encarecidamente algunos libros en papel (Richardson 1981, Goffinet y Shaw 2009, Vanderpoorten y Goffinet 2009) y un libro electrónico (Glime 2018), junto con el complemento que representa la guía editada por la Sociedad Briológica Británica (Atherton et al. 2010). Todo ello está en inglés.

En español, es ineludible mencionar la *Flora Briofítica Ibérica* (Guerra et al. 2006-2018), donde se encuentran descritos e ilustrados todos los musgos de la Península Ibérica (España y Portugal) y las Islas Baleares, aunque lógicamente se trata de una obra para especialistas o aficionados recalcitrantes. También resulta muy atractiva la revisión de Estébanez Pérez et al. (2011) para profundizar en algunos aspectos del conocimiento de los musgos y los Briófitos en general.

En cuanto a páginas web, la más recomendable es la de la Sociedad Española de Briología (SEB: <https://www.briologia.es/>), donde se describe cómo pasan gran parte de su tiempo un centenar de personas apasionadas por los musgos. Además, allí se encontrará mucha información en los Boletines que editamos, la mayor parte de ellos de libre acceso, así como enlaces a otras muchas páginas web con interés briológico, nacionales

e internacionales. Entre las internacionales, destaca la de la Asociación Internacional de Briólogos (que no de Briología, para poner énfasis en las personas antes que en la ciencia), cuyo nombre en inglés es *International Association of Bryologists (IAB: <https://bryology.org/>)*. Y finalmente, si alguien tiene curiosidad por saber algo más de la docencia, investigación y divulgación que hacemos en nuestro grupo (que abreviamos como *Ecophys* pero oficialmente se llama *Ecofisiología Vegetal, Cambio Climático y Medio Ambiente*), se le recomienda visitar, indulgentemente, la página web correspondiente (<https://www.unirioja.es/ecophys>). Entre otras cosas, ahí se encuentran los contenidos de la exposición *Musgos, la añoranza del agua*, que preparamos en 2006 desde la Universidad de La Rioja en colaboración con la Casa de las Ciencias del Ayuntamiento de Logroño y el Museo de Ciencias Naturales de Álava.

Más Ciencia

Vivimos tiempos de gran incertidumbre en todo el mundo como consecuencia de la pandemia provocada por el coronavirus SARS-CoV-2. Las repercusiones de la pandemia están siendo inmensas a todos los niveles y afectan a nuestros sistemas sanitarios y económicos, e incluso a nuestro comportamiento social y nuestras costumbres más arraigadas. Todo esto era impensable hace sólo unos pocos meses, aunque este tipo de amenazas han estado siempre presentes y han golpeado repetidamente a la humanidad, si bien con menos virulencia o en otros contextos históricos. La situación actual ha hecho que todo el mundo, tanto por parte de los poderes políticos como desde la ciudadanía en general, haya girado la vista hacia la ciencia y los científicos en busca de diagnósticos y soluciones. Esto contrasta enormemente con las políticas restrictivas sobre ciencia e investigación que se han llevado a cabo en algunos países, entre ellos España, en las últimas décadas (el inolvidable Forges lo retrató una y otra vez sin descanso). No es objetivo prioritario de mi disertación debatir sobre este tema, que por otra parte se comenta *per se*, pero sí reivindicar una vez más la ciencia como compañera inseparable del progreso social y de la lucha contra la desigualdad, especialmente en tiempos de crisis. Ojalá todos aprendamos esta lección para el futuro, y realmente la ciencia y los científicos tengan oportunidad de desarrollarse, más pronto que tarde, de acuerdo con el talento y la potencialidad que tiene nuestro país.

Otro asunto que provoca gran preocupación, y que se está manifestando gravemente en estos tiempos de pandemia, es la ignorancia general que impera en la Sociedad sobre cuestiones científicas sencillas. Esto ocurre a nivel mundial, y no sólo entre los ciudadanos de a pie sino también en muchos cargos políticos y responsables de medios de comunicación, lo cual acrecienta enormemente dicha preocupación. Parece como si la percepción general de la Sociedad fuese que una persona es decididamente ignorante si desconoce el autor del Quijote o la fecha de la Revolución Francesa, pero se puede soportar que no sepa la diferencia entre un virus y una bacteria, algo elemental para nuestra vida diaria, o que considere el cambio climático como una religión en la que se cree o no, en lugar de una hipótesis científica de la que existen cada vez más pruebas. Existe una aversión general hacia la ciencia, como si ésta fuese un misterio insondable que sólo hechiceros, alquimistas y gente rara puede descifrar. O quizá es miedo. Sea lo que sea, resulta imprescindible corregir este déficit social en un mundo como el actual donde existe una verdadera intoxicación de información, donde lo difícil no es acceder a ella, ya que está disponible a un clic de una tecla del móvil, sino saber discernir entre la información fiable y la tendenciosa o directamente falsa. Nada hay más útil en este sentido que guiarse por el método científico.

También es preciso remarcar que, como se ha demostrado en relación con el uso de los musgos en biomonitorización, la investigación aplicada y su hermana la transferencia de conocimiento nacen casi siempre de la investigación básica. En el caso mencionado, es muy probable que hoy no tuviéramos un instrumento ambiental tan potente como los musgos si, hace más de 60 años, a unos científicos con mucha curiosidad (y quizá con un punto de enajenación y otro de pasión por la ciencia) no se les hubiera ocurrido estudiar la fisiología de estas plantas. Éste es un claro ejemplo de que la frontera entre investigación básica y aplicada es muy tenue, si es que existe, y de que, en todo caso, la investigación básica de hoy es la aplicada de mañana.

Por lo tanto y en resumen, hagamos más ciencia, aprendamos más ciencia, apliquemos más ciencia. Más ciencia, por favor, porque sin ciencia no hay futuro.

Conclusión

En la Introducción se planteaba la pregunta de si el musgo-David había conseguido derrotar a los Goliat que competían con él. Pues en realidad no, porque no se trataba de una cuestión de victorias o derrotas. Lo que metafóricamente ha hecho el musgo, partiendo de una posición de aparente debilidad y gestionando la situación con inteligencia y habilidad, ha sido negociar treguas y armisticios con todas las partes en posible conflicto. Así ha encontrado su lugar en el mundo este liliputiense que ha jugado sabiamente sus cartas.

