

Lagascalia 15 (1): 7-24 (1988).

ESPORAS DE BRIÓFITOS ESPAÑOLES II. HEPATICAS.

F. PUCHE, I. MATEU & A. CASAÑ

Departamento de Biología Vegetal, U. de Valencia. Facultad de Ciencias
Biológicas. Dr. Moliner 50, Burjasot, Valencia. España.

(Recibido el 10 de octubre de 1986)

Resumen. Se estudian y describen los caracteres esporales, al MO y al MEB de 18 taxones de hepáticas, y se analiza el valor sistemático de dichos caracteres, así como la relación de los mismos con la ecología de las hepáticas.

Summary. The spore morphology of 18 taxa of Hepaticae is described using light and scanning electron microscopy. Its taxonomic importance is evaluated and relationship between spore morphology and ecology is discussed.

INTRODUCCION

Si bien los caracteres de las esporas de los briófitos, principalmente el tamaño, se han incluido clásicamente en las descripciones de las plantas, ha sido en los últimos veinticinco años cuando su estudio ha tomado un fuerte incremento, siendo de destacar los trabajos de BOROS & JARAI-KOMLODI (1975), ERDTMAN (1965) y JOVET-AST (1954).

Efectivamente el interés del estudio de las esporas es grande ya que en muchas ocasiones los caracteres esporales: tamaño, forma y ornamentación, resultan ser caracteres taxonómicos de primer orden, principalmente a nivel genérico o de rango superior (CLARKE, 1979). En algunos géneros como *Fossombronia*, éstos resultan ser los principales caracteres para separar las especies (JOVET-AST, 1971; VANA, 1982) en otros casos, si bien no son tan importantes resultan de gran ayuda para su determinación.

Por otra parte los caracteres esporales pueden servir también para establecer las relaciones filogenéticas entre los briófitos (JOVET-AST, 1954).

Otros caracteres relacionados con los esporales que también pueden tener importancia sistemática y filogenética son los que se refieren a la germinación de las esporas (NEHIRA, 1983), que en las hepáticas puede producirse por zonas indeterminadas de la pared por simple rotura de ésta, en esporas apolares; mientras que en las heteropolares puede ser proximal, si el tubo de germinación sale por la cara proximal y en la huella trirrasgada de la tétrada, por lo que se les llama comúnmente triletas, o bien distal cuando sale por alguna zona de este polo. Este punto, sin embargo no aparece claro en la bibliografía, pues especies como *Riccia frosti* Aust. y *Exormotheca pustulosa* Mitt., que algunos autores como BOROS & JARAI-KOMLODI (1975) y ERDTMAN (1965), consideran triletas y por tanto de germinación proximal, otros como BISCHLER (1976) y JOVET-AST (1975), las consideran de germinación distal. Así pues, creemos que las aperturas en hepáticas constituye un punto oscuro que requiere estudios de mayor profundidad.

Independientemente de las zonas de germinación, en algunos grupos se presentan «poros», situados generalmente en la zona de unión entre la cara proximal y distal, en los tres ángulos de la espora. Estas perforaciones, llamadas así por su morfología, no actúan como puntos de germinación (según JOVET-AST, 1986).

En cuanto a la ultraestructura, origen y ontogenia de la cubierta de las esporas en las hepáticas, se ha estudiado en un número relativamente bajo de taxones por lo que no se puede generalizar y, además, se han encontrado diferencias notables en distintos grupos. DENIZOT (1976) establece dos tipos en cuanto a la estructura y ontogenia en *Marchantiales* y *Shaerocarpales*: tipo Corsinia, en el que la esporodermis se contruye después de la separación de las cuatro células de la tétrada y la exina no es laminar. Tipo Marchantia: la formación de la esporodermis es anterior a la separación de las células y la exina es laminar. Para HECKMANN (1970), la exina de las *Jungermanniales* es también laminar en su zona interna, con laminillas dispuestas paralelamente a la superficie, si bien esas láminas pueden orientarse perpendicularmente o de forma diferente en la zona externa, formando papilas o espinas. En todos los casos estudiados, se diferencia exina e intina, al igual que en los granos de polen. La ontogenia completamente centripeta y el origen totalmente esporal de los componentes de la esporodermis, fundamenta la opinión de que la cubierta de las esporas no es homóloga a la de los granos de polen, por lo que no sería correcto, según CLARKE (1979), el uso de la misma terminología como se hace habitualmente. Son necesarios estudios ultraestructurales y

ontogenéticos a MET de un mayor número de taxones que aclaren todos estos aspectos con precisión, tanto más, cuando existen diferencias a niveles taxonómicos medios y bajos que permiten aportar datos para la separación de grupos taxonómicos a diferentes niveles (HECKMANN, 1970; JOVET-AST & ZIGLIARA, 1966).

En el presente trabajo hemos estudiado las esporas de 18 taxones de hepáticas, para cada uno de ellos se dan los caracteres esporales: tamaño, forma y ornamentación. Nuestro objetivo ha sido únicamente el describir y determinar los caracteres esporales externos, que se utilizan más frecuentemente en la determinación de las hepáticas. No se han realizado estudios de estructura de la pared.

MATERIAL Y METODOS

Las esporas se han obtenido de material generalmente fresco, o de herbario. La relación de las poblaciones estudiadas se indica aparte (Apéndice I). Para la observación al MO se hidrataron las esporas durante quince minutos y a continuación se tomaron las medidas sobre treinta esporas. En aquellos taxones en que se han medido varias poblaciones los valores de las medidas son las medias de las mismas. Se ha medido el grosor de la esporodermis en los casos en que ha sido posible (hay que señalar que en las hepáticas resulta a veces difícil delimitar su grosor), para ello se trataron las esporas previamente con hipoclorito cálcico concentrado durante cinco minutos.

