

VARIACIONES ESTACIONALES DEL CRECIMIENTO DE *FONTINALIS ANTIPYRETICA* Y *F. SQUAMOSA* EN CONDICIONES NATURALES

Nathalie Beaucourt, Encarnación Núñez Olivera, Javier Martínez Abaigar, M^a Angélica
García Álvaro, Rafael Tomás & María Arróniz

Universidad de La Rioja, Complejo Científico-Tecnológico, Madre de Dios 51, 26006 Logroño.
E-mail: javier.martinez@daa.unirioja.es

Resumen: Se han medido, en condiciones naturales, las variaciones estacionales en el crecimiento de dos musgos acuáticos permanentemente sumergidos (*Fontinalis antipyretica* y *F. squamosa*). Las dos especies procedían de dos arroyos ecológicamente similares pertenecientes a la cuenca del río Iregua (La Rioja, Norte de España). El crecimiento se midió como el incremento en longitud del eje principal y las ramas de una serie de ápices sujetos a una trenza de nylon sumergida en el agua. El crecimiento parecía estar determinado por factores genéticos y ambientales. *Fontinalis antipyretica* mostró un crecimiento significativamente mayor que *F. squamosa* (1.3-2.8 y 0.2-1.3 cm mes⁻¹, respectivamente), probablemente a causa de la mayor actividad fisiológica intrínseca de la primera especie. Sin embargo, las variaciones estacionales del crecimiento pueden deberse a factores ambientales como la temperatura del agua, la irradiancia y la abrasión causada por los sólidos suspendidos en el agua. Globalmente, los periodos del año durante los que se detectó un mayor crecimiento eran el principio del otoño y la primavera. Nuestras medidas estuvieron condicionadas por algunos problemas metodológicos, como la pérdida de material vegetal en sistemas fluviales y el estrés inicial de aclimatación.

Abstract: The seasonal variations in the growth of two permanently submerged aquatic mosses (*Fontinalis antipyretica* and *F. squamosa*) were measured monthly under field conditions. The two species came from two ecologically similar streams located in the basin of the river Iregua (La Rioja, northern Spain). The growth was measured as the length increment of the main axis and the branches of a number of moss apices which were fastened to a nylon twist submerged into the water. The growth seemed to be determined by genetic and environmental factors. *Fontinalis antipyretica* showed a significantly higher growth than *F. squamosa* (1.3-2.8 and 0.2-1.3 cm month⁻¹, respectively), probably because of the intrinsically higher physiological activity of the former species. However, the seasonal variations of growth might be due to environmental factors, such as the water temperature, the irradiance and the abrasion-causing suspended solids. Globally, early autumn and spring were the two periods of the year in which higher growth was detected. Our measurements were conditioned by some methodological problems, such as the loss of plant material which occurs in running waters and the acclimation stress which took place in the initial stages of the experiment.

INTRODUCCIÓN

La investigación sobre la producción de los briófitos acuáticos sumergidos en condiciones naturales puede abordarse mediante dos tipos de enfoque: realizar medidas

puntuales de fotosíntesis y respiración, y desarrollar modelos a partir de ellas (Priddle, 1980a, 1980b; Maberly, 1985a, 1985b; Davey & Rothery, 1997), o realizar medidas directas de crecimiento o biomasa (Dawson, 1973; Kelly & Whitton, 1987; Glime, 1987a; Finlay & Bowden, 1994; Riis & Sand-Jensen, 1997). Los medios acuáticos lóticos presentan ciertas dificultades para acometer este segundo enfoque, como la presencia de corrientes de agua y la pérdida de material por abrasión. En consecuencia, las técnicas descritas para medir crecimiento en los briófitos en general (Russell, 1988a y b) suelen ser poco o nada aplicables a dichos medios. Por esta razón, son escasos los datos de crecimiento en briófitos acuáticos sumergidos en ríos (Kelly & Whitton, 1987; Glime, 1987a; Finlay & Bowden, 1994).