Agradecimientos

A la Universidad de La Rioja, por darme la oportunidad de divulgar el conocimiento sobre una de mis grandes pasiones, que felizmente resulta ser a la vez parte de mi trabajo. A la Sociedad, que ha financiado tanto mi subsistencia como mis investigaciones. En particular, al Ministerio de Ciencia, Innovación y Universidades, en colaboración con FEDER, por la financiación del proyecto vigente del Plan Nacional (“Raíces eco-fisiológicas y evolutivas de la tolerancia a estreses múltiples en plantas, EREMITA”: PGC2018-093824-B-C42). A mis profesores, que me ayudaron a observar, pensar y preguntar con espíritu crítico (entre ellos, Norberto Marín, Gonzalo Ferrero, Rodolfo Larrea y José Ignacio Peña). A mis colegas científicos y especialmente briólogos, por la terapia de grupo que supone colaborar y conversar con ellos. A mis estudiantes, con quienes sigo aprendiendo y son un reto cada día. A mis padres, por dar estudios a sus cinco hijos, por apoyar mis decisiones aunque me estuviera equivocando, y por enseñarme con su ejemplo y amor a ser una persona tan libre como responsable. A Encarna, por compartir todo siempre. A mis hijas Sara y Rocío por soportar, con paciencia no exenta de chanza, las aventuras de Musguito, y por recordarme que todo sigue fluyendo.

Referencias bibliográficas

- Aboal JR, Fernández JA, 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
- Aboal JR, Concha-Graña E, De Nicola F, Muniategui-Lorenzo S, López-Mahía P, Giordano S, Capozzi F, Di Palma A, Reski R, Zechmeister H, Martínez Abaigar J, Fernández JÁ (2020) Testing a novel biotechnological passive sampler for monitoring atmospheric PAH pollution. *Journal of Hazardous Materials* 381: 120949
- Alber AV, Renault H, Basilio-Lopes A, Bassard JE, Liu Z, Ullmann P, Lesot A, Bihel F, Schmitt M, Werck-Reichhart D, Ehlting J (2019) Evolution of coumaroyl conjugate 3-hydroxylases in land plants: lignin biosynthesis and defense. *Plant Journal* 99: 924-936
- Albertos B, Garilletei R, Heras P, Infante M (2018) On the mend of bryophyte conservation in Spain: preparing a proposal for the inclusion of bryophytes in national species protection catalogues. *Mediterranean Botany* 39: 119-128
- Alcaraz LD, Peimbert M, Barajas HR, Dorantes-Acosta AE, Bowman JL, Arteaga-Vazquez MA (2018) *Marchantia* liverworts as a proxy to plants' basal microbiomes. *Scientific Reports* 8: 12712
- Ando H (1990) Symbolism of bryophytes I. *Proceedings of the Bryological Society of Japan* 5: 74-78
- Arróniz-Crespo M, Núñez Olivera E, Martínez Abaigar J, Becker H, Scher J, Zapp J, Tomás R, Beaucourt N (2006) Physiological changes and UV protection in the aquatic liverwort *Jungermannia exsertifolia* subsp. *cordifolia* along an altitudinal gradient of UV-B radiation. *Functional Plant Biology* 33: 1025-1036
- Asakawa Y, Ludwiczuk A, Nagashima F (2013) Chemical Constituents of Bryophytes. *Bio- and Chemical Diversity, Biological Activity, and Chemosystematics*. Springer
- Atherton I, Bosanquet S, Lawley M (2010) *Mosses and Liverworts of Britain and Ireland: a field guide*. British Bryological Society
- Bakatovich A, Gaspar F (2019) Composite material for thermal insulation based on moss raw material. *Construction and Building Materials* 228: 116699
- Beike AK, Jaeger C, Zink F, Decker EL, Reski R (2014) High contents of very long-chain polyunsaturated fatty acids in different moss species. *Plant Cell Reports* 33: 245-254
- Belnap J, Phillips SL, Smith SD (2007) Dynamics of cover, UV-protective pigments, and quantum yield in biological soil crust communities of an undisturbed Mojave Desert shrubland. *Flora* 202: 674-686

- Björn LO, Callaghan TV, Gehrke C, Johanson U, Sonesson M (1999) Ozone depletion, ultraviolet radiation and plant life. *Chemosphere: Global Change Science* 1: 449-454
- Boquete MT, Fernández JA, Aboal JR, Carballeira A, Martínez Abaigar J, Tomás-Las-Heras R, Núñez Olivera E (2016) Trace element concentrations in the moss *Hypnum cupressiforme* growing in a presumably unpolluted area. *Chemosphere* 158: 177-183
- Bornman JF, Barnes PW, Robson TM, Robinson SA, Jansen MAK, Ballare CL, Flint SD (2019) Linkages between stratospheric ozone, UV radiation and climate change and their implications for terrestrial ecosystems. *Photochemical and Photobiological Sciences* 18: 681-716
- Borst SM, McElroy JS, Breeden GK (2010) Silvery-thread Moss Control in Creeping Bentgrass Putting Greens with Mancozeb Plus Copper Hydroxide and Carfentrazone Applied in Conjunction with Cultural Practices. *HortTechnology* 20: 574-578
- Bowman JL, Araki T, Kohchi T (2016) *Marchantia*: Past, Present and Future. *Plant and Cell Physiology* 57: 205-209
- Bowman JL, Briginshaw LN, Fisher TJ, Flores-Sandoval E (2019) Something ancient and something neofunctionalized – evolution of land plant hormone signaling pathways. *Current Opinion in Plant Biology* 47: 64-72
- Bramley-Alves J, King DH, Robinson SA, Miller RE (2014) Dominating the Antarctic Environment: Bryophytes in a Time of Change. En: Hanson DT, Rice SK (eds) *Photosynthesis in Bryophytes and Early Land Plants*. Springer, pp 309-324
- Brodribb TJ, Carriquí M, Delzon S, McAdam SAM, Holbrook NM (2020) Advanced vascular function discovered in a widespread moss. *Nature Plants* 6: 273-279
- Brugués M, Cros RM, Infante M (2014) Lista Roja de los briófitos amenazados de España peninsular y balear. En: Garilleti, R. & B. Albertos (Coords.). *Atlas de los briófitos amenazados de España*. Universitat de València (<http://www.uv.es/abraesp>)
- Brunetti C, Sebastiani F, Tattini M (2019) Review: ABA, flavonols, and the evolvability of land plants. *Plant Science* 280: 448-454
- Buda GJ, Barnes WJ, Fich EA, Park S, Yeats TH, Zhao LX, Domozych DS, Rose JKC (2013) An ATP Binding Cassette Transporter Is Required for Cuticular Wax Deposition and Desiccation Tolerance in the Moss *Physcomitrella patens*. *Plant Cell* 25: 4000-4013
- Cannell N, Emms DM, Hetherington AJ, MacKay J, Kelly S, Dolan L, Sweetlove LJ (2020) Multiple Metabolic Innovations and Losses Are Associated with Major Transitions in Land Plant Evolution. *Current Biology* 30: 1783-1800
- Casares Gil A (1905) Nota briológica. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural* 5: 175-180
- Casares Gil A (1915) Enumeración y distribución geográfica de las Muscíneas de la Península Ibérica. *Trabajos del Museo Nacional de Ciencias Naturales, Serie Botánica* 8, Madrid