Para el estudio al MEB cuando las esporas presentaban una pared gruesa, se montaron directamente sobre el pedestal y se metalizó la muestra. En el caso de esporas de pared fina, las muestras se sometieron a la técnica del punto crítico antes de metalizarlas. La observación de las muestras se ha realizado en un MEB JEOL 25 S con una aceleración de los electrones de 5 KV. Para la ordenación de los taxones se ha seguido el criterio de DUELL (1983), en las descripciones se ha seguido la terminología de ERDTMAN (1969), castellanizada por SAENZ (1976). En cada taxón se indica la bibliografía consultada.

Queremos señalar que el material de herbario para este tipo de trabajos no es siempre utilizable, salvo en algunos géneros como *Riccia*, ya que por los caracteres del esporófito de las hepáticas, cuando las esporas maduran y la cápsula se abre, éstas se dispersan por toda la muestra.

RESULTADOS

TARGIONIACEAE Dum.

Targionia hypophylla L. (Lámina 3: figuras 3a, 3b, 3c).

(ERDTMAN, 1965; ZIGLIARA, 1971-1972)

Diámetro: 80,8 μ m (72-90).

Esporas heteropolares. Subesferoidales, circulares en vista polar y plano-convexas en vista ecuatorial. Esporodermis de 2,5 μ m. Con cara proximal rugosa, la cara distal está ornamentada por un retículo de amplios muros de 9-13 μ m de altura, delimitando lúmenes irregulares de 10-15 μ m de diámetro y de superficie finamente reticulada.

AYTONIACEAE Cavers.

Plagiochasma rupestre (Forst.) Steph. (Lámina 3: figuras 1a, 1b, 1c).

(BISCHLER, 1977, 1978; ERDTMAN, 1965).

Diámetro: 83 μ m (69-100).

Esporas heteropolares. Triangulares en vista polar y plano-convexas en vista ecuatorial; con la cara proximal presentando tres crestas en la zona de unión de las esporas en la tétrada, y la cara distal excavada por alveolos irregulares de superficie granulosa al igual que el ala de aproximadamente 17 μ m que separa ambas caras.

Reboulia hemisphaerica (L.) Raddi (Lámina 2: figuras 4a, 4b, 4c).

(BOROS & JARAI-KOMLODI, 1975; ERDTMAN, 1965).

Diámetro: 62,8 μ m (47-80).

Esporas hereropolares. El tamaño de estas esporas varía ampliamente en las distintas poblaciones estudiadas. Forma triangular en vista polar y plano-convexas en vista ecuatorial. La cara proximal presenta tres zonas bien visibles que son las de unión con las otras esporas de la tétrada. La superficie de la espora está excavada por alveolos de sección óptica aproximadamente circular y diámetro variable (15-26 μ m), cuya superficie finamente rugosa presenta pequeños gránulos.

Mannia androgyna (L.) Evans (Lámina 2: figuras 5a, 5b, 5c).

(ERDTMAN, 1965).

Diámetro: 77,8 μ m (73-84).

Esporas heteropolares. Forma subtriangular en vista polar, de cara distal convexa y proximal casi plana, aunque ésta puede ser ligeramente convexa o hundida por lo que en vista ecuatorial es generalmente convexa. En cuanto

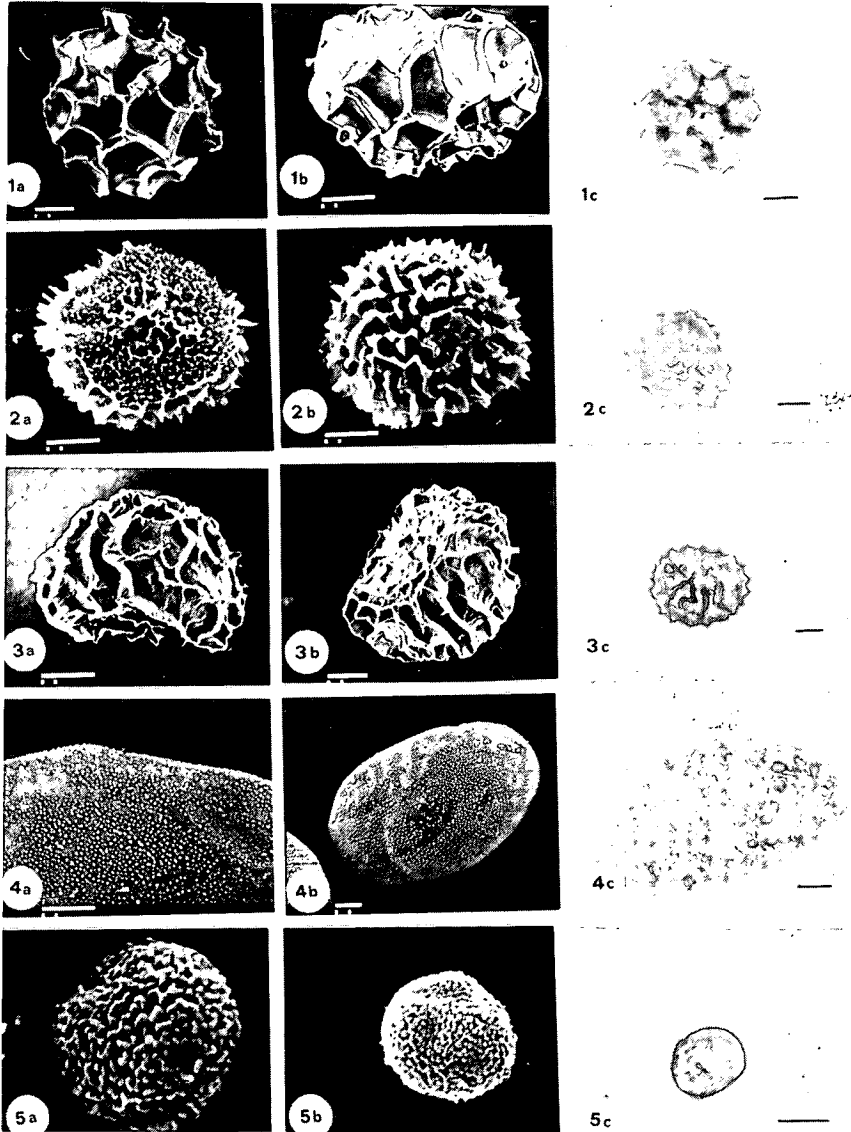


Lámina 1. Figura 1a, 1b, 1c: *Fossombronina angulosa*. Figura 2a, 2b, 2c: *D. caespitiformis*. Figura 3a, 3b, 3c: *F. pusilla*. Figura 4a, 4b, 4c: *Pellia endiviifolia*. Figura 5a, 5b, 5c: *Lophozia turbinata*. La escala equivale a $10\mu\text{m}$ en todas las figuras.

