

# COLONIZACIÓN DE EXCREMENTOS DE BÓVIDO POR *TAYLORIA TENUIS* (WITH.) SCHIMP.

por  
FRANCISCO LLORET\*

## Resumen

LLORET, F. (1990). Colonización de excrementos de bóvido por *Tayloria tenuis* (With.) Schimp. *Anales Jard. Bot. Madrid* 46(2): 469-476.

Se ha estudiado el proceso de colonización de excrementos de bóvido por el musgo *Tayloria tenuis* (With.) Schimp. a partir del seguimiento de tres poblaciones localizadas en el Pirineo oriental (Gerona, España), las cuales correspondían a diferentes etapas de este proceso. Esta especie forma abundante protonema sobre algunos excrementos al poco tiempo de su deposición. En uno o dos años alcanza su pleno desarrollo y fructifica abundantemente. Los dípteros parecen ser atraídos por los esporófitos y actúan como agentes dispersores de las esporas al quedar estas adheridas a su cuerpo. Finalmente, las poblaciones son recubiertas por otros briófitos de gran tamaño, típicos del suelo forestal.

Palabras clave: Briófitos, *Tayloria tenuis*, colonización, coprofilia, entomofilia.

## Abstract

LLORET, F. (1990). Colonization of cattle dung by *Tayloria tenuis* (With.) Schimp. *Anales Jard. Bot. Madrid* 46(2): 469-476 (in Spanish).

Three different stages in the colonization of cattle dung by the moss *Tayloria tenuis* (With.) Schimp. were studied in three populations located in the Eastern Pyrenees (Gerona, Spain). This species develops a conspicuous protonema on some droppings, just after their deposition. After one or two years, the moss reaches a complete development and fructifies abundantly. Diptera seem to be attracted by the sporophytes. Spores remain attached to the body of flies and are dispersed by this mean. Finally, populations are covered with other bryophytes, larger in size, which are common on forest soils.

Key words: Bryophytes, *Tayloria tenuis*, colonization, coprophily, entomophily.

## INTRODUCCIÓN

La familia de las *Splachnaceae* presenta dos características particulares y exclusivas entre los briófitos: su afinidad por sustratos ricos en materia orgánica, en particular por excrementos, y una dispersión favorecida por insectos, como ha sido demostrado en varias especies de esta familia (KOPONEN & KOPONEN, 1977; CAMERON & TROILO, 1982; CAMERON & WYATT, 1986).

---

\* Departamento de Biología Animal, Biología Vegetal y Ecología, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Barcelona. 08193 Bellaterra (Barcelona).

El descubrimiento de varias poblaciones de *Tayloria tenuis* (With.) Schimp. en una localidad del Pirineo oriental (LLORET, 1987) ha permitido estudiar el ciclo biológico de este taxon desde la formación del protonema hasta la liberación de las esporas por el esporófito, determinándose asimismo la existencia de entomofilia también en este taxon.

La particularidad de los ambientes en los que vive este taxon permite conocer con cierto detalle los procesos por los cuales determinados hábitats son colonizados por briófitos, así como las fases posteriores de ocupación por otras especies distintas de briófitos. Estos mecanismos son bastante conocidos en plantas vasculares, pero se tiene escasa información respecto a los briófitos, a pesar del interés creciente entre los briólogos por los estudios sobre la autoecología y el ciclo biológico de algunas especies (MILES & LONGTON, 1987) y de la posibilidad de considerar esta información en un marco ecológico general (DURING & VAN TOOREN, 1987).

#### POBLACIONES ESTUDIADAS Y MÉTODO EMPLEADO

Se fijaron tres poblaciones aisladas de *T. tenuis*, las cuales crecían sobre deposiciones de bóvidos de diferente antigüedad (las más recientes, de menos de un año; las más antiguas, de más de tres años), en la Baga de Carboners (Setcases, Gerona, 31TDG4394), a 1700 m de altitud, en un bosque mixto de *Abies alba* y *Pinus mugo* ssp. *uncinata*, con un estrato arbustivo rico en *Rhododendron ferrugineum* y *Vaccinium myrtillus* [*Saxifrago-Rhododendretum* Br.-Bl. *abietetosum* (Rivas Mart.) Vigo]. La humedad ambiental es considerable en el interior del bosque y las condiciones climáticas corresponden a un clima pirenaico con influencias mediterráneas (XERCAVINS, 1985). En Setcases, la estación más próxima a la localidad estudiada, a 1279 m de altitud, la temperatura media anual es de 9,2 °C y la precipitación media anual es de 1074 mm.