- Casas C (1975) Aportación al estudio de la flora briológica española. Musgos y hepáticas de las provincias de Soria, Logroño, Burgos y Segovia. *Anales del Instituto Botánico Antonio José Cavanilles* 32: 731-762
- Casas C, Simó RM, Varo J (1981) Aportaciones al conocimiento de la flora briológica española. Nótula V: avance sobre un estudio de la Sierra de la Demanda. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 37: 431-454
- Cockell CS, Knowland J (1999) Ultraviolet radiation screening compounds. *Biological Review* 74: 311-345
- Coe KK, Sparks JP, Belnap J (2014) Physiological Ecology of Dryland Biocrust Mosses. En: Hanson DT, Rice SK (eds) *Photosynthesis in Bryophytes and Early Land Plants*. Springer, pp 291-308
- Corominas J, Pascual JA (1987) *Diccionario crítico etimológico castellano e hispánico*. Gredos
- Cruz de Carvalho R, Do Paco TA, Branquinho C, da Silva JM (2020) Using Chlorophyll *a* Fluorescence Imaging to Select Desiccation-Tolerant Native Moss Species for Water-Sustainable Green Roofs. *Water* 12: 1748
- Davies KM, Jibrán R, Zhou Y, Albert NW, Brummell DA, Jordan BR, Bowman JL, Schwinn KE (2020) The Evolution of Flavonoid Biosynthesis: A Bryophyte Perspective. *Frontiers in Plant Science* 11: 7
- De Jaime Lorén JM, De Jaime Ruiz P (2018) Melchor Vicente Gómez: Naturalista de la Sierra de Cameros (La Rioja). *Flora Montiberica* 71: 18-28
- De Vries J, De Vries S, Slamovits CH, Rose LE, Archibald JM (2017) How Embryophytic is the Biosynthesis of Phenylpropanoids and their Derivatives in Streptophyte Algae? *Plant and Cell Physiology* 58: 934-945
- De Vries J, Archibald JM (2018) Plant evolution: landmarks on the path to terrestrial life. *New Phytologist* 217: 1428-1434
- Deben S, Aboal JR, Carballeira A, Cesa M, Real C, Fernandez JA (2015) Inland water quality monitoring with native bryophytes: A methodological review. *Ecological Indicators* 53: 115-124
- Decker EL, Parsons J, Reski R (2014) Glyco-engineering for biopharmaceutical production in moss bioreactors. *Frontiers in Plant Science* 5: 346
- Decker EL, Reski R (2020) Mosses in biotechnology. *Current Opinion in Biotechnology* 61: 21-27
- Díaz MF, Silva W (2012) Improving harvesting techniques to ensure *Sphagnum* regeneration in Chilean peatlands. *Chilean Journal of Agricultural Research* 72: 296-300
- Dickson JH, Oeggel KD, Kofler W, Hofbauer WK, Porley R, Rothero GP, Schmidl A, Heiss AG (2019) Seventy-five mosses and liverworts found frozen with the late Neolithic Tyrolean Iceman: Origins, taphonomy and the Iceman's last journey. *PLoS One* 14: e0223752

- Dilks TJK, Proctor MCF (1975) Comparative experiments on temperature responses of bryophytes: assimilation, respiration and freezing damage. *Journal of Bryology* 8: 317-336
- Duran X (2004) Creu Casas. Fundació Catalana per a la Recerca
- During HJ (1979) Life strategies of Bryophytes: a preliminary review. *Lindbergia* 5: 2-18
- Edwards D, Morris JL, Richardson JB, Kenrick P (2014) Cryptospores and cryptophytes reveal hidden diversity in early land floras. *New Phytologist* 202: 50-78
- Edwards D, Cherns L, Raven JA (2015) Could land-based early photosynthesizing ecosystems have bioengineered the planet in mid-Palaeozoic times? *Palaeontology* 58: 803-837
- Ekwealor JTB, Fisher KM (2020) Life under quartz: Hypolith mosses in the Mojave Desert. *PLoS One* 15: e0235928
- Espiñeira JM, Novo Uzal E, Gómez Ros LV, Carrion JS, Merino F, Ros Barcelo A, Pomar F (2011) Distribution of lignin monomers and the evolution of lignification among lower plants. *Plant Biology* 13: 59-68
- Estébanez Pérez B, Draper y Díaz de Atauri I, Medina Bujalance R (2011) Briófitos: una aproximación a las plantas terrestres más sencillas. *Memorias de la Real Sociedad Española de Historia Natural* 9: 19-73
- Fejzic S (2019) "Mossification": Subverting the Human-Centric Portrait with a More-Than-Human Triptych. *Open Cultural Studies* 3: 591-603
- Fernández JA, Boquete MT, Carballeira A, Aboal JR (2015) A critical review of protocols for moss biomonitoring of atmospheric deposition: Sampling and sample preparation. *Science of the Total Environment* 517: 132-150
- Field KJ, Duckett JG, Cameron DD, Pressel S (2015) Stomatal density and aperture in non-vascular land plants are non-responsive to above-ambient atmospheric CO₂ concentrations. *Annals of Botany* 115: 915-922
- Frangedakis E, Shimamura M, Villarreal JC, Li FW, Tomaselli M, Waller M, Sakakibara K, Renzaglia KS, Szövényi P (2020) The Hornworts: Morphology, evolution and development. *New Phytologist* doi:10.1111/nph.16874
- Frontasyeva M, Harmens H, Uzhinskiy A, Chaligava O, Participants of the Moss Survey (2020) Mosses as biomonitors of air pollution: 2015/2016 survey on heavy metals, nitrogen and POPs in Europe and beyond. ICP Vegetation Moss Survey Coordination Centre, Joint Institute for Nuclear Research
- Furst-Jansen JMR, De Vries S, De Vries J (2020) Evo-physio: on stress responses and the earliest land plants. *Journal of Experimental Botany* 71: 3254-3269
- Garabito D, Vallejo R, Montero E, Garabito J, Martínez Abaigar J (2017) Envoltants verdes de edificis con Briófitos. Una revisió del estat actual de la qüestió. *Boletín de la Sociedad Española de Briología* 48-49: 1-16

