

Datos sobre la fenología de briófitos en el País Vasco (Jungermanniales)

(Data on the phenology of bryophytes in the Basque Country (Jungermanniales))

Infante, Marta; Heras, Patxi
Museo de Ciencias Naturales de Alava
Siervas de Jesus, 24
01001 Vitoria-Gasteiz

BIBLID [1137-8603 (1998), 13; 197-207]

El ciclo reproductivo de tres especies de hepáticas: Scapania gracilis Lindb., Diplophyllum albicans (L.) Dum. y Jubula hutchinsiae (Hook.) Dum. ha sido investigado a lo largo de más de dos años, en el Valle de Leizarán (Guipúzcoa). Se presentan tanto los resultados y su correlación con factores ambientales como la metodología utilizada.

Palabras Clave: Briófitos. Hepáticas. Reproducción. Fenología. País Vasco.

Hiru hepatica espezieetako ziklo birsorkarria (Scapania gracilis Lindb., Diplophyllum albicans (L.) Dum. eta Jubula hutchinsiae (Hook.) Dum.) ikertu da, bi urtetan zehar Gipuzkoako Leizaranen. Erabili den metodologia eta erresultatuak inguruko faktorekin lotuta aurkezten dira.

Giltz-Hitzak: Briofitoak. Hepatikoak. Ugalketa. Fenologia. Euskal Herria.

Le cycle de reproduction de trois espèces d'hépatiques : Scapania gracilis Lindb., Diplophyllum albicans (L.) Dum. et Jubula Hutchinsiae (Hook.) Dum. a été étudié pendant plus de deux ans, dans la Vallée de Leizaran (Guipuzcoa). On présente aussi bien les résultats et leur corrélation avec des facteurs ambiants que la méthodologie utilisée.

Mots Clés: Bryophytes. Hépatiques. Reproduction. Fenologie. Pays Basque.

INTRODUCCION

Aunque existen en la bibliografía bastantes datos sobre la fenología de briófitos, es de señalar que casi todas ellos se refieren a especies de musgos, mientras que los referentes a hepáticas son muy escasos. (ZEHR 79, DUCKETT & RENZAGLIA 93, BENSON-EVANS & HUGHES 55) Esta falta de información se hace especialmente relevante si consideramos las profundas diferencias morfológicas que existen entre sus órganos reproductivos.

A continuación presentamos el estudio del ciclo reproductivo de tres especies de Jungermanniales acróginas (*Scapania gracilis* Lindb., *Diplophyllum albicans* (L.) Dum. y *Jubula hutchinsiae* (Hook.) Dum.), todas ellas con diferentes requerimientos ambientales.

METODOLOGIA

Se escogieron poblaciones de las tres especies mencionadas en la localidad del Valle de Leizaran (Guipuzcoa). Este valle forma parte del borde del afloramiento paleozoico del Noreste guipuzcoano y Noroeste de Navarra y de su orla triásica, con sustratos predominantemente ácidos. Se trata de un valle muy encajado, con un río principal, el Leizaran , y numerosos regatos que mantienen un caudal durante todo el verano. El clima imperante es típicamente oceánico (Fig. 1).

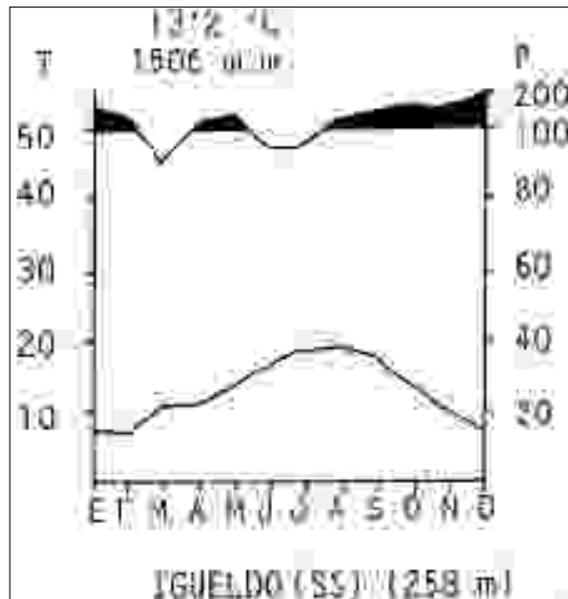


Fig.1: Diagrama ombrotérmico. Estación de Igueldo (San Sebastián).

