

# Formas de vida y rasgos reproductivos de los musgos en el Concejo de Proaza, Asturias (España)

Valentina Toledo Bruzual<sup>1\*</sup> & Eduardo Cires Rodríguez<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Universidad Católica Andrés Bello, UPEL- Instituto Pedagógico de Caracas, Centro de Investigación en Ciencias Naturales “Manuel Ángel Sponga” (CICNAT), 1020-Caracas, Venezuela.

<sup>2</sup> Universidad de Oviedo, Departamento de Biología de Organismos y Sistemas / Instituto de Recursos Naturales y Ordenación del Territorio (INDUROT), 33007-Oviedo, Principado de Asturias, España.

\*Autor para correspondencia: [vtoledob@ucab.edu.ve](mailto:vtoledob@ucab.edu.ve)

**Recibido:** 12 diciembre 2025. **Aceptado:** 6 abril 2026. **Publicado:** 22 abril 2026

**Editado por:** Marta Recio Criado

## Resumen

El objetivo de la investigación es explorar la asociación entre la morfología funcional de los musgos expresadas a través de sus formas de vida, y sus rasgos reproductivos, bajo diferentes niveles de tolerancia hídrica. Esto se realizó con el propósito de elucidar los patrones de distribución y coexistencia de especies en senderos forestales, Concejo de Proaza, Asturias. Se muestrearon un total de 78 especies. Se analizó la asociación entre la tolerancia hídrica y rasgos reproductivos: el sistema sexual (dioico vs. monoico) y el tipo de reproducción (sexual y asexual), en una tabla de contingencia de 3x2. Se optó por la prueba exacta de Fisher, con un *p*-valor estimado a través de una simulación de Monte Carlo. Los resultados indican que los musgos exhiben importantes adaptaciones. Las formas de vida tolerantes a la desecación, como céspedes y cojines (62,8%), predominan al optimizar la retención de agua por capilaridad externa, lo que les permite colonizar hábitats expuestos. En contraste, las formas vulnerables como los abanicos (6,4%) se restringen a ambientes húmedos y sombríos. Reproductivamente, el sistema dioico es mayoritario (80%), lo que favorece la diversidad genética mediante la fecundación cruzada. La reproducción sexual resulta clave para la colonización y dispersión de estas especies. Los patrones de distribución reflejan un mosaico de microhábitats que imponen presiones selectivas. El resultado, una segregación de estrategias reproductivas y morfológicas que explican, en conjunto, la diversidad y ecología de los musgos en la región.

**Palabras clave:** Adaptaciones, dioico, esporófito, mosaico de microhábitats.

## Abstract

### *Life forms and reproductive traits of mosses in the Proaza municipality, Asturias (Spain)*

*The aim of this research is to explore the association between the functional morphology of mosses, expressed through their life forms, and their reproductive traits under different levels of water tolerance. This is done to elucidate the distribution and coexistence patterns of species along forest trails in the*



*municipality of Proaza, Asturias. A total of 78 species were sampled. The association between water tolerance and reproductive traits—sexual system (dioecious vs. monoecious) and type of reproduction (sexual and asexual)—was analyzed in a 3x2 contingency table. Fisher's exact test was chosen, with a p-value estimated through a Monte Carlo simulation. The results indicate that mosses exhibit important adaptations. Desiccation-tolerant life forms, such as lawns and cushions (62.8%), predominate by optimizing water retention through external capillary action, allowing them to colonize exposed habitats. In contrast, vulnerable forms such as fans (6.4%) are restricted to damp and shady environments. Reproductively, the dioecious system is predominant (80%), which favors genetic diversity through cross-fertilization. Sexual reproduction is key for the colonization and dispersal of these species. Distribution patterns reflect a mosaic of microhabitats that impose selective pressures. The result is a segregation of reproductive and morphological strategies that, together, explain the diversity and ecology of mosses in the region.*

**Keywords:** Adaptations, dioecious, sporophyte, microhabitat mosaic.

## Introducción

En el ciclo de vida de los briófitos, el esporófito se caracteriza por ser una estructura no ramificada que sustenta un único esporangio o cápsula, donde se originan las esporas. De acuerdo con la obra general de Goffinet & Shaw (2009), la germinación de estas esporas da lugar a un protonema que posteriormente desarrolla yemas gametóforas, estableciendo la fase dominante del organismo. No obstante, el éxito biológico de estas plantas depende de un equilibrio energético crítico entre la inversión en reproducción y el crecimiento vegetativo, el cual está regulado por factores ambientales limitantes como la luz y la disponibilidad hídrica.

Bajo esta premisa, la arquitectura de los briófitos, definida como formas de vida, es determinante para la retención hídrica y la tolerancia lumínica. El estudio sistemático de estos rasgos comenzó con Gimingham & Birse (1957) y refinado posteriormente por Mägdefrau (1982), quien estableció categorías funcionales que relacionan la morfología con el balance de humedad, tales como, anuales, céspedes, cojines, los tapices, las tramas, abanicos, entre otra. Más adelante, Bates (1998) consolidó estos postulados al subrayar cómo estas arquitecturas optimizan la captación de luz y gestionar el estrés hídrico en diferentes microhábitats. Complementariamente, la plasticidad en los rasgos reproductivos (sexual vs asexual) y la distribución de los sistemas sexuales (monoecia vs. dioecia), influye directamente en la capacidad de colonización y mantenimiento poblacional (Newton & Mishler, 1994; Martins *et al.*, 2025).

