

ZUBÍA

REVISTA DE CIENCIAS

MONOGRÁFICO

23

ier

Instituto de Estudios Riojanos

ZUBÍA. MONOGRÁFICO
REVISTA DE CIENCIAS,
Nº 23 (2011). Logroño (España).
P. 1-258, ISSN: 1131-5423



DIRECTORA

Purificación Ruiz Flaño

CONSEJO DE REDACCIÓN

Luis Español González
Rafael Francia Verde
Juana Hernández Hernández
Luis Miguel Medrano Moreno
Enrique Requeta Loza
Rafael Tomás Las Heras

CONSEJO CIENTÍFICO

José Antonio Arizaleta Urarte
(Instituto de Estudios Riojanos)
José Arnáez Vadillo
(Universidad de La Rioja)
Susana Caro Calatayud
(Fundación Patrimonio Paleontológico de Enciso)
Eduardo Fernández Garbayo
(Universidad de La Rioja)
Rosario García Gómez
(Universidad de La Rioja)
José M^a García Ruiz
(Instituto Pirenaico de Ecología-CSIC)
Javier Guallar Otazua
(Universidad de La Rioja)
Teodoro Lasanta Martínez
(Instituto Pirenaico de Ecología-CSIC)
Joaquín Lasierra Cirujeda
(Hospital San Pedro, Logroño)
Luis Lopo Carramiñana
(Dirección General de Medio Natural del Gobierno de La Rioja)
Fernando Martínez de Toda
(Universidad de La Rioja)
Juan Pablo Martínez Rica
(Instituto Pirenaico de Ecología-CSIC)
José Luis Nieto Amado
(Universidad de Zaragoza)
José Luis Peña Monné
(Universidad de Zaragoza)
Félix Pérez-Lorente
(Universidad de La Rioja)
Eduardo Viladés Juan
(Complejo Hospitalario San Millán-San Pedro de Logroño)
Carlos Zaldívar Ezquerro
(Dirección General de Medio Natural del Gobierno de La Rioja)

DIRECCIÓN Y ADMINISTRACIÓN

Instituto de Estudios Riojanos
C/ Portales, 2
26071 Logroño
publicaciones.ier@larioja.org

Suscripción anual España (1 número y monográfico): 15 €
Suscripción anual extranjero (1 número y monográfico): 20 €
Número suelto: 9 €
Número monográfico: 9 €

INSTITUTO DE ESTUDIOS RIOJANOS

ZUBIA

REVISTA DE CIENCIAS

Monográfico Núm. 23

EL CAMBIO GLOBAL: ESTUDIOS EN LA RIOJA

Coordinador

TEODORO LASANTA MARTÍNEZ



Gobierno de La Rioja
Instituto de Estudios Riojanos

LOGROÑO

2011

El cambio global: estudios en La Rioja/ coordinador, Teodoro Lasanta Martínez. – Logroño : Instituto de Estudios Riojanos, 2011
258 p. : gráf. ; 24 cm – (Zubía. Monográfico, ISSN 1131-5423; 23). – D.L. BI 428-1991
1. La Rioja-Clima. I. Lasanta Martínez, Teodoro. II. Instituto de Estudios Riojanos.
III. Serie
551.58(460.21)
556.5

Reservados todos los derechos. Ni la totalidad ni parte de esta publicación pueden reproducirse, registrarse ni transmitirse, por un sistema de recuperación de información, en ninguna forma ni por ningún medio, sea electrónico, mecánico, fotoquímico, magnético o electroóptico, por fotocopia, grabación o cualquier otro, sin permiso previo por escrito de los titulares del copyright.

© Logroño, 2011
Instituto de Estudios Riojanos
C/ Portales, 2
26001-Logroño, La Rioja (España)

© Diseño de cubierta e interior: ICE Comunicación

© Imagen de la cubierta: Revegetación en el Alto Oja.
(Fotografía de Teodoro Lasanta)

Imprime: INO Reproducciones, S.A.

ISSN 1131-5423
Depósito Legal BI-428-1991

Impreso en España - Printed in Spain

ÍNDICE

TEODORO LASANTA

El cambio global: estudios en La Rioja

Global change studies in La Rioja 7-16

ANA PÉREZ SANZ, PENÉLOPE GONZÁLEZ-SAMPÉRIZ, BLAS L. VALERO-GARCÉS, ANA MORENO, MARIO MORELLÓN, CARLOS SANCHO, ANCHEL BELMONTE, GRACIELA GIL-ROMERA, MIGUEL SEVILLA, ANA NAVAS

Clima y actividades humanas en la dinámica de la vegetación durante los últimos 2000 años en el Pirineo Central: el registro palinológico de la Basa de la Mora (Macizo de Cotiella)

Climatic and human activity in the vegetation dynamics of Central Pyrenees during the last 2000 years: the Basa de la Mora record (Cotiella Massif) 17-38

RAFAEL FERNÁNDEZ ALDANA

La presencia de robles entre los siglos XVIII y XX en el valle del Ebro (La Rioja)

Presence of deciduous oaks in the Ebro Valley (La Rioja) during XVIII,

XIX and XX centuries 39-54

TEODORO LASANTA, MARÍA PAZ ERREA ABAD, SERGIO M. VICENTE-SERRANO, JOSÉ ARNÁEZ

La diversidad de la cubierta vegetal en campos abandonados del Leza y Jubera

(Sistema Ibérico, La Rioja) a partir del SIOSE

Land cover diversity in abandoned fields in the Leza and Jubera valleys

(Iberian System, La Rioja) from SIOSE 55-78

FERNANDO PÉREZ-CABELLO

Actividad vegetal de las cuencas de los ríos Cidacos y Alhama (La Rioja):

análisis diacrónico mediante imágenes Landsat

Vegetation activity of the Cidacos and Alhama Rivers Basins (La Rioja):

diachronic analysis using Landsat imagery 79-102

JESÚS JULIO CAMARERO MARTÍNEZ

Dinámica post-incendio de la vegetación en un valle del Alto Najerilla

Post-fire vegetation dynamics in the High Najerilla Valley 103-124

JAVIER MARTÍNEZ-ABAIGAR, RAFAEL TOMÁS LAS HERAS, GABRIEL FABÓN, LAURA MONFORTE, ENCARNACIÓN NÚÑEZ-OLIVERA

Bioindicadores del cambio global: los briófitos ante la degradación de ozono

estratosférico y el aumento de radiación ultravioleta en la Biosfera

Global Change bioindicators; impacts of stratospheric ozone degradation and

increased ultraviolet radiation in bryophytes 125-162

**ENCARNACIÓN NÚÑEZ-OLIVERA, RAFAEL TOMÁS LAS HERAS,
MARÍA DE LOS ÁNGELES DEL CASTILLO, GABRIEL FABÓN, LAURA MONFORTE,
JAVIER MARTÍNEZ-ABAIGAR**

Radiación ultravioleta y fotosintética en dos observatorios de montaña

(Valdezcaray, La Rioja)

Ultraviolet and photosynthetic radiations in two mountain observatories

(Valdezcaray, La Rioja) 163-186

ALFREDO OLLERO OJEDA

Los cauces fluviales como indicadores de cambio global: propuesta metodológica

Rivers channels as geoindicators of global change: methodological approach 187-200

BELINDA GALLARDO, CECILIA ESPAÑOL

El mejillón cebra (*Dreissena polymorpha*, Pallas 1971) en La Rioja: situación actual
y evolución potencial

The zebra mussel (Dreissena polymorpha, Pallas 1971) in La Rioja (NE Spain):

current situation and potential evolution 201-220

RUBÉN ESTEBAN PÉREZ

Estudio de las medidas tomadas para la remediación del impacto medioambiental
en las cuevas visitables de Ortigosa de Cameros (Gruta de La Viña y Gruta

de La Paz), La Rioja

Study of the steps taken to the environmental remediation on the tourist caves of

Ortigosa de Cameros (Cave of La Viña and Cave of La Paz), La Rioja (Spain) 221-250

BIOINDICADORES DEL CAMBIO GLOBAL: LOS BRIÓFITOS ANTE LA DEGRADACIÓN DE OZONO ESTRATOSFÉRICO Y EL AUMENTO DE RADIACIÓN ULTRAVIOLETA EN LA BIOSFERA

JAVIER MARTÍNEZ-ABAIGAR¹

RAFAEL TOMÁS LAS HERAS¹

GABRIEL FABÓN¹

LAURA MONFORTE¹

ENCARNACIÓN NÚÑEZ-OLIVERA¹

RESUMEN

La radiación ultravioleta (RUV) es un factor ecológico de primer orden que ha influido en el desarrollo de la vida sobre la Tierra, y cuyo estudio se ha intensificado desde el descubrimiento de la degradación del ozono estratosférico, dado que este fenómeno ha provocado el aumento de RUV en la superficie terrestre. Este aumento puede causar diversos daños a los organismos fotosintéticos, y también puede afectar a algunos ambientes dominados frecuentemente por briófitos, como las turberas y los arroyos de montaña. En el presente trabajo se describen los efectos de la RUV sobre briófitos de diversos ambientes, con particular atención a los medios acuáticos (lagos, turberas y arroyos de montaña). Esta atención se debe a que los briófitos de estos medios no están expuestos a los típicos y repetitivos ciclos de deshidratación-rehidratación propios de este grupo de plantas, lo que evita la interferencia de la desecación periódica en la evaluación de los efectos provocados por la RUV. Estos efectos se ponen también en el contexto de la investigación global sobre plantas y RUV.

Los efectos de la RUV sobre los briófitos dependen tanto de la especie como de los factores ambientales, como la temperatura, la presencia de metales pesados o la aclimatación previa a la radiación solar. En el laboratorio, el estrés debido a la RUV se aprecia principalmente por el descenso en diversas variables fisiológicas, como el rendimiento cuántico máximo del fotosistema (PS) II (F_v/F_m), los cocientes clorofilas/feopigmentos, la relación clorofila *a/b*,

1. Universidad de La Rioja, Edificio Científico-Tecnológico, Avda. Madre de Dios 51, 26006 Logroño (La Rioja).

y la tasa de fotosíntesis neta. Sin embargo, los efectos de un aumento de RUV no son especialmente lesivos para la mayor parte de las especies estudiadas, debido en algunos casos a la acumulación de compuestos absorbentes de RUV. Varios estudios de campo sugieren que la producción de biomasa de briófitos de turberas no se encuentra en riesgo con los niveles actuales de RUV ni con los niveles potencialmente más altos derivados de la degradación de ozono prevista en los modelos. De los dos grupos principales de briófitos, las hepáticas parecen tener mayores cantidades de compuestos absorbentes de RUV que los musgos, tanto de una manera constitutiva como inducible. Pero esto, al parecer, solamente ocurre en la fracción soluble en metanol, principalmente localizada en las vacuolas de las células, mientras que los compuestos de la fracción insoluble (paredes celulares) serían más abundantes en los musgos. Esta diferencia podría relacionarse con la mayor distancia filogenética que se reconoce actualmente entre ambos grupos de briófitos, y podría haber favorecido a las hepáticas en la colonización del medio terrestre, dado que se piensa que fueron las hepáticas la rama evolutiva más antigua de plantas terrestres.

Desde una perspectiva general, las respuestas de los briófitos a la RUV son todavía poco conocidas, y por lo tanto se necesitan más estudios, aunque dichas respuestas no parecen ser muy diferentes a las encontradas en otros organismos fotosintéticos. En particular, y dado que los briófitos acuáticos se han utilizado como bioindicadores de diversos tipos de contaminación y cambios ambientales, se propone su uso como bioindicadores de RUV. F_v/F_m y el nivel de compuestos absorbentes de RUV (especialmente cuando se analizan compuestos individuales), constituyen buenas variables candidatas para el cumplimiento de este objetivo, mientras que la hepática *Jungermannia exsertifolia* subsp. *cordifolia* se ha revelado como una buena especie bioindicadora por sus respuestas consistentes a la RUV, la fácil disponibilidad de abundante biomasa sana a lo largo de todo el año, y una amplia distribución geográfica.

Palabras clave: briófitos, musgos, hepáticas, radiación ultravioleta, bioindicadores.

Ultraviolet radiation (UVR) is an ecological factor that has accompanied life since its origins and whose study has increased greatly since the discovery of the stratospheric ozone reduction, given that this reduction leads to an increase in UVR (particularly UV-B) at ground level. UVR increase may cause diverse damages to photosynthetic organisms, and some habitats frequently dominated by bryophytes, such as bogs and mountain streams, may be particularly affected. We describe here the effects of UVR on bryophytes from diverse environments, especially the aquatic ones (lakes, bogs and mountain streams). This particular focus is due to the fact that aquatic bryophytes are not exposed to the typical repetitive desiccation-rehydration cycles proper to this group of plants, and this prevents the interference of periodic desiccation on the assessment of UV effects. These effects are also put in the context of global UVR research.

Effects of UVR on bryophytes depend on both the species and the environmental factors, such as temperature, the presence of heavy metals, and the previous acclimation to radiation conditions. In the laboratory, UVR stress may be preferentially indicated by a decrease in the maximum quantum yield of photosystem II (F_v/F_m), chlorophylls/phaeopigments ratios, chlorophyll a/b quotient, and net photosynthesis rates. However, effects of enhanced UVR are not dramatic for most studied species, in some cases due to the accumulation of protecting UV-absorbing compounds. Field studies suggest that biomass production of bog bryophytes is not at risk at current levels of UVR, nor at the potentially higher levels derived from predicted ozone reductions. Liverworts seem to have higher amounts of both constitutive and inducible UV-absorbing compounds than mosses. However, this apparently occurs only in the methanol-soluble fraction, mainly located in the cell vacuoles, whereas the compounds from the insoluble fraction (cell walls) would be more abundant in mosses. This difference could be related to the presently recognized phylogenetic distance between both groups, and also to the importance of liverworts in the water-to-land transition.

*Overall, the responses of aquatic bryophytes to UVR are still poorly understood, and thus further study is recommended, although UVR responses in bryophytes do not seem to be, in general, very different to those found in other photosynthetic organisms. Given that aquatic bryophytes have been used as bioindicators of numerous pollution processes and environmental changes, we propose their use as bioindicators of UVR. F_v/F_m and the level of UV-absorbing compounds (especially when the concentrations of individual compounds are analyzed), are good candidate variables to be used for this aim, while the liverwort *Jungermannia exsertifolia* subsp. *cordifolia* is a good candidate species because of its responsiveness to UVR, availability of abundant healthy biomass throughout the year, and a relatively wide distribution range.*

Key words: *bryophytes, mosses, liverworts, ultravioleta radiation, bioindicators.*

1. LA RADIACIÓN ULTRAVIOLETA (RUV) Y SUS EFECTOS SOBRE LOS ORGANISMOS FOTOSINTÉTICOS

La radiación ultravioleta (RUV) es un componente minoritario (aproximadamente un 6%) de la radiación solar, en comparación con las fracciones dominantes: la visible/fotosintética y la infrarroja. Sin embargo, la RUV es un factor ambiental que ha provocado diversos cambios adaptativos en los organismos en el proceso de desarrollo de la vida sobre la Tierra (Cockell y Knowland, 1999). La RUV induce ciertos procesos en todos los seres vivos incluida la especie humana, y muchos de ellos son lesivos, aunque pueden ser contrarrestados hasta cierto punto por mecanismos de reparación y aclimatación.

Entre las tres bandas en las que se divide la RUV según el criterio de la CIE (Commission Internationale d'Eclairage), la más dañina es la UV-C (<280 nm), pero no resulta importante en la época presente porque es completa-

mente absorbida por el oxígeno y el ozono de la estratosfera. Por su parte, las bandas UV-B (280-315 nm) y UV-A (315-400 nm) penetran en la biosfera y provocan efectos biológicos significativos. Estos efectos dependen en gran medida de la longitud de onda asociada, y por ello se han desarrollado diferentes funciones de ponderación para calcular la RUV efectiva biológicamente (RUV_{EB}). La RUV_{EB} agrupa tanto la UV-A como la UV-B, pero está dominada por esta última porque la efectividad biológica aumenta logarítmicamente al disminuir la longitud de onda. Por tanto, la mayoría de los estudios sobre los efectos de la RUV han tenido en cuenta la UV-B. Este hecho se ha intensificado desde el descubrimiento de la degradación antropogénica del ozono estratosférico, porque sólo la UV-B (y no la UV-A) es absorbida por este gas, y por consiguiente la degradación de ozono causa un aumento en la UV-B que llega a la superficie terrestre. No obstante, la tendencia actual es considerar también la UV-A en el diseño de funciones de ponderación biológica (Flint *et al.*, 2003).