Todas las poblaciones estudiadas se hallan en ambiente de robledal acidófilo cántabro-euskaldún (*Tamo communi* - *Querceto roboris sigmetum*), dentro de la Región Eurosiberiana de la Península Ibérica (RIVAS MARTINEZ 1987).

La descripción de cada de una de las poblaciones se expone en la siguiente tabla:

ESPECIE	HUMEDAD	COROLOGIA	ALTITUD POBLACION	DESCRIPCION de la POBLACION
<i>Diplophyllum albicans</i>	Humedad edáfica-higrófila	Suboceánica	250 m.s.n.m.	Terrícola Talud ácido orientado al NW Inclinación 60°
<i>Scapania gracilis</i>	Higrófila	Euoceánica	420 m.s.n.m.	Humisaxícola Roquedo areniscoso Orientación NW Inclinación 80°
<i>Jubula hutchinsiae</i>	Hidrófila	Euoceánica -montana (Relictica)	400 m.s.n.m.	Saxícola Bloques de arenisca en regata permanente Banda estrecha justo sobre el nivel habitual del agua

Estas poblaciones se visitaron mensualmente durante más de dos años, habiendo tenido oportunidad de seguir dos ciclos reproductivos completos, en los que nos centraremos en este estudio. En cada ocasión se median junto a la población los parámetros temperatura, humedad relativa e iluminación (luz visible); al tiempo que se recogían muestras, que más tarde se estudiaron en el laboratorio.

Los datos de temperatura y humedad relativa medidos junto a las poblaciones a lo largo de todo el período de muestreo aportan algunos datos ecológicos interesantes sobre las tres especies estudiadas. En cuanto a medias, *Scapania gracilis* aúna el máximo de las medias de temperatura y de humedad relativa a un tiempo, mientras que el mínimo de temperatura media lo posee *Jubula hutchinsiae* y el mínimo de la media de humedad relativa se encuentra en *Diplophyllum albicans*.

Por otro lado, las tres especies están sometidas a un rango de variación de temperaturas medias entre invierno y verano similar, unos 10°C, entre aproximadamente 7'5°C en invierno y 17'5°C en verano. Respecto a la variación de las medias de humedad relativa a lo largo del año, es de destacar que en ninguna de las especies rebasa el 8%, y que el mínimo de humedad se da en primavera también en los tres casos. Sin embargo, cabe destacar que la variación en el caso de *Jubula hutchinsiae* está en el 1'3%, lo que nos indica una estabilidad en términos de humedad relativa altísima, lo que resulta lógico dada su situación en el borde de una corriente de agua.

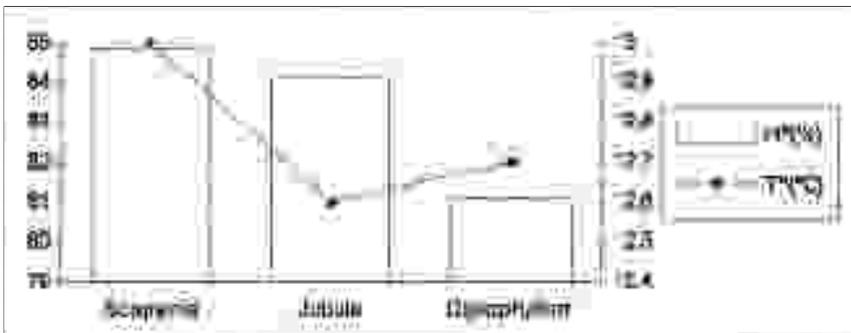


Fig.2: Medias de temperatura y humedad relativa en las poblaciones de las tres especies estudiadas