Cada una de las poblaciones correspondía a una fase diferente del proceso de colonización de los excrementos. En cada una de ellas se situó una rejilla metálica cuadrada de 13,3 cm de lado, subdividida en 144 subcuadrados. Esta rejilla fue fijada al sustrato con clavos en los vértices, de forma que después de cada recuento podía ser retirada sin alterar la posición de los clavos. De esta forma, en el siguiente recuento, era posible volver a colocar la rejilla con gran exactitud en la misma posición.

En cada recuento se tomó nota de las especies presentes en cada subcuadrado, otorgando los siguientes índices de abundancia: 1, 1 ó 2 individuos; 2, recubrimiento < 50 %, y 3, recubrimiento > 50 %. También se observó la presencia de esporófitos.

Los recuentos se realizaron a principios de agosto de 1986 y en los meses de junio, julio, agosto y septiembre de 1987. En cada ocasión se recogieron muestras de *T. tenuis* de poblaciones adyacentes a las estudiadas, con el objeto de observar en el laboratorio el grado de maduración de los gametangios.

Para comprobar si la dispersión de esporas era favorecida por la visita de dípteros, el 10 de agosto de 1987 se realizaron recuentos del número de visitas de este grupo de insectos a las diferentes poblaciones fértiles de *T. tenuis*, así como a otras próximas de *Dicranum scoparium* Hedw., las cuales también presentan esporófitos. Se capturaron un total de ocho moscas que habían visitado las poblaciones de

*T. tenuis*, las cuales fueron observadas posteriormente en el laboratorio para detectar la posible presencia de esporas adheridas a su cuerpo.

También se dispusieron en el suelo, en las cuatro direcciones de los puntos cardinales, un total de 20 portaobjetos untados con vaselina a 10, 30, 50, 100 y 200 cm del centro de una de las poblaciones que presentaba mayor número de esporófitos. La intención era detectar la capacidad de dispersión de las esporas, especialmente la debida al efecto del viento.

## RESULTADOS

La progresiva ocupación del excremento puede observarse en la figura 1. En una primera fase y, al parecer, poco después de ser depositados, algunos excrementos comienzan a ser colonizados por protonema de *T. tenuis*. Puesto que las urnas están maduras a mediados del verano, es en dicha época cuando se inicia esta primera fase de colonización. La rapidez del crecimiento del protonema, del cual cabe suponer que procede de más de una espора, por cuanto éstas se dispersan agrupadas, varía apreciablemente de una a otra población. Generalmente, en el verano siguiente el protonema llega a recubrir toda la superficie disponible.

En esta primera fase, la formación de gametófitos es muy limitada; pero en el verano siguiente a la germinación, éstos se desarrollan en gran abundancia y ocupan una gran parte de la superficie del excremento. En la parcela 2 (fig. 1), la disminución del número de subcuadrados con protonema entre junio y septiembre de 1987 se corresponde con el aumento de gametófitos, los cuales pasaban a recubrir todo el subcuadrado, en detrimento del protonema.

En esta etapa se forman los gametangios y tiene lugar la meiosis. A pesar de ser una especie reconocida como monoica (SMITH, 1978), nosotros solo lo hemos podido comprobar en muy pocos individuos. En éstos, los periquecios se encuentran en el ápice de una rama lateral que crece por debajo de algún perigonio. Sin embargo, los individuos con inflorescencia masculina o femenina son bastante frecuentes. Recientemente se ha indicado también en otra especie monoica [*Atrichum undulatum* (Hedw.) P. Beauv.] el hecho de que la mayoría de los pies solo producen un tipo de gametangios cada año (MILES & LONGTON, 1987). Todo ello parece apuntar a la existencia de un mecanismo que evitaría la autofecundación.