La medida de la RUV como variable meteorológica resulta delicada, y por ejemplo hay discrepancias entre las medidas al nivel del suelo y las estimaciones realizadas por satélite (Seckmeyer *et al.*, 2008). La irradiancia UV al nivel del suelo depende de numerosos factores, como la latitud, la estación del año, la hora del día, la altitud, la presencia de nubes o aerosoles, el albedo y los niveles de ozono (McKenzie *et al.*, 2007). La pérdida de ozono como consecuencia de las emisiones antropogénicas de halocarburos y otros gases destructores ha sido más intensa en la Antártida, aunque también se han observado reducciones en latitudes árticas y medias. En latitudes medias, se estima que la radiación UV-B solar ha aumentado entre un 6% y un 12% desde 1980 (McKenzie *et al.*, 2003), aunque este aumento puede resultar enmascarado por grandes cambios estacionales y por las diferencias geográficas (Häder *et al.*, 2007). Se espera que los niveles altos de RUV continúen varias décadas por una insuficiente recuperación del ozono estratosférico, a pesar de los beneficios derivados del Protocolo de Montreal (1987). Por lo tanto, los estudios acerca de los efectos de la RUV (tanto de sus niveles actuales como de su aumento) sobre los organismos y los ecosistemas, están revestidos de una gran importancia, teniendo también en cuenta que pueden existir interacciones entre la degradación de ozono y otros factores de cambio climático, como las variaciones en la nubosidad, la concentración de aerosoles y el albedo (McKenzie *et al.*, 2007).

En los seres humanos, una exposición excesiva a la RUV (principalmente a la UV-B, pero también a la UV-A) puede causar daños agudos y crónicos a los ojos y la piel, incluyendo desde las quemaduras solares hasta diversos cánceres, y puede así mismo disminuir las respuestas inmunitarias, aunque también provoca efectos beneficiosos como la promoción de la síntesis de vitamina D o la acción antidepresiva general (Norval *et al.*, 2007). Las exposiciones excesivas en los seres humanos parecen estar causadas más por la adopción de hábitos irresponsables que por la degradación de ozono en sí, pero las consecuencias nocivas observadas en zonas influenciadas por el “agujero de ozono” antártico apuntan a la importancia de este último factor.

En los organismos fotosintéticos, el aumento de RUV puede provocar daños en el aparato fotosintético: degradación de pigmentos, fotoinhibición, y descensos en el rendimiento cuántico, la tasa de fotosíntesis y la actividad de enzimas del ciclo de Calvin (Jansen *et al.*, 1998). Así mismo, pueden ocurrir alteraciones en el ADN, daños oxidativos y cambios en la absorción mineral. Todo ello puede conducir a alteraciones generales del crecimiento y el desarrollo. Sin embargo, persiste todavía cierta controversia sobre la relevancia ecológica de estos efectos, ya que muchos de los estudios iniciales acerca de los efectos de la RUV se realizaron en condiciones de laboratorio utilizando dosis excesivas y poco realistas de RUV, así como proporciones UV/PAR (PAR son las siglas inglesas de *Photosynthetically Active Radiation* o radiación activa para la fotosíntesis, que se extiende entre 400 y 700 nm) alejadas de las naturales. Por lo tanto, resulta inapropiada la extrapolación de estos resultados a las condiciones de campo (Searles *et al.*, 2001a; Day y Neale, 2002). En el nivel ecosistémico, la RUV puede afectar a la descomposición de los restos vegetales, los ciclos biogeoquímicos, las interacciones tróficas y el equilibrio competitivo entre las especies (Caldwell *et al.*, 2007). Los organismos fotosintéticos desarrollan varios mecanismos de protección, reparación y aclimatación frente a los efectos adversos de la RUV (Jansen *et al.*, 1998): acumulación de compuestos absorbentes de RUV (flavonoides, fenil-propanoides, aminoácidos micospórnicos, etc.), procesos antioxidantes y fotoprotectores, y reparación o recambio de las biomoléculas dañadas, como el ADN o las proteínas.

En los organismos fotosintéticos, los efectos de la RUV se han estudiado principalmente en plantas terrestres, especialmente *Arabidopsis thaliana* (la planta modelo) y especies cultivadas (Caldwell *et al.*, 2007), y también en especies de fitoplancton y macroalgas del medio marino (Day y Neale, 2002; Häder *et al.*, 2007). Por su parte, los organismos de agua dulce se han estudiado poco, de acuerdo con su menor contribución a la producción primaria y la biomasa globales. Sin embargo, los ríos y los lagos poseen una importancia primordial como sistemas locales, y sería deseable conocer los efectos de la RUV sobre sus organismos para evaluar su vulnerabilidad potencial a un posible aumento de RUV. En los lagos, la penetración de la RUV y sus efectos sobre el fitoplancton han sido los temas más estudiados, en condiciones tanto de campo como de laboratorio (Häder *et al.*, 2007). En los sistemas fluviales, la mayor parte de los datos derivan de estudios de laboratorio y se ha hecho poco trabajo de campo (Rader y Belish, 1997a, 1997b; Kelly *et al.*, 2003), probablemente por problemas metodológicos debidos a las condiciones extremadamente dinámicas inherentes a estos sistemas: cambios en caudal, velocidad del agua, morfología del lecho, profundidad, etc. En los ecosistemas semiacuáticos de agua dulce como los humedales y en especial las turberas, de gran importancia en altas latitudes y altitudes, se ha realizado un trabajo de campo significativo en relación con la RUV.

2. LA RADIACIÓN ULTRAVIOLETA Y LOS BRIÓFITOS

Los briófitos están adquiriendo una importancia creciente en el contexto de la investigación sobre RUV, y se mencionan en las revisiones más recientes sobre esta materia (Björn, 2007; Caldwell *et al.*, 2007; Häder *et al.*, 2007; Newsham y Robinson, 2009). Esto es una consecuencia lógica del aumento de los trabajos relacionados con los efectos de la RUV sobre briófitos, desarrollados principalmente en la última década, y que superan ya los 80 (Tabla 1). La investigación en este ámbito se ha centrado principalmente en briófitos terrestres y semiacuáticos de la Antártida, así como de turberas y brezales circumpolares. Las especies más utilizadas han sido varios musgos: diversas especies de *Sphagnum*, *Hylocomium splendens* (típico de suelos de bosque) y *Polytrichum commune* (propio de ambientes ácidos más o menos encharcados). Las hepáticas se han estudiado considerablemente menos que los musgos, excepto la acuática *Jungermannia exsertifolia* subsp. *cordifolia* y la terrestre *Cephaloziella varians*. Ningún antocerota se ha investigado hasta el momento.

Las aproximaciones metodológicas han sido diversas. Se han hecho estudios en condiciones tanto naturales como controladas, y en este último caso tanto en laboratorio como en invernadero. Los experimentos en los que se ha manipulado la radiación han incluido las dos opciones experimentales posibles: suplementar RUV mediante lámparas para estudiar los efectos de la degradación de ozono (45 estudios), y excluir la RUV mediante filtros para evaluar los efectos de los niveles actuales (17 estudios). En la mayor parte de los experimentos de suplemento se han utilizado condiciones poco realistas de irradiancia UV, variación diaria de la RUV, proporciones de UV-B, UV-A y PAR, etc. Por su parte, en los experimentos de exclusión no se pueden suministrar los niveles de UV-B superiores a los naturales que están asociados con la degradación de ozono, y además los filtros utilizados pueden modificar las condiciones microambientales de las muestras. Todos estos problemas metodológicos limitan la relevancia ecológica de los resultados obtenidos. Una tercera vía para evaluar los efectos de la RUV se aprovecha de los gradientes de RUV que existen en la Naturaleza, como las variaciones temporales en la Antártida durante los episodios de “agujero de ozono”, o las variaciones espaciales dependientes de la profundidad del agua o la altitud. Se han hecho 23 estudios de este tipo, cuya ventaja es que no se modifica ninguna circunstancia ambiental de la planta, algo sumamente necesario en la investigación sobre RUV. Sin embargo, estos experimentos no pueden reproducir las condiciones de degradación potencial de ozono, requieren una medida muy precisa del gradiente de RUV, y deberían poder discriminar los efectos específicos de la RUV y diferenciarlos de los provocados por la interacción de otros factores ambientales.

La duración de los experimentos ha sido diversa, desde unas pocas horas de exposición a la RUV (normalmente en condiciones controladas) hasta varios años (en condiciones de campo), y las respuestas de los briófitos se han evaluado midiendo variables morfológicas y, sobre todo, fisiológicas (Tabla 1).

TABLA 1.
Artículos originales acerca de los efectos de la radiación UV sobre los briófitos

Referencia	Especies utilizadas	Ambiente	Tipo de experimento	VARIABLES UTILIZADAS
Arróniz-Crespo <i>et al.</i> (2004)	<i>Chiloscyphus polyanthos</i> (H), <i>Jungermannia exsertifolia</i> subsp. <i>cordifolia</i> (H), <i>Marsipella sphaecelata</i> (H), <i>Scapania undulata</i> (H), <i>Brachythecium ritulare</i> (M), <i>Bryum alpinum</i> (M), <i>Bryum pseudotriquetrum</i> (M), <i>Fontinalis antipyretica</i> (M), <i>Palustricola commutata</i> (M), <i>Philonotis seriata</i> (M), <i>Polytrichum commune</i> (M), <i>Racomitrium aciculare</i> (M), <i>Rhynchostegium riparioides</i> (M), <i>Sphagnum flexuosum</i> (M)	A (R)	C, N	Mt2, Es
Arróniz-Crespo <i>et al.</i> (2006)	<i>Jungermannia exsertifolia</i> subsp. <i>cordifolia</i> (H)	A (R)	C, N	Fl, Mt2, F, PF, R, Es
Arróniz-Crespo <i>et al.</i> (2008a)	<i>Jungermannia exsertifolia</i> subsp. <i>cordifolia</i> (H)	A (R)	L, S, M	Fl, Mt2, PF, Es
Arróniz-Crespo <i>et al.</i> (2008b)	<i>Jungermannia exsertifolia</i> subsp. <i>cordifolia</i> (H)	A (R)	L, S, M	Fl, Mt2, PF, Es
Ballaré <i>et al.</i> (2001)	<i>Sphagnum magellanicum</i> (M)	Tu	C, E, MLa	Cr, Mt2
Barsig <i>et al.</i> (1998)	<i>Polytrichum commune</i> (M)	Tu	I, S, M	Mt1, Mt2, PF, U
Björn <i>et al.</i> (1998)	<i>Aulacomnium turgidum</i> (M), <i>Dicranum elongatum</i> (M), <i>Hylocomium splendens</i> (M), <i>Polytrichum commune</i> (M), <i>P. hyperboreum</i> (M), <i>Sphagnum fuscum</i> (M)	T, Tu	C, S, M-MLa	Gr, H
Blokker <i>et al.</i> (2006)	<i>Ceratodon purpureus</i> (M), <i>Polytrichum commune</i> (M)	-	?	Mt2
Boelen <i>et al.</i> (2006)	<i>Chorisodontium aciphyllum</i> (M), <i>Polytrichum strictum</i> (M), <i>Santonia uncinata</i> (M), <i>Warnstorfia sarmentosa</i> (M)	T, Tu	C, S, Co, M	A, Mt2
Clarke y Robinson (2008)	<i>Bryum pseudotriquetrum</i> (M), <i>Ceratodon purpureus</i> (M), <i>Schistidium antarctici</i> (M)	T	C, N, M	Mt2
Comde-Álvarez <i>et al.</i> (2002)	<i>Riella helcophylla</i> (H)	A (L)	L, E, MCo	Fl, Mt2, F, PF, R
Csintalan <i>et al.</i> (2001)	<i>Dicranum scoparium</i> (M), <i>Leucobryum glaucum</i> (M), <i>Mnium hornum</i> (M), <i>Pellia epiphylla</i> (H), <i>Plagiomnium undulatum</i> (M), <i>Plagiobacium undulatum</i> (M), <i>Polytrichum formosum</i> (M), <i>Sphagnum capillifolium</i> (M), <i>Tortula ruralis</i> (M)	T	L, S, Co-M	Fl, FLE, Mt2
Dunn y Robinson (2006)	<i>Bryum pseudotriquetrum</i> (M), <i>Ceratodon purpureus</i> (M), <i>Schistidium antarctici</i> (M)	T	C, N, M	Mt2
Fabón <i>et al.</i> (2010)	<i>Jungermannia exsertifolia</i> subsp. <i>cordifolia</i> (H)	A (R)	L, S, M	A, Es, Fl, Mt2,
Fabón <i>et al.</i> (2011)	<i>Jungermannia exsertifolia</i> subsp. <i>cordifolia</i> (H)	A (R)	L, S, Co	Fl, Mt2, PF
Gehrke (1998)	<i>Sphagnum fuscum</i> (M)	Tu	C, S, MLa	Cr, M, Mt2, F, PF, R
Gehrke (1999)	<i>Hylocomium splendens</i> (M), <i>Polytrichum commune</i> (M)	T, Tu	C, S, MLa	Cr, M, Mt2, PF

Referencia	Especies utilizadas	Ambiente	Tipo de experimento	Variables utilizadas
Gehrke <i>et al.</i> (1996)	<i>Hylacomium splendens</i> (M), <i>Sphagnum fuscum</i> (M)	T, Tu	C, S, MLa	Cr, H, M2, PF
Green <i>et al.</i> (2000)	<i>Bryum argenteum</i> (M)	T	C, E, MCo	Fl, F
Green <i>et al.</i> (2005)	<i>Bryum subrotundifolium</i> (M), <i>Ceratodon purpureus</i> (M)	T	C, N, Co	M, M2
Haapala <i>et al.</i> (2010)	<i>Warnstorfia exaristulata</i> (M)	Tu	C, S, M-Mla	F, U
Harris (2009)	<i>Plagiomnium</i> spp. (M)	T	N	M2
Hooijmijlers y Gould (2007)	<i>Isotachis lyallii</i> (H), <i>Jamesoniella colorata</i> (H)	T	C, N, ?	Fl, M2, PF
Hughes <i>et al.</i> (2006)	<i>Drepanocladus</i> sp. (M)	T	C, N, Co	Z
Huiskes <i>et al.</i> (1999)	<i>Sanionia uncinata</i> (M)	T	-	-
Huiskes <i>et al.</i> (2001)	<i>Sanionia uncinata</i> (M)	T	C, E, Co	Fl
Huttunen <i>et al.</i> (1998)	<i>Dicranum</i> sp. (M), <i>Hylacomium splendens</i> (M), <i>Polytrichum commune</i> (M)	T, Tu	I, S, ?	M
Huttunen <i>et al.</i> (2005a)	<i>Dicranum scoparium</i> (M), <i>Funaria hygrometrica</i> (M), <i>Hylacomium splendens</i> (M), <i>Pleurozium schreberi</i> (M), <i>Polytrichum commune</i> (M), <i>Polytrichastrum alpinum</i> (M), <i>Sphagnum angustifolium</i> (M), <i>S. capillifolium</i> (M), <i>S. fuscum</i> (M), <i>S. warnstorffii</i> (M)	T, Tu	N, H	M, M2
Huttunen <i>et al.</i> (2005b)	<i>Hylacomium splendens</i> (M), <i>Pleurozium schreberi</i> (M)	T	N, H	M, M2
Ihle (1997)	<i>Gonocephalum conicum</i> (H)	T	L, S, MCo	M1
Ihle y Laasch (1996)	<i>Gonocephalum conicum</i> (H)	T	L, S, MCo-Co	Fl, M1, M2, F
Johanson <i>et al.</i> (1995)	<i>Hylacomium splendens</i> (M)	T	I, S, ?	Cr, Fn
Kato-Noguchi y Kobayashi (2009)	<i>Hypnum plumaeforme</i> (M)	T	L, S, Co	M2
Lappalainen <i>et al.</i> (2008)	<i>Pleurozium schreberi</i> (M)	T	C, S, MLa	Cr, M2, PF, Es
Lappalainen <i>et al.</i> (2010)	<i>Polytrichum juniperinum</i> (M)	T	C, S, MCo, Co, M, MLa	Cr, M2, Es
Lewis Smith (1999)	<i>Bryum argenteum</i> (M), <i>Bryum pseudotriquetrum</i> (M), <i>Ceratodon purpureus</i> (M)	T	C, E, M	Cr
Liu <i>et al.</i> (2010)	<i>Aulacomnium turgidum</i> (M)	T	L, S, MCo	Gn
Lovelock y Robinson (2002)	<i>Bryum pseudotriquetrum</i> (M), <i>Ceratodon purpureus</i> (M), <i>Grimmia antarctici</i> (M)	T	C, N, ?	M2, PF, Rf
Lud <i>et al.</i> (2002)	<i>Sanionia uncinata</i> (M)	T	C, L, E, S, MCo-MLa	A, Cr, Fl, M, F, M2, PF
Lud <i>et al.</i> (2003)	<i>Sanionia uncinata</i> (M)	T	C, E, S, MCo-Co	A, Fl, M2, F, PF, R
Markham <i>et al.</i> (1990)	<i>Bryum argenteum</i> (M)	T	N, H	M2
Markham <i>et al.</i> (1998)	<i>Marchantia polymorpha</i> (H)	T	I, S, M	Cr, M, M2, Fn