La metodología seguida para la tipificación de los estadios de maduración tanto de gametangios como de esporófitos se ha basado en ZEHR 1979 y se expone a continuación:

GAMETANGIOS

Estado de maduración	Abreviatura	Indice	Descripción
Juvenil	J	1	Pequeños y de color verde
Inmaduro	I	2	Tamaño casi adulto Verdes Completamente cerrados
Maduro	M	3	Anteridios amarillentos y abiertos Arquegonios sin las células del cuello
Abierto	A	4	Anteridios vacíos y arrugados Arquegonios con cuello y vientre de color oscuro

ESPOROFITO

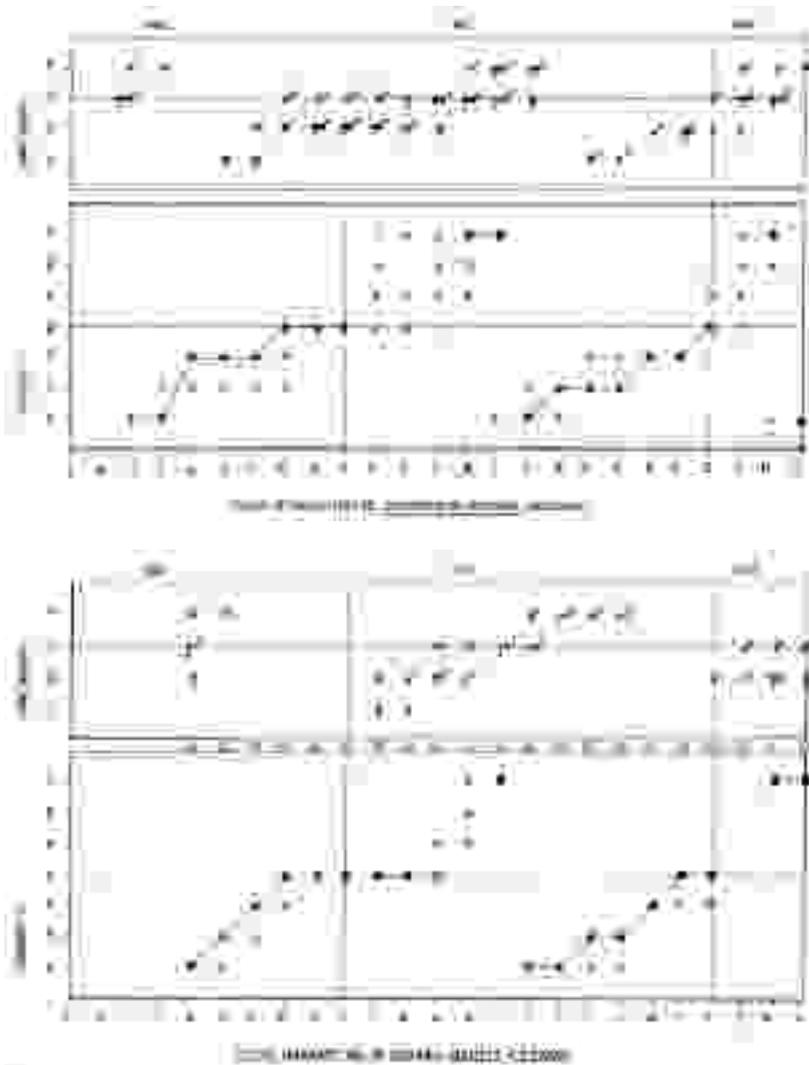
Estado de maduración	Abreviatura	Indice	Descripción
Vientre hinchado	VH	1	Vientre algo engrosado y verde Cuello de color oscuro Desarrollo del periantio
Engrosamiento de la cápsula, temprano	CAT	2	Total desarrollo del periantio Aumento de tamaño del vientre pero el interior aún permanece verde
Engrosamiento de la cápsula, tardío	CATa	3	Progresivo aumento de tamaño de la cápsula Oscurecimiento del interior
Maduración de la cápsula, temprano	CMT	4	Tamaño del esporófito aproximadamente la mitad de la longitud del periantio Interior capsular muy oscuro Se distingue el pie Cofia intacta, recubriendo toda la cápsula
Maduración de la cápsula, tardío	CMTa	5	El esporófito ha superado la mitad de la longitud del periantio, pero aún no asoma fuera de él El pie ha comenzado a elongarse La cofia comienza a romperse
Liberación de esporas	LE	6	El pie se ha elongado La cápsula emerge fuera del periantio pero aún no se ha abierto
Cápsula vacía y fresca	CVF	7	Pie completamente elongado Cápsula abierta

