

PSEUDOCORMOFITOS

Pseudocormofitos. Briofitos. Características generales. Formas talosas y formas foliosas: Hepáticas y musgos. Ciclos de vida. Principales grupos. Ecología.

Los Briofitos reciben también el nombre de pseudocormofitos, por tener unas estructuras parecidas a los cormofitas, pero sin raíz, tallo y hojas verdaderas. Se suele hablar en cambio de rizoides, cauloides y filoides.

A diferencia de las plantas vasculares, los Briofitos no presentan tejido conductor comparable al xilema o floema característico de aquellas, algunas carecen totalmente de células conductoras y absorben agua y nutrientes directamente por toda la superficie de la planta; unas pocas poseen, además un sistema conductor diferenciado. Ello ha dado lugar a la diferenciación de los briofitos en ectohídricos y endohídricos respectivamente.

Los briofitos son plantas terrestres, en general de pequeño tamaño que secundariamente han colonizado el medio acuático, pero ninguna es estrictamente marina (son aproximadamente 23.000-24.000 especies incluidas en unos 900 géneros). Abundan en lugares húmedos y sombríos, pero hay especies xerófilas que pueden crecer sobre medios estacionalmente secos y algunas incluso en los desiertos. En cualquier caso su ciclo reproductor implica necesariamente una fase acuosa. La mayor diversidad y exuberancia la podemos encontrar en los trópicos. Pueden dominar en regiones boreales y australes y en algunas comunidades de zonas templadas como las turberas.

Dependen de la humedad por distintos motivos:

- No tienen haces conductores o los tienen muy primitivos, siendo esa la razón de su pequeño tamaño.

- Para su reproducción sexual, ya que los gametos son del tipo anterozoides (flagelados) y necesitan agua para poder nadar y llegar a la estructura femenina.

- No presentan todavía una estructura denominada cutícula, una capa protectora que evita la pérdida de humedad, y no la han desarrollado o bien la presentan muy poco estructurada.

- Los rizoides son estructuras parecidas a raíces muy cortas (unos pocos mm) y no penetran prácticamente nada en el sustrato por lo que no pueden llegar a las capas húmedas y más profundas.

Como las plantas vasculares, los briofitos son plantas de color verde más o menos intenso debido a las clorofilas a y b, presentan también betacarotenos. Las paredes celulares son celulósicas y como sustancia de reserva almacenan almidón.

Todos los briofitos manifiestan una alternancia de generaciones heteromórficas: el aparato vegetativo comprende al gametofito haploide que, a diferencia de las plantas vasculares es la generación dominante con mayor diferenciación morfológica y anatómica; el esporofito, diploide se desarrolla sobre el gametofito y vive a sus expensas con la única misión de formar esporas.

El gametofito en los briofitos talosos, como en algunas hepáticas y en las antocerotas, es un talo aplanado más o menos diferenciado fijado al sustrato por unos filamentos hialinos o rizoides; en los briofitos foliosos como los musgos y la mayoría de las hepáticas, consta de un eje erecto o reptante llamado caulidio, también fijado por rizoides con escaso poder absorbente, y está provisto de unas hojitas o filidios. Los filidios recuerdan a las hojas de las plantas vasculares, pero son siempre sésiles y generalmente están formadas por una sola capa de células, excepto en la parte central correspondiente a la nervadura que, cuando existe, es pluriestratificada. El gametofito puede ser anual o perenne y su crecimiento se realiza a partir de una única célula apical.

Fundamentalmente el gametangio puede presentar dos tipos de morfología. Una de ellas conserva de las algas una morfología talosa, normalmente pegada al sustrato como una lámina individual, pluricelular y estratificada. Este talo puede a su vez ser lobulado, ramificado... En esa lámina es donde se van a encontrar los gametangios, tanto los masculinos (anteridios) como los femeninos (arquegonios).

El otro tipo de morfología es la foliácea, que es una morfología levantada del suelo. Se diferencian por una especie de cauloide y presentan ya rizoides y filoides. También tienen anteridios y arquegonios. En algunos briofitos de esta morfología, sobre todo en los más evolucionados se pueden encontrar estructuras que son ya haces conductores muy primitivos, por lo que ya hay células diferenciadas para conducir el agua por los rizoides y en algunos

casos también por los filoides. Esto es lo que se denomina hidroides, encargados de transportar fundamentalmente agua y los leptoides, encargados de transportar sustancias nutritivas. El problema de hidroides y leptoides es que no tienen lignina, sustancia característica de las plantas que aporta dureza, y por lo tanto no han alcanzado el desarrollo necesario para tener un tamaño muy grande.