Por consiguiente, la interacción entre las formas de vida y los rasgos reproductivos se considera hoy un predictor crítico del riesgo de extinción ante el cambio ambiental (Calleja *et al.*, 2022). En el Concejo de Proaza (Asturias), investigaciones recientes han documentado una notable diversidad de musgos en sus ecosistemas forestales; específicamente Toledo & Cires (2024,2025) resaltaron la riqueza taxonómica de la zona y su vinculación con variables como la topografía y el sustrato. A pesar de estos avances, persiste un vacío de información sobre la interacción de estos rasgos en los senderos de las Altas Montañas Cantábricas.

En consecuencia, la presente investigación tiene como objetivo evaluar la asociación funcional entre las formas de vida y los rasgos reproductivos de las comunidades de musgos en Proaza. Se contrastan las hipótesis de independencia versus asociación, planteando que la tolerancia hídrica - derivada de la forma de vida - está significativamente relacionada con el sistema sexual y el tipo de reproducción, asumiendo que la distribución de estos rasgos no es uniforme entre los niveles de tolerancia.

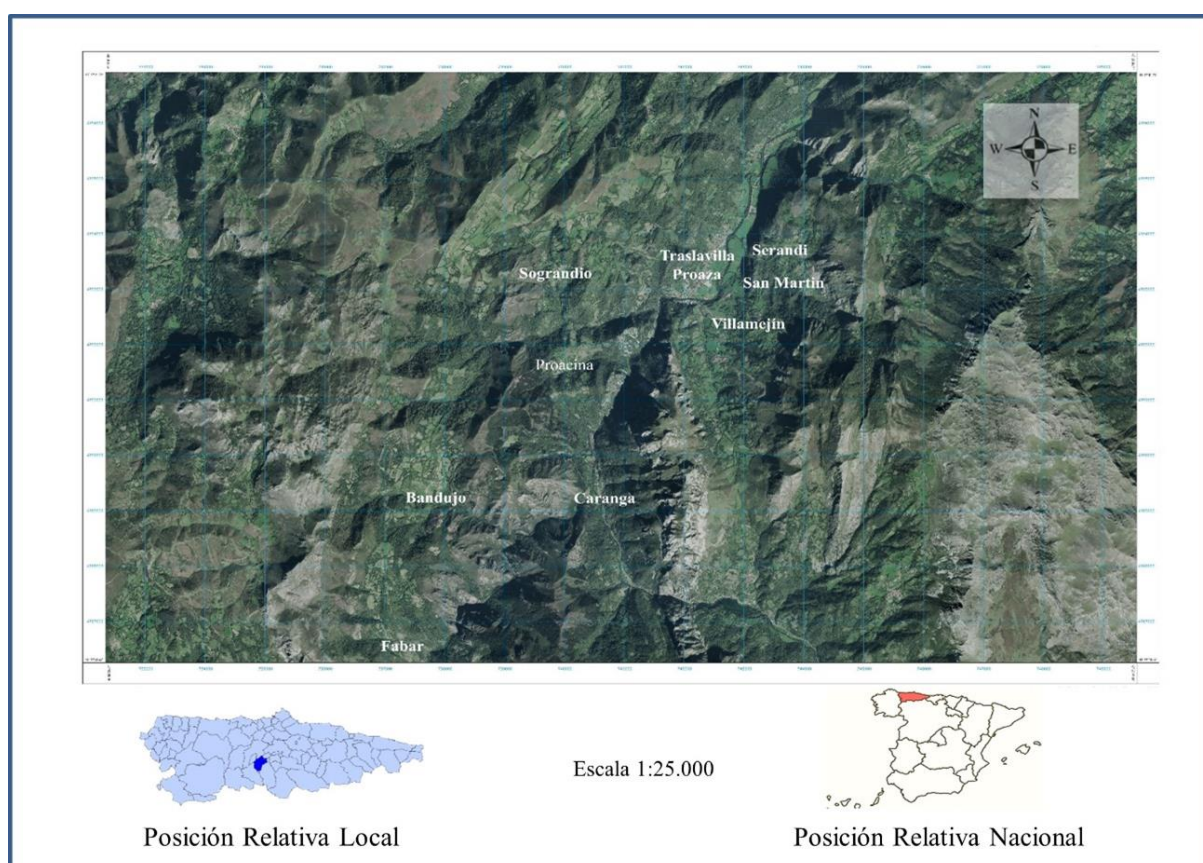
## Metodología

### Área de estudio

Asturias se encuentra en el noroeste de la península Ibérica, limitando al norte con el mar Cantábrico. Su geografía es marcadamente montañosa, dominada por la Cordillera Cantábrica que recorre de este a

oeste. Esta orografía crea un relieve accidentado con valles profundos y laderas empinadas que descienden hasta el mar. El clima de la región es oceánico, influenciado por el Atlántico (Marín & Naves, 2018). El estudio se focaliza en el Concejo de Proaza, un claro ejemplo de las características geográficas y bioclimáticas de Asturias. Ubicado en el centro-sur de la región, Proaza es atravesado por el río Trubia, que ha esculpido el Desfiladero de las Xanas. Se localiza a 43°10'04" y 43°17'10" Norte y 5°59'- 6°06' Oeste, (Figura 1). El clima de Proaza es (Cfb) según Köppen (Strahler, 1977). Se distingue por temperaturas moderadas durante todo el año, con veranos suaves e inviernos templados, y precipitaciones abundantes y bien distribuidas, sin estación seca definida. La cercanía al Atlántico y la orografía montañosa, favorecen la persistencia de la humedad, a menudo manifestada en nieblas y rocío, especialmente en los valles y laderas orientadas hacia el norte (García, 1998).