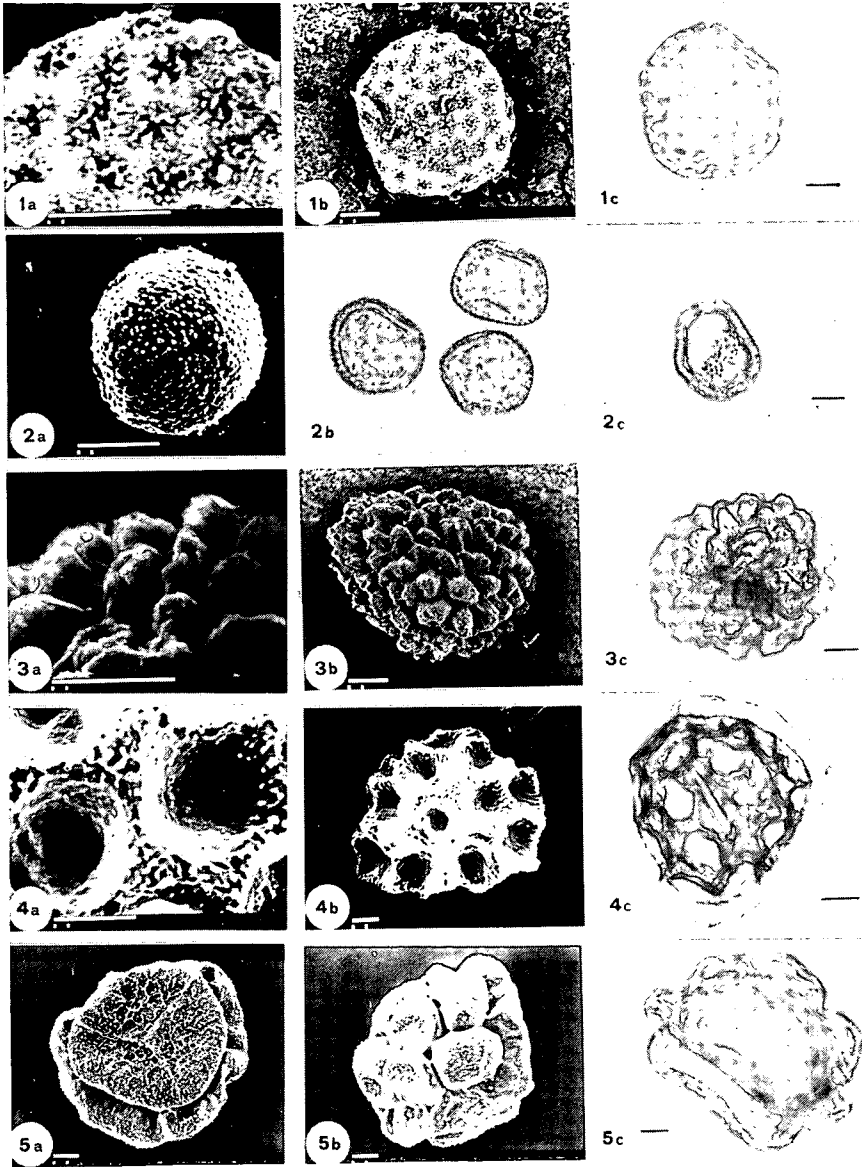


Lámina 2. Figura 1a, 1b, 1c: *Frullania dilatata*. Figura 2a, 2b, 2c: *Radula complanata*. Figura 3a, 3b, 3c: *Aithalamia hyalina*. Figura 4a, 4b, 4c: *Reboulia hemisphaerica*. Figura 5a, 5b, 5c: *Mannia androgyna*. La escala equivale a 10 μ m en todas las figuras.

a la ornamentación, es distinta en ambas caras, mientras que en la proximal es lisa, la distal presenta de 7-11 grandes vesículas huecas, de pared muy fina ($0,5 \mu\text{m}$) y forma hemiesférica, ligeramente alargadas, de $15-30 \mu\text{m}$ de diámetro; una y otra zona están separadas por un reborde también vesiculoso en el que aparecen tres poros redondeados. La superficie es granulosa en toda la espora y con numerosas microperforaciones principalmente en la zona proximal y en la parte superior de las vesículas.

CLEVEACEAE Cavers.

Athalamia hialina (Somerf.) Hatt. (Lámina 2: figuras 3a, 3b, 3c).

(ERDTMAN, 1965; STEINKAMP & DOYLE, 1981).

Diámetro: $54 \mu\text{m}$ (45-64).

Esporas heteropolares. Triangular-circulares en vista polar y plano-convexas en vista ecuatorial, con cara distal ligeramente convexa, mientras que en la cara proximal se distinguen tres facetas aplanadas. La superficie está totalmente cubierta de grandes vesículas de hasta $6 \mu\text{m}$ de diámetro, de interior hueco según STEINKAMP & DOYLE (1981), que en la parte superior pueden estar perforadas. La superficie de las vesículas es ligeramente rugosa y está tapizada por pequeños gránulos.

EXORMOTHECACEAE K. Muell.

Exormotheca pustulosa Mitt. (Lámina 3: figuras 2a, 2b, 2c).