El carácter perenne de los briófitos acuáticos permite analizar las variaciones que muestra su actividad fisiológica a lo largo del ciclo anual. De este modo, se han estudiado las variaciones estacionales de diversas variables: fotosíntesis y respiración, concentraciones de clorofilas y elementos minerales, etc. (ver Beaucourt, 2000 y las referencias allí citadas). Sin embargo, apenas existen datos sobre las variaciones del crecimiento en briófitos reófilos a lo largo de un ciclo anual. En concreto, todavía no está claro si existe solamente un máximo anual de crecimiento o si son dos, uno en primavera y otro en otoño (Kelly & Whitton, 1987; Glime, 1987a).

Varios factores se han revelado como limitantes del crecimiento en briófitos de ambientes lóticos, entre los que destacan la temperatura (Glime, 1987a y b; Glime & Raeymaekers, 1987; Kelly & Whitton, 1987), la baja intensidad lumínica (Glime, 1984), la disponibilidad de carbono (Bain & Proctor, 1980) y las deficiencias minerales (Finlay & Bowden, 1994). Además de los factores fisicoquímicos hay que tener en cuenta los factores bióticos, ya que la acumulación de epífitos y de detritus puede también limitar el crecimiento (Finlay & Bowden, 1994; Bowden *et al.*, 1994). A pesar de los datos existentes, escasean los estudios que integran el efecto de varios factores ambientales en ciclos anuales de crecimiento.

En el presente trabajo pretendemos, a la vista de la escasa información disponible, aumentar el conocimiento sobre los factores que afectan al crecimiento de dos briófitos acuáticos de ríos, a lo largo de un ciclo anual. El crecimiento se evalúa en condiciones naturales, mediante medidas de longitud de la planta.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se utilizaron dos briófitos acuáticos (*Fontinalis antipyretica* Hedw. y *F. squamosa* Hedw.) que vivían continuamente sumergidos, para evitar el estrés impuesto por la emersión. Las medidas de crecimiento se realizaron en sus ambientes naturales, que respectivamente eran los arroyos de Senestillos y Piqueras, en la cuenca alta del río Iregua (La Rioja, norte de España), dentro del Parque Natural de la Sierra de Cebollera. Los sitios de muestreo, cuyas coordenadas respectivas en proyección UTM son 30TWM3353 y 30TWM3758, se encuentran dentro del piso supramediterráneo, en una zona dominada por bosques de *Pinus sylvestris* L., *Quercus pyrenaica* Willd. y *Fagus sylvatica* L. Concretamente, el punto de muestreo del arroyo Piqueras tiene una cubierta vegetal de *Q. pyrenaica*, entremezclada con sauces riparios, mientras que en el arroyo Senestillos se

desarrolla un hayedo aclarado. La altitud de ambas localidades es similar (1.350 m), al igual que el sustrato litológico (areniscas y cuarzarenitas de la facies Purbeck-Weald, del Jurásico y Cretácico).

Para las medidas de crecimiento, se colocaron 50 ápices (4-6 cm) de cada especie, obtenidos a partir de poblaciones existentes en los propios arroyos, en una trenza de nylon, con una separación de 1 cm entre cada dos ápices consecutivos. Cada trenza se anclaba a la orilla por un extremo, y por el otro se colocaba una piedra para mantenerla sumergida. Se realizaron medidas mensuales desde diciembre de 1996 hasta noviembre de 1997. En el mes de febrero se produjo una pérdida total del dispositivo de medida de *F. squamosa*, por lo que no fue posible completar un ciclo anual completo; se descartaron las medidas anteriores por su escasa representatividad y se colocaron 40 nuevos ápices. En el mes de abril se colocó una segunda trenza para cada especie, con 20 ápices en cada una. Puesto que el análisis de LSD realizado demostró que en los meses en que las dos trenzas de cada especie se solapaban no había diferencias significativas entre ellas, se consideraron conjuntamente. Para obtener los resultados sólo se tuvieron en cuenta los ápices que llegaron al final del ciclo (22 en *F. antipyretica* y 18 en *F. squamosa*).