En cuanto a la vegetación, en ciertos enclaves, los bosques de robles (*Quercus robur* L.) se observan en las zonas de umbría, seguidos por los de castaño (*Castanea sativa* Mill.) en cotas inferiores. En las vertientes más soleadas, por debajo de los 500 m, predominan las formaciones de encinas (*Quercus ilex* L.) (Díaz, 2015). A lo largo de las orillas del río Trubia y sus afluentes, los alisos (*Alnus lusitanica* Vít, Douda & Mandák), fresnos (*Fraxinus excelsior* L.), salgueros (*Salix* spp.), sauces y olmos conforman bosques de galería (García, 1998).



**Figura 1.** Localización de los senderos forestales en el área de Proaza.  
**Figure 1.** Location of forest trails in the Proaza area.

### Puntos de muestreo y caracteres estudiados

Se tomaron muestras de musgos en 10 senderos forestales entre los meses de abril a septiembre de 2022. El muestreo fue aleatorio estratificado (Matteucci & Colma, 1982). Se realizaron 100 levantamientos y para cada especie se obtuvieron coordenadas geográficas y hábitat. La caracterización morfológica de

las briofitas se fundamentó estrictamente en el sistema de formas de vida de Mägdefrau (1982). Se utilizó espátula para el desprendimiento de las especies, se trasladaron en bolsa de papel, debidamente identificadas y rotuladas.

El proceso de determinación de especies de musgos se basó en la investigación de Toledo & Cires (2024) (Anexo).

Las especies se clasificaron en función de sus sistemas sexuales (monoico y dioico) y de acuerdo con la literatura especializada (Guerra *et al.*, 2006-2018; Casas *et al.*, 2020). Igualmente, tanto para los casos anteriores, como el tipo de reproducción de cada especie (sexual y asexual), se completó con la búsqueda adicional en herbarios extranjeros a través de bases de datos (Hill *et al.*, 2007; Flora of North America Editorial Committee [FNA], 2007-2014; World Flora Online [WFO], 2024).

### **Análisis estadístico**

Se comparó la dispersión y variabilidad de los rasgos reproductivos de las especies de musgos en 10 localidades en el Concejo de Proaza de diagramas de caja y bigotes, reagrupadas en seis ejes locales según Toledo & Cires (2025). Para analizar la asociación entre la tolerancia hídrica y rasgos reproductivos tales como: el sistema sexual (dioico vs monoico) y el tipo de reproducción (sexual y asexual), se elaboró una tabla de contingencia de 3x2. Dada la presencia de frecuencias esperadas bajas, se optó por la prueba exacta de Fisher, con un  $p$ -valor estimado a través de una simulación de Monte Carlo (10.000 muestras). Se usó los residuos estandarizados corregidos para examinar los patrones de asociación en cada tabla, siendo válido, incluso si no se utiliza la prueba de independencia de Chi-cuadrado (Agresti, 2013). Los datos se analizaron utilizando IBM (2019), SPSS statistics (versión 26).

### **Resultados**

El análisis de los resultados obtenidos revela una clara dominancia del sistema dioico (80,8%) y de la reproducción sexual (73,1%) entre las 78 especies de musgos estudiadas. Además, más de la mitad de las especies dioicas (58%) y la mayoría de las especies monoicas (14%) producen esporofitos, lo que subraya la importancia de la reproducción sexual en la supervivencia de estas poblaciones.

Con respecto a la reproducción asexual, esta se manifiesta en el 26,9% de las especies y se presenta con mayor frecuencia en musgos dioicos (21%) en comparación con los monoicos (5%). Estos hallazgos sugieren una asociación funcional entre el sistema y tipo de reproducción, donde dioecia no limita la formación de propágulos. Se identificaron dos especies con producción de tubérculos rizoidales, dos que desarrollan gemas, una que se reproduce por fragmentos, una con ramitas caducas, y dos mediante hojas y ramas.

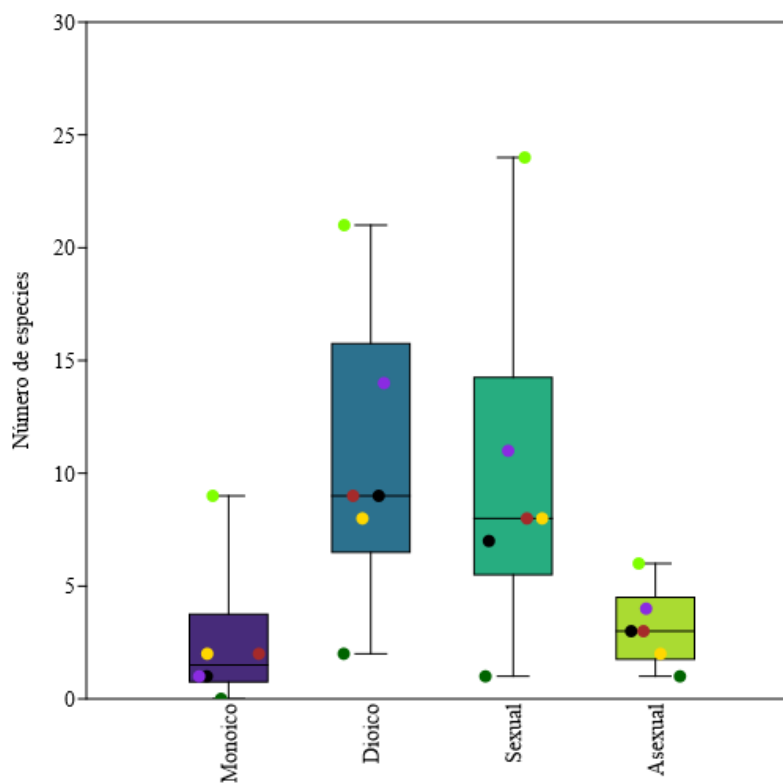
Los datos evidencian un rango de distribución mayor y con sesgo asimétrico positivo en especies dioicas comparado con las monoicas, mientras que la reproducción asexual presenta una distribución simétrica (Figura 2). A nivel local, la dispersión de datos es similar entre grupos dioicos y sexuales. Los ejes de Bandujo y Fabar-Sograndio-Caranga muestran menor dispersión (cerca de la mediana), en contraste con la mayor variabilidad en San Martín-Villamejín y los extremos observados en Proaza (máximo) y Proacina (mínimo).