Referencia	Especies utilizadas	Ambiente	Tipo de experimento	VARIABLES UTILIZADAS
Martínez-Abalgar <i>et al.</i> (2003)	<i>Jungermannia exsertifolia</i> subsp. <i>cordifolia</i> (H), <i>Fontinalis antipyretica</i> (M)	A (R)	L, S, M	Fl, M2, F, PF, R, Es
Martínez-Abalgar <i>et al.</i> (2004)	<i>Jungermannia exsertifolia</i> subsp. <i>cordifolia</i> (H), <i>Fontinalis antipyretica</i> (M)	A (R)	L, S, M	Cr, M
Martínez-Abalgar <i>et al.</i> (2008)	<i>Jungermannia exsertifolia</i> subsp. <i>cordifolia</i> (H), <i>Fontinalis antipyretica</i> (M)	A (R)	L, S, M	Fl, M2, F, PF, R, Es
Martínez-Abalgar <i>et al.</i> (2009)	<i>Jungermannia exsertifolia</i> subsp. <i>cordifolia</i> (H), <i>Marsipella sphacelata</i> (H), <i>Scapania undulata</i> (H), <i>Brachybecium ritulare</i> (M), <i>Bryum pseudotriquetrum</i> (M), <i>Racomitrium acetabulare</i> (M)	A (R)	L, S, Co	Fl, Cr, M2, PF, Es
Montiel <i>et al.</i> (1999)	<i>Sanionia uncinata</i> (M)	T	C, S, ?	Fl
Newsham (2003)	<i>Andreaea regularis</i> (M)	T	C, N, M	M2, PF
Newsham <i>et al.</i> (2002)	<i>Sanionia uncinata</i> (M), <i>Cephalozia varians</i> (H)	T	C, N, Co-M	Fl, M2, PF
Newsham <i>et al.</i> (2005)	<i>Cephalozia varians</i> (H)	T	C, N, E, M	M2, PF
Niemi <i>et al.</i> (2002a)	<i>Sphagnum angustifolium</i> (M), <i>S. papillosum</i> (M), <i>S. magellanicum</i> (M)	Tu	C, S, M	Cr, M2, PF
Niemi <i>et al.</i> (2002b)	<i>Sphagnum balticum</i> (M), <i>Sphagnum papillosum</i> (M)	Tu	C, S, M	Cr, M2, PF
Núñez-Olivera <i>et al.</i> (2004)	<i>Jungermannia exsertifolia</i> subsp. <i>cordifolia</i> (H), <i>Fontinalis antipyretica</i> (M)	A (R)	L, S, M	Fl, Cr, M1, M2, F, PF, R, Es
Núñez-Olivera <i>et al.</i> (2005)	<i>Jungermannia exsertifolia</i> subsp. <i>cordifolia</i> (H), <i>Fontinalis antipyretica</i> (M)	A (R)	L, S, Co	Fl, M1, M2, F, PF, R, Es
Núñez-Olivera <i>et al.</i> (2009)	<i>Jungermannia exsertifolia</i> subsp. <i>cordifolia</i> (H)	A (R)	C, N, MLa	A, Fl, M2, Es
Núñez-Olivera <i>et al.</i> (2010)	<i>Bryum pseudotriquetrum</i> (M), <i>Fontinalis antipyretica</i> (M)	A (R)	C, N, MLa	A, Fl, M2, Es
Otero <i>et al.</i> (2006)	<i>Jungermannia exsertifolia</i> subsp. <i>cordifolia</i> (H)	A (R)	L, S, Co	A, Fl, M2, F, PF, R, Es
Otero <i>et al.</i> (2008)	<i>Glasmatoleca vermicularis</i> (H), <i>Notocladia confluens</i> (H), <i>Pachygllossa dissitifolia</i> (H), <i>Pseudolepocolea quadrilobata</i> (H), <i>Triandrophyllum subfrigidum</i> (H), <i>Breutelia dumosa</i> (M), <i>Bryum laevigatum</i> (M), <i>Pohlia uvablenbergii</i> (M), <i>Racomitrium lamprocarpum</i> (M), <i>Scorpidium revolvens</i> (M), <i>Scoutleria patagonica</i> (M), <i>Sphagnum fimbriatum</i> (M), <i>Vittia pachyloma</i> (M), <i>Warnstorfia exannulata</i> (M), <i>Warnstorfia sarmentosa</i> (M)	A (R)	C, N	M2, Es
Otero <i>et al.</i> (2009)	<i>Jungermannia exsertifolia</i> subsp. <i>cordifolia</i> (H)	A (R)	N, H	M, M2
Phoenix <i>et al.</i> (2001)	<i>Hylacomitium splendens</i> (M)	T	C, S, MLa	Cr, H
Post y Yesk (1992)	<i>Cephalozia exiflora</i> (H)	T	C, N, Co	M, M2, F, PF, U
Prasad <i>et al.</i> (2004)	<i>Riccia</i> sp. (H)	T	L, S, MCo	Ox, PF, PS1, PS2
Rader y Belish (1997b)	<i>Fontinalis neomexicana</i> (M)	A (R)	C, E-S, M	Cr
Ren <i>et al.</i> (2010)	<i>Distichium inclinatum</i> (M), <i>Enclyptia alpina</i> (M), <i>Polytrichum juniperinum</i> (M)	T	L, S, MCo	Fl

Referencia	Especies utilizadas	Ambiente	Tipo de experimento	VARIABLES UTILIZADAS
Robinson <i>et al.</i> (2005)	<i>Grimmia antarctici</i> (M)	T	C, E, MLa	Fl, H, M, M2, F, PF, Rf
Robson <i>et al.</i> (2003)	<i>Sphagnum magellanicum</i> (M)	Tu	C, E, MLa	Cr, M
Robson <i>et al.</i> (2004)	<i>Sphagnum magellanicum</i> (M)	Tu	C, E, MLa	Cr, M
Rozema <i>et al.</i> (2002)	<i>Tortula ruralis</i> (M)	T	C, E, ?	Cr, M2
Rozema <i>et al.</i> (2006)	<i>Polytrichum hyperboreum</i> (M), <i>Sanionia uncinata</i> (M)	T	C, S, MLa	C, Cr
Ryan <i>et al.</i> (2009)	<i>Bryum argenteum</i> (M)	T	N, H	M2
Schippages y Gehrke (1996)	<i>Hylacomium splendens</i> (M), <i>Sphagnum fuscum</i> (M)	T, Tu	C-L, S, M- MLa	Cr, H, F
Searles <i>et al.</i> (1999)	<i>Sphagnum magellanicum</i> (M)	Tu	C, E, La	Cr, M2, PF
Searles <i>et al.</i> (2001b)	<i>Sphagnum magellanicum</i> (M)	Tu	C, E, MLa	Cr, M, M2
Searles <i>et al.</i> (2002)	<i>Sphagnum magellanicum</i> (M)	Tu	C, E, MLa	Cr, M, M2, PF
Snell <i>et al.</i> (2007)	<i>Cephalozia varians</i> (H)	T	C, N, M	Fl, M2, PF
Snell <i>et al.</i> (2009)	<i>Cephalozia varians</i> (H)	T	C, E, M	Fl, M2, F, PF
Sonesson <i>et al.</i> (1996)	<i>Hylacomium splendens</i> (M)	T	L, S, M	Cr, F
Sonesson <i>et al.</i> (2002)	<i>Dicranum elongatum</i> (M), <i>Sphagnum fuscum</i> (M)	Tu	C, S, MLa	Cr, H
Taipale y Huttunen (2002)	<i>Hylacomium splendens</i> (M), <i>Pleurozium schreberi</i> (M)	T	C, S, M	M2
Takács <i>et al.</i> (1999)	<i>Dicranum scoparium</i> (M), <i>Leucobryum glaucum</i> (M), <i>Mnium hornum</i> (M), <i>Pellia epiphylla</i> (H), <i>Plagiothecium undulatum</i> (M), <i>Polytrichum formosum</i> (M), <i>Tortula ruralis</i> (M)	T	I, S, Co-M	Fl
Tumbull y Robinson (2009)	<i>Bryum pseudotriquetrum</i> (M), <i>Ceratodon purpureus</i> (M), <i>Grimmia antarctici</i> (M)	T	C, N, M	A
Tumbull <i>et al.</i> (2009)	<i>Bryum pseudotriquetrum</i> (M), <i>Ceratodon purpureus</i> (M), <i>Grimmia antarctici</i> (M)	T	L, S, MCo	A
Wolf <i>et al.</i> (2010)	<i>Physcomitrella patens</i> (M)	T	L, S, MCo, Co, M	Cr, Fn, Gn, M, M2, PF

Clave para "Especies utilizadas": H, hepática; M, musgo. Clave para "Ambiente": A, acuático; L, lago; R, río o arroyo; T, terrestre; Tu, turbera. Clave para "Tipo de experimento": C, Campo; I, invernadero; L, laboratorio; E, exclusión de radiación UV; S, suplemento de radiación UV; N, muestras expuestas a niveles naturales de radiación UV; MCo, duración muy corta (menos de 1 día); Co, duración corta (1-30 días); M, duración media (entre 1 y 6 meses); La, duración larga (6 meses - 1 año); MLa, duración muy larga (más larga que 1 año); ?; duración no determinada; H, estudio histórico (comparación de muestras en un periodo muy prolongado, al menos de varias décadas). Clave para "Variables utilizadas": A, alteraciones en el ADN; C, cobertura; Cr, crecimiento; Es, esclerotifolia; F, fotosíntesis; Fl, fluorescencia de clorofilas; FLE, espectros de fluorescencia; Fn, fenología; Gn, respuestas genéticas; H, relaciones hidricas; M, morfología; M2, metabolitos primarios (glúcidos, proteínas, lípidos); M2, metabolitos secundarios, incluyendo compuestos absorbentes de UV; N, nutrientes minerales; Ox, variables de estrés oxidativo (peroxidación de lípidos, ascorbato, superóxido dismutasa, peroxidasa, catalasa); PF, pigmentos fotosintéticos; PSI y PS2, actividad de los fotosistemas I y II, respectivamente; R, respiración; Rf, índices de reflectancia; U, ultraestructura; Z, otras variables.

Se han obtenido resultados heterogéneos, ya que se ha encontrado que la RUV puede favorecer o deprimir el rendimiento biológico de los briófitos, o incluso no ejercer ningún efecto. Hasta cierto punto, esta heterogeneidad puede deberse a la diversidad de especies y condiciones experimentales utilizadas en los diferentes estudios. Por ejemplo, la reducción de crecimiento encontrada en algunos estudios parece depender de la especie, el diseño experimental y factores ambientales como la temperatura, el estado hídrico y la concentración de CO₂. Otros efectos lesivos (degradación de clorofila, descenso en la tasa de fotosíntesis y F_v/F_m) son incluso menos claros, ya que se han encontrado resultados contradictorios. El aumento de la concentración de compuestos absorbentes de RUV, la respuesta más frecuente de los cormófitos (helechos y plantas con semilla) a un aumento de RUV (Searles *et al.*, 2001a), se ha manifestado más raramente en los briófitos, aunque sigue siendo la respuesta más usual también en este grupo de plantas (Newsham y Robinson, 2009). En ocasiones la RUV ha tenido efectos beneficiosos sobre el crecimiento de los briófitos (Johanson *et al.*, 1995; Björn *et al.*, 1998; Searles *et al.*, 1999; Phoenix *et al.*, 2001), lo cual complica la interpretación global de los resultados. Esta controversia contrasta con la intuición inicial de que los briófitos serían muy sensibles a la RUV por su simplicidad estructural y la consecuente carencia de las defensas morfológicas típicas de los cormófitos: pelos, ceras epicuticulares, cutículas gruesas, epidermis (en ocasiones pluriestratificada), etc. Dado que las hojas de los briófitos (técnicamente llamadas filidios y en absoluto homólogas a las verdaderas hojas de los cormófitos) son monoestratificadas en la mayor parte de especies y sin contar el nervio cuando está presente, y carecen de espacios aéreos, la RUV podría alcanzar mucho más fácilmente sus dianas moleculares (ADN, proteínas estructurales, enzimas, clorofilas, etc.).

En general, tanto las respuestas de los briófitos a la RUV como sus sistemas de protección están todavía poco caracterizados, y por lo tanto se necesitan más estudios en condiciones controladas y naturales. En particular, se precisan estudios de campo a largo plazo que utilicen suplementos de RUV realistas y que estén en consonancia con las previsiones de los modelos (ver por ejemplo Lappalainen *et al.*, 2008). No obstante, ya está claro que los briófitos como grupo no son tan sensibles a la RUV como podría haberse anticipado teniendo en cuenta sus limitaciones estructurales, y que en realidad muchas de las especies estudiadas se pueden aclimatar bien a altos niveles de RUV. De hecho, el primer estudio sobre respuestas génicas a la RUV que se ha hecho en briófitos (Wolf *et al.*, 2010) demuestra que el musgo modelo (*Physcomitrella patens*) es más capaz de sobrevivir al estrés causado por la RUV-B que el cormófito modelo (*Arabidopsis thaliana*).

3. LA RADIACIÓN ULTRAVIOLETA Y LOS BRIÓFITOS ACUÁTICOS

Típicamente, los briófitos son capaces de tolerar la desecación y volver a recuperar sus funciones vitales con notable rapidez en la siguiente rehidratación, lo que les confiere una gran ventaja ecológica con respecto a otros tipos de organismos fotosintéticos (incluidos los cormófitos) en la coloniza-

ción de ciertos ambientes hostiles a la vida vegetal, como rocas desnudas, protosuelos o cortezas de árboles. Por tanto, los briófitos se caracterizan por este modo de vida tan peculiar, en el que se saca una ventaja ecofisiológica a los continuos ciclos de deshidratación-rehidratación que tienen lugar en la Naturaleza en función de la disponibilidad de agua externa. Precisamente el estado hídrico de los briófitos es uno de los factores que influyen decisivamente sobre sus respuestas a la RUV (Takács *et al.*, 1999; Sonesson *et al.*, 2002; Lappalainen *et al.*, 2008; Turnbull *et al.*, 2009). Por esta razón, el estudio de los efectos de la RUV sobre los briófitos acuáticos está revestido de una especial importancia, dado que estos briófitos, si se seleccionan poblaciones adecuadas, no están expuestos a los citados ciclos repetitivos de deshidratación-rehidratación, lo que evita la interferencia de la desecación periódica en los efectos provocados por la RUV.