En ambas especies, y con una periodicidad mensual, se medía la longitud del eje principal de cada ápice, el número de ramificaciones por ápice y la longitud de cada una de ellas. Posteriormente se calculaba la longitud total mensual como la suma de la longitud del eje principal y de las ramificaciones. La tasa de crecimiento (T) se ha calculado siguiendo a Kelly & Whitton (1987): $T \text{ (cm} \cdot \text{mes}^{-1}) = (L_t - L_{t-1}) \times (30/t)$, donde:

L_t = longitud total en el momento del muestreo

L_{t-1} = longitud total en el muestreo anterior

t = número de días sin realizar medidas

Simultáneamente a las medidas de crecimiento, se recolectaba agua de los arroyos y se analizaban las siguientes variables por triplicado: pH, temperatura, conductividad, velocidad del agua, caudal, así como las concentraciones de oxígeno disuelto, Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ , K^+ , SO_4^{2-} , PO_4^{3-} , Cl^- , NO_3^- , NO_2^- , NH_4^+ , CO_3^{2-} , HCO_3^- , materia orgánica y sólidos en suspensión (ver métodos de análisis en Beaucourt, 2000).

Todos los datos obtenidos fueron procesados en hojas de cálculo (Excel 7.0), y los análisis estadísticos se realizaron mediante este mismo programa o mediante SPSS 6.1.2 para Windows. Si los datos cumplían los requisitos de normalidad y homoscedasticidad (comprobados, respectivamente, con los tests de Shapiro-Wilks y de Levene), las comparaciones entre ellos se hacían mediante análisis de varianza (ANOVA), seguidos de una prueba de mínimas diferencias significativas (LSD). Cuando esto no sucedía, se transformaban los datos (logaritmo, raíz cuadrada), y si seguían sin cumplirse las condiciones necesarias para realizar ANOVAs, se ejecutaban pruebas no paramétricas: H de Kruskal-Wallis para comparaciones múltiples y T de Wilcoxon para comparaciones emparejadas. También se hicieron regresiones lineales de los datos de crecimiento acumulado, y se calcularon correlaciones de Pearson entre las variables de crecimiento de los briófitos y las fisicoquímicas del agua.

RESULTADOS

En la Fig. 1 se representa la tasa de crecimiento mensual y el crecimiento acumulado durante el período de estudio para *Fontinalis antipyretica* y *F. squamosa*. Las tasas de crecimiento mensual en *F. antipyretica* variaban entre 1.3 y 2.8 cm·mes⁻¹, y eran significativamente mayores ($P < 0.001$) que los 0.2 y 1.3 cm·mes⁻¹ de *F. squamosa*. El crecimiento acumulado de esta especie durante los nueve meses estudiados fue de 6.6 cm, mientras que en ese periodo *F. antipyretica* creció casi tres veces más (18.2 cm). Esta especie creció 22.8 cm en todo el año. En ambas especies, las mayores tasas de crecimiento se daban en septiembre y octubre, mientras que los valores más bajos se registraban en periodos diferentes: en *F. antipyretica*, en julio-agosto, en noviembre y al comienzo del periodo de medida (diciembre-enero), y en *F. squamosa* en julio y en el periodo inicial de medida (marzo-mayo). El crecimiento acumulado de ambas especies se ajustaba significativamente a ecuaciones lineales (en *F. antipyretica*, $R^2 = 0.996$, $P < 0.001$, y en *F. squamosa*, $R^2 = 0.969$, $P < 0.001$).