Respecto a la tolerancia hídrica, predominan las formas de vida tolerantes (62,8%), seguidas de las intermedias (30%) y vulnerables (6,4%). Las especies tolerantes se concentran en el valle de Proaza y zonas elevadas, las intermedias en Traslavilla-Serandi y San Martín-Villamejín, y las vulnerables se restringen a proximidades de arroyos.

Por otro lado, la simulación de Monte Carlo confirmó una asociación significativa entre la tolerancia hídrica y el sistema sexual en los musgos ( $p= 0,023$ ), Tabla 1. El análisis de residuos corregidos (Tabla 2), indica que el sistema monoico se asocia positivamente con la alta tolerancia, lo cual resulta ventajoso en hábitats secos para la fecundación, mientras que la dioecia predomina en la tolerancia intermedia, favoreciendo la diversidad genética. En la categoría vulnerable, los recuentos observados en este grupo no se desvían significativamente de los esperados, lo que sugiere que no contribuyen de manera relevante a la asociación global interpretada. Los resultados indican que la ecología de la tolerancia hídrica y la

biología reproductiva de los musgos no son independientes. La existencia de esta asociación podría ser el resultado de presiones selectivas, donde diferentes sistemas reproductivos confiere ventajas adaptativas a la disponibilidad hídrica de hábitats.

Asimismo, existe una asociación altamente significativa entre la tolerancia hídrica y el tipo de reproducción ( $p= 0,000$ ), Tabla 3. Las especies vulnerables se asocian fuertemente a la reproducción asexual como estrategia de evitación de riesgos y mantenimiento del genotipo. Por el contrario, la tolerancia intermedia favorece la reproducción sexual y la dispersión. El fuerte residuo positivo en este grupo (Tabla 4) apunta que, para estas especies, los beneficios como la diversidad genética y la capacidad de las esporas para dispersarse y colonizar nuevos hábitats, superan el riesgo de una disponibilidad de agua fluctuante. Las especies tolerantes muestran una distribución flexible (no desviada del azar), sugiriendo una adaptación mediante el uso indistinto de ambos mecanismos reproductivos según las condiciones ambientales.



**Figura 2.** Dispersión y variabilidad del número de especies monoicas, dioicas, sexuales y asexuales en seis ejes locales en el Concejo de Proaza. Punto negro: Fabar-Sograndio-Caranga. Punto marrón: Traslavilla-Serandi. Punto violeta: San Martín-Villamejín. Punto verde claro: Valle. Punto amarillo: Bandujo. Punto verde oscuro: Proacina.

**Figure 2.** Box and whisker plot of monoecious, dioecious, sexual, and asexual species along six local axes in the Proaza municipality. Black dot: Fabar-Sograndio-Caranga. Brown dot: Traslavilla-Serandi. Purple dot: San Martín-Villamejín. Light green dot: Valle. Yellow dot: Bandujo. Dark green dot: Proacina.

**Tabla 1.** Simulación de Monte Carlo para la prueba exacta de Fisher entre las variables tolerancia hídrica y sistema sexual de los musgos.

**Table 1.** Monte Carlo simulation for Fisher's exact test between the variables water tolerance and sexual system of mosses.

#### Pruebas de chi-cuadrado

	Valor	df	Significación asintótica (bilateral)	Significación	Sig. Monte Carlo (bilateral)	
					Intervalo de confianza al 95%	
					Límite inferior	Límite superior
Chi-cuadrado de Pearson	7,449 <sup>a</sup>	2	0,024	0,023 <sup>b</sup>	0,020	0,026
Razón de verosimilitud	9,426	2	0,009	0,014 <sup>b</sup>	0,011	0,016
Prueba exacta de Fisher	6,919			0,023 <sup>b</sup>	0,020	0,026
N de casos válidos	78					

a. 3 casillas (50,0%) han esperado un recuento menor que 5. El recuento mínimo esperado es 0,96.

b. Se basa en 10000 tablas de muestras con una semilla de inicio 1314643744.

**Tabla 2.** Tabla cruzada de recuentos observados, esperados y residuo corregido de musgos por tolerancia hídrica y sistema sexual.

**Table 2.** Cross-tabulation of observed, expected and corrected residue counts of mosses by water tolerance and sexual system.

Tolerancia hídrica	Sistema sexual	Recuento observado	Recuento esperado	Residuo corregido
Tolerante	Dioico	35	39,6	-2,7
	Monoico	14	9,4	2,7
Intermedia	Dioico	23	19,4	2,3
	Monoico	1	4,6	-2,3
Vulnerable	Dioico	5	4,0	1,1
	Monoico	0	1,0	-1,1
Total		78	78,0	

**Tabla 3.** Simulación de Monte Carlo para la prueba exacta de Fisher entre las variables tolerancia hídrica y tipo de reproducción de los musgos.