Los esporófitos jóvenes empiezan a hacerse visibles en el periquecio durante el mes de octubre y no alcanzan la madurez hasta el verano siguiente, en el que, bien entrada la estación, se produce la liberación de las esporas. En total es necesario que transcurra aproximadamente un año desde la formación de los gametangios hasta la dispersión de las esporas y en la mayoría de los casos se precisan dos años para completar el ciclo desde el establecimiento del protonema hasta la primera dispersión. Este ciclo fenológico se va repitiendo en años sucesivos y se mantiene incluso cuando las poblaciones quedan recubiertas por otros briófitos de mayor tamaño que crecen sobre ellas. En ningún caso se ha observado la presencia de mecanismos especializados de reproducción asexual.

Se ha podido comprobar que la dispersión de las esporas está facilitada por dípteros. En los tres recuentos realizados durante periodos de 5 minutos, en diferentes poblaciones de *T. tenuis* que presentaban esporófitos maduros, el número de visitas de dípteros fue de 6, 9 y 42. En otras tantas observaciones de poblacio-

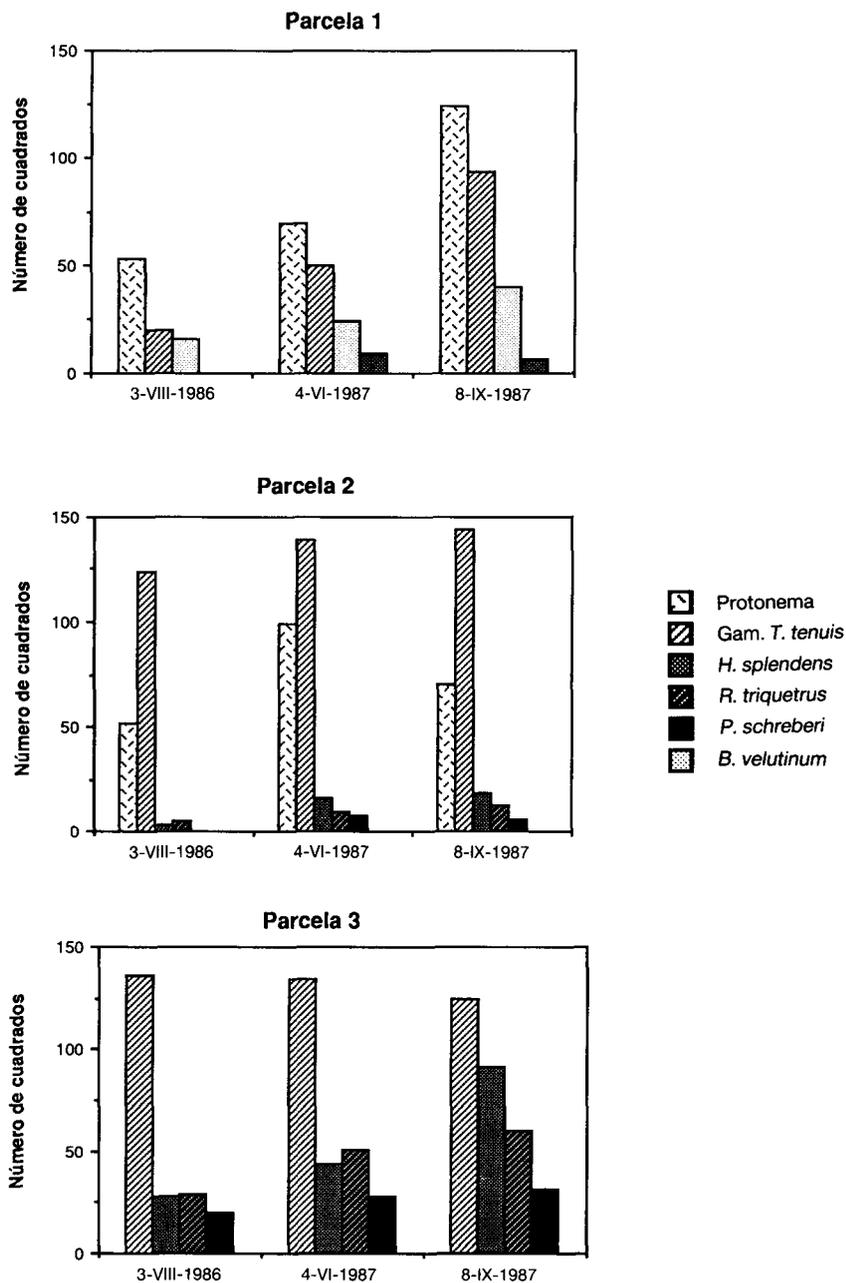


Fig. 1.—Número de subcuadrados con presencia de las diferentes especies y fases de desarrollo de *Tayloria tenuis* desde agosto de 1986 a septiembre de 1987. La parcela 1 corresponde a la población en fase más temprana de colonización, y la parcela 3, a la más antigua.

nes de *D. scoparium*, durante el mismo periodo, no se observó ninguna visita. De un total de ocho dípteros capturados cuando visitaban las poblaciones de *T. tenuis*, en todos ellos fue posible distinguir en el laboratorio grupos de esporas de *T. tenuis*, fácilmente reconocibles por su color verde limón, adheridas a diferentes partes del cuerpo: en 7 casos, a las alas; en 6, a las patas, y en 1, a la cabeza.

Después de un mes de haber sido colocados, no se observaron grupos de esporas en los portaobjetos dispuestos alrededor de una de las poblaciones de *T. tenuis*. Tal vez se trate de un tiempo demasiado largo, puesto que había habido desplazamientos de algunos de ellos, así como pérdidas de vaselina, probablemente por efecto de la lluvia.