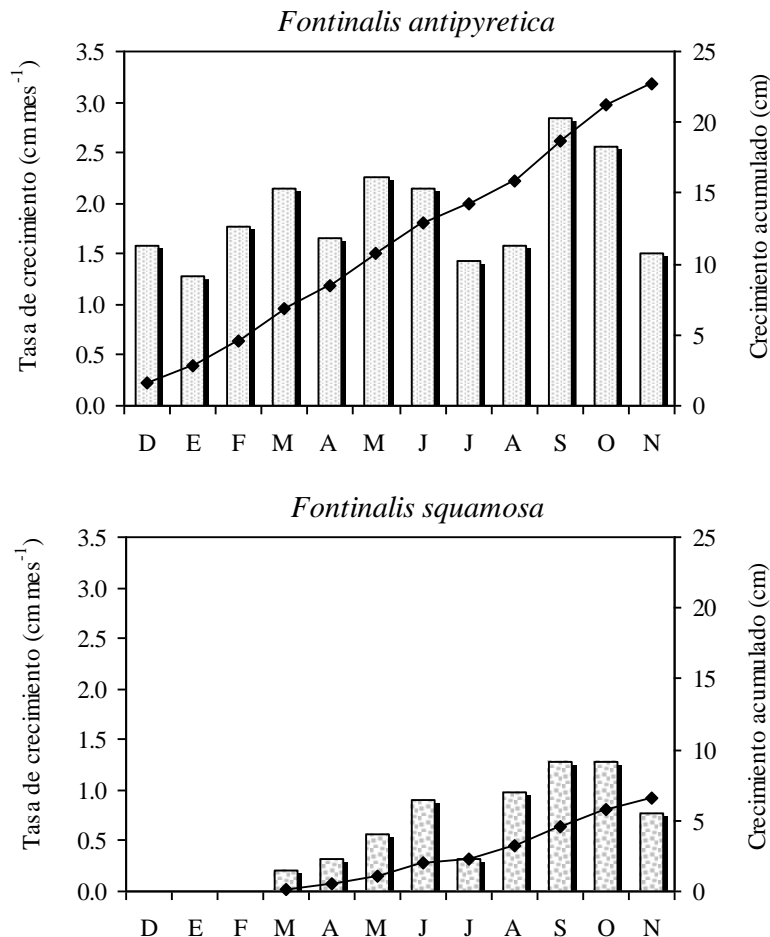


FIGURA 1. Tasa de crecimiento mensual (barras) y crecimiento acumulado (líneas) durante el período de estudio (diciembre 1996–noviembre 1997) para *Fontinalis antipyretica* y *F. squamosa*. El dispositivo de medida de crecimiento en la segunda especie se perdió completamente en febrero y, en consecuencia, se han eliminado los datos del periodo diciembre-febrero.

Apenas había correlaciones entre las variables de crecimiento y las características fisicoquímicas del agua. En *F. antipyretica*, tan sólo existía una correlación negativa ($P < 0.01$) entre la tasa de crecimiento mensual y la velocidad del agua. En *F. squamosa*, aunque la relación entre ambos parámetros también era negativa, no era estadísticamente significativa, posiblemente debido a que en esta especie el número de datos era menor. Por último, resulta destacable que existía una correlación positiva ($P < 0.001$) entre la tasa de crecimiento mensual y el número de ramificaciones producidas por los briófitos.

DISCUSIÓN

Las tasas de crecimiento encontradas están dentro del amplio rango señalado para diversos briófitos acuáticos: *Rhynchostegium riparioides* de ríos ($3.3-7.3 \text{ cm}\cdot\text{año}^{-1}$: Kelly & Whitton, 1987), *Fontinalis neomexicana* de ríos (2.1 cm en 32 días: Finlay & Bowden, 1994), *Drepanocladus exannulatus* de lagos (en torno a $23 \text{ cm}\cdot\text{año}^{-1}$: Riis & Sand-Jensen, 1997), y diversas especies de *Fontinalis* en laboratorio ($1.0-42.0 \text{ cm}\cdot\text{año}^{-1}$, en función de la especie y la velocidad del agua, para el rango de temperaturas –entre 2 y 9°C – halladas en nuestro estudio: Glime, 1987b). No obstante, nuestras tasas son muy inferiores a las más altas citadas en este último estudio, y a las obtenidas para *Fontinalis duriaei* en ríos en condiciones naturales (40.5 cm en 9 meses: Glime, 1987a). La variedad de los datos bibliográficos parece derivarse de dos factores: la especie y el hábitat considerados. La variedad debida a la especie está puesta de manifiesto en el trabajo de Glime (1987b), realizado bajo condiciones controladas y comunes a las seis especies de *Fontinalis* utilizadas. En nuestro caso, el mayor crecimiento de *F. antipyretica* con respecto a *F. squamosa* parece deberse también a diferencias genéticas entre ambas especies, ya que las condiciones ecológicas de los arroyos de procedencia eran muy similares. Además, la primera especie también mostraba mayores tasas de fotosíntesis y respiración, mayores concentraciones de clorofila y de elementos minerales esenciales como N y P, y mayores vitalidad fisiológica y capacidad de fotoprotección deducidas de las variables de fluorescencia de clorofilas (Beaucourt, 2000). Estos hechos podrían tener relación con la mayor amplitud de nicho ecológico de *F. antipyretica* con respecto a *F. squamosa* (Martínez Abaigar & Núñez Olivera, 1991).