**Table 3.** Monte Carlo simulation for Fisher's exact test between the variables water tolerance and type of mosses reproduction.

#### Pruebas de chi-cuadrado

	Valor	df	Significación asintótica (bilateral)	Sig. Monte Carlo (bilateral)		
				Significación	Intervalo de confianza al 95%	
				Límite inferior	Límite superior	
Chi-cuadrado de Pearson	17,855 <sup>a</sup>	2	0,000	0,000 <sup>b</sup>	0,000	0,001
Razón de verosimilitud	18,470	2	0,000	0,001 <sup>b</sup>	0,000	0,001
Prueba exacta de Fisher	15,827			0,000 <sup>b</sup>	0,000	0,001
N de casos válidos	78					

a. 2 casillas (33,3%) han esperado un recuento menor que 5. El recuento mínimo esperado es 1,35.

b. Se basa en 10000 tablas de muestras con una semilla de inicio 1502173562.

**Tabla 4.** Tabla cruzada de recuentos observados, esperados y residuo corregido de musgos por tolerancia hídrica y tipo de reproducción

**Table 4.** Cross-tabulation of observed, expected and corrected residue counts of mosses by water tolerance and type of reproduction.

Tolerancia hídrica	Tipo de Reproducción	Recuento observado	Recuento esperado	Residuo Corregido
Tolerante	Asexual	14	13,2	0,4
	Sexual	35	35,8	-0,4
Intermedia	Asexual	2	6,5	-2,5
	Sexual	22	17,5	2,5
Vulnerable	Asexual	5	1,3	3,8
	Sexual	0	3,7	-3,8
Total		78	78,0	

## Discusión

Los resultados revelan una interconexión ecológica entre formas de vida, tolerancia hídrica y rasgos reproductivos. La predominancia de formas tolerantes (62,8%) se alinea con teorías que ven las arquitecturas compactas como adaptaciones para optimizar la retención hídrica por capilaridad (Mägdefrau, 1982; Bates, 1998). Esto permite su supervivencia en zonas expuestas, lo que explica su alta representatividad en lugares como el valle de Proaza y zonas altas del sector de Caranga (Fabar, Sograndio y Bandujo). Así, morfologías como los cojines, reducen la exposición y evaporación manteniendo aire húmedo (Proctor, 2000).

En contraste, con formas de vida vulnerables, como los abanicos, las cuales constituyen el 6,4%, que, al carecer de control hídrico interno (Mägdefrau, 1982; Proctor *et al.*, 2007), son extremadamente frágiles a alteraciones del microhábitat (Hodgetts *et al.*, 2019), localizadas en los ejes de San Martín-Villamejín y Traslavilla-Serandi.

Igualmente, las especies de tolerancia intermedia (tapices y tramas) dependen de la retención en espacios capilares externos (Mägdefrau, 1982; Glime, 2017c). Su presencia en ejes como Traslavilla-Serandi, sugiere hábitats méxicos donde el estrés hídrico es moderado, pero no ausente.

Por otro lado, la estrategia hídrica condiciona la reproducción, dado que es un proceso acuático-dependiente para el movimiento de anterozoides (Wyatt, 1982; Ekwealor & Fisher, 2024) y la hidratación de propágulos asexuales (Glime, 2017a). Esta disponibilidad se ve favorecida localmente por hidrología - río Trubia, arroyos Las Fayas- y nieblas matinales en el valle de Proaza (García, 1998) o de ladera (Gil, 1993) en las áreas topográficamente deprimidas en los valles dispersos por las tierras altas entre Fabar, Bandujo y Sograndio.

En hábitats expuestos, la asociación de especies monoicas con alta tolerancia se explica porque los microclimas húmedos creados por cojines y céspedes cortos y altos maximizan la fecundación con mínima agua (Glime, 2017b). La falta de preferencia reproductiva en este grupo sugiere flexibilidad adaptativa (During, 1979), asegurando esporófitos bajo estrés. Esto contrasta con el riesgo global mencionado para especies monoicas (Gurlek *et al.*, 2024), demostrando que una característica de riesgo a gran escala puede ser ventajosa localmente.

En zonas méxicas o periódicamente secas, predomina el sistema dioico (80%) y la reproducción sexual donde los beneficios de la fecundación cruzada superan los riesgos del tránsito de gametos (Longton, 1997; Stark, 2002). Por el contrario, en hábitats vulnerables la asociación con la reproducción asexual sugiere presiones selectivas (During, 1996) para garantizar la persistencia local sin los altos costos energéticos sexuales (During, 1979; During & van Tooren, 1987). Estos resultados validan la utilidad de la forma de vida ante suministros transitorios de agua (Bates, 1998) y de Mägdefrau, aunque la relación con la reproducción es compleja y multifactorial (Boquete *et al.*, 2022). Finalmente, la heterogeneidad entre el valle de Proaza y sectores como Proacina confirma que el paisaje modela las comunidades de musgos.

Finalmente, esta investigación trasciende el ámbito descriptivo para posicionarse como un referente en la gestión de la biodiversidad en ecosistemas fragmentados (i.e., senderos forestales). Demuestra que la diversidad de musgos depende estrechamente de las variaciones a pequeña escala en estos paisajes. Esto implica que las políticas de conservación no solo deben enfocarse en grandes extensiones forestales, sino también, en la preservación de los gradientes de luz y humedad presentes en el mosaico de microhábitats de los senderos. En este sentido, para los gestores ambientales, el mantenimiento de senderos forestales con categorías variadas constituye una herramienta de bajo costo y de alto impacto para la biología de la conservación de musgos.