Sobre el gametofito se forman los órganos sexuales pluricelulares unidos al gametofito mediante un corto pedúnculo. Los masculinos o anteridios son esféricos o alargados, tienen una envoltura formada por una capa de células estériles, y las células internas producen cada una de ellas un espermatozoide curvado en espiral y con dos flagelos lisos. Los femeninos o arquegonios tienen forma de botella con la base ensanchada o vientre y el cuello generalmente largo. El vientre contiene una célula que se divide y produce una ovocélula o gameto femenino y una célula del canal del vientre situada en la zona de unión con el cuello. En el cuello más o menos largo según la especie, se hallan las células del canal del cuello en número variable, que producen sustancias químicas que atraen a los espermatozoides. Ambos gametangios pueden aparecer sobre un mismo pie en las especies monoicas o en pies separados en las dioicas.

En el interior del arquegonio hay una sola ovocélula que una vez fecundada da lugar a un embrión diploide que continúa creciendo a expensas del gametofito hasta desarrollarse el esporofito. Este empieza a formarse en el interior del arquegonio durante la primera fase, las paredes del arquegonio crecen al mismo ritmo que el esporofito hasta que acaba de romperse, ya sea por la parte apical formando una vaina basal o por la base formando la caliptra, que arrastra la cápsula de los musgos cubriéndola durante un periodo de tiempo. El esporofito consta de un pie o haustorio absorbente que se clava en el gametofito y se continúa con un pedicelo o seta, más o menos largo, que conduce el agua y las sustancias nutritivas absorbidas por el haustorio hasta el esporangio o cápsula de posición terminal.

A partir de las células del arquegonio, tejido fértil del interior de la cápsula, se originan las esporas por meiosis, que serán diseminadas por el aire. Las esporas son redondeadas, de un tamaño de 5 a 200 micras, cubiertas por una resistente pared cutinizada (exina), de rica ornamentación. Las esporas tienen mecanismos de abertura, seguramente ligadas a la absorción de agua. Las esporas haploides al germinar producen un protonema, muy reducido en la mayoría de las hepáticas y antocerotas. El

protonema puede ser filamentosos o taloso y de él se originan las plantas vegetativas o gametofitos.

Los briofitos tienen un extraordinario poder de regeneración. Es muy frecuente la reproducción vegetativa llevada a cabo fundamentalmente mediante dos procesos:

1. Fragmentación: un trozo del gametofito se rompe y puede dar lugar a un nuevo individuo.
2. Formación de propágulos: formación de yemas en distintas partes del talo, en los caulidios, en los filidios o en los rizoides y dar origen a un nuevo gametofito. Pueden ser dispersados bien por el viento o bien por los insectos. Los propágulos pueden disponerse en zonas determinadas llamadas conceptáculos, un recipiente donde se encuentran los propágulos. Los propágulos suelen contener células con sustancias de reserva denominadas células oleíferas.

ECOLOGÍA E IMPORTANCIA ECONÓMICA DE BRIOFITOS

Debido a su dependencia a lugares húmedos, los vamos a encontrar en zonas húmedas, siendo muy frecuentes en áreas tropicales e intertropicales. No obstante, también hay gran cantidad de esporas adaptadas a vivir en zonas templadas y algunas incluso se pueden encontrar en zonas desérticas, aunque evidentemente estas especies son muy reducidas. Son todas especies terrestres salvo algunas acuáticas. En cualquier caso, como ya se ha dicho no hay ninguna especie acuática.

Se encuentran fundamentalmente en las zonas norte de rocas, en el suelo y sobre la corteza de los árboles. Muchas veces no hace falta que se produzca lluvia para que crezcan sino que es suficiente con que se condense el agua del rocío para que crezcan y se reproduzcan.

En la Naturaleza los musgos son importantes en el sentido de ser los primeros colonizadores de muchos sustratos, denominándose organismos pedogenéticos, por ser los primeros colonizadores junto a los líquenes de rocas desnudas. Así facilitan que se vayan formando capas orgánicas, siendo por tanto también formadores de suelo orgánico, constituyendo un suelo donde al principio no podrían ponerse las plantas superiores directamente.

Los briofitos se utilizan hoy como bioindicadores (al igual que los líquenes) de la contaminación ambiental, ya que hay algunas especies muy sensibles a la contaminación del aire. Se utilizan pues para saber la evolución de la contaminación en un lugar determinado. Los resultados obtenidos se representan mediante líneas de contaminación, líneas parecidas a las isobaras.

Otros briofitos son especialistas en acumular materiales contaminantes como pueden ser los metales pesados, en el interior de sus células. Pueden incluso acumular fácilmente isótopos radiactivos. Se recogen, se analizan y se sabe que contaminación hay y a que concentración.

