

# *Flavonoides en Musgos: consideraciones quimiosistemáticas*

JOSÉ ANTONIO LÓPEZ-SÁEZ; MARÍA JOSÉ PÉREZ-ALONSO  
Y ARTURO VELASCO NEGUERUELA

Departamento de Biología Vegetal I. Facultad de Biología  
Universidad Complutense. 28040 Madrid (España)

## **Resumen**

LÓPEZ-SÁEZ, J.A., PÉREZ-ALONSO & A. VELASCO NEGUERUELA. 1996. Flavonoides en Musgos: consideraciones quimiosistemáticas. *Bot. Complutensis* 21: 9-38.

Se argumenta el significado quimiosistemático de la presencia de flavonoides en Musci, y se apoya la propuesta de que los musgos no son embriobiontes primitivos, sino que comparten una fuerte afinidad con las plantas vasculares, habiendo ido bioquímicamente hablando muy paralelos en su evolución.

Palabras clave: Flavonoides, Musci, Quimiosistemática.

## **Abstract**

LÓPEZ-SÁEZ, J.A., M.J. PÉREZ-ALONSO & A. VELASCO NEGUERUELA. 1996. Flavonoids in Musci: chemosystematic considerations. *Bot. Complutensis* 21: 9-38.

This work confirms that mosses are not primitive embryo-plants. They are closely related to vascular plants, according to their flavonoid composition.

Key words: Flavonoids, *Musci*, Chemosystematic.

## **INTRODUCCIÓN**

Durante bastantes años se ha cuestionado la presencia de flavonoides en briófitos. La primera cita en la literatura corresponde a MOLISCH (1911), aunque la estructura de dicho compuesto, referida a la saponarina, no fue elucidada hasta 50 años más tarde, como recoge MARKHAM (1990). PAUL (1908)

ya citaba antocianinas en *Sphagnum* spp. No obstante, son BENDZ & al. (1962) quienes aíslan e identifican por primera vez flavonoides en briófitos: dos glucósidos de una antocianidina poco común, la luteolinidina, en *Bryum cryophilum* Mart. De las tres subclases de musgos consideradas por VITT (1984) dentro de la clase *Bryopsida*, ni en *Sphagnidae* ni *Andreaeidae* se han aislado o identificado flavonoides excepto esfagnorrubinas (MÜES, 1990). Únicamente se conocen flavonoides como tales en *Bryidae*, aunque trabajos recientes están poniendo de manifiesto su posible síntesis en *Andreaeidae* (BECKER, 1986; SEEGER, 1992).

Después del trabajo pionero de McCLURE & MILLER (1967) en quimiota-xonomía de musgos, surgieron nuevas investigaciones que arrojaron resultados sumamente interesantes: aislamiento de un glicósido de 5-deoxidihydroflavonol en *Georgia pellucida* (L.) Rabh. (VANDEKERHOVE, 1977 a); 7-ramnoglucósido de apigenina en *Hylocomium splendens* (Hedw.) B.S. & G. (VANDEKERHOVE, 1977 b); apigenina y 7-ramnósido de apigenina en *Pleurozium schreberi* (Willd.) Mitt. (VANDEKERHOVE, 1980); saponarósido, schaftósido, isoschaftósido, neoschaftósido, isoneoschaftósido, vicenina-2, crisoeriol y diversos 6,8-di-C-glicósidos en *Plagiomnium undulatum* (Hedw.) T.Kop., y saponarósido, en *Plagiomnium cuspidatum* (Hedw.) T. Kop. (FREITAG & al., 1986; VANDEKERHOVE, 1978 a); diversos glicósidos de luteolina, apigenina y diosmetina, así como una biflavona de la luteolina (5',8''-biluteolina) en *Dicranum scoparium* Hedw. (ÖSTERDHAL, 1979 a, b); isoflavonas en *Bryum capillare* Hedw. (ANHUT & al., 1984); glucurónidos, aislados por primera vez en musgos (MÜES & al., 1986), etc. En base a toda esta información, y si le añadimos la presencia de auronas (WEITZ & IKAN, 1977), de 3-deoxi-antocianidinas (BENDZ & al., 1962), de biflavonoides macrocíclicos (LÓPEZ-SAEZ, 1994; SALM, 1992; SALM & al., 1993; SEEGER, 1992; SEEGER & al., 1991), triflavonoides (LÓPEZ-SAEZ, 1994; SEEGER & al., 1992 b), así como de hipnogenoles y otros dihidroflavonoles (SIEVERS, 1992; SIEVERS & al., 1992) en distintas especies de musgos, se apoya la propuesta de que los musgos no son embriobiontes primitivos, compartiendo una fuerte afinidad con las plantas vasculares, con las que han ido, bioquímicamente hablando, muy paralelos en su evolución (RON & al., 1990; LÓPEZ-SAEZ, 1992). Nuestro trabajo es una colaboración, en el sentido de establecer las relaciones filogenéticas y quimiosistemáticas entre los diversos órdenes de la clase *Musci*, atendiendo exclusivamente a su composición flavonoídica.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En la Tabla 1 se muestra la recopilación realizada sobre la presencia de flavonoides en la clase *Musci*. Los resultados se presentan separando las tres subclases consideradas (*Sphagnidae*, *Andreaeidae* y *Bryidae*) y dentro de cada una de ellas los órdenes y familias respectivos, siguiendo la clasificación sistemática y autorías propuestas por ANDERSON & al. (1990) y CROSBY & MAGILL (1981).