## Conclusiones

Los patrones de distribución observados en los seis ejes locales reflejan un mosaico de microhábitats que imponen presiones selectivas, resultando en una segregación de estrategias reproductivas y morfológicas que, en conjunto, explican la diversidad y ecología de los musgos en la región.

Con el fin de ampliar el conocimiento sobre la flora muscícola asturiana y profundizar en los factores que influyen en su reproducción, se sugiere llevar a cabo, estudios similares en diversas áreas ecológicas y geográficas de la región. A su vez, es recomendable incluir otras variables ambientales en un análisis multivariado para lograr comprensión más profunda del complejo de factores que impactan de forma diferenciada la aptitud reproductiva de los gametofitos masculinos y femeninos.

## Declaración de contribución de autorías CRediT

Conceptualización: VTB. Investigación VTB, ECR. Escritura-borrador original: VTB. Escritura-revisión y edición: VTB, ECR.

## Conflictos de interés

Los autores declaran no tener ningún conflicto de intereses.

## Declaración de uso de inteligencia artificial (IA)

Los autores declaran no haber utilizado IA para la generación de los contenidos de este manuscrito.

## Agradecimientos

Agradecemos al Herbario FCO del Departamento de Biología de Organismos y Sistemas (Universidad de Oviedo) y, en particular, al técnico Miguel A. Fernández Márquez por su asistencia y soporte en las labores de laboratorio y provisión de implementos necesarios para el desarrollo del estudio.

## Bibliografía

- Agresti, A. (2013). *Categorical Data Analysis* (3rd ed). John Wiley & Sons.
- Bates, J. (1998). Is 'life-form' a useful concept in bryophyte ecology? *Oikos*, 82, 223-237.
- Boquete, M., Varela, Z., Fernández, J., Calleja, J., Branquinho, I. & Viana, B. (2022). Current and historical factors drive variation of reproductive traits in unisexual mosses in Europe: A case study. *Journal of Systematics and Evolution*, 61(1), 213-226. <https://mnhn.hal.science/mnhn-04138960/document>.
- Calleja, J., Domènech, G., Sáez, L., Lara, F., Garilleti, R. & Albertos, B. (2022). Extinction risk of threatened and non-threatened mosses: Reproductive and ecological patterns. *Global Ecology and Conservation*, 38, e02254. <http://dx.doi.org/10.1016/j.gecco.2022.e02254>.
- Casas, C., Brugués, M., Cros, R. & Sérgio, C. (2020). *Handbook of mosses of the Iberian Peninsula and the Balearic Islands* (New ed). Editorial Institut d'Estudis Catalans.
- Díaz, T.E. (2015). Guía para la identificación de los bosques, matorrales y series de vegetación (Vegetación Potencial) de Asturias (España) mediante Bioindicadores Fitocenoológicos. *Boletín de Ciencias Naturales. RIDEA*, 53, 5-94. <https://dialnet.unirioja.es/servlet/articulo?codigo=7156766>.
- During, H.J. (1979). Life strategies of bryophytes: a preliminary review. *Lindbergia*, 5(1), 2-18.
- During, H.J. (1996). Ecological classifications of bryophytes and lichens. En J.W. Bates & A.M. Farmer (Eds.), *Bryophytes and lichens in a changing environment* (pp. 1-31). Clarendon Press.
- During, H.J. & Van Tooren, B. (1987). Recent developments in bryophyt population ecology. *TREE (Trends in Ecology & Evolution)*, 2(4), 89-93. [https://dspace.library.uu.nl/bitstream/handle/1874/18656/during\\_87\\_recent.pdf?sequence=1](https://dspace.library.uu.nl/bitstream/handle/1874/18656/during_87_recent.pdf?sequence=1).
- Ekweloor, J. & Fisher, K. (2024). Reproduction and population dynamics in autonomous Gametophytes. *International Journal of Plant Sciences*, 185(4), 309-320. <https://doi.org/10.1086/729606>.
- Flora of North America Editorial Committee (Eds.) (2007-2014). *Flora of North America North of Mexico* (Vols. 27-28). Oxford University Press. [http://www.efloras.org/flora\\_page.aspx?flora\\_id=1](http://www.efloras.org/flora_page.aspx?flora_id=1)
- García, X. (1998). Proaza. *Asturias a través de sus Concejos* (Vol. X, pp. 456-465). Editorial Prensa Asturiana (La Nueva España).

