

APORTACIONES AL CONOCIMIENTO DE LAS ASOCIACIONES DE BRIÓFICOS CON MICROALGAS

DAVID SANTIAGO FERNÁNDEZ¹, NEREIDA M. RANCEL-RODRÍGUEZ²,
CRISTINA GONZÁLEZ-MONTELONGO² & ANA LOSADA-LIMA²

¹. Sección de Biología. Facultad de Ciencias. Universidad de La Laguna. Av. Astrofísico Francisco Sánchez s/n. Apdo. Postal 456. 38200, San Cristóbal de La Laguna. Santa Cruz de Tenerife – España. santiagofernandezdavid@gmail.com

². Departamento de Botánica, Ecología y Fisiología Vegetal. Universidad de La Laguna. Av. Astrofísico Francisco Sánchez s/n. Apdo. Postal 456. 38200, San Cristóbal de La Laguna. Santa Cruz de Tenerife – España. nrrodril@ull.es; cgonzalm@ull.edu.es; alosada@ull.edu.es

Santiago Fernández, D., N.M. Rancel-Rodríguez, C. González Montelongo & A. Losada-Lima (2025). Contributions to the understanding of the bryophyte-microalgae associations. *Vieraea* 48: <https://doi.org/10.31939/vieraea.2025.48.13>

ABSTRACT: Bryophytes establish a wide variety of associations with other organisms, including microalgae. Although this type of relationship is widely distributed and has been the subject of numerous studies, it is not yet well understood in the Canary Islands. This study focuses on the diversity of microalgae associated with the foliose liverwort *Porella canariensis*, growing epiphytically on *Laurus novocanariensis* in laurel forests. The composition of microalgae has been analyzed by applying

specific enrichment techniques on fragments of the liverwort collected at different heights on the trunk, as well as from different parts of the gametophyte. As a result, a catalog of 14 genera belonging to the phyla *Bacillariophyta*, *Chlorophyta*, and *Cyanobacteria* is presented. The analysis of the results revealed that there are no significant differences in the diversity of microalgae depending on the height at which the liverwort grows on the trunk or its position in the gametophyte.

KEYWORDS: bryophytes / laurel forest / microalgae / *Porella*.

RESUMEN: Los briófitos establecen una amplia variedad de asociaciones con otros organismos, entre ellos, las microalgas. Aunque este tipo de relación está ampliamente distribuida y ha sido objeto de numerosos estudios, en Canarias aún no se conoce en profundidad. Este trabajo se centra en el estudio de la diversidad de microalgas asociadas a la hepática foliosa *Porella canariensis* epífita en *Laurus novocanariensis* en bosques de laurisilva. Se ha analizado la composición de microalgas aplicando técnicas específicas de

enriquecimiento a fragmentos de la hepática procedentes de material recolectado a diferentes alturas en el tronco, así como de diferentes partes del gametofito. Como resultado, se presenta un catálogo de 14 géneros pertenecientes a las divisiones *Bacillariophyta*, *Chlorophyta* y *Cyanobacteria*. El análisis de los resultados reveló que no existen diferencias significativas en cuanto a la diversidad de microalgas dependiendo de la altura a la que crece la hepática en el tronco, ni de la posición en el gametofito.

PALABRAS CLAVE: briófitos / laurisilva / microalgas / *Porella*.

INTRODUCCIÓN

Los briófitos constituyen un grupo de vegetales mayoritariamente terrestres, cuyo ciclo biológico está dominado por la fase gametofítica. Comprenden tres linajes: musgos (*Bryophyta*), hepáticas (*Marchantiophyta*) y antocerotes (*Anthocerotophyta*) (Vanderpoorten & Goffinet, 2009). Sus gametofitos suelen tener pequeño tamaño y fisiológicamente se caracterizan por su condición poiquilohídrica, tolerancia a la desecación, resistencia a bajas temperaturas y dispersión principalmente mediante esporas (Patiño & Vanderpoorten, 2018). Estas características les permiten colonizar una gran variedad de ambientes y además son excelentes indicadores biológicos del cambio climático, la contaminación ambiental y el estado de salud de los ecosistemas (Zhang *et al.*, 2014). Los gametofitos briofíticos albergan una gran diversidad de microflora y microfauna como algas, hongos y pequeños invertebrados (Lindo & González, 2010). Este complejo entramado de relaciones simbióticas de los briófitos con multitud de organismos ha dado lugar a acuñar el término “briosfera” para denominar este sistema global que controla muchos procesos ecosistémicos (Lindo & González, 2010; Patiño *et al.*, 2022).

En las últimas décadas se han sucedido diversos estudios centrados en la asociación de microalgas con briófitos que han puesto de manifiesto su importancia para los ecosistemas boreales (Adams & Duggan, 2008; DeLuca *et al.*, 2002; Lindo & González, 2010; Liu & Rousk, 2022; Muñoz-Rojas *et al.*, 2021; Renaudin *et al.*, 2021; Rousk *et al.*, 2013a, b). Las microalgas pueden ser tanto eucariotas como procariotas, e incluyen formas unicelulares o coloniales con morfologías muy variadas (Komárek & Johansen, 2014; Sharma & Rai, 2011; Wehr *et al.*, 2015). Las asociaciones con briófitos más frecuentes son las que establecen con cianobacterias (ej.: Adams *et al.*, 2006; Adams & Duggan 2008; Lindo & González 2010; Rikkinen & Virtanen 2008; Rousk *et al.*, 2013a, b). Estas constituyen un grupo diversificado dentro de las microalgas autótrofas facultativas que han sido colonizadoras primarias de los ecosistemas terrestres (Muñoz-Rojas *et al.*, 2021), y han establecido simbiosis y asociaciones con líquenes, briófitos y plantas superiores (Rousk *et al.*, 2013a, b). En este sentido, las relaciones simbióticas entre las plantas y estos microorganismos han sido claves en los procesos evolutivos, puesto que han hecho posible la colonización de ambientes hostiles (Rikkinen & Virtanen, 2008; Rousk *et al.*, 2013a, b). La fijación de nitrógeno que realizan las cianobacterias asociadas a los briófitos supone una de las principales entradas de nitrógeno a los ecosistemas boreales y turberas, pudiendo representar hasta el 50% de la captación total (DeLuca *et al.*, 2002; Liu & Rousk, 2022; Renaudin *et al.*, 2021). Los briófitos albergan y protegen una gran biodiversidad de cianobacterias en sus gametofitos, bien de forma epífita entre los filidios en el caso de las

hepáticas foliosas y musgos, o endosimbiótica en el interior del gametofito taloso de las hepáticas y antocerotes (Adams & Duggan, 2008; Liu & Rousk, 2022; Rikkinen & Virtanen, 2008 Sytiuk *et al.*, 2021; Zhang *et al.*, 2014). Las cianobacterias proveen al briófito del nitrógeno que fijan mediante unas células especializadas denominadas heterocistes (Adams & Duggan, 2008).

La abundancia de microalgas en el talo briofítico se ve afectada por la capacidad de dispersarse de estos organismos, así como por factores ambientales que muchas veces vienen determinados por las características del briófito, que proporciona microhábitats específicos para éstas (Liu & Rousk, 2022). En este sentido, algunos estudios apuntan a que ciertas especies de musgos controlan la colonización de cianobacterias en función de la demanda de nitrógeno necesaria para su crecimiento (DeLuca *et al.*, 2007). Sin embargo, lo que parece determinante para el desarrollo de las comunidades de microalgas es la disponibilidad de agua, ya que se ha demostrado que los musgos con mayor capacidad de retención de agua entre sus filidios, acumulan mayor biomasa de estos organismos (Sytiuk *et al.*, 2021). También se ha encontrado relación entre la frecuencia de hojas en los brotes muscinales y la cantidad de cianobacterias asociadas (Liu & Rousk, 2022).