Simultáneamente a la progresiva colonización del excremento por *T. tenuis* se produce una lenta invasión por parte de otras especies, principalmente pleurocárpicas. En la primera fase de colonización, en la parcela 1 (fig. 1), aparecieron algunos pies de *Brachythecium velutinum* (Hedw.) B. S. G. que, después de un año, llegaron a estar presentes en 40 subcuadros. No fue posible reconocer la existencia de protonema de esta especie ni tampoco los fragmentos de gametófito que pudieran haber originado estas poblaciones. Por el contrario, los pocos individuos de *Hylocomium splendens* (Hedw.) B. S. G. que se desarrollaron en este cuadrado provenían de fragmentos de gametófito que habían actuado como unidades de dispersión.

En las fases más avanzadas de la colonización, las especies pleurocárpicas de gran tamaño [*H. splendens*, *Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst., *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mit.] van adquiriendo mayor importancia (parcela 3, fig. 1). Algunas de estas poblaciones proceden de fragmentos de gametófito. Sin embargo, existe una importante penetración lateral desde poblaciones contiguas al excremento, las cuales tapizan casi totalmente el suelo del bosque. Estos individuos van creciendo por encima de la población de *T. tenuis*, llegando a ocultarla totalmente. Sin embargo, los individuos de *T. tenuis* mantienen su actividad vital y llegan a fructificar con regularidad, incluso en el caso de haber quedado totalmente recubiertos por estas especies pleurocárpicas. En la figura 3 se aprecia cómo, a pesar del considerable aumento del número de subcuadros ocupados por estas especies, el número de aquellos en los que *T. tenuis* estaba presente apenas disminuye de 136 a 125. Esta invasión, aunque es claramente apreciable, no es inmediata, y el cuadrado 3, el cual en el inicio de las observaciones ya se veía afectado por este fenómeno, después de un año no ha llegado a ser completamente recubierto por estas especies pleurocárpicas.

#### DISCUSIÓN

*T. tenuis* es una especie rara en la Península Ibérica (CASAS & al., 1985) e incluso parece que su distribución quedaría restringida a los Pirineos, ya que la cita de los Picos de Europa (GEISLER, 1979) correspondería en realidad a otro taxon (GEISLER, *com. pers.*).