- García-Álvaro A, Martínez Abaigar J, Núñez Olivera E, Beaucourt N (2000) Element concentrations and enrichment ratios in the aquatic moss *Rhynchostegium riparioides* along the river Iregua (La Rioja, northern Spain). *Bryologist* 103: 518-533
- Garilletei R, Albertos B (eds) (2012) Atlas y Libro Rojo de los Briófitos Amenazados de España. Organismo Autónomo Parques Nacionales
- Gecheva G, Yurukova L (2014) Water pollutant monitoring with aquatic bryophytes: a review. *Environmental Chemistry Letters* 12: 49-61
- Geissler P (1982) Alpine communities. En: Smith AJE (ed) *Bryophyte Ecology*. Chapman & Hall, pp 167-189
- Gil JA, Guerra J (1985) Estudio briosociológico de las Sierras de la Demanda y Urbión (España). *Cryptogamie Bryologie Lichénologie* 6: 219-258
- Gilbert OL (1968) Bryophytes as indicators of air pollution in the Tyne Valley. *New Phytologist* 67: 15-30
- Glime JM (2018) *Bryophyte Ecology* (electronic book available at <<http://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology/>>). Michigan Technological University and the International Association of Bryologists
- Goffinet B, Shaw AJ (eds) (2009) *Bryophyte Biology*, second edition. Cambridge University Press
- Gómez Aguado E (1992) Diccionario etimológico: alfabeto primero de origen y etimología de todos los vocablos originales de la Lengua Española, de Francisco del Rosal (¿1537-1613?), edición facsimilar. Consejo Superior de Investigaciones Científicas
- Gradstein SR (1992) The vanishing tropical rain forest as an environment for bryophytes and lichens. En: Bates JW, Farmer AM (eds) *Bryophytes and Lichens in a Changing Environment*. Clarendon Press, pp 234-258
- Graham L, Lewis LA, Taylor W, Wellman C, Cook M (2014) Early Terrestrialization: Transition from Algal to Bryophyte Grade. En: Hanson DT, Rice SK (eds) *Photosynthesis in Bryophytes and Early Land Plants*. Springer, pp 9-28
- Grosche C, Genau AC, Rensing SA (2018) Evolution of the Symbiosis-Specific GRAS Regulatory Network in Bryophytes. *Frontiers in Plant Science* 9: 1621
- Guerra J, et al. (2006-2018) *Flora Briofítica Ibérica Vol. I-VI* (<http://www.florabriofiticaiberica.com/>). Universidad de Murcia y Sociedad Española de Briología
- Hanson DT, Renzaglia K, Villarreal JC (2014) Diffusion Limitation and CO₂ Concentrating Mechanisms in Bryophytes. En: Hanson DT, Rice SK (eds) *Photosynthesis in Bryophytes and Early Land Plants*. Springer, pp 95-112
- Harmens H, Foan L, Simon V, Mills G (2013) Terrestrial mosses as biomonitors of atmospheric POPs pollution: A review. *Environmental Pollution* 173: 245-254

- Harmens H, Norris DA, Sharps K, Mills G, Alber R, Aleksiyenak Y, Blum O, Cucu-Man SM, Dam M, De Temmerman L, Ene A, Fernández JA, Martínez Abaigar J, Frontasyeva M, Godzik B, Jeran Z, Lazo P, Leblond S, Liiv S, Magnusson SH, Mankovska B, Karlsson GP, Piispanen J, Poikolainen J, Santamaria JM, Skudnik M, Spiric Z, Stafilov T, Steinnes E, Stihl C, Suchara I, Thoni L, Todoran R, Yurukova L, Zechmeister HG (2015) Heavy metal and nitrogen concentrations in mosses are declining across Europe whilst some “hotspots” remain in 2010. *Environmental Pollution* 200: 93-104
- Harris BJ, Harrison CJ, Hetherington AM, Williams TA (2020) Phylogenomic Evidence for the Monophyly of Bryophytes and the Reductive Evolution of Stomata. *Current Biology* 30: e2002
- Hassel K, Söderström L (2005) The expansion of the neophytes *Orthodontium lineare* and *Campylopus introflexus* in Britain and continental Europe. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 97: 183-193
- He X, He KS, Hyvönen J (2016) Will bryophytes survive in a warming world? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 19: 49-60
- Hill MO, Preston CD, Bosanquet SDS, Roy DB (2007) BRYOATT. Attributes of British and Irish Mosses, Liverworts and Hornworts with information on native status, size, life form, life history, geography and habitat. NERC Centre for Ecology and Hydrology and Countryside Council for Wales
- Hodgetts N, Cáliz M, Englefield E, Fettes N, García Criado M, Patin L, Nieto A, Bergamini A, Bisang I, Baisheva E, Campisi P, Cogoni A, Hallingbäck T, Konstantinova N, Lockhart N, Sabovljevic M, Schnyder N, Schröck C, Sérgio C, Sim Sim M, Vrba J, Ferreira CC, Afonina O, Blockeel T, Blom H, Caspari S, Gabriel R, Garcia C, Garilleti R, González Mancebo J, Goldberg I, Hedenäs L, Holyoak D, Hugonnot V, Huttunen S, Ignatov M, Ignatova E, Infante M, Juutinen R, Kiebacher T, Köckinger H, Kučera J, Lönnell N, Lüth M, Martins A, Maslovsky O, Papp B, Porley R, Rothero G, Söderström L, Ștef nuț S, Syrjänen K, Untereiner A, Váňa J, Vanderpoorten A, Vellak K, Aleffi M, Bates J, Bell N, Brugués M, Cronberg N, Denyer J, Duckett J, During HJ, Enroth J, Fedosov V, Flatberg KI, Ganeva A, Gorski P, Gunnarsson U, Hassel K, Hespanhol H, Hill M, Hodd R, Hylander K, Ingerpuu N, Laaka-Lindberg S, Lara F, Mazimpaka V, Mežaka A, Müller F, Orgaz JD, Patiño J, Pilkington S, Puche F, Ros RM, Rumsey F, Segarra-Moragues JG, Seneca A, Stebel A, Virtanen R, Weibull H, Wilbraham J, Żarnowiec J (2019) A miniature world in decline: European Red List of Mosses, Liverworts and Hornworts. IUCN
- Holzinger A, Pichrtová M (2016) Abiotic Stress Tolerance of Charophyte Green Algae: New Challenges for Omics Techniques. *Frontiers in Plant Science* 7: 678
- Hui R, Li XR, Zhao RM, Liu LC, Li G, Wei YP (2015) Damage and recovery from enhanced UV-B exposure in *Bryum argenteum* and *Didymodon vinealis* from biological soil crusts. *Fresenius Environmental Bulletin* 24: 939-946
- Huwe B, Fiedler A, Moritz S, Rabbow E, De Vera JP, Joshi J (2019) Mosses in Low Earth Orbit: Implications for the Limits of Life and the Habitability of Mars. *Astrobiology* 19: 221-232