Canarias alberga una flora briofítica muy diversa, en parte debido a su variedad microclimática derivada de la influencia del alisio, las variaciones altitudinales y la proximidad al continente africano. Diversos estudios apuntan a que factores como la edad del bosque y las precipitaciones, se correlacionan con la diversidad y abundancia de los briófitos en los bosques de laurisilva (ej. González-Mancebo *et al.*, 2004, 2008). Actualmente se dispone de poca información sobre las asociaciones briófito-microalga en las islas Canarias. Los trabajos realizados hasta el momento se han llevado a cabo en la laurisilva del Parque Rural de Anaga (Tenerife), y se reducen al de Monedero (2020), que hizo un trabajo preliminar sobre las microalgas asociadas a diferentes briófitos epífitos en distintas especies de árboles y el de Aguiar Gil *et al.* (2023), que se centró en un solo género de hepática foliosa (*Frullania*), procedente de diez localidades, en las que crecía epífita sobre tres especies de árboles (laurel y brezo o tejo). En estos trabajos preliminares, así como a partir de datos aún no publicados, realizados en diversas parcelas situadas en los bosques de laurisilva de Anaga, se observa que la diversidad de microalgas no presenta diferencias significativas dependientes de la localidad. Por ello, nos planteamos si una mayor diversidad podría estar relacionada con el incremento de muestreos en una sola parcela. Con este objetivo, en el presente trabajo analizamos si existen diferencias en las comunidades que crecen sobre gametofitos de la hepática foliosa *Porella canariensis* (F.Weber) Underw. que crecen a diferentes alturas sobre el tronco del laurel, así como la diversidad de microalgas existente en diferentes partes del gametofito de esa misma especie, para comprobar si hay

diferencias en las comunidades algales que pudiesen estar relacionadas con la existencia de microambientes en el propio briófito. La elección del laurel como forófito en este caso se debe a que diversos estudios muestran que es la especie de árbol en laurisilva en el que encontramos mayor diversidad de briófitos, lo que facilita la recolección de los individuos de la especie seleccionada para el estudio (Cedrés-Perdomo *et al.*, 2017; González-Mancebo *et al.*, 2003).

Los objetivos de este estudio son: contribuir al conocimiento de la diversidad de microalgas asociadas a briófitos que crecen epífitos en el monte verde de Canarias; comprobar si un incremento en el número de muestras de una misma localidad puede relacionarse con una mayor diversidad de microalgas asociadas a hepáticas foliosas, y si se aprecian diferencias según la altura a la que crecen los gametofitos en el tronco del forófito; y analizar si existen diferencias en la composición de microalgas según la parte del gametofito briofítico que se considere.

MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio se ha llevado a cabo en una zona de las cumbres del Parque Rural de Anaga (Tenerife), bajo la influencia de las nubes durante todo el año, y por tanto con unas condiciones de humedad muy favorables para el desarrollo de organismos poiquilohídricos como briófitos y líquenes (Arco Aguilar & Rodríguez Delgado, 2018). La vegetación corresponde a un bosque de laurisilva de crestería, incluido en la asociación fitosociológica *Illici canariensis* - *Ericetum platycodonis* Rivas-Martínez *et al.* 1993. En concreto, la zona de estudio se encuentra en la localidad de Aguas Negras (28R 380156/3157635), a 866 m s.n.m., y se trata de una parcela en ladera de escasa inclinación en orientación 213° SW. La flora vascular observada incluye: *Laurus novocanariensis* Rivas-Mart., Lousa, Fern. Prieto, E. Días, J.C. Costa & C. Aguiar (laurel), *Erica platycodon* (Webb & Berthel.) Rivas-Mart. & al. [tejo], *Prunus lusitanica* L. subsp. *hixa* (Willd.) Franco (hija), *Viburnum rugosum* Pers. (follao), *Hypericum grandifolium* Choisy (malfurada) y *Ranunculus cortusifolius* Willd. (morgallana). La elección de esta parcela (**Fig. 1**) se debe a que ésta formaba parte del conjunto de diez consideradas en estudios previos de asociación briófitos-microalgas y en ella se obtuvo la mayor diversidad.

Para el estudio de las comunidades algales asociadas a diferentes partes del gametofito y para el análisis de la composición de las comunidades microalgales asociadas a briófitos que crecen a diferentes alturas sobre *Laurus novocanariensis*, se seleccionó la hepática foliosa *Porella canariensis* (F. Weber) Underw., ya que es la especie que presenta una distribución altitudinal más amplia en los troncos, y además porque su morfología foliar podría en principio ser adecuada para albergar mi-



Figura 1. Situación de la localidad de muestreo (Aguas Negras) en el Parque Rural de Anaga. Imágenes tomadas de GRAFCAN (Gobierno de Canarias, 2023a).

croalgas. Morfológicamente, se caracteriza por su color verde-oscuro, a veces con brillo metálico y sabor acre; en esta localidad, en su hábitat epífito, frecuentemente presenta un biotipo en abanico o péndulo. Sus filidios son conduplicados, con lóbulo dorsal que suele ser apiculado y lóbulo ventral con pocos dientes en el margen; presenta anfigastos de márgenes enteros o un poco denticulados. La morfología de los filidios, con dos lóbulos conduplicados bien desarrollados, favorece la creación de espacios capilares en los que se retiene agua y constituyen un microhábitat adecuado para el desarrollo de las microalgas (**Fig. 2**).

Los especímenes del material briofítico utilizado en este estudio se introdujeron en sobres de papel, debidamente etiquetados, y se incluyeron en el Herbario TFC-Bry (SEGAI) tras separar el material destinado al enriquecimiento.

La recolección del material briológico se realizó en febrero de 2023, con autorización concedida por el Cabildo de Tenerife (AFF 56/22 N° Sigma: 2022-0509). En la localidad de Aguas Negras se seleccionaron dos ejemplares de laurel y en cada uno de ellos se realizó un muestreo idéntico. Se recolectaron gametofitos de *Porella canariensis* situados a cinco alturas desde la base del tronco: 0, 50, 100, 150 y 200 cm, todos en orientación noroeste. Además, para el estudio de las comunidades de microalgas en diferentes partes de un mismo gametofito, se recolectaron muestras de *P. canariensis* que crecían a 130 cm en ambos troncos de laurel canario. Todas las muestras recolectadas fueron introducidas en bolsas de plástico con autocierre, debidamente rotuladas.

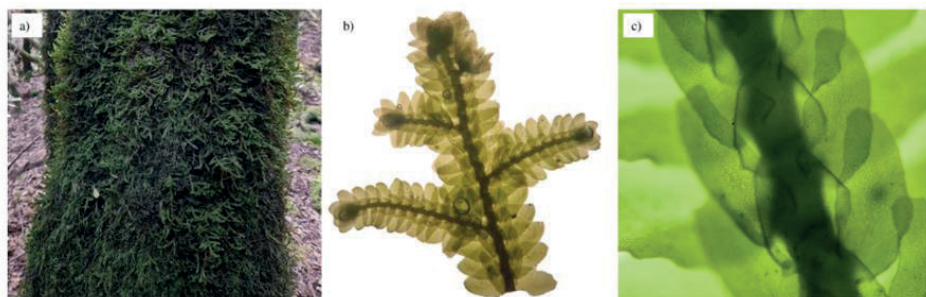


Figura 2. *Porella canariensis*. a) Hábito en el campo, sobre *Laurus novocanariensis*. b) Aspecto general. c) Detalle de la superficie ventral.