- Gil, A. (1993). Climatología. En V. Bielza de Ory (Ed.), *Geografía General I. Introducción y Geografía Física* (pp. 188-248). Santillana.
- Gimingham, C. & Birse, E. (1957). Ecological studies on growth in bryophytes. I correlation between growth-form and habitat. *Journal of Ecology*, 45, 533-545.
- Glime, J.M. (2017a). Adaptive Strategies: Growth and Life Forms. En *Bryophyte Ecology. Vol. 1: Physiological Ecology* (pp. 4-5-1). Ebook sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. <https://digitalcommons.mtu.edu/cgi/viewcontent.cgi?article=1017&context=bryo-ecol-subchapters>.
- Glime, J.M. (2017b). Adaptive Strategies: Life Cycles. En *Bryophyte Ecology. Vol. 1: Physiological Ecology* (pp. 4-6-1). Ebook sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. <https://digitalcommons.mtu.edu/cgi/viewcontent.cgi?article=1018&context=bryo-ecol-subchapters>.
- Glime, J.M. (2017c). Water Relations: Physiological Adaptations. En *Bryophyte Ecology. Vol. 1: Physiological Ecology* (pp. 7-5-1). Ebook sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. <https://digitalcommons.mtu.edu/bryo-ecol-subchapters/41/>.
- Guerra, J., Cano, M.J. & Ros, R.M. (Eds.) (2006-2018). *Flora Briofítica Ibérica. Vols. I-VI*. Universidad de Murcia & Sociedad Española de Briología. Murcia.
- Goffinet, B. & Shaw, A.J. (2009). *Bryophyte Biology* (2nd ed). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511754807>
- Gürlek, S., Araújo, A.C. & Brummitt, N. (2024). Predicting the Threat Status of Mosses Using Functional Traits. *Plants*, 13(15), 2019. <https://doi.org/10.3390/plants13152019>.
- Hill, M.O., Preston, C.D., Bosanquet, S.D.S. & Roy, D.B. (2007). *BBRYOATT - Attributes of British and Irish Mosses, Liverworts and Hornworts – Spreadsheet*. Centre for Ecology and Hydrology. <https://www.brc.ac.uk/biblio/bryoatt-attributes-british-and-irish-mosses-liverworts-and-hornworts-spreadsheet>.
- Hodgetts, N., Cálix, M., Englefield, E., Fettes, N., García Criado, M., Patin, L., Nieto, A., Bergamini, A., Bisang, I., Baisheva, E. & Żarnowiec, J. (2019). *A miniature world in decline: European Red List of Mosses, Liverworts and Hornworts*. IUCN. <https://portals.iucn.org/library/sites/library/files/documents/RL-4-027-En.pdf>.
- Longton, R. E. (1997). Reproductive Biology and Life History Strategies. *Advances in Bryology*, 6, 65-101.
- Mägdefrau, K. (1982). Life-forms of Bryophytes. En A.J.E. Smith (Ed.), *Bryophyte Ecology* (pp. 45-58). Chapman and Hall.
- Marin, A. & Naves, A. (2018). *El paisaje natural y cultural de Proaza y el Parque Natural de las Ubiñas-La Mesa*. Trea.
- Martins, A., Patiño, J. & Sim-Sim, M. (2025). Comparative Patterns of Sex Expression and Sex Ratios in Island and Continental Bryophyte Populations. *Plants*, 14(4), 573. <https://doi.org/10.3390/plants14040573>.
- Matteucci, S. & Colma, A. (1982). *Metodologías para el estudio de la vegetación*. Secretaría de la Organización de los Estados Americanos.
- Newton, A.E. & Mishler, B.D. (1994). The evolutionary significance of asexual reproduction in mosses. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory*, 76, 127-145.
- Proctor, M.C. (2000). The bryophyte paradox: tolerance of desiccation, evasion of drought. *Plant Ecology*, 151(1), 41-49. <http://dx.doi.org/10.1023/A:1026517920852>.
- Proctor, M., Oliver, M., Wood, A., Alper, P., Stark, L., Cleavitt, N. & Mishler, B. (2007). Desiccation-tolerance in bryophytes: a review. *The Bryologist*, 110(4), 595-621. [https://www.researchgate.net/publication/232689785\\_Desiccation-tolerance\\_in\\_bryophytes\\_A\\_review](https://www.researchgate.net/publication/232689785_Desiccation-tolerance_in_bryophytes_A_review).
- Stark, L.R. (2002). Phenology and its repercussions on the reproductive ecology of mosses. *The Bryologist*, 105(2), 204-218. <https://doi.org/10.1639/00072745%282002%29105%5B0204%3APAIROT%5D2.0.CO%3B2>
- Strahler, A. (1977). *Geografía Física*. Omega.
- Toledo, V. & Cires, E. (2024). La diversidad de los musgos en el Concejo de Proaza (Principado de Asturias), España. *Boletín de Ciencia y Tecnología. RIDEA*, 58, 41-60. <https://dialnet.unirioja.es/servlet/articulo?codigo=10089567>.
- Toledo Bruzual, V. & Cires Rodríguez, E. (2025). Distribución de musgos en sustratos del Concejo de Proaza, España. *Colombia Forestal*, 28(2), e22653. <https://doi.org/10.14483/2256201X.22653>.
- World Flora Online. (2024). WFO Consortium. <http://www.worldfloraonline.org/>
- Wyatt, R. (1982). Population ecology of bryophytes. *The Journal of the Hattori Botanical Laboratory*, 52, 179-198. [https://www.researchgate.net/publication/284115027\\_Population\\_ecology\\_of\\_Bryophytes](https://www.researchgate.net/publication/284115027_Population_ecology_of_Bryophytes)

**Anexo.** Especies de musgos registrados en los ejes locales de Proaza, Asturias (España): Fabar-Sograndio-Caranga (1); Traslavilla-Serandi (2); S.Martín/Villamejín (3); Valle (4); Bandujo (5); Proacina (6).

**Annex.** Mosses species recorded in the local axes of Proaza, Asturias (Spain): Fabar-Sograndio-Caranga (1); Traslavilla-Serandi (2); S.Martín/Villamejín (3); Valle (4); Bandujo (5); Proacina (6).