- Ignatov MS, Kurbatova NB (1990) A review of deep-water bryophytes with new records from USSR. *Hikobia* 10: 393-401
- Infante M, Heras P (2005) Bryophytes in the Spanish law. *Boletín de la Sociedad Española de Briología* 26-27: 5-16
- Infante M, Puelles LM, Albertos B, Garillete R, Heras P (2017) View on bryophyte conservation in Peninsular and Balearic Spain: analysis of Red Lists and legal protection. *Cryptogamie Bryologie* 38: 19-51
- Jägerbrand AK, Björk RG, Callaghan T, Seppelt RD (2011) Effects of Climate Change on Tundra Bryophytes. En: Tuba Z, Slack NG, Stark LR (eds) *Bryophyte Ecology and Climate Change*. Cambridge University Press, pp 211-236
- Jenkins GI (2017) Photomorphogenic responses to ultraviolet-B light. *Plant, Cell and Environment* 40: 2544-2557
- Jordan D (2012) The “moss men” of Papua New Guinea. *Field Bryology* 107: 28
- Kondo S, Hori K, Sasaki-Sekimoto Y, Kobayashi A, Kato T, Yuno-Ohta N, Nobusawa T, Ohtaka K, Shimojima M, Ohta H (2016) Primitive Extracellular Lipid Components on the Surface of the Charophytic Alga *Klebsormidium flaccidum* and Their Possible Biosynthetic Pathways as Deduced from the Genome Sequence. *Frontiers in Plant Science* 7: 952
- La Farge C, Williams KH, England JH (2013) Regeneration of Little Ice Age bryophytes emerging from a polar glacier with implications of totipotency in extreme environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 110: 9839-9844
- Lagasca M, García D, Clemente SR (1802) Introducción a la Criptogamia de España. *Anales de Ciencias Naturales* 5: 135-215
- Lai XL, Chahtane H, Martin-Arevalillo R, Zubieta C, Parcy F (2020) Contrasted evolutionary trajectories of plant transcription factors. *Current Opinion in Plant Biology* 54: 101-107
- 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
- LeBlanc F, Rao DN (1966) Réaction de quelques lichens et mousses épiphytiques à l'anhydride sulfureux dans la région de Sudbury, Ontario. *Bryologist* 69: 338-346
- León Y, Ussher MS (2005) Educational program directed towards the preservation of Venezuelan Andean bryophytes. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 97: 227-231
- Li FW, Nishiyama T, Waller M, Frangedakis E, Keller J, Li Z, Fernandez-Pozo N, Barker MS, Bennett T, Blazquez MA, Cheng SF, Cuming AC, de Vries J, de Vries S, Delaux PM, Diop IS, Harrison CJ, Hauser D, Hernandez-Garcia J, Kirbis A, Meeks JC, Monte I, Mutte SK, Neubauer A, Quandt D, Robison T, Shimamura M, Rensing SA, Villarreal JC, Weijers D, Wicke S, Wong GKS, Sakakibara K, Szövényi P (2020) *Anthoceros* genomes illuminate the origin of land plants and the unique biology of hornworts. *Nature Plants* 6: 259-272

- Longton RE (1982) Bryophyte vegetation in polar regions. En: Smith AJE (ed) *Bryophyte Ecology*. Chapman & Hall, pp 123-165
- López-Pozo M, Flexas J, Gulias J, Carriquí M, Nadal M, Perera-Castro A, Clemente-Moreno MJ, Gago J, Núñez Olivera E, Martínez Abaigar J, Hernández A, Artetxe U, Bentley J, Farrant J, Verhoeven A, García-Plazaola JI, Fernández-Marín B (2019) A field portable method for the semi-quantitative estimation of dehydration tolerance of photosynthetic tissues across distantly related land plants. *Physiologia Plantarum* 167: 540-555
- Margiotta G, Bacaro G, Carnevali E, Severini S, Bacci M, Gabbriellini M (2015) Forensic botany as a useful tool in the crime scene: Report of a case. *Journal of Forensic and Legal Medicine* 34: 24-28
- Marschall M, Proctor MCF (2004) Are bryophytes shade plants? Photosynthetic light responses and proportions of chlorophyll a, chlorophyll b and total carotenoids. *Annals of Botany* 94: 593-603
- Martínez Abaigar J, Ederra Induráin A, De Miguel Velasco A (1985) Brioflora del piso de marojal de la Sierra de Cameros. *Zubía* 3: 177-195
- Martínez Abaigar J, González Bueno A (1991) Ildefonso Zubía Icazuriaga (1819-1891). Su legación testamentaria y las colecciones depositadas en Logroño. *Acta Botanica Malacitana* 16: 468-469
- 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
- Martínez Abaigar J, Ederra A (1992) Brioflora del río Iregua (La Rioja, España). *Cryptogamie Bryologie Lichénologie* 13: 47-69
- Martínez Abaigar J, Núñez Olivera E (1996) The bryological work of Ildefonso Zubía Icazuriaga (1819-1891) in northern Spain. *Nova Hedwigia* 62: 255-266
- Martínez Abaigar J (ed) (1997a) Ildefonso Zubía Icazuriaga (1819-1891), un naturalista riojano en el siglo XIX. *Zubía Monográfico* 9. Instituto de Estudios Riojanos. Gobierno de La Rioja
- Martínez Abaigar J (1997b) Ildefonso Zubía, un naturalista riojano en el siglo XIX. *Zubía* 15: 185-194
- Martínez Abaigar J, Núñez Olivera E, García Alvaro A, Beaucourt N (1997c) Additions to the bryophyte flora of La Rioja and the Iberian System (northern Spain). *Cryptogamie Bryologie Lichénologie* 18: 47-54
- Martínez Abaigar J, Núñez Olivera E (1998) Ecophysiology of photosynthetic pigments in aquatic bryophytes. En: Bates JW, Ashton NW, Duckett JG (eds) *Bryology for the Twenty-first Century*. Maney Publishing and the British Bryological Society, pp 277-292
- Martínez Abaigar J, Núñez Olivera E (2001a) ¿Musgo o moho? *Boletín de la Sociedad Española de Briología* 18/19: 69-71