(BISCHLER, 1976; ERDTMAN, 1965).

Diámetro: $56,3 \mu\text{m}$ (46-68).

Esporas heteropolares. Forma subtriangular en vista polar, ligeramente aplanada en la zona proximal, en la que presenta tres aproximadamente circulares que no son zonas de germinación de la espora (NEHIRA, 1983). La cara distal está cubierta de grandes vesículas separadas por estrechos canales, la pared de las vesículas es muy fina (aprox. $0,5 \mu\text{m}$) y se rompe con frecuencia, quedando en muchas ocasiones sólo restos de la pared, cuyo aspecto al microscopio óptico es irregularmente poligonal. La cara proximal es lisa.

RICCIACEAE Reichenb.

(BOROS & JARAI-KOMLODI, 1975; ERDTMAN, 1965; JOVET-AST, 1986;

NEHIRA, 1983).

Las esporas de las especies del género *Riccia* que hemos estudiado son heteropolares, de morfología subtriangular a subcircular en vista polar, plano-convexas ligeramente piramidales en vista ecuatorial. Las caras proxi-

mal y distal se distinguen perfectamente, aunque con frecuencia tienen la misma ornamentación, la primera está formada por tres facetas separadas por sendas crestas, que forman las caras de la pirámide, mientras la distal es convexa. Ambas están separadas por un ala de amplitud variable según las especies, en los puntos donde las crestas de la cara proximal tocan a dicha ala se encuentran sendos «poros» que al igual que en otras especies de hepáticas no corresponden a puntos de germinación de la espora (JOVET-AST, 1986). Las diferencias entre las distintas especies, se refieren fundamentalmente al tamaño de la espora, tamaño del ala y ornamentación.

***Riccia crystalina* L.** (Lámina 3: figuras 4a, 4b, 4c).

Diámetro: 70 μm (60-80).

Ala de hasta 8 μm en la que se distinguen tres poros en los puntos de donde parten cada una de las crestas que separan las tres partes de la cara proximal; la ornamentación, igual en toda la superficie, está formada por crestas de borde irregularmente recortado que delimitan alveolos de morfología irregular de 8-12 μm de diámetro y superficie rugosa.

***Riccia beyrichiana* Hampe ex Lehm.** (Lámina 3: figuras 5a, 5b, 5c)

Diámetro: 110,8 μm (100-125).

Ala de 8 μm y borde finamente recortado. La ornamentación está formada por crestas recortadas que delimitan alveolos de amplitud entre 12-20 μm de diámetro; en el centro de la cara distal las crestas se hacen mayores y los alveolos más profundos que en el resto de la superficie esporal.

***Riccia macrocarpa* Levier.** (Lámina 4: figuras 1a, 1b, 1c)

Diámetro: 103 μm (87-113).

Ala de hasta 5 μm . Ornamentación igual en ambas caras con alveolos irregulares, de 6-12 μm de diámetro mayor, esta característica se puede observar al MO, y no es apreciable al MEB. Crestas de superficie rugosa.

***Riccia nigrella* D.C.** (Lámina 4: figuras 2a, 2b, 2c).

Diámetro: 63,5 μm (57-70).

Esporodermis de 3 μm . Ala de separación entre la cara proximal y distal de 3 μm . Crestas de la cara proximal poco marcadas. Alveolos de reducido tamaño entre 3-4 μm de diámetro, circulares o elípticos, separados por amplios muros de superficie rugosa y granulosa.