En el laboratorio, se llevó a cabo en primer lugar una confirmación de la identidad de las muestras, seguido de un proceso de limpieza, con el propósito de eliminar cualquier rastro de contaminación, como tierra, briófitos epífilos y otros restos de vegetación. Para ello, se utilizó una lupa binocular Leica Zoom 2000. Posteriormente, de cada uno los individuos recolectados a diferentes alturas sobre ambos troncos de *L. novocanariensis*, se separaron dos fragmentos de un centímetro del talo principal para su cultivo *in vitro*, eliminando las ramas laterales. Por otro lado, se seleccionaron talos completos (mínimo 10 cm de largo) de *Porella canariensis* recolectados a 130 cm de altura, los cuales se dividieron en 5 fragmentos de 2 cm cada uno. Estos fragmentos fueron numerados, desde la parte apical (1) hasta la basal (5) y de cada fragmento se separaron dos de un centímetro cada uno para someterlos a un proceso de enriquecimiento en el laboratorio del área de Fisiología Vegetal del Departamento de Botánica, Ecología y Fisiología Vegetal de La Universidad de La Laguna (ULL). Para tal efecto, se prepararon dos medios de cultivo: 1) BG11_{0-H} con pH ajustado a 7,3-7,4 (receta Rippka *et al.*, 1979 modificada por Naumann en 2004), que se diseñó para favorecer crecimiento de cianobacterias; y 2) BBM + 3 vitaminas, que contiene un aporte extra de vitaminas (Bold, 1949; modificado por Bischoff & Bold, 1963), con un pH de 6,6, para favorecer el crecimiento y desarrollo tanto de cianobacterias como de otro tipo de microalgas.

Una vez que los medios de cultivo y el material vegetal fueron preparados, se procedió a la siembra en placas de Petri, que contenían alrededor de 10 ml de cada uno de los medios de cultivo, rotuladas y selladas con Parafilm®. Todo este procedimiento se llevó a cabo bajo una cámara de flujo laminar (Nüve MN I 20, Erlab), siguiendo las medidas necesarias de esterilidad. Las 40 placas de Petri, 20 por cada uno de los medios, se depositaron en la cámara de cultivo, bajo un

régimen de temperatura de 20-23 °C, un régimen lumínico de 14 h de luz / 9 h de oscuridad y una intensidad lumínica de $2 - 20 \mu\text{mol de fotones} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ proporcionada por unos tubos de luz blanca (ST8V-EM 16.2 W 1200 mm, Osram). Transcurridas tres semanas desde el enriquecimiento, las placas se observaron con un microscopio invertido (Leica DM 500 Microsystems, Wetzlar, Alemania) para la identificación de las microalgas, y se tomaron medidas de los diferentes organismos presentes mediante un ocular micrométrico incorporado al microscopio. Se repitió este proceso dos semanas más tarde. Finalmente, se realizó la identificación, a nivel genérico, del material aislado.

Con la información obtenida se elaboró un catálogo florístico de los géneros de microalgas (incluyendo a las cianobacterias) que se encontraron asociados a *Porella canariensis*. En el catálogo que se presenta se incluye para cada género su posición sistemática siguiendo a Guiry & Guiry (2023), una breve descripción de los taxones; indicación del briófito en el que se ha encontrado; altura en el forófito o bien el fragmento del gametofito donde se haya localizado; número de *exsiccata* del Herbario TFC-Bry en el que se ha depositado el material briofítico; y medio de cultivo en que se detectó. Para la elaboración de las descripciones de los géneros citados, además de las propias observaciones al microscopio de las muestras enriquecidas, se han utilizado diversas fuentes bibliográficas. Para la nomenclatura de los taxones tanto de plantas vasculares como de briófitos, se ha seguido el Banco de Datos de Biodiversidad de Canarias (Gobierno de Canarias, 2023b). En el caso de las microalgas, se ha seguido la propuesta de AlgaeBase (Guiry & Guiry, 2023).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

El catálogo florístico reúne 14 géneros de microalgas, incluidos en tres divisiones: *Bacillariophyta* (cf. *Navicula*); *Chlorophyta*, representada por los órdenes *Chlorellales* (*Chlorella* y *Oocystis*), *Ulotrichales* (*Ulothrix*); y *Cyanobacteria*, con los órdenes *Nostocales* (*Brasilonema*, *Nostoc* y *Tolypothrix*), *Oscillatoriales* (*Oscillatoria*, *Phormidium* y *Planktothrix*) y *Synechococcales* (*Leptolyngbya*, *Merismopedia*, *Pseudanabaena* y *Synechocystis*). Además, se incluye con categoría de orden (*Ulvales*, *Chlorophyta*), una muestra cuyo escaso desarrollo no ha permitido identificarla con más exactitud.

División *Bacillariophyta* Engler & Gilg

Clase *Bacillariophyceae* Haeckel

Orden *Naviculales* Bessey

Familia *Naviculaceae* Kützing

- **cf. *Navicula* Bory**

Navicula incluye diatomeas pennadas, con rafe, que presentan células con forma de navío; pueden encontrarse solitarias o formar cadenas. Las valvas son simétricas y los extremos pueden ser redondeados, agudos o capitados. No obstante, en muchos taxones, especialmente en muestras vivas, las areolas pueden resultar difíciles de observar. Secreta mucílago a través de su rafe, lo que le permite deslizarse sobre el sustrato (Round *et al.*, 1990). Todos los individuos observados en este trabajo se encontraban en visión cingular, lo que ha impedido su correcta identificación taxonómica. Los ejemplares examinados presentaban los vértices redondeados, como se observa en la **Figura 3g**, con unas dimensiones de $30 \times 9 \mu\text{m}$.

- Altura en el tronco 1: 0 cm, 150 cm, 200 cm (TFC-Bry 24136, 24139, 24140).
- Altura en el tronco 2: 50 cm, 150 cm (TFC-Bry 24143, 24145).
- Fragmento del talo: 2, 5 (basal) (TFC-Bry 24141, 24147).
- Medios de cultivo: BBM + 3 vit y BG11_{0-H}.

División *Chlorophyta* Reichenbach

Clase *Trebouxiophyceae* Friedl

Orden *Chorellales* Bold & M.J. Wynne

Familia *Chlorellaceae* Brunthaler

- ***Chlorella* Beijerinck**

Género cosmopolita de microalgas unicelulares, de morfología claramente esférica, aunque pueden presentar formas algo ovaladas tras la división celular. Se trata de células pequeñas y solitarias (**Figura 3d**), miden 8-9 μm de ancho y en ocasiones pueden agruparse. Presentan un único cloroplasto parietal, fácilmente distinguible, en forma de cáliz o aplanado, por lo general con un único pirenoide, que puede estar ausente. La división celular da lugar a 2-4 células hijas, que pueden observarse encapsuladas en la pared de la célula madre durante un corto periodo de tiempo tras el cual recuperan su morfología original (Belcher & Swale, 1976; John *et al.*, 2011; Wher *et al.*, 2014).

- Altura en el tronco 1: 0 cm, 50 cm, 100 cm, 150 cm, 200 cm (TFC-Bry 24136, 24137, 24138, 24139, 24140).
- Altura en el tronco 2: 0 cm, 50 cm, 100 cm, 150 cm, 200 cm (TFC-Bry 24142, 24143, 24144, 24145, 24146).

- Fragmento del talo: 1 (apical), 2, 3, 4, 5 (basal) (TFC-Bry 24141, 24147).
- Medios de cultivo: BBM + 3 vit y BG11_{0-H}.