- Martínez Abaigar J, Núñez Olivera E (2001b) The legend and procession of the Moss Men from Béjar (Salamanca, Spain). *Journal of Bryology* 23: 264-266
- Martínez Abaigar J, Núñez Olivera E, Beaucourt N (2002) Short-term physiological responses of the aquatic liverwort *Jungermannia exsertifolia* subsp. *cordifolia* to KH_2PO_4 and anoxia. *Bryologist* 105: 86-95
- Martínez Abaigar J, Núñez Olivera E (2004) Los briófitos: plantas diminutas al borde del masoquismo. *Páginas de Información Ambiental* 17: 24-28
- Martínez Abaigar J, Núñez Olivera E (2011) Aquatic bryophytes under ultraviolet radiation. En: Tuba Z, Slack NG, Stark LR (eds) *Bryophyte Ecology and Climate Change*. Cambridge University Press, pp 115-146
- Martínez Abaigar J, Núñez Olivera E (2013) Briófitos en arroyos de montaña. *Investigación y Ciencia* 441: 50-51
- Martínez Abaigar J, Núñez Olivera E, Infante M, Heras P (2019) Adiciones y correcciones a la brioflora de la Comunidad Autónoma de La Rioja. *Boletín de la Sociedad Española de Briología* (en prensa)
- Martínez Abaigar J, Núñez Olivera E (2019) Effects of Climate Change on Aquatic Bryophytes. En: Häder D-P, Gao K (eds) *Aquatic Ecosystems in a Changing Climate*. CRC Press, Taylor & Francis Group, pp 267-286
- Martínez Abaigar J, Núñez Olivera E (2020) Novel Biotechnological Substances from Bryophytes En: Sinha RP, Häder DP (eds) *Natural Bioactive Compounds: Technological Advancements*. Elsevier (en prensa)
- Monforte L, Soriano G, Núñez Olivera E, Martínez Abaigar J (2018) Cell compartmentation of ultraviolet-absorbing compounds: an underexplored tool related to bryophyte ecology, phylogeny and evolution. *Functional Ecology* 32: 882-893
- Moreno Sanz M (2004) La colonización de la Tierra por los vegetales. *Monografías del Jardín Botánico de Córdoba* 11: 11-27
- Morris JL, Puttick MN, Clark JW, Edwards D, Kenrick P, Pressel S, Wellman CH, Yang ZH, Schneider H, Donoghue PCJ (2018) The timescale of early land plant evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 115: E2274-E2283
- Muir PS, Norman KN, Sikes KG (2006) Quantity and value of commercial moss harvest from forests of the Pacific Northwest and Appalachian regions of the U.S. *Bryologist* 109: 197-214
- Niklas KJ, Cobb ED, Matas AJ (2017) The evolution of hydrophobic cell wall biopolymers: from algae to angiosperms. *Journal of Experimental Botany* 68: 5261-5269
- Núñez Olivera E, Otero S, Tomás R, Fabón G, Martínez Abaigar J (2010) Cyclic environmental factors only partially explain the seasonal variability of photoprotection and physiology in two mosses from an unforested headwater stream. *Bryologist* 113: 277-291

- Oliver MJ, Farrant JM, Hilhorst HWM, Mundree S, Williams B, Bewley JD (2020) Desiccation Tolerance: Avoiding Cellular Damage During Drying and Rehydration. *Annual Review of Plant Biology* 71: 435-460
- Peck JE (2006) Towards sustainable commercial moss harvest in the Pacific Northwest of North America. *Biological Conservation* 128: 289-297
- Pentecost A, Zhang Z (2002) Bryophytes from some travertine-depositing sites in France and the U.K.: relationships with climate and water chemistry. *Journal of Bryology* 24: 233-241
- Philippe G, Sorensen I, Jiao C, Sun X, Fei Z, Domozych DS, Rose JKC (2020) Cutin and suberin: assembly and origins of specialized lipidic cell wall scaffolds. *Current Opinion in Plant Biology* 55: 11-20
- Piatkowski BT, Imwattana K, Tripp EA, Weston DJ, Healey A, Schmutz J, Shaw AJ (2020) Phylogenomics reveals convergent evolution of red-violet coloration in land plants and the origins of the anthocyanin biosynthetic pathway. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 151: 106904
- Pócs T (1982) Tropical forest bryophytes. En: Smith AJE (ed) *Bryophyte Ecology*. Chapman & Hall, pp 59-104
- Pouliot R, Hugron S, Rochefort L (2015) *Sphagnum* farming: A long-term study on producing peat moss biomass sustainably. *Ecological Engineering* 74: 135-147
- Proctor MCF, Oliver MJ, Wood AJ, Alpert P, Stark LR, Cleavitt NL, Mishler BD (2007) Desiccation-tolerance in bryophytes: a review. *Bryologist* 110: 595-621
- Proctor MCF (2014) The Diversification of Bryophytes and Vascular Plants in Evolving Terrestrial Environments. En: Hanson DT, Rice SK (eds) *Photosynthesis in Bryophytes and Early Land Plants*. Springer, pp 59-78
- Puttick MN, Morris JL, Williams TA, Cox CJ, Edwards D, Kenrick P, Pressel S, Wellman CH, Schneider H, Pisani D, Donoghue PCJ (2018) The Interrelationships of Land Plants and the Nature of the Ancestral Embryophyte. *Current Biology* 28: 733-745
- Raven JA (2003) Long-distance transport in non-vascular plants. *Plant, Cell and Environment* 26: 73-85
- Real Academia Española (1951) *Vocabulario Español-Latino por Elio Antonio de Nebrija (Salamanca ¿1495?) sale nuevamente a la luz reproducida en facsimile por acuerdo de la Real Academia Española*
- Real Academia Española (1990) *Diccionario de autoridades, reproducción facsimil de la edición de Madrid, Imprenta de Francisco de Hierro, 1726-1737*. Gredos
- Renault H, Alber A, Horst NA, Lopes AB, Fich EA, Kriegshauser L, Wiedemann G, Ullmann P, Herrgott L, Erhardt M, Pineau E, Ehlting J, Schmitt M, Rose JKC, Reski R, Werck-Reichhart D (2017) A phenol-enriched cuticle is ancestral to lignin evolution in land plants. *Nature Communications* 8: 14713