Tabla 1: Flavonoides en Musci\*\*\*

	Flavonoides*	Tipo (n°)**	Referencias
<b>1. SUBCLASE SPHAGNIDAE</b>			
<b>1.1. Orden Sphagnales</b>			
1.1.1. Sphagnaceae			
Sphagnum spp.	+?	antocianidinas	PAUL (1908)
"	+	antocianidinas (2)	MENTLEIN & VOWINKEL (1984)
Sphagnum fimbriatum	+?	?	McCLURE & MILLER (1967)
Sphagnum girgensohnii	+?	?	EFIMENKO & DZENIS (1962)
"	-P		BENDZ & al. (1966a)
Sphagnum magellanicum	+	?	EFIMENKO & DZENIS (1962)
"	+	antocianidinas (1)	RUDOLPH & VOWINKEL (1969)
"	+	antocianidinas (1)	VOWINKEL (1975)
"	-	biflavonoides	SEEGER (1992)
Sphagnum nemoreum	+	antocianidinas (3)	RUDOLPH & JOHNS (1982)
Sphagnum palustre	+?	?	BECKER (1986)
Sphagnum plumulosum	+	antocianidinas (3)	RUDOLPH & JOHNS (1982)
Sphagnum rubellum	+	antocianidinas (3)	RUDOLPH & JOHNS (1982)
Sphagnum squarrosum	-P		BENDZ & al. (1966a)
Sphagnum warnstorffii	+	antocianidinas (3)	RUDOLPH & JOHNS (1982)
<b>2. SUBCLASE ANDREAEIDAE</b>			
<b>2.1. Orden Andreaeales</b>			
2.1.1. Andreaeaceae			
Andreaea rothii	+	?	BECKER (1986)
"	+?	biflavonoides	SEEGER (1992)
Andreaea rupestris	-P		BENDZ & al. (1966a)
"	-		McCLURE & MILLER (1967)
"	+	?	BECKER (1986)
Andreaea wilsonii	+?	biflavonoides	SEEGER (1992)
<b>3. SUBCLASE BRYDAE</b>			
<b>3.1. Orden Dicranales</b>			
3.1.1. Ditrichaceae			
Ceratodon purpureus	+	?	McCLURE & MILLER (1967)
"	+	flavonas (1)	VANDEKERKHOVE (1978b)
Ditrichum flexicaule	+	?	BECKER (1986)
"	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
Ditrichum pallidum	-		McCLURE & MILLER (1967)
3.1.2. Dicranaceae			
Campylopus clavatus	+	biflavonoides (3)	GEIGER & MARKHAM (1992)
Campylopus holomitrium	+	biflavonoides (2)	MARKHAM in GEIGER (1990)
"	+	biflavonoides (3)	GEIGER & MARKHAM (1992)
Campylopus introflexus	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
"	+	biflavonoides (3,6?)	WEYAND (1993)
Chorisodontium mitteri	+	biflavonoides	SEEGER (1992)