En la Baga de Carboners, las poblaciones se mantienen con bastante vigor y es relativamente frecuente encontrar excrementos de bóvido colonizados. En todos los casos observados, estas poblaciones se encuentran en el interior del bosque, donde la humedad ambiental es elevada, y no se producen bruscas desecaciones,

como en los lugares abiertos. Esta localización, junto a lo inconspicuo del gametófito, puede haber sido causa de que pasara inadvertida a los recolectores y, en consecuencia, podría tratarse de un taxon menos raro en el Pirineo de lo que se pensaba hasta ahora.

A pesar de que algún autor (SMITH, 1978) considera que es un taxon que puede vivir en el suelo, sobre restos vegetales y sobre excrementos, en la localidad estudiada sólo se ha encontrado en este último ambiente, a pesar de haber sido buscado en los taludes y el suelo del bosque. En todos los casos fue posible identificar, por debajo de las poblaciones, los restos de deposiciones, en ocasiones muy descompuestos. Éste puede ser un motivo por el que, en la recolección de ejemplares bien desarrollados, no siempre es evidente a primera vista un origen coprófilo (GEISSLER, 1982).

La afinidad de *T. tenuis* por este tipo de sustratos puede tener varias explicaciones. En primer lugar, puede tratarse de un taxon con requerimientos particulares que solo se encuentra sobre estos sustratos orgánicos (CRUM & ANDERSON, 1981). Sin embargo, es posible que, aun siendo una especie capaz de vivir sobre otros sustratos no tan específicos, su distribución esté determinada por la entomofilia (CAMERON & WYATT, 1986), o bien que sufra una exclusión competitiva en las fases iniciales de colonización de estos otros sustratos (suelo, taludes, etc.). En este último caso cabe esperar la presencia de algunos gametófitos jóvenes en estos hábitat; y esto, al menos en la localidad estudiada, parece no ser así. La resolución de estas cuestiones podría obtenerse a partir de siembras en diferentes medios, en el campo y en el laboratorio. Hemos iniciado algunos ensayos en este sentido, pero sin obtener resultados suficientemente claros.

De cualquier forma, lo que sí parece claro es que, sobre las deposiciones, *T. tenuis* no sólo encuentra un medio apropiado para su desarrollo, sino que apenas se ve afectada por la competencia con otras especies, incapaces de prosperar sobre un sustrato tan rico en compuestos orgánicos nitrogenados (GEISSLER, 1982). Cuando estas características cambian, en parte debido al propio recubrimiento por *T. tenuis*, y se establece una competencia por la luz y el espacio, *T. tenuis* ya ha tenido tiempo de completar varias veces su ciclo reproductivo, con la posibilidad de haber colonizado nuevas deposiciones.

Esta estrategia se ajustaría a la descrita por DURING (1979) como "short-lived shuttle species", caracterizada por un considerable esfuerzo reproductivo y por la existencia de esporas con un tamaño superior a las 20  $\mu\text{m}$ . Estas características implican una capacidad de dispersión limitada y, por tanto, restringida al ámbito de una biocenosis donde existen microambientes particularmente aptos para el establecimiento de estas especies. Las esporas de *T. tenuis* son menores de 20  $\mu\text{m}$  de diámetro, pero la dispersión se realiza en grupos de esporas, los cuales superan este tamaño. Los dípteros actuarían como agentes dispersores dentro de la biocenosis y, ocasionalmente, fuera de ella (CAMERON, 1984). En sentido estricto, *T. tenuis* no correspondería a este grupo de especies tal y como fue definido, a pesar de que funcionalmente sí podría ser considerada como tal; aunque teniendo en cuenta que el tamaño de la espora, además de su significado en cuanto a potencial dispersor, puede representar también una acumulación de recursos cara a la germinación y a las fases inmediatamente posteriores a la misma.

Tal y como señalan varios autores (KOPONEN & KOPONEN, 1977; CAMERON & WYATT, 1986) para otras especies de la familia *Splachnaceae*, es posible distinguir

en *T. tenuis* algunas características que favorecerían la frecuentación por parte de insectos y la posterior adherencia de esporas a su cuerpo. Los esporófitos presentan un aspecto llamativo, con setas de un vivo color rojo, urnas con una apófisis muy alargada, de color pardo oscuro, al igual que la urna, los bordes de cuya abertura, así como la columela sobresaliente, quedan recubiertos por la esporada de color verde limón, claramente distinguible a simple vista. Estas esporas forman grupos y quedan englobadas por una masa mucilaginosa que facilita su adherencia a los insectos. Además, es posible distinguir también un olor característico, reconocido también en otras especies de la misma familia (KOPONEN & KOPONEN, 1977).