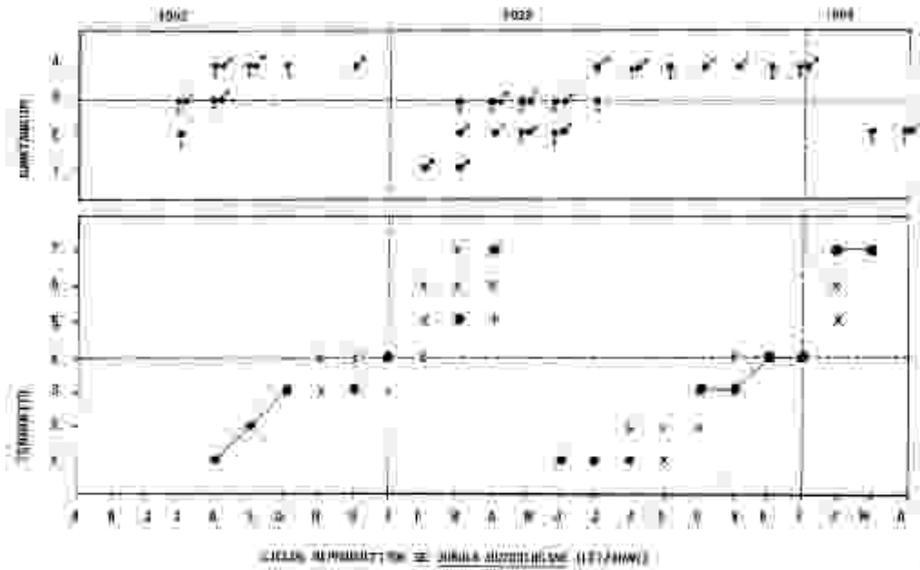
Con los resultados del examen de las muestras mensuales en el laboratorio, se procedió a elaborar los correspondientes gráficos de cada especie, que se exponen a continuación.

En la parte inferior de cada gráfico se expone el proceso de maduración del esporófito, marcando con (•) el estadio mayoritario (> 60%), con (x) los comprendidos entre 10 y 60 %, y con (+) los estadios con menos del 10%. La parte superior del gráfico se halla destinado a los gametangios, indicándose los estadios tan sólo por presencia o ausencia.

Las líneas discontinuas horizontales marcan el momento de maduración tanto del esporófito como de los gametangios. Las líneas discontinuas verticales indican el término e inicio de los años.

En el caso de *Scapania gracilis*, la presencia de propágulos en la población se indica con (⊙) situado en la separación de las áreas destinadas a los gametangios y al esporófito.





DISCUSION

En este caso, los ciclos reproductivos estudiados en las tres especies tienden a confirmar la idea general que se tiene sobre el comportamiento habitual de las hepáticas de zonas templadas (DUCKETT & RENZAGLIA 93), es decir, el desarrollo esporofítico comienza en verano y principios de otoño y es gradual hasta alcanzar el invierno, cuando el proceso se estabiliza en una fase en la que el esporófito tiene sus esporas aún inmaduras y la seta no elongada, protegido en su totalidad por la cofia. Es en primavera bajo la influencia del aumento de temperaturas cuando las esporas completan su maduración, tras lo cual, la seta se expande y se liberan las esporas.