Familia *Oocystaceae* Bohlin

- *Oocystis* Nägeli ex A. Braun

Este género incluye formas unicelulares solitarias, que en muchas ocasiones forman colonias cubiertas de mucílago. Las células, de alrededor de 7 µm, tienen una clara morfología ovalada, aunque pueden ser algo esféricas. La identificación de las especies pertenecientes a este género requiere de un amplio estudio de la población de células, ya que en esta se puede dar una amplia variabilidad morfológica. Tienen uno o varios cloroplastos, en la mayoría de los casos parietal, que puede tener el margen lobulado, con o sin pirenoide. En cuanto a su reproducción, mayoritariamente es por fisión binaria, pudiendo observarse 2-4 células juntas en la envuelta de la célula madre, aunque también se ha citado su reproducción por autoesporas (John *et al.*, 2011; Belcher & Swale, 1976; Wher *et al.*, 2014).

- Altura en el tronco 1: 0 cm, 50 cm, 100 cm, 150 cm, 200 cm (TFC-Bry 24136, 24137, 24138, 24139, 24140).
- Altura en el tronco 2: 0 cm, 100 cm, 150 cm, 200 cm (TFC-Bry 24142, 24144, 24145, 24146)
- Fragmento del talo: 1 (apical), 2, 3, 4, 5 (basal) (TFC-Bry 24141, 24147).
- Medio de cultivo: BBM + 3 vit.

Clase *Ulvophyceae* K. R. Mattox & K.D. Stewart

Orden *Ulotrichales* Borzi

Familia *Ulotrichaceae* Kützing

- *Ulothrix* Kützing

Género que comprende especies de filamentos uniseriados y sin ramificar, rectos o curvados. Las células que componen los filamentos son cilíndricas, de 4 µm de ancho y presentan una fina pared celular que puede estar estratificada, con un único cloroplasto parietal. La célula terminal del filamento tiene aspecto redondeado en su parte apical, lo que la distingue de las del resto del talo (Brodie *et al.*, 2007; Belcher & Swale, 1976; Wher *et al.*, 2014).

- Altura en el tronco 2: 0 cm, 50 cm, 200 cm (TFC-Bry 24142, 24143, 24146)
- Medios de cultivo: BBM + 3 vit y BG11_{0-H}.

Orden *Ulvales* Blackman & Tansley

Incluye tanto formas microscópicas como macroscópicas de diversas morfologías, desde filamentosas a pseudoparenquimatosas. Las células poseen un único cloroplasto parietal, que puede presentar varios pirenoides. Podemos encontrar tanto formas de vida libre, flotantes, como organismos endofíticos o anclados al sustrato (Blackman & Tansley, 1902; Brodie *et al.*, 2007). Las morfologías observadas se corresponden con primeros estadios de formación de una *Chlorophyta* de este tipo, con células basales cuadrangulares de 9 µm y otras apicales de alrededor de 4 µm, con ápices estrechos y redondeados. Se requieren técnicas de cultivo *in vitro* durante un mayor periodo de tiempo para un estudio de estas primeras etapas del desarrollo que permita una correcta identificación a nivel genérico.

- Altura en el tronco 1: 0 cm, 100 cm, 150 cm (TFC-Bry 24136, 24138, 24139).
- Altura en el tronco 2: 100 cm, 150 cm (TFC-Bry 24144, 24145).
- Fragmento del talo: 1 (apical), 2, 3, 4, 5 (basal) (TFC-Bry 24141, 24147).
- Medios de cultivo: BBM + 3 vit y BG11_{0-H}.

División *Cyanobacteria* Stanier ex Cavalier-Smith

Clase *Cyanophyceae* Schaffner

Orden *Nostocales* Borzi

Familia *Scytonemataceae* Rabenhorst ex Bornet & Flahault

- ***Brasilonema* Fiore, Sant-Anna, de Paiva Azevedo, Komarek, Kastovsky, Sulek & Lorenz**

Género de cianobacterias de morfología filamentosa, que presentan una vaina o cubierta amarillenta y engrosada que los engloba en su totalidad, tal y como se aprecia en la **Figura 3a**. El filamento, de 30 µm de ancho, es de aspecto cilíndrico y puede presentar falsas ramificaciones, con la misma morfología y tamaño que éste. Las células son generalmente isodiamétricas, de colores rojos u oliváceos, siendo las que se disponen en el ápice del filamento mucho más cortas y pequeñas, redondeadas en su extremo. Los heterocistes se disponen individualmente de forma intercalar a lo largo del filamento, pudiendo adoptar diferentes morfologías, frecuentemente son células cortas y discoidales de color amarillento (Wehr *et al.*, 2014; Komárek & Johansen, 2014).

- Fragmento del talo: 1 (apical), 3, 4 (TFC-Bry 24141, 24147).
- Medio de cultivo: BG11_{0-H}.

Familia *Nostocaceae* Eichler• *Nostoc* Vaucher ex Bornet & Flahault

Incluye cianobacterias que forman colonias pequeñas o de gran tamaño, con diversas morfologías. La variabilidad de las colonias es característica de este género. En este caso, se han observado densas colonias esféricas con coloraciones verde oscuro, así como cadenas de células aisladas con heterocistes intercalares que dan lugar a colonias individuales o bien otras de aspecto elongado o cilíndrico y algunas formando cadenas de colonias unidas por heterocistes (**Figura 3h**). Por lo general, las colonias están constituidas por cadenas de células esféricas, de 2-3 μm de ancho, que se encuentran embebidas en un denso mucílago. Los filamentos no presentan falsa ramificación, y pueden formar agregados más o menos densos (John *et al.*, 2011; Belcher & Swale, 1976; Castenholz, 2001).

- Altura en el tronco 1: 0 cm, 50 cm, 100 cm, 150cm, 200 cm (TFC-Bry 24136, 24137, 24138, 24139, 24140).
- Altura en el tronco 2: 0 cm, 50 cm, 100 cm, 150 cm, 200 cm (TFC-Bry 24142, 24143, 24144, 24145, 24146).
- Fragmento del talo: 1 (apical), 2, 3, 4, 5 (basal) (TFC-Bry 24141, 24147).
- Medios de cultivo: BBM + 3 vit y BG11_{0-H}.

Familia *Tolypothrichaceae* Hauer, Bohunická, JR Johansen, Mareš & Berrendero-Gomez• *Tolypothrix* Kützing ex Bornet & Flahault

Este género comprende varias especies que forman filamentos con una cubierta o vaina muy delgada, generalmente incolora, aunque puede tomar tonos verdosos. Los filamentos están constituidos por células más o menos cilíndricas, de 7 μm de ancho, de color verde-azulado en los casos observados, tomando coloraciones más oscuras en ciertos individuos. Por otra parte, estas estructuras filamentosas se presentan de manera uniseriada y forman falsas ramificaciones, que en la mayoría de los casos se originan a partir de uno o varios heterocistes (**figura 3i**). Los heterocistes pueden ser desde esféricos a cilíndricos, de color amarillento. Hacia los extremos del filamento las células son más cortas y redondeadas (John *et al.*, 2011; Belcher & Swale, 1976; Wehr *et al.*, 2014; Castenholz, 2001).

- Altura en el tronco 1: 0 cm, 50 cm, 100 cm, 150 cm, 200 cm (TFC-Bry 24136, 24137, 24138, 24139, 24140).
- Altura en el tronco 2: 0 cm, 50 cm, 100 cm, 150 cm, 200 cm (TFC-Bry 24142, 24143, 24144, 24145, 24146).