3.1. El concepto de “briófito acuático”

Los briófitos acuáticos están integrados en un marco definido por dos gradientes ambientales diferentes: la velocidad de la corriente y las fluctuaciones en el nivel del agua (Vitt y Glime, 1984). Con respecto al primer factor, los briófitos acuáticos pueden ser desde limnófilos (propios de aguas tranquilas o incluso estancadas) hasta reófilos (típicos de aguas corrientes más o menos rápidas). Con respecto al segundo, varían entre acuáticos obligados y facultativos, aunque también se incluyen en este gradiente los semiacuáticos emergentes. Definidos de este modo, muchos briófitos se pueden considerar acuáticos y son dominantes en diferentes ecosistemas, como los arroyos de montaña, los lagos profundos y ciertos humedales, donde representan un papel ecológico fundamental en la producción primaria, los ciclos de nutrientes y las redes tróficas. Por ejemplo, sirven de soporte al perifiton y constituyen un refugio, y en ocasiones un alimento directo, para protozoos, micro- y macroinvertebrados, anfibios y peces.

El dominio de los briófitos en los citados ecosistemas está basado fundamentalmente en su tolerancia a los factores ambientales adversos. En los arroyos de montaña, los estreses y perturbaciones fundamentales que les afectan son la abrasión por aguas turbulentas y sólidos en suspensión, el movimiento del sustrato, la temperatura fría del agua, la desecación estacional, el déficit de nutrientes minerales, la escasez de CO₂ en las partes estancadas de los arroyos calizos, las altas irradiancias fotosintética y UV en los arroyos supraforestales, y la dificultad de anclaje de las diásporas. En los lagos, los factores adversos son la inundación permanente de las plantas, la temperatura fría, las bajas irradiancias en las zonas profundas, la alta presión hidrostática, y la abrasión en las orillas. Finalmente, los factores desfavorables típicos en los humedales son la inundación, la fluctuación del nivel de la lámina de agua, la alta irradiancia, y estreses minerales específicos dependientes de la composición del agua en los diferentes sistemas.

3.2. Efectos de la RUV en briófitos de lagos

En un importante estudio acerca de los efectos de la RUV sobre briófitos de lagos (Conde-Álvarez *et al.*, 2002), se recolectaron muestras de la hepática talosa *Riella helicophylla* de una laguna salina somera y se cultivaron a lo largo de un ciclo diario natural de radiación, expuestas a dos tratamientos: radiación solar completa (RUV + PAR) y radiación solar sin RUV (sólo PAR, control). Hubo diferencias significativas entre los tratamientos en el rendimiento cuántico máximo del PSII (F_v/F_m), el rendimiento cuántico efectivo del PSII (Φ_{PSII}), la tasa de transporte electrónico (ETR) y la pendiente inicial de la curva ETR *vs.* irradiancia (todas estas variables eran más altas en las plantas PAR que en las RUV+PAR a lo largo de todo el día), la capacidad fotosintética (mayor en las plantas PAR sólo a mediodía), la clorofila *a* (menor en las plantas RUV+PAR sólo a las 11.00), y los compuestos fenólicos (más altos en las plantas RUV+PAR sólo a las 13.30). No se encontraron diferencias entre los tratamientos en la respiración a la oscuridad, la amortiguación fotoquímica y la concentración de carotenoides, y había pequeñas diferencias en la amortiguación no fotoquímica (mayor en las plantas RUV+PAR sólo por la mañana). En conclusión, aunque la RUV solar causó un cierto daño transitorio a la fotosíntesis, las plantas se recuperaron a lo largo de la tarde, y por lo tanto no se registró daño irreversible a corto plazo.

3.3. Efectos de la RUV sobre briófitos de turberas

Se ha realizado un buen número de estudios en briófitos de turberas circumpolares, la mayoría de ellos de larga duración en condiciones de campo (Tabla 1), lo que resalta el valor de los resultados obtenidos. En el hemisferio sur, se han estudiado los efectos de la exclusión de RUV en un musgo de una turbera de Tierra del Fuego, *Sphagnum magellanicum*. En un experimento de campo que duró varios meses, el crecimiento en longitud del musgo no resultó afectado ni por niveles de radiación UV-B cercanos a los naturales ni por niveles reducidos (Searles *et al.*, 1999). Sin embargo, en un experimento más prolongado (3 años), Searles *et al.* (2001b) encontraron que dicho crecimiento era menor en las muestras expuestas a niveles de UV-B cercanos a los naturales que en las expuestas a niveles reducidos, mientras que la masa por unidad de crecimiento en longitud (indicativa de la densidad volumétrica) variaba al contrario. Ambas variables se compensarían y, en consecuencia, no había diferencia en la producción de biomasa entre ambos tratamientos en los 3 años de estudio (Searles *et al.*, 2002). Tampoco las clorofilas, los carotenoides, el cociente clorofila *a/b* y la concentración de compuestos absorbentes de RUV se vieron afectados por la manipulación de la radiación UV-B (Searles *et al.*, 1999; Searles *et al.*, 2002). Robson *et al.* (2003) continuaron este experimento 3 años más y corroboraron los resultados obtenidos previamente. Por lo tanto, los niveles naturales de RUV parecían afectar a la morfología más que a los procesos relacionados con la producción primaria de *Sphagnum magellanicum* en Tierra del Fuego.

En las turberas árticas, se aplicaron suplementos de RUV en condiciones de campo para simular degradaciones de ozono realistas (15-20%). El aumento en longitud de *Sphagnum fuscum* se redujo un 20% en el primer año de exposición a un incremento de RUV cifrado en un 25% sobre los controles (Gehrke *et al.*, 1996). En un experimento de 2 años sobre la misma especie, disminuyeron el crecimiento en longitud, la densidad de los vástagos y la respiración a la oscuridad en las muestras expuestas a un aumento de RUV, pero se incrementó la masa seca por unidad de longitud, por lo que la producción de biomasa no cambió desde el inicio hasta el final del experimento (Gehrke, 1998). En este mismo estudio, la integridad del aparato fotosintético fue sólo ligeramente afectada por un aumento de RUV, ya que disminuyeron las concentraciones de clorofila *a* y carotenoides, pero apenas sufrieron variaciones la fotosíntesis neta, el cociente clorofila *a/b* y los niveles de compuestos absorbentes de RUV. Como ocurría con *Sphagnum magellanicum* expuesto a niveles naturales de RUV, la producción global de *Sphagnum fuscum* no se vio modificada por un aumento de RUV, a pesar de que el crecimiento en longitud sí resultó afectado. Gehrke (1998) concluyó que los efectos de la RUV quizá fueron enmascarados por la gran variabilidad de la productividad que se registró entre los diversos microsítios utilizados.

En otros estudios en turberas árticas, se utilizaron sistemas modulados que suministraban suplementos de RUV proporcionales a los niveles naturales, por lo que la simulación resultaba más realista. Se hicieron dos trabajos diferentes de 3 meses de duración (periodo correspondiente a una estación de crecimiento) utilizando este sistema (Niemi *et al.*, 2002a, 2002b). En el primero de ellos, se utilizaron 3 especies del género *Sphagnum* (*S. angustifolium*, *S. papillosum* y *S. magellanicum*) y se diferenciaron los efectos de las radiaciones UV-A y UV-B. El daño a membranas y las concentraciones de clorofilas, carotenoides y compuestos absorbentes de RUV no mostraron respuestas claras al aumento de UV-A o UV-B (30% sobre los niveles naturales), y tampoco se observaron diferencias significativas entre los tratamientos en la masa seca del capítulo o de los tallos de *S. angustifolium* (la única especie en la que se midieron estas últimas variables). En el segundo experimento, Niemi *et al.* (2002b) encontraron efectos más claros en *Sphagnum balticum* y *S. papillosum*, dado que la permeabilidad de membrana de ambas especies fue significativamente mayor en las muestras expuestas a un aumento de RUV. Sin embargo, el resto de las variables medidas (biomasa del capítulo y del vástago, clorofilas, carotenoides, discriminación isotópica de carbono y compuestos absorbentes de RUV) no mostraron cambios significativos entre las muestras expuestas a niveles naturales y aumentados de RUV, excepto un sorprendente incremento de clorofilas, carotenoides y el cociente clorofila *a/b* en *S. balticum* expuesto a un aumento de RUV.

En un diseño experimental más complejo, Sonesson *et al.* (2002) probaron el efecto de un aumento de UV-B, temperatura y disponibilidad hídrica en *Sphagnum fuscum* y *Dicranum elongatum* durante la estación de crecimiento de 2 años consecutivos. El aumento de UV-B no mostró ningún efecto significativo sobre el crecimiento en longitud, las clorofilas o los niveles de flavo-

noides. Sin embargo, el crecimiento de *S. fuscum* en la época más favorable respondió negativamente al aumento de UV-B en el tratamiento de mayor temperatura, probablemente por un déficit hídrico. Las diferentes respuestas que se encontraron en *S. fuscum* entre este estudio y los previos realizados con la misma especie (Gehrke *et al.*, 1996; Gehrke, 1998) se atribuyeron a diferencias en las condiciones meteorológicas durante los periodos experimentales.

3.4. Efectos de la RUV sobre briófitos de arroyos de montaña

Los arroyos de montaña están expuestos de una manera importante a los efectos de la RUV, ya que (1) la RUV efectiva biológicamente aumenta entre un 5% y un 20% por cada 1000 m de ascenso altitudinal (Björn *et al.*, 1998); (2) muchos organismos viven emergidos y completamente expuestos a la RUV, o sumergidos a profundidades relativamente pequeñas, donde la RUV puede también llegar a ellos porque penetra fácilmente en las aguas oligótroficas y someras típicas de estos ecosistemas (Frost *et al.*, 2005), y (3) las bajas temperaturas que se registran durante la mayor parte del año pueden limitar el desarrollo de aquellos mecanismos de protección dependientes del metabolismo, como la síntesis de compuestos absorbentes de RUV o la acción de sistemas antioxidantes o de reparación de ADN.

En un estudio pionero de 10 semanas de duración en condiciones de campo, Rader y Belish (1997b) trasplantaron muestras del musgo *Fontinalis neomexicana* desde un lugar de referencia a dos secciones de un arroyo de montaña, una sombreada y otra expuesta al sol, y en ambos casos se irradiaron con un suplemento de UV-B, estableciendo los controles pertinentes en las dos zonas. Los trasplantes del sitio expuesto mostraron una importante reducción en la biomasa seca con respecto a su control, mientras que los trasplantes del sitio sombreado no resultaron afectados ni por la radiación UV natural ni por el suplemento. El musgo no creció en ningún lugar y bajo ningún tratamiento, y se observaron pérdidas de material en todas las muestras desde el principio al final del experimento. Estos hechos demuestran claramente las dificultades que plantean los arroyos para desarrollar experimentos de campo que impliquen manipulación de la radiación (usando filtros o lámparas), especialmente a largo plazo.

Se han hecho muchos más experimentos de manipulación de la radiación en condiciones de laboratorio (Tabla 1). Esto puede ser útil para caracterizar las respuestas a la RUV, a la vez que se evita la interferencia de otros factores ambientales. Sin embargo, debe tenerse en cuenta que los resultados de laboratorio no son directamente comparables a los obtenidos en condiciones de campo, y que, en particular, no deberían utilizarse para predecir las consecuencias de un potencial aumento de RUV debido a la degradación de ozono. En el laboratorio, se han cultivado briófitos acuáticos utilizando periodos entre 3 y 82 días y suplementos de RUV que simulaban una reducción de ozono realista (20%). En varios estudios se midieron los efectos de las radiaciones UV-A y UV-B por separado, pero se obtuvieron re-

sultados contradictorios porque, en un caso, las muestras expuestas a UV-A mostraban efectos similares a las expuestas solamente a PAR (Martínez-Abai-gar *et al.*, 2003), mientras que en los otros estudios las muestras UV-A respon-dían de forma parecida a las expuestas a UV-A más UV-B (Otero *et al.*, 2006; Fabón *et al.*, 2010). Los resultados del primer estudio quizá son poco comparables a los de los otros dos, ya que el nivel de PAR aplicado fue no-tablemente diferente (100 *vs.* 500 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Por tanto, se necesitan más estudios para caracterizar mejor los efectos de la radiación UV-A. En *Sphag-num*, se ha sugerido que la radiación UV-A tiene pocos efectos biológicos (Niemi *et al.*, 2002a).

Se han realizado algunos trabajos de campo utilizando gradientes natu-rales de RUV (Tabla 1). En las siguientes secciones se detallarán los resulta-dos obtenidos en briófitos de arroyos de montaña, tanto en experimentos de laboratorio utilizando suplementos de RUV como en estudios de campo con gradientes naturales de RUV.

3.5. Estudios de laboratorio en briófitos de arroyos de montaña: respuestas de las variables utilizadas

Para evaluar las respuestas de los briófitos a la RUV se han utilizado diversas variables fisiológicas: la composición pigmentaria fotosintética (concentraciones de clorofilas y carotenoides totales, cociente clorofila *a/b*, relaciones clorofi-las/feopigmentos y clorofilas/carotenoides, cociente (anteraxantina + zeaxantina)/clorofila *a*, índice de xantofilas); las tasas de fotosíntesis neta; va-riables de fluorescencia de clorofilas (rendimiento cuántico máximo del PSII, F_v/F_m ; rendimiento cuántico efectivo del PSII, Φ_{PSII} ; tasa de transporte electrónico aparente por el PSII, ETR; y amortiguación no fotoquímica de la energía radiante absorbida, NPQ); tasas de respiración a la oscuridad; índice de esclerofilia (el cociente entre la masa seca y el área del vástago); niveles de compuestos absorbentes de RUV, analizados globalmente por espectro-fotometría e individualmente por HPLC; daños al ADN, como aparición de dímeros de timina; concentración de proteínas; crecimiento en longitud; y sín-tomas morfológicos, tanto macro- como microscópicos.

No todas las variables utilizadas han respondido de manera igualmente sensible a la RUV. El estrés causado por RUV se denota preferentemente por un descenso de F_v/F_m y los cocientes clorofilas/feopigmentos, y en menor me-dida por un descenso en el cociente clorofila *a/b* y la tasa de fotosíntesis. El hecho de que todas estas variables estén directamente relacionadas con el proceso de fotosíntesis resulta lógico, ya que varios de sus componentes son reconocidas dianas moleculares de la RUV (Jansen *et al.*, 1998). Además, es-tas variables se han utilizado frecuentemente como indicadores de vitalidad fisiológica porque bajan en condiciones de estrés, que puede estar causado por diversos factores adversos como el frío, el exceso de luz, el déficit hídrico o los contaminantes (Martínez-Abai-gar y Núñez-Olivera, 1998; Maxwell y Johnson, 2000; DeEll y Toivonen, 2003).

F_v/F_m , variable que debe medirse tras una adaptación a la oscuridad, suministra información sobre la integridad y la eficiencia potencial del PSII, por lo que se utiliza como un indicador notablemente sensible de la capacidad fotosintética de la planta (Maxwell y Johnson, 2000). Un descenso de F_v/F_m indica específicamente el fenómeno de fotoinhibición, en el que se destruye la proteína D1 del PSII, una diana bien conocida de la RUV (Jansen *et al.*, 1998). Los briófitos de arroyos se fotoinhiben más cuando se exponen a RUV que sólo a PAR (Martínez-Abaigar *et al.*, 2003).