Sin embargo, la aparición de los gametangios, que se considera que ocurre habitualmente en primavera e inicios del verano, en el Valle de Leizaran tiende a adelantarse hasta mediados o finales del invierno, e incluso en el caso de *Diplophyllum albicans*, hasta el otoño anterior.

Comparación de los ciclos estudiados en *Diplophyllum albicans*

Lo más destacable es la perfecta coincidencia del momento del estadio de maduración VH en el esporófito. Ambos ciclos esporofíticos se inician en la misma época, sin embargo, a partir de este momento ambos ciclos siguen trayectorias diferentes hasta Enero: mientras en 1992-93, el proceso de maduración fue rápido, alcanzándose el CMT en Noviembre y estabilizándose después hasta Enero, durante 1993-94, el proceso de maduración fue más gradual, llegando al CMT en Enero.

En cuanto al proceso de liberación de las esporas, en ambas ocasiones se inicia en Febrero, pero durante 1993 fue bastante lento, terminando en Abril, mientras que en 1994 fue mucho más ágil, completándose en tan sólo dos meses.

ESPECIE	DISTRIBUCION DE GAMETANGIOS (SMITH 90)	APARICION ANTERIDIOS	APARICION ARQUEGONIOS FECUNDACION)	ESTADIO VH (POST-LA CAPSULA)	ESTADIO CMT (MADURACION DE	LIBERACION DE LAS ESPORAS
<i>Diptophyllum albicans</i>	Dioica	1992-93: — 1993-94: Septiembre 1994-95: Septiembre	1992-93: — 1993-94: Diciembre 1994-95: Diciembre	1992-93: Junio - Julio 1993-94: Junio - Julio 1994-95: Marzo-Abril	1992-93: Noviembre-Enero 1993-94: Enero	1992-93: Febrero-Mayo 1993-94: (Enero) Febrero-Marzo (Abril)
<i>Scapania gracilis</i>	Dioica	1992-93: — 1993-94: Febrero 1994-95: Enero	1992-93: — 1993-94: Febrero 1994-95: Marzo	1992-93: Agosto 1993-94: Julio- (Agosto)	1992-93: Noviembre- Febrero 1993-94: Diciembre-Enero	1992-93: Mayo-Junio 1993-94: Febrero-Marzo
<i>Jubula hutchinsiae</i>	Monoica	1992-93: — 1993-94: Febrero 1994-95: Abril	1992-93: — 1993-94: Febrero (Marzo) 1994-95: Marzo	1992-93: Agosto 1993-94: Junio- (Agosto)	1992-93: Diciembre-Enero 1993-94: Diciembre-Enero	1992-93: Febrero-Abril 1993-94: Febrero-Marzo
<i>Nowellia curvifolia</i> Illinois (U.S.A.), ZEHR 1979	Dioica o autoica?	Abril	Abril	Junio-Julio	Febrero	Mayo-Julio (Agosto)

CUADRO RESUMEN DE LAS ESPECIES Y CICLOS

Por último es de destacar cómo el ciclo 1994-95, cuyo seguimiento no se llevó a cabo, adelantó su inicio en casi tres meses, lo mismo que el momento de maduración de los gametangios, el cual tanto en 1993 como en 1994 coincidió con la fase de liberación de las esporas.

Comparación de los ciclos estudiados en *Scapania gracilis*

Ambos ciclos esporofíticos se inician prácticamente en la misma época (verano), aunque hay un ligero adelantamiento en 1993-94. Al igual que en *Diplophyllum albicans* se alcanzó el estadio de CMT antes en 1992-93, y se prolongó más que en 1993-94.

En esta especie, la época de liberación de esporas es muy diferente en un ciclo que en otro: mientras en 1992-93, comenzó en Mayo y terminó en Junio, al año siguiente, se produjo un notabilísimo adelanto hasta Febrero (tres meses), completándose en Marzo.

En cuanto a la época de aparición de los gametangios, en 1993-94 y en 1994-95 (no continuado) fue similar: Enero- Febrero.