- Fragmento del talo: 1 (apical), 2, 3, 4, 5 (basal) (TFC-Bry 24141, 24147).
- Medios de cultivo: BBM + 3 vit y BG11_{0-H}.

Orden *Oscillatoriales* Schaffner

Familia *Oscillatoriaceae* Engler

• *Oscillatoria* Vaucher ex Gomont

Género de cianobacterias filamentosas que comprende especies cuyas células se agrupan formando filamentos solitarios, que en ocasiones pueden aparecer agregados y formando densas masas con aspecto de tapete. Las células, de 2 µm, están unidas formando filamentos sin ramificar, de aspecto cilíndrico, que pueden ser más o menos ondulados y curvados en su parte apical. Como en otros géneros, la estructura del filamento tiene una importancia taxonómica esencial, principalmente la morfología de su célula apical. Las células tienen aspecto discoidal, son cortas y en muchos casos presentan gránulos en su interior fácilmente observables al microscopio. Se observan filamentos que, en general, están desprovistos de vaina o cápsula, pero que pueden tener una fina capa de mucílago asociada a la estructura filamentosa. La reproducción puede ser por división celular transversal al eje del filamento o por desintegración de la estructura del filamento que da lugar a los hormogonios móviles que se desarrollarán hasta formar nuevos individuos (John *et al.*, 2011; Belcher & Swale, 1976; Wher *et al.*, 2014; Komárek *et al.*, 2014; Castenholz, 2001).

- Altura en el tronco 1: 0 cm, 50 cm, 100 cm, 150 cm, 200 cm (TFC-Bry 24136, 24137, 24138, 24139, 24140).
- Altura en el tronco 2: 0 cm, 50 cm, 100 cm, 150 cm, 200 cm (TFC-Bry 24142, 24143, 24144, 24145, 24146).
- Fragmento del talo: 1 (apical), 2, 3, 4, 5 (basal) (TFC-Bry 24141, 24147).
- Medios de cultivo: BBM + 3 vit y BG11_{0-H}.

Familia *Oscillatoriaceae* Engler

• *Phormidium* Kützing ex Gomont

Incluye cianobacterias de morfología filamentosa y puede disponerse formando una masa o tapete que bien se adhiere al sustrato o flota constituyendo una colonia distinguible embebida en un mucílago gelatinoso. También podemos encontrar filamentos aislados, aunque es menos común. El filamento está constituido por células isodiamétricas, de 2 µm. Las células terminales suelen tener el ápice atenuado, redondeado o con una caliptra. El filamento, de morfo-

logía cilíndrica, no presenta falsas ramificaciones y tampoco es común la presencia de una envuelta o vaina, aunque puede aparecer de forma muy difusa, sin coloración, sobre todo en condiciones desfavorables. Se pueden producir hormogonios que darán lugar a nuevos individuos (John *et al.*, 2011; Komárek *et al.*, 2014).

- Altura en el tronco 2: 100 cm, 200 cm (TFC-Bry 24144, 24146).
- Fragmento del talo: 2, 3, 5 (basal) (TFC-Bry 24141, 24147).
- Medios de cultivo: BBM + 3 vit y BG11_{0-H}.

Familia *Microcoleaceae* O. Strunecky, JR Johansen & J. Komárek

- ***Planktothrix Anagnostidis* & Komárek**

Género de cianobacterias filamentosas que no presenta falsas ramificaciones, pudiendo agregarse y formar grandes poblaciones irregulares que se disponen en forma de tapete. Los filamentos son cilíndricos, más o menos rectos, aunque pueden ser algo irregulares, con una caliptra en su parte terminal y con una cubierta mucilaginosa. Las células son cilíndricas, miden 5-6 µm de ancho y presentan vesículas gaseosas (aerotopos) distribuidos a lo largo del protoplasto; las células terminales son cónicas o redondeadas, con la pared celular mucho más engrosada (John *et al.*, 2011; Wehr *et al.*, 2014; Komárek *et al.*, 2014; Castenholz, 2001).

- Altura en el tronco 1: 100 cm (TFC-Bry 24138).
- Fragmento del talo: 4 (TFC-Bry 24147).
- Medio de cultivo: BBM + 3 vit.

Orden *Synechococcales* L. Hoffmann, J. Komárek & J. Kastovsky

Familia *Leptolyngbyaceae* Komárek, J. Kastovsky, Mareš & JR Johansen

- ***Leptolyngbya Anagnostidis* & Komárek.**

Género de cianobacterias en el que las células forman filamentos sin ramificar, que se entrelazan entre sí, formando frecuentemente densas poblaciones como se puede ver en la **Figura 3e**, en ocasiones con aspecto de tapete. Pueden aparecer finas envueltas recubriendo los filamentos. Las células son de pequeño tamaño, generalmente alrededor de 1 µm de ancho, cilíndricas o isodiamétricas. Este género ha sido muy común en las observaciones, formando densas agrupaciones que ocupaban en algunas ocasiones casi la totalidad de las placas (Belcher & Swale, 1976; Wher *et al.*, 2014; Castenholz, 2001).

- Altura en el tronco 1: 0 cm, 50 cm, 100 cm, 150 cm, 200 cm (TFC-Bry 24136, 24137, 24138, 24139, 24140).

- Altura en el tronco 2: 0 cm, 50 cm, 150 cm, 200 cm (TFC-Bry 24142, 24143, 24145, 24146).
- Fragmento del talo: 1 (apical), 2, 3, 4, 5 (basal) (TFC-Bry 24141, 24147).
- Medios de cultivo: BBM + 3 vit y BG11_{0-H}.

Familia *Merismopediaceae* Elenkin

- ***Merismopedia* Meyen**

Género que engloba cianobacterias que forman colonias microscópicas y en alguna ocasión macroscópicas, compuestas por una densa lámina de células dispuestas en un mismo plano, dando lugar a una colonia rectangular o cuadrangular. Las células, de 2-3 µm de ancho, presentan color verde-azulado u oliváceo, suelen ser ovaladas o esféricas, y se agrupan formando filas ordenadas en el mismo plano de la colonia, quedando englobadas totalmente en un mucílago hialino. La división celular tiene lugar por fisión binaria, sin cambiar el alineamiento de las filas de células dentro de la misma, quedando las células hijas inmóviles tras la división (Kómarek *et al.*, 2014; John *et al.*, 2011; Belcher & Swale, 1976; Wehr *et al.*, 2014).

- Altura en el tronco 1: 0 cm, 50 cm, 100 cm, 150 cm (TFC-Bry 24136, 24137, 24138, 24139)
- Altura en el tronco 2: 100 cm, 150 cm, 200 cm (TFC-Bry 24144, 24145, 24146).
- Fragmento del talo: 1 (apical), 2, 3 (TFC-Bry 24141, 24147).
- Medio de cultivo: BBM + 3 vit.

Familia *Pseudanabaenaceae* K. Anagnostidis & J. Komárek

- ***Pseudanabaena* Lauterborn**

Este género agrupa formas filamentosas, sin ramificaciones y de aspecto almohadillado. Los filamentos por lo general podemos verlos de manera solitaria o bien formando densos tapetes; y son más o menos cortos y curvados. Las células que componen los filamentos miden 2-3 µm, son de aspecto redondeado, con constricciones en las paredes, sin diferencias con las células terminales del filamento. Frecuentemente se encuentra rodeado por una tenue capa de mucílago (John *et al.*, 2011; Belcher & Swale, 1976; Wehr *et al.*, 2014; Komárek *et al.*, 2014; Castenholz, 2001).