- Rensing SA (2018) Great moments in evolution: the conquest of land by plants. *Current Opinion in Plant Biology* 42: 49-54
- Renzaglia KS, Browning WB, Merced A (2020) With Over 60 Independent Losses, Stomata Are Expendable in Mosses. *Frontiers in Plant Science* 11: 567
- Resemann HC, Lewandowska M, Gomann J, Feussner I (2019) Membrane Lipids, Waxes and Oxylipins in the Moss Model Organism *Physcomitrella patens*. *Plant and Cell Physiology* 60: 1166-1175
- Richardson DHS (1981) *The biology of mosses*. Blackwell Scientific Publications
- Rimington WR, Duckett JG, Field KJ, Bidartondo MI, Pressel S (2020) The distribution and evolution of fungal symbioses in ancient lineages of land plants. *Mycorrhiza* 30: 23-49
- Rippin M, Becker B, Holzinger A (2017) Enhanced Desiccation Tolerance In Mature Cultures Of The Streptophytic Green Alga *Zygnema circumcarinatum* Revealed By Transcriptomics. *Plant and Cell Physiology* 58: 2067-2084
- Robinson SA, Waterman MJ (2014) Sunsafe Bryophytes: Photoprotection from Excess and Damaging Solar Radiation. En: Hanson DT, Rice SK (eds) *Photosynthesis in Bryophytes and Early Land Plants*. Springer, pp 113-130
- Robson TM, Aphalo PJ, Banas AK, Barnes PW, Brelford CC, Jenkins GI, Kotilainen TK, Labuz J, Martínez Abaigar J, Morales LO, Neugart S, Pieristè M, Rai N, Vandebussche F, Jansen MAK (2019) A perspective on ecologically relevant plant-UV research and its practical application. *Photochemical and Photobiological Sciences* 18: 970-988
- Romani F, Reinheimer R, Florent SN, Bowman JL, Moreno JE (2018) Evolutionary history of HOMEODOMAIN LEUCINE ZIPPER transcription factors during plant transition to land. *New Phytologist* 219: 408-421
- Rühling A, Tyler G (1970) Sorption and retention of heavy metals in the woodland moss *Hylocomium splendens* (Hedw.) Br. et Sch. *Oikos* 21: 92-97
- Sáez L, Ruiz E, Brugués M (2019) Additions, corrections and comments to the Red List of bryophytes from mainland Spain and the Balearic Islands. *Mediterranean Botany* 40: 3-20
- Schroeter B, Green TGA, Kulle D, Pannewitz S, Schlenzog M, Sancho LG (2012) The moss *Bryum argenteum* var. *muticum* Brid. is well adapted to cope with high light in continental Antarctica. *Antarctic Science* 24: 281-291
- Seppelt RD (2011) Bryophytes and Lichens in a Changing Climate: An Antarctic Perspective. En: Tuba Z, Slack NG, Stark LR (eds) *Bryophyte Ecology and Climate Change*. Cambridge University Press, pp 251-273
- Sérgio C, Casas C, Brugués M, Cros RM (1994) Lista Vermelha dos Briófitos da Península Ibérica/Red List of Bryophytes of the Iberian Peninsula. Instituto da Conservação da Natureza (ICN) & Museu, Laboratório e Jardim Botânico, Universidade de Lisboa (MLJB)

- Sérgio C, Brugués M, Cros RM, Casas C, Garcia C (2007) The 2006 Red List and an updated checklist of bryophytes of the Iberian Peninsula (Portugal, Spain and Andorra). *Lindbergia* 31: 109-125
- Shevock JR, Ma WZ, Akiyama H (2017) Diversity of the rheophytic condition in bryophytes: field observations from multiple continents. *Bryophyte Diversity and Evolution* 39: 75-93
- Smith AJE (1982) *Bryophyte Ecology*. Chapman & Hall
- Soriano G, Cloix C, Heilmann M, Núñez Olivera E, Martínez Abaigar J, Jenkins GI (2018a) Evolutionary conservation of structure and function of the UVR8 photoreceptor from the liverwort *Marchantia polymorpha* and the moss *Physcomitrella patens*. *New Phytologist* 217: 151-162
- Soriano G, Del-Castillo-Alonso MÁ, Monforte L, Núñez Olivera E, Martínez Abaigar J (2018b) First data on the effects of ultraviolet radiation on phenolic compounds in the model hornwort *Anthoceros agrestis*. *Cryptogamie Bryologie* 39: 201-211
- Soriano G, Del-Castillo-Alonso MÁ, Monforte L, Núñez Olivera E, Martínez Abaigar J (2019a) Phenolic compounds from different bryophyte species and cell compartments respond specifically to ultraviolet radiation, but not particularly quickly. *Plant Physiology and Biochemistry* 134: 137-144
- Soriano G, Del-Castillo-Alonso MÁ, Monforte L, Tomás-Las-Heras R, Martínez Abaigar J, Núñez Olivera E (2019b) Photosynthetically-active radiation, UV-A and UV-B, causes both common and specific damage and photoprotective responses in the model liverwort *Marchantia polymorpha* subsp. *ruderalis*. *Photochemical and Photobiological Sciences* 18: 400-412
- Sousa F, Civan P, Foster PG, Cox CJ (2020a) The Chloroplast Land Plant Phylogeny: Analyses Employing Better-Fitting Tree- and Site-Heterogeneous Composition Models. *Frontiers in Plant Science* 11: 1062
- Sousa F, Civan P, Brazao J, Foster PG, Cox CJ (2020b) The mitochondrial phylogeny of land plants shows support for Setaphyta under composition-heterogeneous substitution models. *PeerJ* 8: e8995
- Stark LR, Oliver MJ, Mishler BD, McLetchie DN (2007) Generational differences in response to desiccation stress in the desert moss *Tortula inermis*. *Annals of Botany* 99: 53-60
- Stark LR, Greenwood JL, Brinda JC (2017) Desiccated *Syntrichia ruralis* shoots regenerate after 20 years in the herbarium. *Journal of Bryology* 39: 85-93
- Top O, Parsons J, Bohlender LL, Michelfelder S, Kopp P, Busch-Steenberg C, Hoernstein SNW, Zipfel PF, Haffner K, Reski R, Decker EL (2019) Recombinant Production of MFHR1, A Novel Synthetic Multitarget Complement Inhibitor, in Moss Bioreactors. *Frontiers in Plant Science* 10: 260
- Tuba Z, Slack NG, Stark L (2011) *Bryophyte Ecology and Climate Change*. Cambridge University Press