Respecto a la reproducción vegetativa por propágulos, hay que hacer notar que se observaron estas estructuras en todos los meses del año, en cualquier fase del ciclo, y que incluso puede darse formación de propágulos al menos en los ramos masculinos en fase de maduración de los anteridios.

Comparación de los ciclos estudiados en *Jubula hutchinsiae*

Las diferencias entre los dos ciclos en esta ocasión se limitan básicamente a un acortamiento del período de liberación de las esporas de tres meses en 1992-93 a dos meses en 1993-94.

Comparación entre las tres especies

El ciclo reproductivo más largo corresponde a *Diplophyllum albicans*, ya que desde la aparición de los anteridios en otoño hasta la liberación de las esporas transcurre un año y medio. Los ciclos de las otras dos especies, teniendo la aparición de los gametangios en invierno-primavera, se reducen a prácticamente un año.

En cuanto a la aparición de los gametangios, es *Jubula hutchinsiae* quien los produce más tardíamente, a finales de invierno y principios de la primavera.

El estadio VH se alcanza en *Diplophyllum albicans* algo antes que en las otras dos especies, a finales de la primavera y principios de verano, frente al pleno verano de *Jubula* y *Scapania*.

El estadio CMT de maduración del esporófito se alcanza en todos los casos entre final de otoño y principio de invierno, mientras que el proceso de liberación de las esporas no comienza en ningún caso hasta Febrero y, en todas las especies se observa en el año 1994 bien un acortamiento del proceso de dos meses aproximadamente (casos de *Diplophyllum* y *Jubula*) o bien de un adelantamiento de tres meses en el caso de *Scapania gracilis*.

COMPARACION CON *NOWELLIA CURVIFOLIA* (ZEHR 79)

Zehr estudió en 1979 una población de *Nowellia curvifolia* en un cañón de Illinois (U.S.A.). Comparando el ciclo de esa especie con las estudiadas en el Valle de Leizaran, las diferencias primordiales son la época de aparición de los gametangios, más tardía en la población americana respecto a las vascas, y la época de liberación de las esporas, que se inicia en primavera y continúa hasta el verano, mientras las poblaciones vascas las liberan con mucha más antelación, en invierno y primavera. No disponiendo de datos sobre el clima al que se ve sometida la población de *Nowellia curvifolia* en Illinois, no podemos aventurar ningún tipo de explicación para estas diferencias.

CLIMATOLOGIA DURANTE 1992, 93 Y PRIMERA MITAD DEL 94

A continuación se presentan los datos climatológicos obtenidos por la Estación meteorológica de San Sebastián (Servicio de Meteorología del Gobierno Vasco), durante los meses en que se efectuó el muestreo de las poblaciones de hepáticas estudiadas.

Se observa cómo las diferencias entre las primaveras y los veranos son mínimas, con una media de temperatura en torno a los 15'5°C en primavera y en torno a los 20° en verano; con precipitaciones muy elevadas entre los 300 y los 425 mm tanto en primavera como en verano, muy repartidas entre los días que dura cada estación.

Respecto a los otoños, la única diferencia apreciable en cuanto a medias es el número de días con media inferior a 7°C, que alcanza más del doble en 1993 que en el 92. A esto se debe añadir que en el otoño de 1992, es en Diciembre cuando se producen estos días, mientras que en 1993 empiezan a producirse en Octubre y se concentran en Noviembre (14 días), es decir, mucho antes que en el 92. Las medias de temperatura mensuales de Noviembre 92 y Noviembre 93 también muestran una diferencia de cuatro grados (14'5°C en 92 y 10'9° en el 93). En resumen, la llegada del frío se adelantó en 1993 con respecto a 1992, lo que podría explicar el retraso en la maduración de los esporófitos que se produce en el ciclo 1993-94 respecto al ciclo 1992-93.

Respecto a este retraso en la maduración de los esporófitos en 1993-94, es de destacar cómo en los dos ciclos estudiados, el estadio CMT se alcanza exactamente tras la pérdida de las hojas en la bóveda forestal, lo que ocurre en Noviembre en 1992 y en Diciembre en 1993.