- Altura en el tronco 1: 150 cm, 200 cm (TFC-Bry 24139, 24140).
- Altura en el tronco 2: 0 cm (TFC-Bry 24142).
- Fragmento del talo: 1 (apical), 2, 3, 4, 5 (basal) (TFC-Bry 24141, 24147).

- Medio de cultivo: BBM + 3 vit y BG11_{0-H}.

Familia *Microcystaceae* Elenkin

- *Synechocystis* Sauvageau

Incluye células solitarias, de 2 µm de ancho, por lo general con morfología esférica, aunque tras la división de la célula madre pueden presentar formas hemisféricas u ovoides, permaneciendo las células hijas unidas por pares durante un corto periodo de tiempo. La división celular, por fisión binaria, tiene lugar en dos planos perpendiculares en sucesivas generaciones, dando lugar a dos células morfológicamente idénticas que retomarán su morfología globular. Las células presentan color verde-azulado u oliváceo y pueden presentar una fina capa de mucílago hialino asociada a cada una, aunque en la mayoría de las ocasiones está muy reducida o ausente (John *et al.*, 2011; Komárek *et al.*, 2014; Wher *et al.*, 2014; Castenholz, 2001).

- Altura en el tronco 1: 50 cm, 200 cm (TFC-Bry 24137, 24140).
- Altura en el tronco 2: 0 cm, 50 cm, 100 cm, 150 cm (TFC-Bry 24142, 24143, 24144, 24145).
- Fragmento del talo: 1(apical), 2, 3, 5 (basal) (TFC-Bry 24141, 24147).
- Medio de cultivo: BBM + 3 vit.

La diversidad de microalgas que se ha encontrado durante este estudio es ligeramente superior a la detectada en los estudios previos realizados en bosques de laurisilva de Canarias. En el trabajo de Aguiar Gil *et al.* (2023), en el que se estudiaron las microalgas asociadas a tres especies de *Frullania* se identificaron diez géneros: *Brasilonema*, *Chlorella*, *Cladophora*, *Merismopedia*, *Nostoc*, *Oocystis*, *Oscillatoria*, *Pseudoanabaena*, *Synechocystis* y *Tolypothrix*. En este estudio se han encontrado estos géneros sobre *Porella canariensis*, a excepción de *Cladophora*. En el estudio de Monedero (2020), que se centró en siete especies de briófitos entre los que se encontraba *Porella canariensis*, fueron hallados once géneros asociados a esta hepática: *Brasilonema*, *Chlorella*, *Gloeotrichia*, *Hassallia*, *Leptolyngbya*, *Microcoleus*, *Nodularia*, *Nostoc*, *Oscillatoria* y *Tolypothrix*.

En este trabajo se citan por primera vez los géneros *Phormidium* y *Planktothrix* asociados a briófitos en bosques de laurisilva de Canarias. Asimismo, es relevante destacar la presencia de diatomeas en nuestro estudio, ya que no existen citas previas de estos organismos asociados a briófitos del monte verde canario. Sin embargo, la presencia de este grupo microalgal viviendo de forma epífita sobre diversas especies de briófitos se ha observado que es relativamente frecuente, y diversos estudios apuntan a que las diatomeas son capaces de vivir en estos sus-

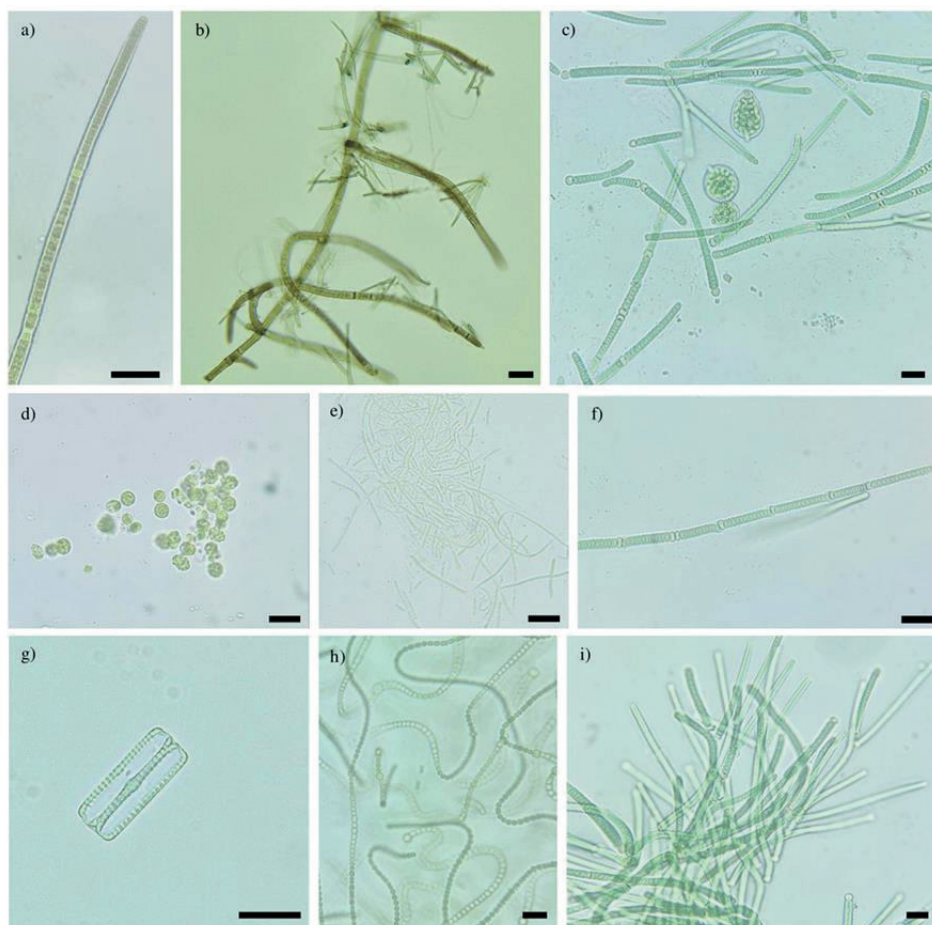


Fig. 3. Fisonomía de los principales géneros de microalgas identificados. a) Detalle de un filamento de *Brasilonema* sp. b) Aspecto general de *Brasilonema* sp. c) Colonias de *Nostoc* sp. entre filamentos de *Tolypothrix* sp. d) *Chlorella* sp. e) *Leptolyngbya* sp. f) Detalle de un filamento de *Tolypothrix* sp. g) Esqueleto de cf. *Navicula*. h) Cadenas de *Nostoc* sp. i) *Tolypothrix* sp. Escalas: a y b: 90 μ m; c, d, f e i: 20 μ m; e: 5 μ m; g y h: 10 μ m.

tratos dependiendo de las condiciones de humedad (Lowe *et al.*, 2007; Chen *et al.*, 2012; Bishop *et al.*, 2021) e incluso existen ciertos taxones que son específicos de determinadas especies de briófitos (Chen *et al.*, 2012). En cuanto a la detección en los enriquecimientos de primeros estadíos del desarrollo de miembros de *Ulva*les, no existen precedentes que indiquen la presencia de este tipo de algas verdes viviendo sobre briófitos en laurisilva. Se requieren técnicas de aislamiento y cultivo

a largo plazo para estudiar mejor el desarrollo de los organismos y poder llegar a identificar aquellas especies que son capaces de colonizar este microhábitat.

A priori, puede parecer que los sustratos que son capaces de colonizar las microalgas son muy inespecíficos, puesto que los géneros encontrados en este trabajo fueron también hallados sobre hojas de árboles de laurisilva por Rancel-Rodríguez [2016]. A pesar de esto, podrían existir diferencias a nivel específico, en cuanto a los taxones que son capaces de colonizar unos y otros ambientes, por lo que se hacen necesarios estudios que permitan caracterizar las especies de microalgas que viven en estos bosques.