El crecimiento acumulado en las dos especies estudiadas es de tipo lineal, en concordancia con las observaciones de Glime (1987a) en *Fontinalis duriaei* Schimp. y de Bates (1993) en *Pallavicinia lyellii* (Hook.) Carruth. y *Pellia epiphylla* (L.) Corda de arroyos. Por lo tanto, no existe ninguna época en el año en que se pare completamente ese crecimiento, como ocurre por ejemplo en *Sphagnum papillosum* Lindb. de turberas (Gaberscik & Martincic, 1987). Sin embargo, la variación que hemos encontrado en la tasa de crecimiento en los distintos meses del año sugiere que dicha tasa está también determinada por factores ambientales. En este sentido, los datos referidos a *F. squamosa* parecen insuficientes para discutir los factores limitantes del crecimiento a lo largo del año, por lo que se considerarán únicamente los datos de *F. antipyretica*.

El claro descenso de crecimiento observado en julio y agosto se podría atribuir, en principio, al aumento en la temperatura del agua, que en esos meses alcanzó los valores

más altos del ciclo anual (9.1 y 8.1° C, respectivamente). Sin embargo, el efecto negativo de la temperatura en diversos *Fontinalis* comienza a manifestarse sólo por encima de 15° C (Glime, 1982, 1987a y b; Glime & Raeymaekers, 1987), e incluso Kelly & Whitton (1987) encontraron una correlación positiva entre el crecimiento de *Rhynchostegium riparioides* (Hedw.) Cardot y la temperatura del agua, en un rango de esta variable similar al hallado por nosotros en el arroyo de Senestillos. Además, en septiembre se produjo un notable crecimiento y la temperatura del agua apenas se diferenciaba de la de agosto (7.9 frente a 8.1° C). Por todo ello, el descenso estival del crecimiento parece estar causado por otros factores ambientales. Uno de ellos podría ser la irradiación excesiva, como se ha señalado en *Sphagnum* (Clymo & Hayward, 1982; Murray et al., 1993), dado que la especie se desarrollaba en un claro de hayedo, expuesta directamente al sol.

El menor crecimiento observado durante diciembre y enero podría deberse a la pérdida de biomasa por un efecto abrasivo de la corriente, ya que es en esa época cuando se registran las mayores velocidades de agua (0.98 y 1.02 m·s⁻¹), y además se ha encontrado una correlación negativa del crecimiento con esta variable. Glime (1987b) encontró un aumento del crecimiento en diversos *Fontinalis* cuando se cultivaban en agua corriente frente a los cultivados en agua estancada, pero hay que considerar que la velocidad del agua utilizada por esta autora era de sólo 0.5 m·s⁻¹, y que los ápices aislados resultan más sensibles a la rotura que las masas naturales. Otro factor que debería tenerse en cuenta es la temperatura excesivamente fría (1.5-3.3° C en diciembre-enero), ya que Glime (1987b) comprobó que varios *Fontinalis* reducían drásticamente su crecimiento al pasar de 5 a 1° C, y Kelly & Whitton (1987) achacaron al frío la disminución del crecimiento de *Rhynchostegium riparioides* en invierno. Por último, un tercer factor sería el estrés inicial de aclimatación sufrido por los ápices del musgo colocados en el dispositivo experimental.

Las dos épocas del año con mayor tasa de crecimiento son primavera y, especialmente, el principio del otoño. Esto coincide con lo descrito para *Rhynchostegium riparioides* (Kelly & Whitton, 1987), aunque en esta especie el crecimiento era mayor en primavera que en otoño. En todo caso, en ambas estaciones se encuentran valores moderados de temperatura y velocidad del agua, por lo que la adecuada interacción de factores ambientales parece favorecer el crecimiento. Además, la planta ya habría superado el estrés inicial de aclimatación.