Los briofitos parece ser que tuvieron un antepasado común con los cormofitas, muy antiguo. Se supone que este antepasado fue un alga de hace unos 400 millones de años. Las dos líneas de evolución se separaron hace mucho tiempo. Los fósiles más antiguos datan del Devónico (350-400 millones de años).

Dentro de la clase Briofitos se separaron tres líneas evolutivas que dieron lugar a las actuales clases:

CARACTER	HEPATICAS	MUSGOS	ANTOCEROTAS
PROTONEMA	Reducido	Desarrollado	Carecen
GAMETOFITO	Taloso o folioso	Folioso	Taloso
RIZOIDES	Unicelulares	Pluricelulares	Unicelulares
DISPOSICIÓN FILIDIOS	2 hileras	3 o más hileras	-
CELULAS DE FILIDIOS	Isodiamétricos	Alargados	-
HIDROIDES	Ausentes	Presentes	Ausentes
LEPTOIDES	Ausentes	Raros	Ausentes
TRIGONOS	Presentes	Ausentes	Ausentes
OLEOCUERPOS	Presentes	Ausentes	Ausentes
PLASTIDIOS/CELULA	Numerosos	Numerosos	Uno
ESPORANGIO	Sin estomas	Con estomas	Con estomas
DEHISCENCIA DE LA	Por fisura	Por operculo,	Por fisura longit.

CAPSULA	longit. sin peristoma	con peristoma	sin peristoma
COLUMELA	Ausente	Presente	Presente
ELÁTERES	Presente	Ausente	Pseudoeláteres

HEPÁTICAS: CLASE MARCHANTIOPSIDA

El gametofito puede ser taloso o folioso. Podemos encontrar una morfología muy variada, desde un talo con muy pocas células hasta un talo muy bien estructurado que puede alcanzar varios cm.

Los foliosos van a tener un caulóide y filóide a filas de tres en tres, dos de tamaño más o menos normal y una más pequeña llamada anfigastro. El gametofito es diploide.

1. HEPATICAS TALOSAS

Es frecuente que los anteridios y arquegonios se dispongan sobre una estructura pedicelada que la levante del sustrato. En otros casos esta estructura puede estar incluida en el talo. Cuando la estructura se mantiene lo hace en forma de sombrerillo, de forma que si posee arquegonios recibe el nombre de arquegonóforos y si lo que tiene son anteridios se denomina anteridióforos.

2. HEPATICAS FOLIOSAS

Normalmente los gametangios están protegidos por una especie de cubierta formada de filidios que bien se llaman perianto o bien hojas periqueciales. Es esporofito es bastante sencillo, diploide y constituido por una cápsula, normalmente con un pie que lo levante más o menos sobre el talo. Esta estructura de cápsula y de seta se da indistintamente en hepáticas foliosas y talosas.

Cuando la cápsula está madura solo se abre por una serie de valvas, dejando salir las esporas. Mezcladas con las esporas suele haber unos filamentos que se denominan eláteres, que son higroscópicos, que se hinchan y contraen según absorción o pérdida de agua. Esas contracciones son las que hacen que las esporas salten de la cápsula.

La hepáticas se dividen en dos subclases:

a) SUBCLASE MARCHANTIIDAE

El gametofito es siempre taloso, los rizoides con papilas en la parte interior

de la pared o lisos, y el esporofito con la seta muy corta. Comprende unas 450 especies, reunidas en 270 géneros, distribuidos por todo el mundo. Como hemos dicho, todas las especies son talosas, con el talo dividido dicotomicamente y muy bien diferenciado en una región superior asimiladora y otra inferior o ventral de reserva.

El talo presenta en la cara superior una epidermis monoestratificada, que en la mayoría de las especies está perforada por poros simples o de estructura complicada que comunica con cámaras aeríferas delimitadas por células ricas en cloroplastos para permitir el intercambio gaseoso. También son verdes las células de los filamentos que crecen en el interior de las cámaras. A este tejido también se le llama tejido asimilador.

En la parte inferior del talo las células parenquimáticas son pobres en clorofila y algunas veces presentan cuerpos oleíferos grandes que ocupan prácticamente toda la célula. Esta zona se denomina tejido de reserva.

La parte inferior llamada epidermis inferior es la capa protectora, que suele estar formada por una única fila de células y a partir de ahí saldrán los rizoides en caso de que los tuviera, uniestratificados.