La variación en la diversidad de géneros de microalgas en los dos forófitos seleccionados en Aguas Negras es mínima, al igual que en los enriquecimientos de los diferentes fragmentos del talo de la hepática en ambos árboles. Sin embargo, es crucial abordar estos datos con cautela, ya que no se ha podido determinar la riqueza específica durante el desarrollo de este estudio. En cuanto a la composición de géneros de microalgas a distintas alturas en los dos laureles seleccionados, se identificaron cuatro géneros: *Chlorella*, *Nostoc*, *Oscillatoria* y *Tolypothrix* en todos los talos para las cinco alturas. Les siguen en frecuencia los géneros *Oocystis* y *Leptolyngbya* en ambos forófitos, el primer género estuvo presente en todas las alturas del Laurel 1, pero no a 50 cm de altura en el Laurel 2; el segundo género se detectó en el talo de las hepáticas en todas las alturas del Laurel 1 y en el Laurel 2 no se encontró a 100 cm. En el otro extremo está el género *Planktothrix* cuya presencia solo se ha detectado a 100 cm de altura en el Laurel 1.

En lo que respecta a la comparación entre ambos forófitos, no se observan diferencias significativas en términos de diversidad de microalgas. En la altura de 150 cm, se encontraron un total de diez géneros para ambos forófitos, mientras que para el resto de las alturas se detectaron entre ocho y nueve géneros. En cuanto a la variación de la diversidad de microalgas dependiendo de los fragmentos de talo de *Porella canariensis* considerados, los géneros *Chlorella*, *Nostoc* y *Tolypothrix* se identificaron en todos ellos y en ambos laureles. *Leptolyngbya*, *Oocystis* y *Oscillatoria* son los siguientes más frecuentes. Destaca la presencia de *Ulothrix* solo en el tercer fragmento de *P. canariensis* en el Laurel 2 y de *Planktothrix* en el cuarto fragmento del mismo, siendo estos los géneros menos frecuentes. Los fragmentos 4 y 5, correspondientes a las partes de los gametofitos situadas hacia la base, son ligeramente más pobres en géneros de microalgas, y en ellos están ausentes *Merismopedia* y *Ulothrix*. Esto podría relacionarse con una menor incidencia de la luz en estas partes del gametofito, que están parcialmente cubiertas por otros que crecen sobre ellos en el tronco, aunque se necesitaría ampliar el estudio a un mayor número de muestreos para confirmar esta

hipótesis. Por otra parte, si consideramos la diversidad total de cada fragmento (sumando las detectadas en ambos gametofitos de *Porella*), esta varía entre 10 y 12 géneros, lo que da idea de su homogeneidad, al menos a nivel genérico.

Estos resultados ponen de manifiesto la gran biodiversidad de microalgas que crecen asociadas a los briófitos en los bosques de laurisilva, y amplían el conocimiento existente en esta área. No ha sido posible la identificación de las microalgas a nivel específico, ya que son necesarias técnicas de cultivo y caracterización genética, lo que sí consideramos conveniente para estudios subsiguientes. De cara a futuras investigaciones en este campo, queda de manifiesto la importancia de desarrollar un método experimental que se adapte a la complejidad de los condicionantes que estructuran el hábitat de estos organismos y su distribución en los bosques de laurisilva de Canarias.

BIBLIOGRAFÍA

ADAMS D.G. & DUGGAN P.S. (2008).

Cyanobacteria–bryophyte symbioses. *Journal of Experimental Botany*, 59 (5): 1047-1058.

ADAMS D.G., BERGMAN B., NIERZWICKI-BAUER S.A., RAI A.N. & SCHÜBLER A. (2006).

Cyanobacterial–plant symbioses. In: Dworkin M., Falkow S., Rosenberg E., Schleifer K.H. & Sackebrandt E. (eds.), *The prokaryotes: a handbook on the biology of bacteria*, Vol. 1: 331-363.

AGUIAR GIL P., RANCEL-RODRÍGUEZ N.M, GONZÁLEZ-MONTELONGO C. & LOSADA-LIMA A. (2023).

Briófitos como hábitat para microalgas: el género *Frullania*. *Vieraea* 48.

ARCO AGUILAR M.J. & RODRÍGUEZ DELGADO O. (2018).

Vegetation of the Canary Islands. Springer, Switzerland. 429 pp. ISBN: 978-3-319-77254-7.

BELCHER H. & SWALE E. (1976).

A beginner's guide to Freshwater Algae. Institute of Terrestrial Ecology, Cambridge. 47 pp. ISBN: 0-11-881393-5.

BELLINGER E.G. & SIGEE D.C. (2010).

Freshwater algae. Identification and Use as Bioindicators. Wiley-Blackwell, Oxford. 150 pp. ISBN: 978-0-470-05814-5.

BISCHOFF H.W. & BOLD H.C. (1963).

Phycological studies IV: some soil algae from Enchanted Rock and related algal species. *University of Texas Publication*, 6318: 1-95.

BISHOP J.M., WASLEY J., WATERMAN M.J., KOHLER T.J., VAN DE VIJVER B., ROBINSON S.A. *et al.* (2021).

Diatom communities differ among Antarctic moss and lichen vegetation types. *Antarctic Science*, 33 (2): 118-132.

BLACKMAN F.F. & TANSLEY A.G. (1902).

A revision of the classification of the green algae. *New Phytologist*, 1: 17-24.

BOLD H. (1949).

The morphology of *Chlamydomonas chlamydogama* sp. nov. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 79: 101-108.

BRODIE J., MAGGS C.A. & JOHN D.M. (2007).

The green seaweeds of Britain and Ireland. British Phycological Society, London. 242 pp. ISBN: 0-9527115-3-2.

CASTENHOLZ R.W. (2001).

Phylum BX. Cyanobacteria. In: Garrity G.M., Boone D.R. & Castenholz R.W. (eds.), *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology* (Vol.1). Springer, New York. 722 pp.

CEDRÉS-PERDOMO R.D., LOSADA-LIMA A., GONZÁLEZ-MONTELONGO C., LEÓN ARENCIBIA M.C. & PÉREZ-VARGAS I. (2017).

Flora briológica del Bosque del Adelantado (El Rosario, Tenerife). *Vieraea*, 45: 313-322.

CHEN X., BU Z., YANG X. & WANG S. (2012).

Epiphytic diatoms and their relation to moisture and moss composition in two montane mires, Northeast China. *Fundamental and Applied Limnology*, 181 (3): 197-206.

DELUCA T.H., ZACKRISSON O., NILSSON M.C. & SELLSTEDT A. (2002).

Quantifying nitrogen-fixation in feather moss carpets of boreal forests. *Nature*, 419 (6910): 917-920.

DELUCA T.H., ZACKRISSON O., GENTILI F., SELLSTEDT A. & NILSSON M.C. (2007).

Ecosystem controls on nitrogen fixation in boreal feather moss communities. *Oecologia*, 152: 121-130. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0626-6>.

GOBIERNO DE CANARIAS. (2023b).

Banco de Datos de Biodiversidad de Canarias. [WWW document] <https://www.biodiversidadcanarias.es/biota/>. [acceso 20 marzo 2023].

GOBIERNO DE CANARIAS. (2023a).

Visor GRAFCAN. [WWW document] <https://visor.grafcan.es/visorweb/>. [acceso 10 mayo 2023].

GONZÁLEZ-MANCEBO J.M., LOSADA-LIMA A. & MCALISTER S. (2003).