En relación con los factores ambientales que determinan el crecimiento, deberían tenerse en cuenta también los factores microambientales y aquellos que no siguen un patrón estacional de variación, pero que pueden ocasionar puntualmente un estrés o perturbación de carácter grave. Por ejemplo, la disminución de crecimiento en julio podría relacionarse con el notable aumento de los sólidos en suspensión (hasta 7.0 mg·l⁻¹, cuando en el resto del año los valores alcanzados variaban entre 0.3 y 4.7) y los consiguientes daños por abrasión. Los cambios puntuales de los factores ambientales podrían ser cruciales para el crecimiento de los briófitos en unos ecosistemas tan variables como los arroyos de montaña, pero resulta muy difícil detectar dichos cambios a menos que la frecuencia del muestreo sea muy alta.

Por último, es preciso referirse a los problemas metodológicos que plantea la medida del crecimiento en briófitos acuáticos de arroyos de montaña. Nuestro método ofrece una serie de ventajas con respecto a otras técnicas utilizadas en estos medios. Por un lado, se adapta al sentido de la corriente y ofrece menor resistencia al flujo de agua que la utilización de tiras de velcro (Glime, 1984, 1987a y b). Además, el trenzado de nylon es un soporte inerte y no tóxico para la planta, ya que por ejemplo se ha descrito que el contacto con equipos metálicos, como redes de alambre, puede inhibir el crecimiento (Russell, 1988a). A pesar de estas ventajas, no se ha podido evitar la pérdida de material briofítico, bien por rotura y arrastre por la corriente y los sólidos en suspensión, o bien por factores imprevisibles que pueden causar la pérdida total del dispositivo de medida. De este modo, tan sólo un 30% de los ápices iniciales de ambos *Fontinalis* resistieron hasta el final del periodo de estudio (descontando los perdidos completamente, junto con el dispositivo de medida, en *F. squamosa*). Aunque las medidas realizadas son notablemente concordantes con las descritas en la bibliografía, la pérdida de material relativiza los resultados obtenidos, puesto que el crecimiento analizado es el que ocurre *realmente* en condiciones naturales. Este crecimiento *real* es probablemente inferior a la capacidad máxima de crecimiento *fisiológico*, que debería obtenerse en condiciones controladas o en localizaciones naturales libres de procesos de pérdida de material. Otro problema metodológico es la posible inadecuación de estimar el crecimiento de briófitos basándose en la longitud, variable que no siempre está correlacionada con la producción de materia seca (Clymo, 1970; Rincón & Grime, 1989). No obstante, la medida de longitud como variable de crecimiento sigue siendo la más utilizada en briófitos, ya que se trata de una medida no destructiva y relativamente cómoda de obtener.

AGRADECIMIENTOS

A la Comisión Interministerial de Ciencia y Tecnología (proyectos AMB95-0468 y PB98-0202), por la financiación de este trabajo.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BAIN, J.T. & M.C.F. PROCTOR (1980) The requirement of aquatic bryophytes for free CO₂ as an inorganic carbon source: some experimental evidence. *New Phytol.* 86: 393-400.
- BATES, J.W. (1993) Comparative growth patterns of the thalloid liverworts *Pallavicinia lyellii* and *Pellia epiphylla* at Silwood Park, Southern England. *J. Bryol.* 17: 439-445.
- BEAUCOURT, N. (2000) *Ecofisiología de la producción en briófitos acuáticos*. Tesis Doctoral, Universidad de La Rioja.
- BOWDEN, W.B., J.C. FINLAY & P.E. MALONEY (1994) Long-term effects of PO₄ fertilization on the distribution of bryophytes in an arctic river. *Freshwater Biol.* 32: 445-454.
- CLYMO, R.S. (1970) The growth of *Sphagnum*: methods of measurement. *J. Ecol.* 58: 13-49.
- CLYMO, R.S. & P.M. HAYWARD (1982) The ecology of *Sphagnum*. In: SMITH, A.J.E. (ed.): *Bryophyte Ecology*: 229-289. Chapman & Hall, London.
- DAVEY, M.C. & P. ROTHERY (1997) Interspecific variation in respiratory and photosynthetic parameters in Antarctic bryophytes. *New Phytol.* 137: 231-240.
- DAWSON, F.H. (1973) Notes on the production of stream bryophytes in the High Pyrenees (France). *Ann. Limnol.* 9: 231-240.