El desarrollo completo de la colonización de los excrementos implica una primera fase de muy baja diversidad específica, caracterizada por unas condiciones aparentemente restrictivas para el establecimiento de la mayoría de las especies. Este hecho diferencia notablemente estos hábitat respecto de otros ambientes iniciales dentro del mismo bosque de coníferas (suelo y taludes descubiertos), en los que la diversidad es considerable debido a la gran cantidad de esporas y propágulos capaces de germinar y de originar gametófitos. A este nivel tan microlocal es difícil imaginarse que se produzca segregación de nichos, y recientemente han sido sugeridos diferentes modelos de "no equilibrio" para explicar esta coexistencia de especies (SILVERTOWN & LAW, 1987).

En una segunda fase, mucho más parecida a la que se da en estos ambientes terrícolas iniciales del bosque, conforme estas condiciones adversas se atenúan, la diversidad aumenta y se establecen importantes relaciones de competencia, fundamentalmente por la luz y el espacio. Esta competencia se ve favorecida por unas condiciones generales aptas para el desarrollo de los briófitos y llega a ocasionar, a largo plazo, la exclusión de algunas especies colonizadoras, como *T. tenuis*.

#### REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- CAMERON, R. G. (1984). *Splachnum sphaericum* from Isle Royale, Michigan. *Bryologist* 87: 349-350.
- CAMERON, R. G. & D. TROILO (1982). Fly-mediated spore dispersal in *Splachnum ampullaceum* (Muscic). *Michigan Botanist* 21: 59-65.
- CAMERON, R. G. & R. WYATT (1986). Substrate restriction in entomophilous Splachnaceae: role of spore dispersal. *Bryologist* 89: 279-284.
- CASAS, C., M. BRUGUÉS, R. M. CROS & C. SÉRGIO (1985). *Cartografia de Briofits. Península Ibèrica i les illes Balears, Canàries, Açores i Madeira. Fasc. I*. Institut d'Estudis Catalans. Barcelona.
- CRUM, H. & L. E. ANDERSON (1981). *Mosses of Eastern North America*, vol. 1-2. New York.
- DURING, H. J. (1979). Life strategies in Bryophytes: a preliminary review. *Lindbergia* 5: 2-18.
- DURING, H. J. & B. F. VAN TOOREN (1987). Recent Developments in Bryophyte Population Ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 2(4): 89-93.
- GEISSLER, P. (1979). Bryologische Notizen aus den Picos de Europa (Nordspanien). *Mém. Soc. Bot. Genève* 1: 123-127.
- GEISSLER, P. (1982). Alpine Communities. In: A. J. E. Smith (Ed.), *Bryophyte Ecology*: 167-198. Cambridge.
- KOPONEN, A. & T. KOPONEN (1977). Evidence of entomophily in Splachnaceae (Bryophyta). *Bryophytum Bibliotheca* 13: 569-577.
- LLORET, F. (1987). Estudio briológico del alto valle del Ter. Tesis de doctorado. Universitat Autònoma Barcelona. Bellaterra.
- MILES, C. J. & R. E. LONGTON (1987). Life history of the moss *Antrichum undulatum* (Hedw.) P. Beauv. *Symposia Biologica Hungarica* 35: 193-207.

- SILVERTON, J. & R. LAW (1987). Do Plants need niches? Some recent developments in Plant Ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 2(1): 24-26.
- SMITH, A. J. E. (1978). *The Moss Flora of Britain & Ireland*. Cambridge.
- XERCAVINS, A. (1985). Els climes del Pirineu Oriental: des de les terres gironines fins a la Catalunya Nord i Andorra. *Documents d'Anàlisi Geogràfica* 7: 81-102.

*Aceptado para publicación: 17-VI-1988*