Especies/Familias	Forma de vida/ Life-forms	1	2	3	4	5	6
<i>Amphidium mougeotii</i> (Bruch & Schimp.) Schimp. (Amphidiaceae)	Cojines (Cushions)	x					
<i>Anomodon viticulosus</i> (Hedw.) Hook. & Taylor (Anomodontaceae)	Tapices (Mats)		x	x			
<i>Barbula unguiculata</i> Hedw. (Pottiaceae)	Céspedes cortos (Short turfs)	x					
<i>Brachythecium albicans</i> (Hedw.) Schimp. (Brachytheciaceae)	Tramas (Wefts)		x				x
<i>Campylopus introflexus</i> (Hedw.) Brid. (Leucobryaceae)	Céspedes altos (Tall turfs)						x
<i>Ceratodon purpureus</i> (Hedw.) Brida. (Ditrichaceae)	Céspedes cortos (Short turfs)		x				
<i>Dicranum fuscescens</i> Sm. (Dicranaceae)	Céspedes altos (Tall turfs)					x	
<i>Dicranum scoparium</i> Hedw. (Dicranaceae)	Céspedes altos (Tall turfs)	x					
<i>Eurhynchium striatum</i> (Schreb. ex Hedw.) Schimp. (Brachytheciaceae)	Tramas (Wefts)		x	x			
<i>Grimmia funalis</i> (Schwägr.) Bruch & Schimp. (Grimmiaceae)	Cojines (Cushions)		x				
<i>Grimmia pulvinata</i> (Hedw.) Sm. (Grimmiaceae)	Cojines (Cushions)		x			x	
<i>Homalothecium aureum</i> (Spruce) H.Rob. (Brachytheciaceae)	Tapices (Mats)		x				
<i>Homalothecium lutescens</i> (Hedw.) H.Rob. (Brachytheciaceae)	Tapices (Mats)				x		
<i>Homalothecium sericeum</i> (Hedw.) Schimp. (Brachytheciaceae)	Tapices (Mats)		x	x			
<i>Hylocomiadelphus triquetrus</i> (Hedw.) Ochyra & Stebel (Hylocomiaceae)	Tramas (Wefts)			x	x		
<i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.) Schimp. (Hylocomiaceae)	Tramas (Wefts)			x			
<i>Hypnum cupressiforme</i> Hedw. (Hypnaceae)	Cojines (Cushions)		x			x	
<i>Leucobryum glaucum</i> (Hedw.) Ångstr. (Leucobryaceae)	Cojines (Cushions)					x	
<i>Mnium stellare</i> Hedw. (Mniaceae)	Céspedes cortos (Short turfs)				x		x
<i>Orthotrichum pulchellum</i> (Brunt.) (Orthotrichaceae)	Cojines (Cushions)			x			
<i>Plasteurhynchium striatulum</i> (Spruce) M.Fleisch. (Brachytheciaceae)	Tramas (Wefts)			x			
<i>Polytrichum formosum</i> Hedw. (Polytrichaceae)	Céspedes altos (Tall turfs)	x	x		x	x	x
<i>Polytrichum piliferum</i> Hedw. (Polytrichaceae)	Céspedes altos (Tall turfs)					x	
<i>Pseudoscleropodium purum</i> (Hedw.) M.Fleisch. (Brachytheciaceae)	Tramas (Wefts)			x	x		
<i>Pulvigera lyellii</i> (Hook. & Taylor) Plášek, Sawicki & Ochyra (Orthotrichaceae)	Cojines (Cushions)				x		

<i>Roaldia revoluta</i> (Mitt.) P.E.A.S.Câmara & Carv.- Silva (Pylaisiaceae)	Tramas (Wefts)	x			
<i>Rosulabryum capillare</i> (Hedw.) J.R.Spence (Bryaceae)	Céspedes cortos (Short turfs)	x			
<i>Schistidium crassipilum</i> H.H.Blom (Grimmiaceae)	Cojines (Cushions)				x
<i>Schistidium helveticum</i> (Schkuhr) Deguchi (Grimmiaceae)	Cojines (Cushions)				x
<i>Schistidium papillosum</i> Culm. (Grimmiaceae)	Cojines (Cushions)				x
<i>Sciuro-hypnum starkei</i> (Brid.) Ignatov & Huttunen (Brachytheciaceae)	Tramas (Wefts)			x	
<i>Syntrichia calcicola</i> J.J.Amann (Pottiaceae)	Céspedes altos (Tall turfs)				x
<i>Syntrichia montana</i> Nees (Pottiaceae)	Cojines (Cushions)				x
<i>Thamnobryum alopecurum</i> (Hedw.) Gangulee(Neckeraceae)	Abanicos (Fans)	x	x	x	
<i>Thamnobryum maderense</i> (Kindb.) Hedenäs (Neckeraceae)	Abanicos (Fans)	x			
<i>Tortella humilis</i> (Hedw.) Jenn. (Pottiaceae)	Céspedes cortos (Shorts turfs)				x
<i>Tortella tortuosa</i> (Schrad. ex Hedw.) (Limpr. (Pottiaceae)	Cojines (Cushions)	x	x		x
<i>Trichostomum tenuirostre</i> (Hook. & Taylor) Lindb.	Céspedes cortos (Shorts turfs)				x
<i>Tortula israelis</i> Bizot & F.Bilewsky (Pottiaceae)	Céspedes cortos (Shorts turfs)		x		
<i>Tortula muralis</i> Hedw. (Pottiaceae)	Céspedes cortos (Shorts turfs)	x	x		x
<i>Trichostomum crispulum</i> Bruch (Pottiaceae)	Céspedes cortos (Shorts turfs)	x	x		