Los feopigmentos, de color típicamente pardo, son productos de degradación de las clorofilas. Los cocientes clorofilas/feopigmentos pueden resultar útiles para evaluar el estado fisiológico de la planta porque indican la proporción de clorofilas intactas con respecto a las degradadas, y bajan en condiciones de estrés (Martínez-Abaigar y Núñez-Olivera, 1998). El primer cociente de este tipo se basa en que el máximo de absorción de las clorofilas en el azul (430-435 nm) cambia a 410-415 nm en los respectivos feopigmentos, y por tanto el cociente entre las absorbancias a 430 y 410 nm, o entre 435 y 415 nm, indica la proporción entre clorofilas y feopigmentos. La obtención del segundo cociente de este tipo requiere la acidificación del extracto de pigmentos, lo que transforma totalmente las clorofilas en feopigmentos. Entonces se calcula la relación entre la absorbancia a 665 nm antes y después de la acidificación. Como el máximo de absorción de los feopigmentos en el rojo a 665 nm es menor que en sus respectivas clorofilas, este cociente indica de nuevo la proporción entre clorofilas y feopigmentos.

El cociente clorofila *a/b* tiene una notable relevancia ecofisiológica y típicamente baja en las plantas senescentes o estresadas (Martínez-Abaigar y Núñez-Olivera, 1998), ya que la degradación de los complejos absorbentes de luz (LHC) de los fotosistemas, relativamente enriquecidos en clorofila *b*, es lenta que la de los complejos centrales (CC), en los cuales sólo se encuentra clorofila *a*. Este cociente también desciende en las plantas de sombra.

Las alteraciones en los componentes clave de los fotosistemas (proteína D1, clorofilas) puede conducir a un descenso general de la tasa de fotosíntesis en las plantas expuestas a un aumento de RUV, y ese descenso se puede intensificar por los daños provocados por la RUV sobre las enzimas fotosintéticas (Jansen *et al.*, 1998). Sin embargo, las tasas de fotosíntesis pueden no resultar afectadas por la RUV en condiciones de campo (Allen *et al.*, 1998) e, incluso en laboratorio, el daño a los pigmentos fotosintéticos, las proteínas estructurales o las enzimas no implica necesariamente un descenso en la tasa de fotosíntesis.

Otras variables sensibles a la RUV en briófitos de arroyos de montaña, aunque en menor medida que las anteriores, son el índice de esclerofilia, las concentraciones de clorofilas y carotenoides, y el crecimiento. En los corriófitos, la esclerofilia de la hoja aumenta por el desarrollo de estructuras y tejidos no fotosintéticos (epidermis, pelos, cutículas, materiales epicuticulares, paredes celulares, tejidos vasculares y de soporte), así como por el mayor contenido de solutos orgánicos e inorgánicos. En los briófitos, la escler-

rofilia del vástago depende de la proporción de hojas (filidios) y tallos (caulidios), la arquitectura de las hojas, la proporción entre tejidos fotosintéticos y no fotosintéticos (entre estos últimos, tejidos vasculares y mecánicos o de soporte), el grosor y papiloidad de la hoja, la proporción entre paredes celulares y protoplastos, y los contenidos orgánicos e inorgánicos. En briófitos expuestos a un aumento de RUV se han encontrado mayores valores de esclerofilia. Esto puede deberse a un menor crecimiento en longitud, lo que podría producir tejidos más fibrosos y menos tiernos. Por tanto, el índice de esclerofilia está relacionado con cambios morfogénéticos y podría utilizarse como una medida indirecta de crecimiento, en consonancia con la interpretación que se le da a la masa por unidad de longitud en algunos estudios briológicos (Gehrke, 1998; Searles *et al.*, 2001b).

Las clorofilas y carotenoides son dianas de la RUV (Jansen *et al.*, 1998) y por tanto las concentraciones de ambos tipos de pigmentos deberían bajar en las plantas expuestas a un aumento de RUV. Sin embargo, se han encontrado descensos, aumentos y también ausencia de efectos, por lo que no está clara la influencia de la RUV sobre clorofilas y carotenoides en briófitos, probablemente por las diferencias interespecíficas y experimentales entre los distintos estudios. Normalmente, las concentraciones totales de clorofilas y carotenoides fluctúan de la misma manera en respuesta a un aumento de RUV, porque ambos tipos de pigmentos forman parte de los fotosistemas y, cuando éstos se degradan, también se degradan sus componentes. No obstante, las funciones de ambos pigmentos son algo diferentes: las clorofilas están especializadas en la absorción de luz mientras que los carotenoides pueden estar involucrados en la fotoprotección o la absorción de luz. Por consiguiente, si se midieran de manera individual los carotenoides implicados en la fotoprotección, sus cambios estarían probablemente desacoplados de los cambios experimentados por las clorofilas. Los carotenoides fotoprotectores se han analizado en dos ocasiones en briófitos de arroyos de montaña. En ambos casos, el índice de xantofilas, indicativo de la actividad del ciclo fotoprotector de las xantofilas, no reaccionó al aumento de RUV-B (Otero *et al.*, 2006; Fabón *et al.*, 2011), y en uno de los experimentos parecía ser más reactivo al aumento de PAR (Fabón *et al.*, 2011). No obstante, el cociente (anteraxantina + zeaxantina)/clorofila *a* subió al aumentar la RUV (tanto UV-A como UV-B), lo que indicaba o bien una mayor fotoprotección o una degradación preferente de clorofila *a* (Otero *et al.*, 2006).

Con respecto a las medidas de crecimiento en briófitos de arroyos de montaña, sólo en la hepática *Jungermannia exsertifolia* subsp. *cordifolia* se encontró una reducción en el crecimiento en longitud cuando se expusieron 6 especies a un aumento de RUV, aunque los resultados del resto de variables fisiológicas apuntaban a que esta especie es tolerante a la RUV. Esto sugiere que el menor crecimiento sería una respuesta morfogénica de aclimatación más que un daño en sí mismo. También debe tenerse en cuenta que la medida de crecimiento en los briófitos es compleja, y la gran variabilidad de los datos puede dificultar su interpretación.

Los daños debidos al aumento de RUV en briófitos de arroyos de montaña, que se han descrito en los párrafos anteriores, son similares a los encontrados en otros organismos fotosintéticos, desde el fitoplancton a las plantas con semilla. Muchas de las variables citadas indican el estado fisiológico de la planta, y las respuestas encontradas son inespecíficas y pueden ser causadas por otros factores adversos además del exceso de RUV. Por tanto, la interpretación de los resultados debe ser prudente, aunque cuando se utilizan muchas variables simultáneamente, los análisis multivariantes pueden ayudar a demostrar un síndrome general de daños por RUV, sufrido por las plantas expuestas a un exceso de RUV e indicado por una combinación de variables (Núñez-Olivera *et al.*, 2004; Otero *et al.*, 2006).

Mención aparte merecen los daños en el ADN, que en briófitos se han demostrado generalmente en exposiciones a niveles de RUV por encima de los naturales, en especial en condiciones de laboratorio (Lud *et al.*, 2002; Otero *et al.*, 2006; Turnbull *et al.*, 2009), aunque a veces también en el campo (Lud *et al.*, 2002, 2003). Sin embargo, en las exposiciones a niveles naturales de RUV no se han encontrado daños al ADN (Boelen *et al.*, 2006; Núñez-Olivera *et al.*, 2009, 2010), salvo cuando las condiciones ambientales eran tan duras que impedían la reparación de los daños, como ocurría en la Antártida (Turnbull y Robinson, 2009). En las especies acuáticas estudiadas, la hepática *Jungermannia exsertifolia* subsp. *cordifolia* mostró daños en el ADN al ser expuesta específicamente a un aumento de RUV-B en el laboratorio (Otero *et al.*, 2006), lo cual es congruente con el carácter de diana molecular que tiene el ADN con respecto a la UV-B. Sin embargo, no se han podido demostrar daños al ADN ni en la citada hepática ni en dos musgos en condiciones de campo, probablemente por la efectividad de los mecanismos de reparación en esas condiciones (Núñez-Olivera *et al.*, 2009, 2010). La especificidad que muestran los daños al ADN como respuesta al aumento de RUV-B reviste a esta variable de un especial interés para evaluar las consecuencias de la degradación de ozono estratosférico en los briófitos.

Los efectos de un aumento de RUV sobre la respiración son todavía objeto de debate por los resultados contradictorios que se han obtenido en los diferentes estudios.

Finalmente, las respuestas morfológicas a un aumento de RUV se han estudiado en dos especies. El musgo *Fontinalis antipyretica* mostró daños que se manifestaban en coloraciones pardas, desarrollo del cuerpo fibrilar central en las células, degradación de los cloroplastos y presencia de protoplastos progresivamente vesiculosos, vacuolizados y finalmente hialinos (Martínez-Abaiagar *et al.*, 2004). Estos síntomas son poco específicos y se han descrito en diversos musgos pleurocárpicos en respuesta a diversos procesos de senescencia y estrés, tanto naturales como antropogénicos (Glime y Keen, 1984; Gimeno y Puche, 1999). La única respuesta específica del musgo a la RUV fue un cambio de color en las paredes celulares, de amarillo a pardo anaranjado. Por su parte, los daños morfológicos encontrados en la hepática *Jungermannia exsertifolia* subsp. *cordifolia* fueron menos llamativos, y sólo cuando el aumento de RUV se combinaba con un estrés por frío se ponían de relieve coloraciones pardo grisáceas en las hojas, con escasos daños celulares.

3.6. Estudios de laboratorio en briófitos de arroyos de montaña: respuestas de los compuestos absorbentes de RUV

La mayor parte de las variables descritas en el apartado anterior representan marcadores de distinta sensibilidad para detectar los efectos lesivos de la RUV. Sin embargo, otras variables muestran más bien procesos de aclimatación con carácter protector. Éste es el caso de la acumulación de compuestos absorbentes de RUV, que es la respuesta más frecuente de los cormófitos a un aumento de RUV, con un incremento medio del 10% en los estudios meta-analizados por Searles *et al.* (2001a). También en los briófitos es una respuesta frecuente (Newsham y Robinson, 2009), aunque diversos problemas metodológicos la hacen más rara que en los cormófitos, como se discutirá más adelante. No existe una relación simple y directa entre la acumulación de compuestos absorbentes de RUV y la tolerancia a la RUV, pero estos compuestos reducen la penetración de RUV y, por consiguiente, el daño a las dianas potenciales. Además, pueden ofrecer una protección adicional por su capacidad antioxidante y de eliminación de radicales libres (Sroka, 2005).

La variable más utilizada para cuantificar los niveles de compuestos absorbentes de RUV, tanto en briófitos como en otros organismos fotosintéticos, ha sido la absorbancia UV global. Debe hacerse notar que esta medida está basada en una simple extracción en metanol, y por lo tanto los compuestos ligados a la pared celular se extraen en pequeña proporción o no se extraen en absoluto, por lo que seguramente se está infravalorando la capacidad total de absorción de RUV. En futuras investigaciones se debe dilucidar la exacta contribución de los compuestos extraíbles y no extraíbles en metanol a la capacidad total de absorción de RUV de los briófitos, más aún cuando se ha señalado que las hepáticas y los musgos pueden comportarse de manera diferente en este aspecto (Fabón *et al.*, 2010). Se ha demostrado que algunos compuestos absorbentes de RUV están localizados en las paredes celulares de los musgos, donde contribuirían de una manera muy efectiva a la protección frente a la RUV (Clarke y Robinson, 2008), pero la fracción más fácilmente extraíble en metanol se encuentra probablemente en las vacuolas, como en los cormófitos.

En los briófitos, se ha encontrado un incremento de la absorbancia UV global en respuesta a un aumento de RUV mucho más frecuentemente en las hepáticas (en 11 de 15 experimentos, realizados en 6 especies) que en los musgos (en 9 de 47 experimentos, desarrollados con alrededor de 20 especies). En briófitos de arroyos de montaña se han encontrado resultados similares. Además, en condiciones naturales, las hepáticas muestran valores de absorbancia UV global mucho mayores que los musgos, y los espectros de absorbancia en la banda UV son notablemente diferentes en ambos grupos (Arróniz-Crespo *et al.*, 2004; Otero *et al.*, 2008). Estos hechos sugieren que (1) la acumulación de compuestos absorbentes de RUV extraíbles en metanol representa un mecanismo de protección frecuente y constitutivo en las hepáticas, pero no en los musgos; y (2) este mecanismo es inducible por RUV con mucha mayor frecuencia en las hepáticas que en los musgos. Estas di-

ferencias podrían estar relacionadas con que hepáticas y musgos se consideran actualmente grupos filogenéticos más separados de lo que se pensaba anteriormente (Qiu *et al.*, 2006). Por otra parte, las hepáticas se consideran actualmente como las primeras plantas que colonizaron el medio terrestre (Zobell *et al.*, 2010), más expuesto a la RUV que el medio acuático ancestral. Esta colonización pudo verse favorecida por la eficiente acumulación de compuestos absorbentes de RUV de las hepáticas.

Otro punto crítico en relación con los compuestos absorbentes de RUV en los briófitos es que la medida de la absorbancia UV global (que se hace por espectrofotometría) puede resultar insuficiente para evaluar los efectos de la RUV, dado que cada compuesto individual puede responder a la RUV de manera distinta. Por tanto, sería preferible complementar la medida espectrofotométrica con métodos de HPLC que permitan la caracterización química de los compuestos individuales. Esta aproximación metodológica se está utilizando cada vez más en los briófitos (Markham *et al.*, 1998; Blokker *et al.*, 2006; Harris, 2009; Kato-Noguchi y Kobayashi, 2009; Snell *et al.*, 2009), especialmente por el análisis de los derivados del ácido hidroxicinámico en la hepática acuática *Jungermannia exsertifolia* subsp. *cordifolia* (Arróniz-Crespo *et al.*, 2006, 2008a, 2008b; Otero *et al.*, 2006, 2009; Martínez-Abaiagar *et al.*, 2008; Núñez-Olivera *et al.*, 2009; Fabón *et al.*, 2010, 2011). Estos estudios dejan claro que, aunque los compuestos individuales contribuyen a la absorbancia global, sus respuestas a la RUV pueden ser diferentes: algunos pueden aumentar su concentración mientras que otros pueden disminuirla o mantenerla. Estas respuestas contrastadas, junto con la limitada o nula capacidad del metanol para extraer *per se* los compuestos absorbentes ligados a la pared celular (sin aplicar una digestión alcalina posterior: Fabón *et al.*, 2010), podrían explicar el frecuente fracaso que ocurre en los briófitos, especialmente en los musgos, para demostrar el aumento de la absorbancia UV global en respuesta a un incremento de RUV.

3.7. Estudios de laboratorio en briófitos de arroyos de montaña: factores que influyen en las respuestas a la RUV

Los factores que influyen en las respuestas de los briófitos acuáticos a la RUV se pueden dividir en internos y ambientales. Con respecto a los primeros, las respuestas a la RUV dependen primariamente de la especie considerada, como ocurre en los cormófitos, y los briófitos no deberían agruparse como un solo tipo funcional en relación con los efectos de la RUV. En los estudios de laboratorio, las especies acuáticas más utilizadas han sido la hepática foliosa *Jungermannia exsertifolia* subsp. *cordifolia* y el musgo *Fontinalis antipyretica*, aunque también se ha experimentado con 5 especies más, 2 hepáticas y 3 musgos (Tabla 1). En conjunto, los efectos de un aumento de RUV no son drásticos para la mayoría de las especies en condiciones de laboratorio, excepto para algunas especies particularmente sensibles, como *Fontinalis antipyretica*. La sensibilidad de este musgo a la RUV seguramente es relativa en condiciones de campo, puesto que se pueden encontrar po-

blaciones de la especie soportando niveles muy altos de RUV en arroyos supraforestales. Las diferencias interespecíficas en la tolerancia a la RUV pueden estar basadas en el grado de desarrollo de mecanismos de protección y reparación, como la acumulación de compuestos absorbentes de RUV (Martínez-Abaigar *et al.*, 2003), pero no se puede descartar la influencia de algunas características estructurales.