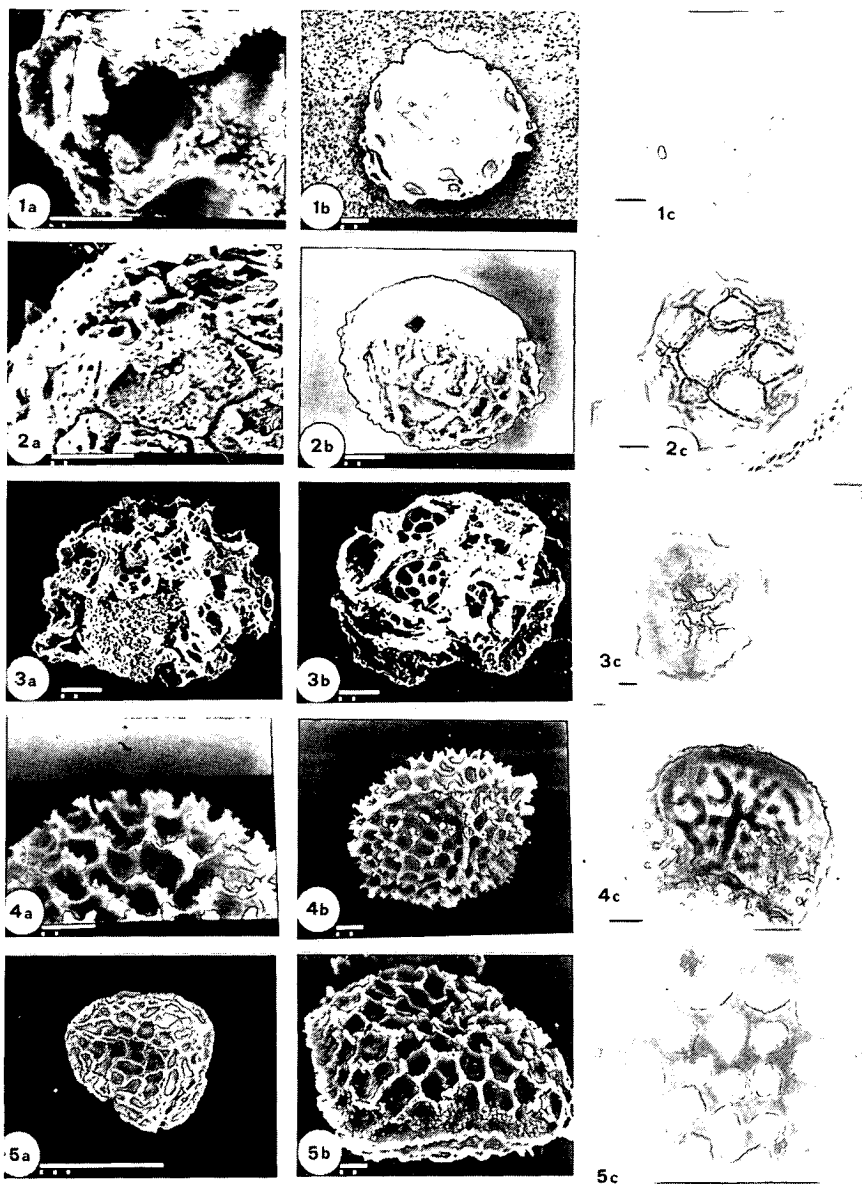


Lámina 3. Figura 1a, 1b, 1c: *Plagiochasma rupestre*. Figura 2a, 2b, 2c: *Exormotheca pustulosa*. Figura 3a, 3b, 3c: *Targionia hypophylla*. Figura 4a, 4b, 4c: *Riccia crystallina*. Figura 5a, 5b, 5c: *R. beyrichiana*. La escala equivale a $10\mu\text{m}$ en todas las figuras, salvo en la fig. 5a en que equivale a $100\mu\text{m}$.

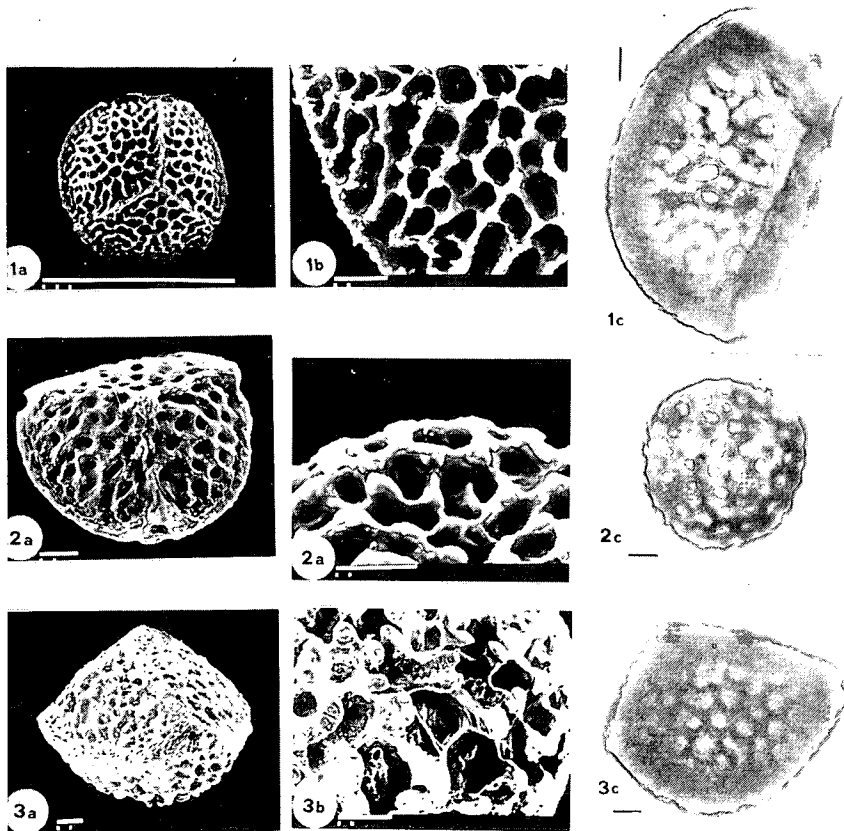


Lámina 4. Figura 1a, 1b, 1c: *Riccia macrocarpa*. Figura 2a, 2b, 2c: *R. nigrella*. Figura 3a, 3b, 3c: *R. sorocarpa*. La escala equivale a 10 μ m en todas las figuras, salvo en la fig. 1a en que equivale a 100 μ m.

Riccia sorocarpa Bisch. (Lámina 4: figuras 3a, 3b, 3c).

Diámetro: 88,5 μm (70-95).

Ornamentación muy parecida a la de *R. nigrella*, con estrechos alveolos separados por amplios muros que en el centro de la cara distal se fragmentan dejando alveolos más amplios; al envejecer la espora, los muros pierden su estructura.

PELLIACEAE Klinggr.

Pellia endiviifolia (Dicks.) Dum. (Lámina 1: figuras 4a, 4b, 4c).

Diámetro: 86,3 μm (75-107).

Esporas apolares. Pluricelulares (NEHIRA, 1983) en el que los tabiques de separación entre las células se pueden apreciar al MO (Lám. 1: fig. 4c). De morfología variable, elipsoidal, subrectangular o piriforme. Esporodermis delgada que no alcanza las 2 μm de grosor, cuya superficie está cubierta de gránulos que pueden faltar en algunas zonas.

CODONIACEAE Klinggr.

(BOROS & JARAI-KOMLODI, 1975; ERDTMAN, 1965; LEFORESTIER, 1976).

Las esporas de las especies del género *Fossombronia* que hemos estudiado, son heteropolares en los tres casos, mientras que varían en cuanto a caracteres de morfología y ornamentación.

Fossombronia angulosa (Dicks.) Raddi. (Lámina 1: figuras 1a, 1b, 1c)

Diámetro: 39 μm (34-44).

Esporas plano-convexas en vista polar. La superficie de la pared está formada por un retículo de muros de hasta 9 μm de altura, con borde liso, que delimitan campos irregularmente poligonales, de 10-15 μm de anchura, cuya superficie es finamente granulosa que en la zona proximal no están bien delimitados.

Fossombronia caespitiformis De Not. ex Rabenh. (Lámina 1: figuras 2a, 2b, 2c).