- Vanderpoorten A, Goffinet B (2009) Introduction to bryophytes. Cambridge University Press
- Vicente M (1906) Lista de musgos y hepáticas de Ortigosa de Cameros (Logroño) determinados por D. Augusto Tonglet. Boletín de la Sociedad Aragonesa de Ciencias Naturales 5: 111-114
- Villarreal JC, Cargill DC, Hagborg A, Soderstrom L, Renzaglia KS (2010) A synthesis of hornwort diversity: Patterns, causes and future work. Phytotaxa 9: 150-166
- Villarreal JC, Renzaglia KS (2015) The hornworts: important advancements in early land plant evolution. Journal of Bryology 37: 157-170
- Virtanen V, Korpelainen H, Kostamo K (2007) Forensic botany: Usability of bryophyte material in forensic studies. Forensic Science International 172: 161-163
- Vitt DH, Glime JM (1984) The structural adaptations of aquatic Musci. Lindbergia 10: 95-110
- Wagner DH, Christy JA, Larson DW (2000) Deep-water bryophytes from Waldo Lake, Oregon. Lake and Reservoir Management 16: 91-99
- Wagner B, Seppelt R (2006) Deep-water occurrence of the moss *Bryum pseudotriquetrum* in Radok Lake, Amery Oasis, East Antarctica. Polar Biology 29: 791-795
- Wang LL, Zhao L, Song XT, Wang QG, Kou J, Jiang YB, Shao XM (2019) Morphological traits of *Bryum argenteum* and its response to environmental variation in arid and semi-arid areas of Tibet. Ecological Engineering 136: 101-107
- Wen W, Alseikh S, Fernie AR (2020) Conservation and diversification of flavonoid metabolism in the plant kingdom. Current Opinion in Plant Biology 55: 100-108
- Weng JK, Chapple C (2010) The origin and evolution of lignin biosynthesis. New Phytologist 187: 273-285
- Wichmann S, Krebs M, Kumar S, Gaudig G (2020) Paludiculture on former bog grassland: Profitability of *Sphagnum* farming in North West Germany. Mires Peat 26: 08
- Wilhelmsson PKI, Muhlich C, Ullrich KK, Rensing SA (2017) Comprehensive Genome-Wide Classification Reveals That Many Plant-Specific Transcription Factors Evolved in Streptophyte Algae. Genome Biology and Evolution 9: 3384-3397
- Williamson CE, Neale PJ, Hylander S, Rose KC, Figueroa FL, Robinson SA, Hader DP, Wangberg SA, Worrest RC (2019) The interactive effects of stratospheric ozone depletion, UV radiation, and climate change on aquatic ecosystems. Photochemical and Photobiological Sciences 18: 717-746
- Wood AJ (2007) The nature and distribution of vegetative desiccation-tolerance in hornworts, liverworts and mosses. Bryologist 110: 163-177
- Yonekura-Sakakibara K, Higashi Y, Nakabayashi R (2019) The Origin and Evolution of Plant Flavonoid Metabolism. Frontiers in Plant Science 10: 943

- Zhang J, Fu XX, Li RQ, Zhao X, Liu Y, Li MH, Zwaenepoel A, Ma H, Goffinet B, Guan YL, Xue JY, Liao YY, Wang QF, Wang QH, Wang JY, Zhang GQ, Wang ZW, Jia Y, Wang MZ, Dong SS, Yang JF, Jiao YN, Guo YL, Kong HZ, Lu AM, Yang HM, Zhang SZ, Van de Peer Y, Liu ZJ, Chen ZD (2020) The hornwort genome and early land plant evolution. *Nature Plants* 6: 107-118
- Zhao CC, Wang YY, Chan KX, Marchant DB, Franks PJ, Randall D, Tee EE, Chen G, Ramesh S, Phua SY, Zhang B, Hills A, Dai F, Xue DW, Gilliam M, Tyerman S, Nevo E, Wu FB, Zhang GP, Wong GKS, Leebens-Mack JH, Melkonian M, Blatt MR, Soltis PS, Soltis DE, Pogson BJ, Chen ZH (2019) Evolution of chloroplast retrograde signaling facilitates green plant adaptation to land. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 116: 5015-5020
- Zhou F, Pichersky E (2020) More is better: the diversity of terpene metabolism in plants. *Current Opinion in Plant Biology* 55: 1-10
- Zhuo L, Liang YQ, Yang HL, Li XS, Zhang YH, Zhang YG, Guan KY, Zhang DY (2020) Thermal tolerance of dried shoots of the moss *Bryum argenteum*. *Journal of Thermal Biology* 89: 102469
- Zubía Icazuriaga I (1921) *Flora de La Rioja*. Imprenta y Librería Moderna

ESTE EJEMPLAR DE LA
LECCIÓN INAUGURAL DEL CURSO 2020-2021
DE LA UNIVERSIDAD DE LA RIOJA
SE TERMINÓ DE IMPRIMIR
UN 9 DE OCTUBRE DE 2020
AÑO INTERNACIONAL DE LA SANIDAD VEGETAL:
"PROTEGER LAS PLANTAS, PROTEGER LA VIDA"