Se ha sugerido que existe una relación directa entre la tolerancia a la RUV y la tolerancia a la desecación de las distintas especies de briófitos (Takács *et al.*, 1999; Csintalan *et al.*, 2001; Turnbull *et al.*, 2009). En el presente trabajo, se consideran como briófitos acuáticos un grupo muy diverso de especies que van desde los acuáticos obligados a los semiacuáticos emergentes (Vitt y Glime, 1984), y por tanto su tolerancia a la desecación puede ser igualmente diversa. Uno de los acuáticos obligados (*Fontinalis antipyretica*) se ha revelado como muy sensible a la RUV (Martínez-Abaigar *et al.*, 2008), lo que apoyaría la hipótesis mencionada, pero otros son tolerantes (*Jungermannia exsertifolia* subsp. *cordifolia*). Por lo tanto, se debe experimentar con más especies para confirmar o rechazar dicha hipótesis.

Otro factor interno es la edad de los tejidos. En muestras de *Jungermannia exsertifolia* subsp. *cordifolia* expuestas a RUV, 5 compuestos absorbentes de RUV individuales mostraban una distribución diferente entre las partes basales y apicales de los vástagos, lo que conferiría una protección diferente a ambos tipos de segmentos puesto que cada compuesto respondía de manera particular a la RUV (Arróniz-Crespo *et al.*, 2008b).

Entre los factores ambientales, una baja temperatura de cultivo (2°C) intensificaba los efectos adversos de la RUV en una especie sensible a la RUV, *Fontinalis antipyretica*, pero no en otra más tolerante, *Jungermannia exsertifolia* subsp. *cordifolia* (Núñez-Olivera *et al.*, 2004). Por tanto, los efectos lesivos del frío y la RUV eran aparentemente aditivos en el musgo, pero no en la hepática. Esta aditividad se debería probablemente a la limitación en el desarrollo de mecanismos de protección y reparación contra la RUV que fuesen dependientes del metabolismo. Otras condiciones de cultivo, como el nivel de PAR y la proporción RUV/PAR, también pueden afectar a las respuestas a la RUV.

Otro factor importante es la aclimatación previa de las muestras a condiciones de sol o sombra (Núñez-Olivera *et al.*, 2005). Las muestras de sombra eran más sensibles a un aumento de RUV que las de sol, cuya protección frente a la RUV sería más eficiente. De nuevo, este efecto se encontró solamente en una especie sensible a la RUV (*Fontinalis antipyretica*), pero no en una especie tolerante (*Jungermannia exsertifolia* subsp. *cordifolia*). Es esta última, las muestras de sol y de sombra respondieron de la misma forma al aumento de RUV, y ambos tipos de muestras estarían igualmente protegidas. Otro ejemplo de aclimatación a altos niveles de RUV se ha sugerido en muestras de briófitos acuáticos recolectadas en localidades a gran altitud o en fechas próximas al solsticio de verano (Martínez-Abaigar *et al.*, 2009). Estas muestras eran más tolerantes a un aumento de RUV que las de la misma especie recolectada en localidades de menor altitud o en periodos del año con

menores niveles de RUV. En consecuencia, las respuestas a la RUV podrían modificarse por el lugar y la fecha de recolección de las muestras.

La exposición a los metales pesados, como por ejemplo al cadmio, puede agravar los daños provocados por un aumento de RUV, ya que ambos agentes son lesivos para el metabolismo a través de algunos mecanismos similares, como la producción de especies reactivas de oxígeno, los daños al ADN, o las alteraciones del aparato fotosintético (Otero *et al.*, 2006). El cadmio y la RUV interactúan de modo diferente en función de la variable considerada. En la hepática acuática *Jungermannia exsertifolia* subsp. *cordifolia*, ambos factores causaban la degradación de la clorofila y una fuerte inhibición de la actividad del PSII, junto con un aumento en la disipación no fotoquímica de la energía (aumento de la actividad del ciclo de las xantofilas). La RUV y el cadmio pueden afectar de distinta manera a la actividad del PSII y a la maquinaria fotosintética en general: la RUV inactiva los centros de reacción del PSII, mientras que el cadmio actúa principalmente sobre el complejo productor de oxígeno, además de otros varios puntos y procesos de la fotosíntesis. Por tanto, ambos factores pueden tener efectos aditivos sobre las variables antedichas. Sin embargo, el cadmio causaba una disminución en la tasa de fotosíntesis, probablemente por su negativa influencia sobre la actividad de la Rubisco u otras enzimas del ciclo de Calvin, mientras que esto no ocurría con la RUV. La RUV hacía aumentar los niveles de algunos compuestos absorbentes de RUV, como el ácido *p*-cumaroilmálico, y el cadmio hacía lo mismo con, especialmente, los ácidos fasélico y feruloilmálico. Estos aumentos podrían relacionarse tanto con una absorción más eficiente de la RUV como con una mayor protección frente al estrés oxidativo. La radiación UV-B provocó específicamente daños al ADN, mientras que el cadmio por sí mismo tuvo efectos poco significativos a este respecto. No obstante, el mayor daño al ADN se registró cuando se aplicaban conjuntamente RUV-B y cadmio, que actuarían de manera sinérgica mediante dos mecanismos diferentes: la RUV-B induciría la formación de dímeros de timina y el cadmio evitaría la actuación de los mecanismos de reparación enzimáticos. En conclusión, la RUV y el cadmio parecían operar de manera aditiva sobre algunos procesos fisiológicos, mientras que otras respuestas se debían más a la acción específica de uno u otro factor. Las muestras expuestas a ambos factores a la vez mostraban los daños más intensos.

La interacción entre la RUV y la disponibilidad de nutrientes minerales ha sido poco investigada en briófitos, a pesar de las importantes peculiaridades que tiene este grupo de plantas en relación con la nutrición mineral. Entre los diversos elementos, el fósforo es frecuentemente limitante para los fotótrofos acuáticos, de acuerdo con su importancia en la producción de ATP y por lo tanto en el metabolismo general de la célula (en particular, en la reparación de proteínas y ADN dañados por RUV). Algunos estudios en microalgas sugieren que el déficit de fósforo aumenta la sensibilidad a la RUV, y que su mayor disponibilidad minimiza el daño por RUV. Sin embargo, en dos briófitos de arroyos de montaña, una disponibilidad mayor de fósforo externo, que provocó un aumento de 1.7 a 3.7 veces en su concentración en

los tejidos, no modificó las respuestas de diversas variables fisiológicas a un aumento de RUV (Martínez-Abaigar *et al.*, 2008). Esto se debió seguramente a que los briófitos estudiados tenían bajos requerimientos minerales, y sus concentraciones naturales de fósforo serían suficientes para su metabolismo. Por tanto, la mayor disponibilidad de fósforo provocaba únicamente un consumo de lujo, sin mejora alguna de la fotosíntesis o los mecanismos de protección o reparación frente a la RUV.

3.8. Estudios de campo utilizando gradientes naturales de RUV: briófitos de arroyos de montaña como bioindicadores de RUV

Se han realizado tres estudios de campo en briófitos de arroyos de montaña utilizando gradientes naturales de RUV. En el primero, Arróniz-Crespo *et al.* (2006) demostraron una asociación directa entre el aumento de RUV en un gradiente altitudinal y tanto la absorbancia UV global como la concentración de varios derivados del ácido hidroxicinámico (en particular, dos cumarinas) en *Jungermannia exsertifolia* subsp. *cordifolia*. Estos compuestos podrían actuar como protectores frente a la RUV. En el segundo estudio, Núñez-Olivera *et al.* (2009) mostraron que, durante tres años consecutivos, la concentración del ácido *p*-cumaroilmálico de *Jungermannia exsertifolia* subsp. *cordifolia* era más alta en verano-otoño que en invierno-primavera, y que estaba correlacionada positivamente con los valores de RUV. Además, el mejor modelo para explicar la radiación UV-B tenía en cuenta la concentración del citado compuesto y el nivel de ozono. El máximo de ozono se alcanzaba en primavera temprana (Marzo-Abril), el de UV-B en verano (Junio-Julio) y el del ácido *p*-cumaroilmálico en otoño (Septiembre-October, aunque se observaban valores altos desde Junio). Así, el ozono y el ácido *p*-cumaroilmálico se compensarían mutuamente en la modelización de la RUV-B. Esta estacionalidad tan marcada que mostró *Jungermannia exsertifolia* subsp. *cordifolia* no se encontró en dos musgos monitorizados durante tres años (*Bryum pseudotriquetrum* y *Fontinalis antipyretica*: Núñez-Olivera *et al.*, 2010). No obstante, en estos musgos, las variables fisiológicas relacionadas con la fotoprotección (la actividad del ciclo de las xantofilas y la absorbancia UV global) mostraban variaciones estacionales más claras que las variables relacionadas con la actividad fisiológica, como el índice de esclerofilia o F_v/F_m .

Las relaciones halladas entre las concentraciones de algunos derivados del ácido hidroxicinámico en *Jungermannia exsertifolia* subsp. *cordifolia* y los cambios espaciales y temporales de la RUV apuntan en la dirección de utilizar los briófitos de arroyos de montaña como bioindicadores de RUV. Esta idea resulta impulsada por la reconocida capacidad bioindicadora de los briófitos acuáticos en diversos procesos de contaminación y cambios ambientales (Glime, 1992; Tuba *et al.*, 2011). Además, la concentración de ácido *p*-cumaroilmálico en muestras de herbario de *Jungermannia exsertifolia* subsp. *cordifolia* sirvió para reconstruir los niveles pasados de ozono y RUV en el norte de Europa (Otero *et al.*, 2009). En esta reconstrucción no se encontró ninguna tendencia temporal significativa en la RUV en el periodo 1918-2006,

lo cual concuerda con reconstrucciones previas de RUV basadas tanto en modelos puramente climáticos como en estimaciones biológicas. Los estudios sobre briófitos acuáticos mencionados anteriormente (Arróniz-Crespo *et al.*, 2006; Otero *et al.*, 2009; Núñez-Olivera *et al.*, 2009, 2010), junto con los de Ryan *et al.* (2009) y Snell *et al.* (2009) en la Antártida, son los primeros en utilizar compuestos absorbentes de RUV individuales en la bioindicación de RUV, dado que todos los trabajos previos estaban basados en la absorbancia UV global de los extractos metanólicos (Newsham *et al.*, 2002, 2005; Newsham, 2003; Huttunen *et al.*, 2005a, 2005b; Robinson *et al.*, 2005), cuyas limitaciones se han discutido anteriormente.

Para estudiar la posibilidad de bioindicación de RUV mediante briófitos acuáticos, se debe hacer una adecuada selección de variables y especies. Nosotros proponemos la utilización de derivados del ácido hidroxicinámico en la hepática acuática *Jungermannia exsertifolia* subsp. *cordifolia*, por varias razones: (1) las hepáticas son conocidas por su gran variedad de metabolitos secundarios, entre ellos muchos compuestos fenólicos; (2) los compuestos absorbentes de RUV de las hepáticas en general, y de esta especie en particular, son normalmente más sensibles a la RUV que los de los musgos; (3) esta especie es bastante grande (2-10 cm de largo) para permitir una fácil manipulación, y además forma masas extensas y frecuentemente puras que suministran cantidades suficientes de biomasa para los análisis; (4) dado su carácter perenne de larga vida, se puede conseguir biomasa en buenas condiciones de vitalidad a lo largo de todo el año, lo que permite un muestreo continuo sin interrupciones estacionales; (5) si se seleccionan poblaciones permanentemente sumergidas, las respuestas a la RUV no se ven interferidas por los ciclos transitorios de desecación típicos de los briófitos, lo que facilita la interpretación y modelización de los resultados obtenidos; (6) esta especie tiene una amplia distribución en el hemisferio norte, lo que favorece la realización de estudios en extensas escalas geográficas; (7) uno de sus derivados del ácido hidroxicinámico, el ácido *p*-cumaroilmálico, resulta inducido específicamente por un aumento de RUV en estudios de laboratorio realizados con distintos niveles de PAR, y ese mismo compuesto se correlaciona bien con los cambios temporales de la RUV natural en condiciones de campo; y (8) un compuesto absorbente de RUV químicamente parecido al ácido *p*-cumaroilmálico (el ácido *p*-cumárico) se utilizó como bioindicador de RUV-B en la gramínea antártica *Deschampsia antarctica* (Ruhland *et al.*, 2005), y se ha recomendado repetidamente para la reconstrucción de la RUV-B pasada (Rozema *et al.*, 2001; Blokker *et al.*, 2006; Lomax *et al.*, 2008).

4. CONCLUSIONES

La radiación ultravioleta (RUV) es un factor ecológico que ha acompañado a la vida desde sus orígenes y cuyo estudio se ha incrementado notablemente desde el descubrimiento de la degradación antropogénica del ozono estratosférico, dado que este proceso produce un aumento de RUV (específicamente de UV-B) en la superficie terrestre.

El aumento de RUV puede causar diversos daños a los organismos fotosintéticos, y la tolerancia a la RUV es un proceso complejo que depende de la interacción de estos daños con los mecanismos de protección y reparación, lo cual conduce frecuentemente a una aclimatación a la RUV.

Los estudios de laboratorio son útiles para caracterizar las respuestas a la RUV. Sin embargo, para evaluar los efectos de los niveles actuales de RUV, y de los niveles potencialmente más altos que se derivarían de la degradación del ozono estratosférico, es necesario también realizar experimentos manipulativos de exclusión o suplemento de RUV (utilizando, respectivamente, filtros o lámparas), y también experimentos que se aprovechen de los gradientes naturales de RUV. Estos experimentos deben realizarse, en lo posible, en condiciones de campo, a largo plazo y utilizando niveles realistas de RUV.

La destacada variabilidad de efectos de la RUV que se ha encontrado en los briófitos puede deberse a la diversidad de especies, variables y condiciones experimentales utilizadas en los diferentes estudios, junto con la influencia de otros factores ambientales. Por tanto, es necesario tener en cuenta las aproximaciones metodológicas utilizadas para interpretar adecuadamente los resultados obtenidos. No obstante, y desde una perspectiva general, las respuestas de los briófitos a la RUV no parecen ser muy diferentes a las encontradas en otros organismos fotosintéticos, desde el fitoplancton a las plantas con semilla.

Dado que algunos ambientes acuáticos frecuentemente dominados por briófitos, como las turberas y los arroyos de montaña, pueden resultar especialmente afectados por la RUV, se detallan en el presente trabajo los efectos de la RUV sobre briófitos de diversos ecosistemas acuáticos. Estos efectos también se han puesto en el contexto de la investigación general sobre RUV.

En condiciones de laboratorio, los efectos de un aumento de RUV no son intensamente lesivos para briófitos de arroyos de montaña, excepto para alguna especie particularmente sensible como *Fontinalis antipyretica*. El estrés provocado por la RUV se manifiesta preferentemente por un descenso en el rendimiento cuántico máximo del PSII (F_v/F_m), los cocientes clorofilas/feofigmentos, el cociente clorofila *a/b*, y las tasas de fotosíntesis neta. Sin embargo, ninguna variable responde siempre de la misma manera en todas las especies, lo que todavía limita nuestra comprensión global de los efectos de la RUV. Algunas especies, en particular las hepáticas, pueden protegerse del daño provocado por la RUV mediante la acumulación de compuestos absorbentes de RUV extraíbles en metanol.

Diversos estudios de campo sugieren que la producción de biomasa de briófitos de turberas no está en peligro por los niveles actuales de RUV ni por los niveles potencialmente mayores derivados de las previsiones de degradación de ozono estratosférico. Sin embargo, la compleja interacción que existe entre la degradación de ozono, el concomitante aumento de RUV-B y otros factores de cambio climático, como el aumento de temperatura y los cambios en la nubosidad y la disponibilidad hídrica, hace que las previsiones estén revestidas de una gran incertidumbre.

Los efectos de la RUV sobre briófitos acuáticos dependen no sólo de factores genéticos específicos (la especie), sino también de los factores ambientales (temperatura, presencia de metales pesados) y la aclimatación previa de las muestras a condiciones de sol o sombra (su historia luminosa), baja o elevada altitud, etc.