Diámetro: 37 μm (32,5-40).

Esporas subsféricas, en las que la cara proximal aparece más convexa que la distal, en parte debido a que los muros que forman la ornamentación de la pared están menos marcados en esta zona donde se disponen casi como pequeños agujijones, mientras que en la cara distal forman muros alargados de hasta 4 μm de altura, con borde recortado irregularmente, y dispuestos formando líneas variables, rectas o curvas que se entrecruzan sin llegar a

delimitar campos, y con una separación media de unas 4 μ m. En la cara proximal se distinguen 3 zonas de crestas mayores que convergen en el centro. Si bien nuestros resultados coinciden con los de otros autores, el diámetro es menor que el dado por LEFORESTIER (1976).

Fossombronia pusilla (L.) Nees. (Lámina 1: figuras 3a, 3b, 3c).

Diámetro: 37,4 μ m (26-46).

Espora plano-convexa, subcircular en vista polar, cuya superficie está ornamentada con muros que son mayores en la cara distal donde miden 5-6 μ m de altura, mientras que en la proximal apenas sobresalen, su disposición, en la cara distal, es en líneas irregulares, que delimitan campos alargados, separadas por distancias de 5-6 μ m con borde superior liso suavemente recortado y superficie finamente rugosa. En la cara proximal pueden apreciarse, en ocasiones, tres líneas de muros continuos. El diámetro es sensiblemente menor que el dado por BOROS & JARAI-KOMLODI (1975), y así mismo varía ampliamente entre las distintas poblaciones estudiadas.

JUNGERMANNIACEAE Reichenb.

Lophozia turbinata (Raddi) Steph. (Lámina 1: figuras 5a, 5b, 5c).

Diámetro: 16 μ m (14-18).

Esporas apolares, esferoidales, de pequeño tamaño, que presenta un margen de variación muy reducido, siendo el tamaño medio, y los máximos y mínimos de las esporas iguales en las dos poblaciones estudiadas. Esporodermis muy delgada de menos de 1 μ m. La ornamentación es densamente granulosa.

RADULACEAE (Dum.) K. Mueller.

Radula complanata (L.) Dum. (Lámina 2: figuras 2a, 2b, 2c).

Diámetro: 31,4 μ m (23-50).

Esporas apolares. La forma es subsférica y la ornamentación granulosa. El tamaño es aproximadamente igual al dado por BOROS & JARAI-KOMLODI (1975), sin embargo esos valores pueden variar bastante, ya que en una de las poblaciones estudiadas es sensiblemente mayor que en las otras y que el aportado por dichos autores.

JUBULACEAE Klinggr.

Frullania dilatata (L.) Dum. (Lámina 2: figuras 1a, 1b, 1c).

(ERDTMAN, 1965).

Diámetro: 46 μ m (33-60).

Esporas apolares de morfología irregularmente poliédrica. Pared muy gruesa entre 7-10 μ m, de superficie tapizada por pequeños gránulos y socavada por depresiones poco profundas de forma circular, cuyo borde está rodeado por salientes irregulares.

DISCUSION

El aspecto de la espora depende de dos atributos básicos que son la forma y la ornamentación. La forma depende de la relación espacial de las esporas en la tétrada, así pueden tener una marca trirrasgada que corresponde a las zonas de contacto con las otras tres esporas de la tétrada, que en ocasiones puede faltar completamente, según esto las esporas serán heteropolares con una cara proximal y otra distal perfectamente diferenciadas o apolares. Según el tipo de ornamentación el aspecto de la espora varía, ya que cuando se observa al microscopio óptico, éste es diferente según se trate de vesículas, alveolos o crestas. El aspecto general definido por estos dos factores suele ser común a las especies de un género; si bien puede no ser exclusivo de un sólo género.

El tamaño en nuestras observaciones es un dato complementario, pero en ningún caso sirve para la diferenciación taxonómica, ya que hemos podido comprobar en algunas especies en las que se han estudiado diferentes poblaciones, que si bien las medias obtenidas en cada una de ellas, son muy próximas, el rango es muy amplio.

La ornamentación en los taxones estudiados puede ser de varios tipos entre los cuales la más frecuente es la formada por vesículas huecas, que en ocasiones pueden destruirse quedando simplemente restos de la pared, esto ocurre en *Athalamia*, *Exormothea* y *Mannia*, aunque el aspecto de las vesículas es diferente para cada caso. Otro tipo frecuente es el formado por alveolos separados por muros de diferente grosor, que en algunos casos como en el género *Riccia*, los caracteres de la ornamentación sirven para separar las especies. Un tercer tipo es el formado por un retículo de muros que delimitan campos irregulares de amplitudes diferentes para cada especie, un ejemplo de este tipo es *Fossombronia pusilla*, aquí es también importante el

margen de los muros que puede ser recortado o entero. Por último la ornamentación menos frecuente en los taxones estudiados es la granulosa que aparece en esporas apolares, este tipo aparece en *Pellia*, *Radula* y *Lophozia*. Un caso particular es el de *Frullania dilatata*, cuya pared aparece socavada por hundimientos regulares, cuyo borde se encuentra tapizado por salientes de la misma pared.