Los inviernos muestran unas diferencias entre sí muy apreciables; en 1993 hubo 47 días con medias inferiores a 7°C, mientras que en 1994, este número se redujo a tan sólo cuatro. Por otro lado, respecto a 1993, el invierno de 1994 cuadruplicó la precipitación y triplicó el número de días de lluvia. En resumen, el invierno del 94, coincidente con la parte final del segundo ciclo esporofítico estudiado fue mucho más húmedo y cálido. En particular, la diferencia de temperaturas ha debido influir en el acortamiento o adelantamiento del proceso de liberación de esporas, así como en el gran adelantamiento del inicio del siguiente ciclo esporofítico en *Diplophyllum albicans*, que muestra fase VH ya en (Marzo)- Abril, primavera temprana, en lugar de finales de primavera y principios de verano en que comenzaron los dos ciclos anteriores.

DATOS CLIMATOLÓGICOS MENSUALES

1992	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Sept	Oct	Nov	Dic
A	7,5	10,1	10,6	12	17,4	16,3	21,2	21,3	18,4	13,2	14,5	11,2
B	19	12	4	0	0	0	0	0	0	0	0	8
C	39,8	32,4	11,3	125,4	101,3	198,7	61,3	121,2	122	329,8	98,1	195,6
D	9	11	19	16	13	20	12	17	13	24	14	17
1993	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Sept	Oct	Nov	Dic
A	11,9	9,2	11,4	12,9	16,3	18,3	18,7	20,6	17,9	14,7	10,9	11,2
B	15	18	14	7	0	0	0	0	0	5	14	0
C	7,7	39,3	47,4	195,4	67	75	115	90	210	122	97	195
D	2	5	9	21	18	18	17	12	17	21	11	24
1994	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Sept	Oct	Nov	Dic
A	9,2	9,6	12,5	10,9	14,8	22,5	-	-	-	-	-	-
B	1	0	3	11	0	0	-	-	-	-	-	-
C	152	197	91,9	260,7	127	36,5	-	-	-	-	-	-
D	20	19	14	18	16	10	-	-	-	-	-	-

Siendo:

A= Temperatura media mensual de la estación (C)

B= Número de días con temperatura media < 7°C

C= Precipitación (mm)

D= Número de días con precipitación

MEDIAS DE ESTACIONES

	INVIERNO (Ene, Feb, Mar)			PRIMAVERA (Abr, May, Jun)			VERANO (Jul, Ago, Sept)			OTOÑO (Oct, Nov, Dic)		
	1992	1993	1994	1992	1993	1994	1992	1993	1994	1992	1993	1994
A	9,4	10,8	10,4	15,2	15,8	16	20,3	19	12,9	12,9	12,2	11,2
B	35	47	4	0	7	11	0	0	8	8	19	0
C	183,7	94,4	440,9	425,4	337,4	423,5	304,6	415	623,5	623,5	414	195,6
D	39	16	53	49	57	44	42	46	55	55	56	17

Siendo:

A= Temperatura media mensual de la estación (C)

B= Número de días con temperatura media < 7°C

C= Precipitación (mm)

D= Número de días con precipitación

REFERENCIAS

- BENSON-EVANS, K. & HUGHES, J. G. (1955). The physiology of sexual reproduction in *Lunularia cruciata* (L.) Dum. *Trans. Br. Bryol. Soc.* 2: 513-522.
- DUCKETT, J.G. & RENZAGLIA, K.S. (1993). The reproductive biology of the liverwort *Blasia pusilla* L. *Journal of Bryology* 17: 541-552.
- RIVAS MARTINEZ, S. (1987). *Memoria del mapa de series de vegetación de España*. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación - ICONA.
- SMITH, A.J.E. (1990). *The liverworts of Britain and Ireland*. Cambridge University Press.
- ZEHR, D.R. (1979). Phenology of selected bryophytes in Southern Illinois. *The bryologist* 82 (1): 29-36.