Las hepáticas parecen tener mayores cantidades de compuestos absorbentes de RUV extraíbles en metanol, tanto constitutivos como inducibles, que los musgos. Esta diferencia podría estar relacionada con la mayor distancia filogenética que se piensa actualmente que existe entre ambos grupos, y también con la importancia que tuvieron las hepáticas en la transición de la vida acuática a la terrestre.

Las respuestas de los briófitos acuáticos a la RUV están todavía poco caracterizadas, especialmente en lo tocante a su capacidad de aclimatación y sus mecanismos de protección: sistemas antioxidantes, reparación de ADN, y acumulación de compuestos absorbentes de RUV. En relación con este último punto, deberían resolverse algunos problemas metodológicos pendientes, como la extracción de compuestos de las vacuolas y las paredes celulares. Además, se debería potenciar el análisis de compuestos absorbentes individuales en la cuantificación de la capacidad de absorción UV de los briófitos, además de continuar con las medidas espectrofotométricas de absorbancia UV global.

Los briófitos acuáticos se han utilizado como bioindicadores de numerosos procesos de contaminación y cambios ambientales. Nosotros proponemos su uso como bioindicadores de RUV, lo que requiere una selección adecuada de variables y especies. Algunas variables prometedoras en este aspecto son F_v/F_m , por su sensibilidad a la RUV, y la concentración de ciertos compuestos absorbentes de RUV individuales (como el ácido *p*-cumaroilmálico), por su destacada especificidad de respuesta. La hepática *Jungermannia exsertifolia* subsp. *cordifolia* parece ser una buena especie candidata como bioindicador, por sus sólidas respuestas a la RUV, la disponibilidad de abundante biomasa en buenas condiciones de vitalidad durante todo el año, y su amplia distribución geográfica.

AGRADECIMIENTOS

Al Ministerio de Ciencia e Innovación por la financiación del Proyecto CGL2008-04450 y otros anteriores. Al Gobierno de La Rioja por los Proyectos Colabora 2008/04 y 2009/07 concedidos a Gabriel Fabón, por la Beca de FPI PRED2010/16 concedida a Laura Monforte, y por la autorización de nuestros trabajos de campo en el Parque Natural de Sierra Cebollera. El presente trabajo está integrado en la Acción COST FA0906 de la Unión Europea (*UV-B radiation: a specific regulator of plant growth and food quality in a changing climate*).

BIBLIOGRAFÍA

- Allen, D.J., Nogués, S., Baker, N.R. (1998). Ozone depletion and increased UV-B radiation: is there a real threat to photosynthesis? *Journal of Experimental Botany*, 49, 1775-1788.
- Arróniz-Crespo, M., Núñez-Olivera, E., Martínez-Abaigar, J., Tomás, R. (2004). A survey of the distribution of UV-absorbing compounds in aquatic bryophytes from a mountain stream. *Bryologist*, 107, 202-208.
- 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.
- Arróniz-Crespo, M., Núñez-Olivera, E., Martínez-Abaigar, J. (2008a). Hydroxycinnamic acid derivatives in an aquatic liverwort as possible bioindicators of enhanced UV radiation. *Environmental Pollution*, 151, 8-16.
- Arróniz-Crespo, M., Phoenix, G., Núñez-Olivera, E., Martínez-Abaigar, J. (2008b). Age-specific physiological responses to UV radiation in the aquatic liverwort *Jungermannia exsertifolia* subsp. *cordifolia*. *Cryptogamie Bryologie*, 29, 115-126.
- Ballaré, C.L., Rousseaux, M.C., Searles, P.S., Zaller, J.G., Giordano, C.V., Robson, T.M., Caldwell, M.M., Sala, O.E., Scopel, A.L. (2001). Impacts of solar ultraviolet-B radiation on terrestrial ecosystems of Tierra del Fuego (southern Argentina). An overview of recent progress. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 62, 67-77.
- Barsig, M., Schneider, K., Gehrke, C. (1998). Effects of UV-B radiation on fine structure, carbohydrates, and pigments in *Polytrichum commune*. *Bryologist*, 101, 357-365.
- Björn, L.O., Callaghan, T.V., Gehrke, C., Johanson, U., Sonesson, M., Gwynn-Jones, D. (1998). The problem of ozone depletion in northern Europe. *Ambio*, 27, 275-279.
- Björn, L.O., McKenzie, R.L. (2007). Attempts to probe the ozone layer and the ultraviolet-B levels of the past. *Ambio*, 36, 366-371.
- Blokker, P., Boelen, P., Broekman, R., Rozema, J. (2006). The occurrence of *p*-coumaric acid and ferulic acid in fossil plant materials and their use as UV-proxy. *Plant Ecology*, 182, 197-207.
- Boelen, P., De Boer, M.K., De Bakker, N.V.J., Rozema, J. (2006). Outdoor studies on the effects of solar UV-B on bryophytes: overview and methodology. *Plant Ecology*, 182, 137-152.
- Caldwell, M.M., Bornman, J.F., Ballaré, C.L., Flint, S.D., Kulandaivelu, G. (2007). Terrestrial ecosystems, increased solar ultraviolet radiation, and interactions with other climate change factors. *Photochemical and Photobiological Sciences*, 6, 252-266.

- Clarke, L.J., Robinson, S.A. (2008). Cell wall-bound ultraviolet-screening compounds explain the high ultraviolet tolerance of the Antarctic moss, *Ceratodon purpureus*. *New Phytologist*, 179, 776-783.
- Cockell, C.S., Knowland, J. (1999). Ultraviolet radiation screening compounds. *Biological Reviews*, 74, 311-345.
- Conde-Álvarez, R.M., Pérez-Rodríguez, E., Altamirano, M., Nieto, J.M., Abdala, R., Figueroa, F.L., Flores-Moya, A. (2002). Photosynthetic performance and pigment content in the aquatic liverwort *Riella helicophylla* under natural solar irradiance and solar irradiance without ultraviolet light. *Aquatic Botany*, 73, 47-61.
- Csintalan, Z., Tuba, Z., Takács, Z., Laitat, E. (2001). Responses of nine bryophyte and one lichen species from different microhabitats to elevated UV-B radiation. *Photosynthetica*, 39, 317-320.
- Day, T.A., Neale, P.J. (2002). Effects of UV-B radiation on terrestrial and aquatic primary producers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 371-396.
- DeEll, J.R., Toivonen, P.M.A. (2003). *Practical applications of chlorophyll fluorescence in plant biology*. Kluwer, Boston, 259 p.
- Dunn, J.L., Robinson, S.A. (2006). Ultraviolet B screening potential is higher in two cosmopolitan moss species than in a co-occurring Antarctic endemic moss: implications of continuing ozone depletion. *Global Change Biology*, 12, 2282-2296.
- Fabón, G., Martínez-Abaigar, J., Tomás, R., Núñez-Olivera, E. (2010). Effects of enhanced UV-B radiation on hydroxycinnamic acid derivatives extracted from different cell compartments in the aquatic liverwort *Jungermannia exsertifolia* subsp. *cordifolia*. *Physiologia Plantarum*, 140, 269-279.
- Fabón, G., Monforte, L., Tomás-Las-Heras, R., Núñez-Olivera, E., Martínez-Abaigar, J. (2011). Dynamic response of UV-absorbing compounds, quantum yield and the xanthophyll cycle to diel changes in UV-B and photosynthetic radiations in an aquatic liverwort. *Journal of Plant Physiology*, (doi:10.1016/j.jplph.2011.08.010).
- Flint, S.D., Ryel, R.J., Caldwell, M.M. (2003). Ecosystem UV-B experiments in terrestrial communities: a review of recent findings and methodologies. *Agricultural and Forest Meteorology*, 120, 177-189.
- Frost, P.C., Larson, J.H., Kinsman, L.E., Lamberti, G.A., Bridgham, S.D. (2005). Attenuation of ultraviolet radiation in streams of northern Michigan. *Journal of the North American Benthological Society*, 24, 246-255.
- Gehrke, C., Johanson, U., Gwynn-Jones, D., Björn, L.O., Callaghan, T.V., Lee, J.A. (1996). Effects of enhanced ultraviolet-B radiation on terrestrial sub-arctic ecosystems and implications for interactions with increased atmospheric CO₂. *Ecological Bulletins*, 45, 192-203.

- Gehrke, C. (1998). Effects of enhanced UV-B radiation on production related properties of a *Sphagnum fuscum* dominated subarctic bog. *Functional Ecology*, 12, 940-947.
- Gehrke, C. (1999). Impacts of enhanced ultraviolet-B radiation on mosses in a subarctic heath ecosystem. *Ecology*, 80, 1844-1851.
- Gimeno, C., Puche, F. (1999). Chlorophyll content and morphological changes in cellular structure of *Rhynchostegium riparioides* (Hew.) Card. (Brachytheciaceae, Musci) and *Fontinalis hypnoides* Hartm. (Fontinalaceae, Musci) in response to water pollution and transplant containers on Palancia river (East Spain). *Nova Hedwigia*, 68, 197-216.
- Glime, J.M., Keen, R.E. (1984). The importance of bryophytes in a man-centered world. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory*, 55, 133-146.
- Glime, J.M. (1992). Effects of pollutants on aquatic species. En: *Bryophytes and lichens in a changing environment* (Bates, J.W., Farmer, A.M., eds.). Clarendon Press, Oxford, 333-361.
- Green, T.G.A., Schroeter, B., Seppelt, R.D. (2000). Effect of temperature, light and ambient UV on the photosynthesis of the moss *Bryum argenteum* Hedw. in continental Antarctica. En: *Antarctic ecosystems: models for wider ecological understanding* (Davison, W., Howard-Williams, C., Broady, P., eds.). The Caxton Press, Christchurch, New Zealand, 165-170.
- Green, T.G.A., Kulle, D., Pannewitz, S., Sancho, L.G., Schroeter, B. (2005). UV-A protection in mosses growing in continental Antarctica. *Polar Biology*, 28, 822-827.
- Haapala, J.K., Morsky, S.K., Saarnio, S., Suokanerva, H., Kyro, E., Silvola, J., Holopainen, T. (2010). Long-term effects of elevated UV-B radiation on photosynthesis and ultrastructure of *Eriophorum russeolum* and *Warnstorfia exannulata*. *Science of the Total Environment*, 409, 370-377.
- Harris, E.S.J. (2009). Phylogenetic and environmental lability of flavonoids in a medicinal moss. *Biochemical Systematics and Ecology*, 37, 180-192.
- Häder, D.P., Kumar, H.D., Smith, R.C., Worrest, R.C. (2007). Effects of solar UV radiation on aquatic ecosystems and interactions with climate change. *Photochemical and Photobiological Sciences*, 6, 267-285.
- Hooijmaijers, C.A.M., Gould, K.S. (2007). Photoprotective pigments in red and green gametophytes of two New Zealand liverworts. *New Zealand Journal of Botany*, 45, 451-461.
- Hughes, K.A., Scherer, K., Svenoe, T., Rettberg, P., Horneck, G., Convey, P. (2006). Tundra plants protect the soil surface from UV. *Soil Biology and Biochemistry*, 38, 1488-1490.
- Huiskes, A.H.L., Lud, D., Moerdijk-Poortvliet, T.C.W., Rozema, J. (1999). Impact of UV-B radiation on Antarctic terrestrial vegetation. En: *Stratospheric ozone depletion: the effects of enhanced UV-B radiation on terrestrial ecosystems* (Rozema, J., ed.). Backhuys Publishers, Leiden, 313-337.

- Huiskes, A.H.L., Lud, D., Moerdijk-Poortvliet, T.C.W. (2001). Field research on the effects of UV-B filters on terrestrial Antarctic vegetation. *Plant Ecology*, 154, 77-86.
- Huttunen, S., Kinnunen, H., Laakso, K. (1998). Impact of increased UV-B on plant ecosystems. *Chemosphere*, 36, 829-833.
- Huttunen, S., Lappalainen, N.M., Turunen, J. (2005a). UV-absorbing compounds in subarctic herbarium bryophytes. *Environmental Pollution*, 133, 303-314.
- Huttunen, S., Taipale, T., Lappalainen, N.M., Kubin, E., Lakkala, K., Kaurola, J. (2005b). Environmental specimen bank samples of *Pleurozium schreberi* and *Hylocomium splendens* as indicators of the radiation environment at the surface. *Environmental Pollution*, 133, 315-326.
- Ihle, C., Laasch, H. (1996). Inhibition of photosystem II by UV-B radiation and the conditions for recovery in the liverwort *Conocephalum conicum* Dum. *Botanica Acta*, 109, 199-205.
- Ihle, C. (1997). Degradation and release from the thylakoid membrane of Photosystem II subunits after UV-B irradiation of the liverwort *Conocephalum conicum*. *Photosynthesis Research*, 54, 73-78.
- Jansen, M.A.K., Gaba, V., Greenberg, B.M. (1998). Higher plants and UV-B radiation: balancing damage, repair and acclimation. *Trends in Plant Science*, 3, 131-135.
- Johanson, U., Gehrke, C., Björn, L.O., Callaghan, T.V., Sonesson, M. (1995). The effects of enhanced UV-B radiation on a subarctic heath ecosystem. *Ambio*, 24, 106-111.
- Kato-Noguchi, H., Kobayashi, K. (2009). Jasmonic acid, protein phosphatase inhibitor, metals and UV-irradiation increased momilactone A and B concentrations in the moss *Hypnum plumaeforme*. *Journal of Plant Physiology*, 166, 1118-1122.
- Kelly, D.J., Bothwell, M.L., Schindler, D.W. (2003). Effects of solar ultraviolet radiation on stream benthic communities: an intersite comparison. *Ecology*, 84, 2724-2740.
- Lappalainen, N.M., Huttunen, S., Suokanerva, H. (2008). Acclimation of a pleurocarpous moss *Pleurozium schreberi* (Britt.) Mitt. to enhanced ultraviolet radiation *in situ*. *Global Change Biology*, 14, 321-333.
- Lappalainen, N.M., Huttunen, S., Suokanerva, H., Lakkala, K. (2010). Seasonal acclimation of the moss *Polytrichum juniperinum* Hedw. to natural and enhanced ultraviolet radiation. *Environmental Pollution*, 158, 891-900.
- Lewis Smith, R.I. (1999). Biological and environmental characteristics of three cosmopolitan mosses dominant in continental Antarctica. *Journal of Vegetation Science*, 10, 231-242.
- Liu, S.H., Lee, H., Kang, P.S., Huang, X.H., Yim, J.H., Lee, H.K., Kim, I.C. (2010). Complementary DNA library construction and expressed sequence tag analysis of an Arctic moss, *Aulacomnium turgidum*. *Polar Biology*, 33, 617-626.