El gametofito puede ser monoico o dioico y la situación de los gametangios es variable. El esporofito tiene una seta muy corta e incluso puede faltar, y los esporangios son esféricos o elipsoides. La reproducción asexual es por fragmentación, y en algunos géneros se forman propágulos discoidales en unos conceptáculos especiales situados en la superficie dorsal del talo.

b) SUBCLASE JUNGERMANNÜDAE

Incluye hepáticas talosas y foliosas. Nos centraremos en el orden Jungermanniales, que son todas foliosas. Constituye el grupo más abundante de las hepáticas, con 7000 especies distribuidas en unos 280 géneros. Presenta una gran diversidad en los trópicos, pero también son abundantes en los lugares húmedos y sombríos de las zonas templadas.

Se caracterizan por la presencia de filidios y caulidios, estos últimos normalmente rastreros. El esporofito tiene la seta más larga que las hepáticas talosas pero más corta que los musgos. Típicamente ocurre que el esporangio se abre en cuatro valvas. Son frecuentes los propágulos que se forman en el margen de los filidios.

CICLO DE VIDA DE LAS HEPÁTICAS

Viene a ser muy parecido en todas las hepáticas, lo único que cambia es la morfología de sus estructuras.

Las esporas haploides se forman en los esporangios y son dispersadas. Los aláteres pueden ayudar a la dispersión. Si caen en un sustrato adecuado germinarán, formando una primera estructura filamentosa con muy pocas células llamada protonema, a partir del cual se va a formar el talo típico hepático, el talo del gametofito. Puede haber especies monoicas y especies dioicos.

En el gametofito masculino se forman los anteridios y en el femenino los arquegonios. Los anteridios forman los espermatozoides diflagelados y el gametofito femenino forma el arquegonióforo, que dará los arquegonios con la ovocélula. Los espermatozoides entran por el canal del cuello del arquegonio y fecundan a la ovocélula formando el cigoto. El cigoto es diploide y se va a desarrollar y formar el esporofito, diploide, porque se forma a expensas del cigoto. El esporofito va a formar esporangios donde va a ver zonas de células donde ocurrirá la meiosis para que las esporas formadas sean haploides. Cuando las células salen del esporangio germinan.

Como ejemplo vamos a decir *Marchantia*, *Reboulia*, *Lunularia* y *Frullania*.

MUSGOS. CLASE BRYOPSIDA

La clase de los musgos es la más amplia de los briófitos, comprendiendo alrededor de 15.000 especies. El gametofito puede ser muy pequeño, desde medio mm hasta unos 60 cm, y siempre es folioso. Consta de un caulidio, erecto o rastrero, que se fija al sustrato mediante rizoides pluricelulares, ramificados y con paredes transversales oblicuas que en algunos casos cubren el caulidio. Los filidios están dispuestos helicoidalmente a su alrededor. Son sésiles y de forma variable. Por lo general son monoestratificados, excepto en la parte central correspondiente a la nervadura, algunas de cuyas células pueden tener una función conductora y otras, con las paredes engrosadas de sostén.

Los esporofitos de los musgos son los más diversificados y complejos de los briófitos. La elongación de la seta tiene lugar en las primeras fases del desarrollo del esporofito. La seta conduce el agua y las sustancias nutritivas, eleva la cápsula y facilita con su movimiento la dispersión de las esporas. La cápsula o esporangio tiene una pared, generalmente pluriestratificada que, a menudo, presenta estomas en el interior de la cual se diferencia la columela, una columna central de tejido estéril que conduce

la sustancia nutritivas, y que está rodeada por el saco esporífero con las esporas, fruto de la meiosis de las células del arquesporio. La cápsula, por lo menos en las primeras fases del desarrollo está cubierta por la caliptra.

La dehiscencia de la cápsula se produce mediante el opérculo, fisura circular que separa su porción apical. El desprendimiento del opérculo deja al descubierto el peristoma, formado por uno o dos anillos concéntricos de dientes que se abren cuando el ambiente es seco, permitiendo la salida de las esporas. En algunos musgos falta el opérculo y las esporas se dispersan después de la rotura o descomposición de la pared de la cápsula.

- CICLO DE VIDA

Las esporas haploides germinan y forman un protonema filamentosos (no taloso como las hepáticas) y mediante crecimiento va a formar los gametofitos, femeninos, masculinos o ambos a la vez. El femenino dará el arquegonio con la estructura general y el pie masculino va a formar anteridios rodeados de filidios llamados perigoniales. Los espermatozoides fecundan a la ovocélula y se forma el cigoto diploide que va a dar lugar al esporofito con la seta y la cápsula, saliendo las esporas.

Como ejemplo vamos a citar *Polytrichum*, *Tórtula*, *Bartramia*, *Bryum* y *Funaria*.