- FINLAY, J.C. & W.B. BOWDEN (1994) Controls on production of bryophytes in an arctic tundra stream. *Freshwater Biol.* 32: 455-466.
- GABERSCIK, A. & A. MARTINCIC (1987) Seasonal dynamics of net photosynthesis and productivity of *Sphagnum papillosum*. *Lindbergia* 13: 105-110.
- GLIME, J.M. (1982) Response of *Fontinalis hypnoides* to seasonal temperature variations. *J. Hattori Bot. Lab.* 53: 181-193.
- GLIME, J.M. (1984) Physio-ecological factors relating to reproduction and phenology in *Fontinalis dalecarlica*. *Bryologist* 87: 17-23.
- GLIME, J.M. (1987a) Growth model for *Fontinalis duriaei* based on temperature and flow conditions. *J. Hattori Bot. Lab.* 62: 101-109.
- GLIME, J.M. (1987b) Phytogeographic implications of a *Fontinalis* (Fontinalaceae) growth model based on temperature and flow conditions for six species. *Mem. N. Y. Bot. Garden* 45: 154-170.
- GLIME, J.M. & G. RAEYMAEKERS (1987) Temperature effects on branch and rhizoid production in six species of *Fontinalis*. *J. Bryol.* 14: 779-790.
- KELLY, M.G. & B.A. WHITTON (1987) Growth rate of the aquatic moss *Rhynchostegium riparioides* in Northern England. *Freshwater Biol.* 18: 461-468.
- MABERLY, S.C. (1985a) Photosynthesis by *Fontinalis antipyretica* I. Interaction between photon irradiance, concentration of carbon dioxide and temperature. *New Phytol.* 100: 127-140.
- MABERLY, S.C. (1985b) Photosynthesis by *Fontinalis antipyretica* II. Assessment of environmental factors limiting photosynthesis and production. *New Phytol.* 100: 141-155.
- MARTÍNEZ ABAIGAR, J. & E. NÚÑEZ OLIVERA (1991) *Briófitos acuáticos del río Iregua (La Rioja). Estudio florístico, ecológico y ecofisiológico. Respuestas a la contaminación orgánica.* Instituto de Estudios Riojanos, Logroño.
- MURRAY, K. J., J.D. TENHUNEN & R.S. NOWAK (1993) Photoinhibition as a control on photosynthesis and production of *Sphagnum* mosses. *Oecologia* 96: 200-207.
- PRIDDLE, J. (1980a) The production ecology of benthic plants in some Antarctic lakes I. *In situ* production studies. *J. Ecol.* 68: 141-153.
- PRIDDLE, J. (1980b) The production ecology of benthic plants in some Antarctic lakes II. Laboratory physiology studies. *J. Ecol.* 68: 155-166.
- RIIS, T. & K. SAND-JENSEN (1997) Growth reconstruction and photosynthesis of aquatic mosses: influence of light, temperature and carbon dioxide at depth. *J. Ecol.* 85: 359-372.
- RINCÓN, E. & J.P. GRIME (1989) An analysis of seasonal patterns of bryophyte growth in a natural habitat. *J. Ecol.* 77: 447-455.
- RUSSELL, S. (1988a) Measurement of bryophyte growth 1. Biomass (harvest) techniques. In: GLIME, J.M. (ed.): *Methods in Bryology*. 249-257. The Hattori Botanical Laboratory, Nichinan.
- RUSSELL, S. (1988b) Measurement of bryophyte growth 2. Gas exchange techniques. In: GLIME, J.M. (ed.): *Methods in Bryology*. 259-273. The Hattori Botanical Laboratory, Nichinan.