Host specificity of epiphytic bryophyte communities of a laurel forest on Tenerife (Canary Islands, Spain). *The Bryologist*, 106 (3): 383-394.

GONZÁLEZ-MANCEBO J. M., ROMAGUERA F., LOSADA-LIMA A. & SUÁREZ A. (2004).

Epiphytic bryophytes growing on *Laurus azorica* (Seub.) Franco in three laurel forest areas in Tenerife (Canary Islands). *Acta Oecologica*, 25 (3): 159-167.

GONZÁLEZ-MANCEBO J.M., ROMAGUERA F., ROS R.M., PATIÑO J. & WERNER O. (2008).

Bryophyte flora of the Canary Islands: an updated compilation of the species list with an analysis of distribution patterns in the context of the Macaronesian Region. *Cryptogamie, Bryologie*, 29 (4): 315-357.

GUIRY M.D. & GUIRY G.M. (2023).

AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <https://www.algaebase.org>. [acceso 20 abril 2023].

JOHN D.M., BROOKS A.J. & WHITTON B. (2011).

The Freshwater Algal Flora of the British Isles. An Identification Guide to Freshwater and Terrestrial Algae. Cambridge University Press, England. 878 pp. ISBN: 978-0-52-119375-7.

KOMÁREK J. & JOHANSEN J.R. (2014).

Filamentous cyanobacteria, p.135-235. In: Wehr J.D., Sheath R.G., & Hociolek J.P. (eds.), *Freshwater Algae of North America*. Academic Press, Elsevier, USA. ISBN: 978-0-12-385876-4.

KOMÁREK J., KASAŠTOVSKÝ J., M J. & JOHANSEN J.R. (2014).

Taxonomic classification of cyanoprokaryotes [cyanobacterial genera], using a polyphasic approach. *Preslia*, 86: 295-335.

LINDO Z. & GONZÁLEZ A. (2010).

The bryosphere: an integral and influential component of the Earth's biosphere. *Ecosystems*, 13 (4): 612-627.

LIU X. & ROUSK K. (2022).

The moss trait that rules cyanobacterial colonization. *Annals of Botany*, 129: 147-159. <https://doi.org/10.1093/aob/mcab127>.

LOWE R.L., FUREY P.C., RESS J.A. & JOHANSEN J.R. (2007).

Diatoms Biodiversity and Distribution on Wetwalls in Great Smoky Mountains National Park. *Southeastern Naturalist*, 6 (2): 135-152.

MONEDERO E. (2020).

Microalgae-bryophyte associations in the Canary Islands: A novel study in a laurel forest of Tenerife. Trabajo de fin de grado. Universidad de La Laguna. 32 pp. (unpubl.).

MORALES E.A., LÜCKING R. & ANZE R. (2009).

Una Introducción al Estudio de los Líquenes de Bolivia. Serie Ecológica No. 1. Universidad Católica Boliviana "San Pablo", Bolivia. 58 pp.

MUÑOZ-ROJAS M., MACHADO DE LIMA N.M., CHAMIZO S. & BOWKER M.A. (2021).

Restoring post-fire ecosystems with biocrust: Living photosynthetic soil surfaces. *Current Opinion in Environmental Science & Health*, 23: 100273. <https://doi.org/10.1016/j.coesh.2021.100273>.

PATÍÑO J., BISANG I., GOFFINET B., HEDENÄS L., MCDANIEL S., PRESSEL S., STECH M., et al. (2022).

Unveiling the nature of a miniature world: a horizon scan of fundamental questions in bryology. *Journal of Bryology*, 44 (1): 1-34.

PATÍÑO J. & VANDERPOORTEN A. (2018).

- Bryophyte Biogeography. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 37 [2-3]: 175-209. <https://doi.org/10.1080/07352689.2018.1482444>.
- PEÑA-SALAMANCA E.J., PALACIOS-PEÑARANDA M.L. & OSPINA-ÁLVAREZ N. (2005). *Algas como indicadoras de contaminación*. Universidad del Valle, Colombia. ISBN: 958-670-468-8.
- RANCEL-RODRÍGUEZ N.M. (2016). *Biodiversity of Epiphyllous, Heterocyst-forming Cyanobacteria in the Laurel Forests of the Canary Islands*. PhD thesis. University of Cologne, Cologne, Germany. (unpubl.).
- RENAUDIN M., DARNAJOUX R. & BELLENGER J.P. (2021). Quantification of Moss-Associated Cyanobacteria Using Phycocyanin Pigment Extraction. *Frontiers in Microbiology*, 11: 611-792. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.611792>.
- RIKKINEN J. & VIRTANEN V. (2008). Genetic diversity in cyanobacterial symbionts of thalloid bryophytes. *Journal of Experimental Botany*, 59 (5): 1013-1021.
- RIPPKA R., DERUELLES J., WATERBURY J., HERDMAN M. & STANIER R. (1979). Generic assignments, strain histories, and properties of pure cultures of cyanobacteria. *The Journal of General Microbiology*, 111: 1-61.
- RODGERS G.A. & HENRIKSSON E. (1976). Associations between the blue-green algae *Anabaena variabilis* and *Nostoc muscorum* and the moss *Funaria hygrometrica* with reference to the colonization of Surtsey. *Acta Botanica Islandica*, 4: 10-15.
- ROUND F.E., CRAWFORD R.M. & MANN D.G. (1990). *The Diatoms*. Cambridge University Press, Great Britain. 747 pp. ISBN: 0-521-36318-7.
- ROUSK K., DELUCA T.H. & ROUSK J. (2013a). The Cyanobacterial Role in the Resistance of Feather Mosses to Decomposition – Toward a New Hypothesis. *PLOS ONE*, 8 (4): 62058. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0062058>.
- ROUSK K., JONES D.L. & DELUCA T.H. (2013b). Moss-cyanobacteria associations as biogenic sources of nitrogen in boreal forest ecosystems. *Frontiers in Microbiology*, 4: 150.
- SHARMA N.K. & RAI A.K. (2011). Biodiversity and biogeography of microalgae: progress and pitfalls. *Environmental Reviews*, 19: 1-15.
- SYTIUKA A., CÉRÉGHINO R., HAMARD S., DELARUE F., GUITTET A., BAREL J.M., *et al.* (2021). Predicting the structure and functions of peatland microbial communities from *Sphagnum* phylogeny, anatomical and morphological traits and metabolites. *Journal of Ecology*, 110: 80-96. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13728>.

SOLHEIM B. & ZIELKE M. (2002).

Associations between cyanobacteria and mosses, p. 137-152. *In*: Rai A.N., Bergman B. & Rasmussen U. (eds.), *Cyanobacteria in symbiosis*. Springer, Dordrecht. ISBN: 978-1-4020-0777-4.

TVEIT A.T., KISS A., WINKEL M., HORN F., HÁJEK T., *et al.* (2020).

Environmental patterns of brown moss-and *Sphagnum*-associated microbial communities. *Scientific reports*, 10 (1): 1-16.

VANDERPOORTEN A. & GOFFINET B. (2009).

Introduction to bryophytes. Cambridge University Press, England. 303 pp. ISBN: 978-0-52-70073-3.

WEHR J.D., SHEATH R.G., & KOCIOLEK J.P. (2014).

Freshwater Algae of North America: Ecology and Classification. Elsevier, USA. 1066 pp. ISBN: 978-0-12-385876-4.

ZHANG J., FENG J., WANG G. & XIE S. (2014).

A morphological and phylogenetic study of a filamentous cyanobacterium, *Microcoleus vaginatus*, associated with the moss *Mnium cuspidatum*. *Symbiosis*, 64: 43-51.