- Lomax, B.H., Fraser, W.T., Sephton, M.A., Callaghan, T.V., Self, S., Harfoot, M., Pyle, J.A., Wellman, C.H., Beerling, D.J. (2008). Plant spore walls as a record of long-term changes in ultraviolet-B radiation. *Nature Geoscience*, 1, 592-596.
- Lovelock, C.E., Robinson, S.A. (2002). Surface reflectance properties of Antarctic moss and their relationship to plant species, pigment composition and photosynthetic function. *Plant, Cell and Environment*, 25, 1239-1250.
- Lud, D., Moerdijk, T.C.W., Van de Poll, W.H., Buma, A.G.J., Huiskes, A.H.L. (2002). DNA damage and photosynthesis in Antarctic and Arctic *Sanionia uncinata* (Hedw.) Loeske under ambient and enhanced levels of UV-B radiation. *Plant, Cell and Environment*, 25, 1579-1589.
- Lud, D., Schlenzog, M., Schroeter, B., Huiskes, A.H.L. (2003). The influence of UV-B radiation on light-dependent photosynthetic performance in *Sanionia uncinata* (Hedw.) Loeske in Antarctica. *Polar Biology*, 26, 225-232.
- Markham, K.R., Franke, A., Given, D.R., Brownsey, P. (1990). Historical Antarctic ozone level trends from herbarium specimen flavonoids. *Bulletin de Liaison du Groupe Polyphenols*, 15, 230-235.
- Markham, K.R., Ryan, K.G., Bloor, S.J., Mitchell, K.A. (1998). An increase in the luteolin:apigenin ratio in *Marchantia polymorpha* on UV-B enhancement. *Phytochemistry*, 48, 791-794.
- Martínez-Abaigar, J., Otero, S., Tomás, R., Nuñez-Olivera, E. (2009). Effects of enhanced ultraviolet radiation on six aquatic bryophytes. *Cryptogamie Bryologie*, 30, 157-175.
- Martínez-Abaigar, J., Núñez-Olivera, E. (1998). Ecophysiology of photosynthetic pigments in aquatic bryophytes. En: *Bryology for the Twenty-first Century* (Bates, J.W., Ashton, N.W., Duckett, J.G., eds.). Maney Publishing and the British Bryological Society, Leeds, 277-292.
- Martínez-Abaigar, J., Núñez-Olivera, E., Beaucourt, N., García-Álvaro, M.A., Tomás, R., Arróniz, M. (2003). Different physiological responses of two aquatic bryophytes to enhanced ultraviolet-B radiation. *Journal of Bryology*, 25, 17-30.
- Martínez-Abaigar, J., Núñez-Olivera, E., Tomás, R., Beaucourt, N., García-Álvaro, M.A., Arróniz, M. (2004). Daños macroscópicos y microscópicos causados por un aumento de la radiación ultravioleta-B en dos briófitos acuáticos del Parque Natural de Sierra Cebollera (La Rioja, norte de España). *Zubía*, 22, 143-163.
- Martínez-Abaigar, J., Otero, S., Tomás, R., Núñez-Olivera, E. (2008). High-level phosphate addition does not modify UV effects in two aquatic bryophytes. *Bryologist*, 111, 444-454.
- Maxwell, K., Johnson, G.N. (2000). Chlorophyll fluorescence - a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 51, 659-668.

- McKenzie, R.L., Björn, L.O., Bais, A., Ilyasd, M. (2003). Changes in biologically active ultraviolet radiation reaching the Earth's surface. *Photochemical and Photobiological Sciences*, 2, 5-15.
- McKenzie, R.L., Aucamp, P.J., Bais, A.F., Björn, L.O., Hyas, M. (2007). Changes in biologically-active ultraviolet radiation reaching the Earth's surface. *Photochemical and Photobiological Sciences*, 6, 218-231.
- Montiel, P., Smith, A., Keiller, D. (1999). Photosynthetic responses of selected Antarctic plants to solar radiation in the southern maritime Antarctic. *Polar Research*, 18, 229-235.
- Newsham, K.K., Hodgson, D.A., Murray, A.W.A., Peat, H.J., Lewis Smith, R.I. (2002). Response of two Antarctic bryophytes to stratospheric ozone depletion. *Global Change Biology*, 8, 972-983.
- Newsham, K.K. (2003). UV-B radiation arising from stratospheric ozone depletion influences the pigmentation of the Antarctic moss *Andreaea regularis*. *Oecologia*, 135, 327-331.
- Newsham, K.K., Geissler, P., Nicolson, M., Peat, H.J., Lewis-Smith, R.I. (2005). Sequential reduction of UV-B radiation in the field alters the pigmentation of an Antarctic leafy liverwort. *Environmental and Experimental Botany*, 54, 22-32.
- Newsham, K.K., Robinson, S.A. (2009). Responses of plants in polar regions to UVB exposure: a meta-analysis. *Global Change Biology*, 15, 2574-2589.
- Niemi, R., Martikainen, P.J., Silvola, J., Wulff, A., Turtola, S., Holopainen, T. (2002a). Elevated UV-B radiation alters fluxes of methane and carbon dioxide in peatland microcosms. *Global Change Biology*, 8, 361-371.
- Niemi, R., Martikainen, P.J., Silvola, J., Sonninen, E., Wulff, A., Holopainen, T. (2002b). Responses of two *Sphagnum* moss species and *Eriophorum vaginatum* to enhanced UV-B in a summer of low UV intensity. *New Phytologist*, 156, 509-515.
- Norval, M., Cullen, A.P., De Gruijl, F.R., Longstreth, J., Takizawa, Y., Lucas, R.M., Noonan, F.P., Van der Leun, J.C. (2007). The effects on human health from stratospheric ozone depletion and its interactions with climate change. *Photochemical and Photobiological Sciences*, 6, 232-251.
- Núñez-Olivera, E., Martínez-Abaigar, J., Tomás, R., Beaucourt, N., Arróniz-Crespo, M. (2004). Influence of temperature on the effects of artificially enhanced UV-B radiation on aquatic bryophytes under laboratory conditions. *Photosynthetica*, 42, 201-212.
- Núñez-Olivera, E., Arróniz-Crespo, M., Martínez-Abaigar, J., Tomás, R., Beaucourt, N. (2005). Assessing the UV-B tolerance of sun and shade samples of two aquatic bryophytes using short-term tests. *Bryologist*, 108, 435-448.
- Núñez-Olivera, E., Otero, S., Tomás, R., Martínez-Abaigar, J. (2009). Seasonal variations in UV-absorbing compounds and physiological characteristics in the aquatic liverwort *Jungermannia exsertifolia* subsp. *cordifolia* over a three-year period. *Physiologia Plantarum*, 136, 73-85.

- 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 un-forested headwater stream. *Bryologist*, 113, 277-291.
- Otero, S., Núñez-Olivera, E., Martínez-Abaigar, J., Tomás, R., Arróniz-Crespo, M., Beaucourt, N. (2006). Effects of cadmium and enhanced UV radiation on the physiology and the concentration of UV-absorbing compounds of the aquatic liverwort *Jungermannia exsertifolia* subsp. *cordifolia*. *Photochemical and Photobiological Sciences*, 5, 760-769.
- Otero, S., Cezón, K., Martínez-Abaigar, J., Núñez-Olivera, E. (2008). Ultraviolet-absorbing capacity of aquatic bryophytes from Tierra del Fuego (Argentina). *Journal of Bryology*, 30, 290-296.
- Otero, S., Núñez-Olivera, E., Martínez-Abaigar, J., Tomás, R., Huttunen, S. (2009). Retrospective bioindication of stratospheric ozone and ultraviolet radiation using hydroxycinnamic acid derivatives of herbarium samples of an aquatic liverwort. *Environmental Pollution*, 157, 2335-2344.
- Phoenix, G.K., Gwynn-Jones, D., Callaghan, T.V., Sleep, D., Lee, J.A. (2001). Effects of global change on a sub-Arctic heath: effects of enhanced UV-B radiation and increased summer precipitation. *Journal of Ecology*, 89, 256-267.
- Post, A., Veski, M. (1992). Photosynthesis, pigments, and chloroplast ultra-structure of an Antarctic liverwort from sun-exposed and shaded sites. *Canadian Journal of Botany*, 70, 2259-2264.
- Prasad, S.M., Dwivedi, R., Zeeshan, M., Singh, R. (2004). UV-B and cadmium induced changes in pigments, photosynthetic electron transport activity, antioxidant levels and antioxidative enzyme activities of *Riccia* sp. *Acta Physiologiae Plantarum*, 26, 423-430.
- Qiu, Y.L., Li, L., Wang, B., Chen, Z., Knoop, V., Groth-Malonek, M., Dombrowska, I., Lee, J., Kent, L., Rest, J., Estabrook, G.F., Hendry, T.A., Taylor, D.W., Testa, C.M., Ambros, M., Crandall-Stotler, B., Duff, R.J., Stech, M., Frey, W., Quandt, D., Davis, C.C. (2006). The deepest divergences in land plants inferred from phylogenomic evidence. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103, 15511-15516.
- Rader, R.B., Belish, T.A. (1997a). Effects of ambient and enhanced UV-B radiation on periphyton in a mountain stream. *Journal of Freshwater Ecology*, 12, 615-628.
- Rader, R.B., Belish, T.A. (1997b). Short-term effects of ambient and enhanced UV-B on moss (*Fontinalis neomexicana*) in a mountain stream. *Journal of Freshwater Ecology*, 12, 395-403.
- Ren, W., Tan, H.C., Wu, J., Deng, Y.C., Wu, Y.B., Tang, Y.H., Cui, X.Y. (2010). UV light spectral response of photosynthetic photochemical efficiency in alpine mosses. *Journal of Plant Ecology*, 3, 17-24.

- Robinson, S.A., Turnbull, J.D., Lovelock, C.E. (2005). Impact of changes in natural ultraviolet radiation on pigment composition, physiological and morphological characteristics of the Antarctic moss, *Grimmia antarctici*. *Global Change Biology*, 11, 476-489.
- Robson, T.M., Pancotto, V.A., Flint, S.D., Ballaré, C.L., Sala, O.E., Scopel, A.L., Caldwell, M.M. (2003). Six years of solar UV-B manipulations affect growth of *Sphagnum* and vascular plants in a Tierra del Fuego peatland. *New Phytologist*, 160, 379-389.
- Robson, T.M., Pancotto, V.A., Ballaré, C.L., Sala, O.E., Scopel, A.L., Caldwell, M.M. (2004). Reduction of solar UV-B mediates changes in the *Sphagnum* capitulum microenvironment and the peatland microfungus community. *Oecologia*, 140, 480-490.
- Rozema, J., Noordijk, A.J., Broekman, R.A., Van Beem, A., Meijkamp, B.M., De Bakker, N.V.J., Van de Staaij, J.W.M., Stroetenga, M., Bohncke, S.J.P., Konert, M., Kars, S., Peat, H., Smith, R.I.L., Convey, P. (2001). (Poly)phenolic compounds in pollen and spores of Antarctic plants as indicators of solar UV-B. A new proxy for the reconstruction of past solar UV-B? *Plant Ecology*, 154, 11-26.
- Rozema, J., Björn, L.O., Bornman, J.F., Gaberscik, A., Häder, D.P., Trost, T., Germ, M., Klisch, M., Gröniger, A., Sinha, R.P., Lebert, M., He, Y.Y., Buffoni-Hall, R., De Bakker, N.V.J., Van de Staaij, J., Meijkamp, B.B. (2002). The role of UV-B radiation in aquatic and terrestrial ecosystems - an experimental and functional analysis of the evolution of UV-absorbing compounds. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 66, 2-12.
- Rozema, J., Boelen, P., Solheim, B., Zielke, M., Buskens, A., Doorenbosch, M., Fijn, R., Herder, J., Callaghan, T., Björn, L.O., Gwynn-Jones, D., Broekman, R., Blokker, P., Van De Poll, W. (2006). Stratospheric ozone depletion: High arctic tundra plant growth on Svalbard is not affected by enhanced UV-B after 7 years of UV-B supplementation in the field. *Plant Ecology*, 182, 121-135.
- Ruhland, C.T., Xiong, F.S., Clark, W.D., Day, T.A. (2005). The influence of ultraviolet-B radiation on growth, hydroxycinnamic acids and flavonoids of *Deschampsia antarctica* during springtime ozone depletion in Antarctica. *Photochemistry and Photobiology*, 81, 1086-1093.
- Ryan, K.G., Burne, A., Seppelt, R.D. (2009). Historical ozone concentrations and flavonoid levels in herbarium specimens of the Antarctic moss *Bryum argenteum*. *Global Change Biology*, 15, 1694-1702.
- Schipperges, B., Gehrke, C. (1996). Photosynthetic characteristics of subarctic mosses and lichens. *Ecological Bulletins*, 45, 121-126.
- Searles, P.S., Flint, S.D., Díaz, S.B., Rousseaux, M.C., Ballaré, C.L., Caldwell, M.M. (1999). Solar ultraviolet-B radiation influence on *Sphagnum* bog and *Carex* fen ecosystems: first field season findings in Tierra del Fuego, Argentina. *Global Change Biology*, 5, 225-234.

- Searles, P.S., Flint, S.D., Caldwell, M.M. (2001a). A meta-analysis of plant field studies simulating stratospheric ozone depletion. *Oecologia*, 127, 1-10.
- Searles, P.S., Kropp, B.R., Flint, S.D., Caldwell, M.M. (2001b). Influence of solar UV-B radiation on peatland microbial communities of southern Argentina. *New Phytologist*, 152, 213-221.
- Searles, P.S., Flint, S.D., Díaz, S.B., Rousseaux, M.C., Ballaré, C.L., Caldwell, M.M. (2002). Plant response to solar ultraviolet-B radiation in a southern South American *Sphagnum* peatland. *Journal of Ecology*, 90, 704-713.
- Seckmeyer, G., Pissulla, D., Glandorf, M., Henriques, D., Johnsen, B., Webb, A., Siani, A.M., Bais, A., Kjeldstad, B., Brogniez, C., Lenoble, J., Gardiner, B., Kirsch, P., Koskela, T., Kaurola, J., Uhlmann, B., Slaper, H., Den Outer, P., Janouch, M., Werle, P., Grobner, J., Mayer, B., De la Casiniere, A., Simic, S., Carvalho, F. (2008). Variability of UV irradiance in Europe. *Photochemistry and Photobiology*, 84, 172-179.
- Snell, K.R.S., Convey, P., Newsham, K.K. (2007). Metabolic recovery of the Antarctic liverwort *Cephaloziella varians* during spring snowmelt. *Polar Biology*, 30, 1115-1122.
- Snell, K.R.S., Kokubun, T., Griffiths, H., Convey, P., Hodgson, D.A., Newsham, K.K. (2009). Quantifying the metabolic cost to an Antarctic liverwort of responding to an abrupt increase in UVB radiation exposure. *Global Change Biology*, 15, 2563-2573.
- Sonesson, M., Callaghan, T.V., Carlsson, B.A. (1996). Effects of enhanced ultraviolet radiation and carbon dioxide concentration on the moss *Hylacomium splendens*. *Global Change Biology*, 2, 67-73.
- Sonesson, M., Carlsson, B.A., Callaghan, T.V., Halling, S., Björn, L.O., Bertgren, M., Johanson, U. (2002). Growth of two peat-forming mosses in subarctic mires: species interactions and effects of simulated climate change. *Oikos*, 99, 151-160.
- Sroka, Z. (2005). Antioxidative and antiradical properties of plant phenolics. *Zeitschrift für Naturforschung Section C - Journal of Biosciences*, 60, 833-843.
- Taipale, T., Huttunen, S. (2002). Moss flavonoids and their ultrastructural localization under enhanced UV-B radiation. *Polar Record*, 38, 211-218.
- Takács, Z., Csintalan, Z., Sass, L., Laitat, E., Vass, I., Tuba, Z. (1999). UV-B tolerance of bryophyte species with different degrees of desiccation tolerance. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 48, 210-215.
- Tuba, Z., Slack, N.G., Stark, L. (eds.) (2011). *Bryophyte Ecology and Climate Change*. Cambridge University Press, New York, 506 p.
- Turnbull, J.D., Robinson, S.A. (2009). Accumulation of DNA damage in Antarctic mosses: correlations with ultraviolet-B radiation, temperature and turf water content vary among species. *Global Change Biology*, 15, 319-329.

- Turnbull, J.D., Leslie, S.J., Robinson, S.A. (2009). Desiccation protects two Antarctic mosses from ultraviolet-B induced DNA damage. *Functional Plant Biology*, 36, 214-221.
- Vitt, D.H., Glime, J.M. (1984). The structural adaptations of aquatic Musci. *Lindbergia*, 10, 95-110.
- Wolf, L., Rizzini, L., Stracke, R., Ulm, R., Rensing, S.A. (2010). The molecular and physiological responses of *Physcomitrella patens* to ultraviolet-B radiation. *Plant Physiology*, 153, 1123-1134.
- Zobell, O., Faigl, W., Saedler, H., Munster, T. (2010). MIKC* MADS-Box Proteins: Conserved Regulators of the Gametophytic Generation of Land Plants. *Molecular Biology and Evolution*, 27, 1201-1211.



ZUBÍA

23



Gobierno de La Rioja
www.larioja.org



**Instituto
de Estudios
Riojanos**