Pensamos que en las hepáticas, se puede establecer una relación entre su ecología, estrategia de vida y caracteres de esporas. Las *Jungermanniales* que son en su mayoría mesofíticas y de gametófitos vivaces, forman habitualmente esporas de tamaño medio o pequeño ($15-50\mu\text{m}$), con pared delgada o ligeramente engrosada y ornamentación sencilla. Las *Marchantiales*, se consideran hepáticas xerofíticas (SCHUSTER, 1984), producen esporas de mayor tamaño ($50-120\mu\text{m}$) con pared muy gruesa y bien ornamentadas: alveolos, crestas, vesículas, etc. (*Athalamia*, *Targionia*, *Exormotheca*, *Riccia*, etc.), pudiéndose apreciar que en muchas ocasiones estas vesículas en la madurez están huecas. Sin embargo dentro de las *Marchantiales* en los géneros *Conocephalum*, *Marchantia* y *Lunularia*, no estudiadas en este trabajo, que viven en ambientes con humedad constante las esporas son de tamaño medio y la pared es delgada (BISCHLER, 1982), además suelen presentar una viabilidad corta, de menos de 30 días (INOUE, 1960). *Riccia* presenta un caso extremo, ya que los esporofitos maduran en el interior del talo y las esporas son grandes, con paredes muy gruesas, oscuras y de ornamentación bien marcada; según BISCHLER & JOVET-AST (1981), JOVET-AST & BISCHLER (1974) y JOVET-AST (1986), viven en el suelo de las regiones con climas cálidos, de tipo mediterráneo, y están perfectamente adaptadas a soportar una estación seca prolongada, en algunos casos por la capacidad de sus ápices o bulbillos de resistir en anhidrobiosis; sin embargo en otras sus gametófitos mueren y sólo perduran las esporas, que además presentan capacidad de germinación prolongada. Dentro de las *Metzgeriales*, *Fossombronia* que presenta gametófitos efímeros, produce esporas de tamaño medio alrededor de $40\mu\text{m}$, que perdurarán durante la estación desfavorable; *Pellia* que es un higrófito o hidrófito forma esporas pluricelulares (de ahí su gran tamaño) de pared delgada, según NEHIRA (1983), el protoplasto de la espora comienza a dividirse dentro de la cápsula, por lo que realmente se dispersan protonemas multicelulares endospóricos.

Se puede observar en las hepáticas una estrecha relación entre tamaño, ornamentación, grosor de la pared y el hábitat; ya que géneros de órdenes, incluso subclases distintas presentan una morfología esporal parecida como resultado de su adaptación a las condiciones del medio. Plantas de ambientes

con condiciones estables, mesofíticas, o higrofiticas, gametofitos vivaces presentan esporas de tamaño pequeño o medio, pared delgada y viabilidad corta; plantas de ambientes con condiciones oscilantes, gametofitos efimeros o vivaces presentan esporas de tamaño medio o grande, pared gruesa y viabilidad prolongada.

Esta correlación tipo de espora-ambiente es tan estrecha en las hepáticas, porque al igual que el resto de los briófitos producen esporofitos que liberan esporas en una sola ocasión y de maduración simultánea, por lo que en definitiva no es más que una forma de asegurar su supervivencia.

CONCLUSIONES

El aspecto de la espora es característico de cada género. El tamaño, no constituye un carácter de valor taxonómico debido a la amplia variación que presenta, incluso dentro de diferentes poblaciones de un mismo taxón. La ornamentación es el carácter esporal que presenta mayor valor específico, aunque no en todos los casos. De forma general, creemos que el tamaño, grosor de la pared y desarrollo de la ornamentación están en relación con la ecología de cada especie.

APENDICE

Athalamia hyalina.

Teruel, Camarena de la Sierra, Mayo 1985, J. J. Herrero-Borgoñón.

Exormotheca pustulosa.

Valencia, S. Calderona, Barranco del Berro, Marzo 1984, A. Casañ, (VAB-Brief 336) Monte Picayo, Febrero 1984, G. Mateo, (VAB-Brief 334).

Fossombronia angulosa.

Castellón, S. de Espadan, Ahín, Junio 1984, A. Casañ, (VAB-Brief 1154).

F. caespitiformis.

Valencia, Buñol, Fuente del Turche, Febrero 1985, F. Puche & J. J. Herrero-Borgoñón. (VAB-Brief 826).

F. pusilla.

Valencia, S. Calderona, Barranco de la Font del Berro, Marzo 1983, A. Casañ, (VAB-Brief 857). Castellón, S. Espadan, Ahín, Abril 1984, A. Casañ, (VAB-Brief 1155). Eslida, Junio 1984, A. Casañ, (VAB-Brief 1156).

Frullania dilatata.

Castellón, S. de Espadan. Eslida, Junio 1984, A. Casañ, (VAB-Brief 1157). Peñagolosa, Barranco del Espino, Septiembre 1982, F. Puche (VAB-Brief 132).

Lophozia turbinata.

Valencia, Buñol, Fuente del Turche, Febrero 1985, *F. Puche & J. J. Herrero-Borgoñón*, (VAB-Brief 821). **Castellón**, Benafígos, Fuente de la Ortisella, Abril 1982, *F. Puche*, (VAB-Brief 1165).

Mannia androgyna.

Valencia, S. Calderona, El Garbí, Febrero 1984, *C. Barreda*, (VAB Brief 161).

Pellia endiviifolia.

Valencia, Benageber, Barchel, Marzo 1980, *F. Puche*, (VAB-Brief 822). **Buñol**, Fuente del Turche, Febrero 1985, *F. Puche & J. J. Herrero-Borgoñón*, (VAB-Brief 661).

Plagiochasma rupestre.

Valencia, S. Calderona, Barranco del Berro, Marzo 1984, *A. Casañ*, (VAB-Brief 859).

Radula complanata.

Valencia, Tuejar, El Picarcho, Septiembre 1978, *G. Mateo*, (VAB-Brief 1159). **Castellón**, S. de Espadan, Matet, Junio 1984, *A. Casañ*, (VAB-Brief 1160). **Peñagolosa**, Barranco del Avellanar, Agosto 1981, *F. Puche*, (VAB-Brief 773).

Reboulia hemisphaerica.

Valencia, Benicadell, Baniatjar, Mayo 1985, *G. Mateo*, (VAB-Brief 823). **Teruel**, Camarena de la Sierra, Mayo 1985, *J. J. Herrero-Borgoñón*, (VAB-Brief 824). **Alicante**, Fleix, Abril 1985, *F. Puche*, (VAB-Brief 825).

Riccia beyrichiana.

Cuenca, Talayuelas, Junio 1985, *V. Atienza & G. Mateo*, (VAB-Brief 827).

R. crystallina.

Valencia, Sinarcas, Junio 1977, *F. Puche*, (VAB-Brief 828). **Carcagente**, Barranco de la Falsía, Febrero 1985, *S. Piera*, (VAB-Brief 829). **Cuenca**, Talayuelas, Junio 1985, *G. Mateo*, (VAB-Brief 830).

R. macrocarpa.

Valencia, Carcagente, Barranco de la Falsía, Febrero 1985, *S. Piera*, (VAB-Brief 831).

R. nigrella.

Valencia, S. Calderona, Barranco del Berro, Marzo 1984, *A. Casañ*, (VAB-Brief 1161).

R. sorocarpa.

Valencia, Liria, Abril 1984, *G. Mateo*, (VAB-Brief 1164). **S. Calderona**, Barranco del Berro, Marzo 1984, *A. Casañ*, (VAB-Brief 1163).

Targionia hypophylla.

Castellón, S. de Espadan, Almedijar, Mayo 1984, *A. Casañ*, (VAB-Brief 1162).

BIBLIOGRAFIA

- BISCHLER, H. (1976) *Exormotheca pustulosa* Mitt. Distribution, ecologie, caryotype, spores, parois sporales, germination. *Rev. Bryol. Lichenol.* **42**: 769-783.
- (1977) *Plagiochasma* Lehm. & Lindenb. I. Le genre et ses subdivisions. *Rev. Bryol. Lichenol.* **43**: 67-109.

- (1978) *Plagiochasma* Lehm. & Lindenb. II. Les taxa européens et africains. *Rev. Bryol. Lichenol.* **44**: 223-300.
- (1982) *Marchantia* L., morphologie sporale, germination et rang taxonomique des sections *Marchantia* et *Chlamidium* (Corda) Nees. *Cryptogamie, Bryol. Lichenol.* **3**, **4**: 351-364.
- BOROS, A. & M. JARAI-KOMLODI (1975) *An Atlas of Recent European Moss Spores*. Akademiai Kiado. Budapest.
- CLARKE, G.C.S. (1979) Spore Morphology and Bryophyte Systematics in G. S. C. CLARKE & J. G. DUCKETT (eds.) *Bryophyte Systematics*. Systematics Association Special Volume N° 14, pp. 231-250, Academic Press, London.
- DENIZOT, J. (1976) Remarques sur l'édification des différentes couches de la paroi sporale à exine lamellaire de quelques Marchantiales et Sphaerocarpaceles in I. K. FERGUSON & J. MULLER (eds.). *The evolutionary significance of the exine*. Linnean Society of London. Academic Press.
- DUELL, R. (1983) Distribution of the european and macaronesian liverworts (Hepaticophytina). *Bryologische Beitrage, Band 2*: 1-115.
- ERDTMAN, G. (1965) *Pollen and Spore Morphology. Plant taxonomy. Gymnospermae, Bryophyta*. Almqvist & Willsell. Stockholm.
- (1969) *Handbook of Palynology*. Munksgaard. Copenhagen.
- HECKMAN, C.A. (1970) Spore wall structure in the Jungermanniales. *Grana* **10**: 109-119.
- INOUE, H. (1960) Studies in spore germination and the earlier stages of gametophyte development in the Marchantiales. *J. Hattori Bot. Lab.* **23**: 148-191.
- JOVET-AST, S. (1954) L' Intérêt de l' étude des spores pour les théories de l' évolution chez les bryophytes. VII. Congrès International de Botanique Paris 1954. *Rapports et Communications Parvenus avant le Congrès aux Sections 2, 4, 5 et 6* pp. 248-250. Paris.
- (1971-1972) Distinción de *Riccia gougetiana* Mont. et *Riccia ciuilifera* Link. après les spores. *Rev. Bryol. Lichenol.* **38**: 161-175.
- (1975) Germination et phase protonemique chez quelques espèces de genre *Riccia*. *Rev. Bryol. Lichenol.* **41**: 263-276.
- (1975) Précisions sur les caractères de deux *Riccia* sous genre *Thallocarpus*. *Rev. Bryol. Lichenol.* **41**: 449-456.
- (1986) Les *Riccia* de la région méditerranéenne. *Cryptogamie* **7**, Supplément au fascicule **3**: 287-431.
- & H. BISCHLER (1974) Biologie des hepaticques des deserts méditerranéens. *Symposium Israel-France*. Publication speciale 39. Departement des Publications Scientifiques. Organisation de la Recherche Agronomique. Centre Volcani, Bet-Dagan. Israel. pp. 167-179.
- & M. ZIGLIARA (1966) La paroi des spores de *Targionia lorbeeriana* et *T. hypophylla*: sa valeur taxinomique. *Rev. Bryol. Lichenol.* **34**: 816-820.
- LEFORESTIER, C. (1976) Morphologie et structure de la spore de *Fossombronina caespitiformis* De Not. *Rev. Bryol. Lichenol.* **42**: 833-838.
- NEHIRA, K. (1983) Spore germination, protonema development and sporeling development in R. M. SCHUSTER (ed.) *New Manual of Bryology* Vol. I: 343-385. Hatt. Bot. Lab. Nichinan. Miyasaki. Japan.
- SÁENZ, C. (1978) *Polen y esporas*. Blume. Madrid.
- SCHUSTER, R. M. (1984) Evolution, phylogeny and classification of the Hepaticae in R. M. SCHUSTER (ed.) *New Manual of Bryology*. Vol II: 892-1070. Hatt. Bot. Lab. Nichinan. Miyazaki. Japan.

VANA, J. (1982) The use of sporofitic characters in the taxonomy of Hepatics. *Beih. Nova Hedwigia* 71: 69-73.

ZIGLIARA, M. (1971-1972) Le genre *Targionia* L. II L' étude de la spore. *Rev. Bryol. Lichenol.* 38: 241-264.