Tabla 1 (continuación): Flavonoides en Musci\*\*\*

	Flavonoides*	Tipo (nº)**	Referencias
Dicranella hochreutineri	-		McCLURE & MILLER (1967)
Dicranoloma robustum	+	biflavonoides (6)	MARKHAM & al. (1988)
"	+	biflavonoides (1)	MARKHAM in GEIGER (1990)
"	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
Dicranoloma billardieri	+	biflavonoides (1)	MARKHAM & al. (1988)
Dicranum bonjeanii	+	?	BECKER (1986)
Dicranum fulvum	+	?	BECKER (1986)
Dicranum longifolium	+	?	BECKER (1986)
Dicranum polystetum	-P		BENDZ & al. (1966a)
Dicranum scoparium	-P		BENDZ & al. (1966a)
"	+	?	McCLURE & MILLER (1967)
"	+	flavonas-O-digly (1)	NILSSON & al. (1973)
"	+	flavonas-O-trigly (1)	NILSSON & al. (1973)
"	+	biflavonoides (1)	LINDBERG & al. (1974)
"	+	flavonas-O-trigly (1)	ÖSTERDAHL (1978b)
"	+	flavonas-O-digly (1)	ÖSTERDAHL (1979a)
"	+	flavonas-O-trigly (2)	ÖSTERDAHL (1979a)
"	+	biflavonoides (1)	ÖSTERDAHL (1979a)
"	+	biflavonoides (1)	ÖSTERDAHL (1983)
"	+	flavonas-O-gly (4?)	RON & al. (1990)
"	+	biflavonoides (1)	RON & al. (1990)
"	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
"	+	biflavonoides (2)	GEIGER & al. (1993)
"	+	biflavonoides (2)	VOIGT (1993)
Dicranum spurium	+	?	BECKER (1986)
Dicranum tauricum	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
Dicranum undulatum	+	?	BECKER (1986)
Holomitrium setacalycinum	+	?	McCLURE & MILLER (1967)
Leucoloma serrulatum	-		McCLURE & MILLER (1967)
Orthodicranum montanum	+	?	BECKER (1986)
Paraleucobryum longifolium	-P		BENDZ & al. (1966a)
Pilopogon gracilis	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
Pilopogon longirostratum	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
3.1.3. Leucobryaceae			
Leucobryum crispum	-		McCLURE & MILLER (1967)
Leucobryum glaucum	-		McCLURE & MILLER (1967)
"	-	biflavonoides	SEEGER (1992)
Leucobryum martianum	-		McCLURE & MILLER (1967)
3.1.4. Calymperaceae			
Calymperes tahitense	+	?	McCLURE & MILLER (1967)
Octoblepharum spp.	-	biflavonoides	SEEGER (1992)
Syrrhopodon croceus	-		McCLURE & MILLER (1967)
Thyridium obtusifolium	+	?	McCLURE & MILLER (1967)
Thyridium constrictum	-		McCLURE & MILLER (1967)
3.1.5. Dycnemonaceae			
Dycnemon calycinum	+	biflavonoides	SEEGER (1992)

**Tabla 1 (continuación): Flavonoides en Musci\*\*\***

	Flavonoides*	Tipo (nº)**	Referencias
"	+	biflavonoides (2)	VOIGT (1993)
Mesotus celatus	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
<b>3.1.6. Schistostegaceae</b>			
Schistostega pennata	+	?	BECKER (1986)
<b>3.1.7. Bryoxiphiaceae</b>			
Bryoxiphium norvegicum	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
<b>3.1.8. Eustichiaceae</b>			
Eustichia spruceana	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
<b>3.1.9. Rhabdoweisiaceae</b>			
Amphidium mougeotii	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
Rhabdoweisia fugax	-	biflavonoides	SEEGER (1992)
<b>3.2. Orden Fissidentales</b>			
<b>3.2.1. Fissidentaceae</b>			
Fissidens adianthoides	-	biflavonoides	SEEGER (1992)
Fissidens cristatus	-		McCLURE & MILLER (1967)
"	+?	?	BECKER (1986)
Fissidens polyphyllos	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
<b>3.3. Orden Buxbaumiales</b>			
<b>3.3.1. Buxbaumiaceae</b>			
Diphyscium foliosum	+?	?	McCLURE & MILLER (1967)
"	-	biflavonoides	SEEGER (1992)
<b>3.4. Orden Pottiiales</b>			
<b>3.4.1. Encalyptaceae</b>			
Encalypta ciliata	+	?	McCLURE & MILLER (1967)
Encalypta streptocarpa	+?	biflavonoides	SEEGER (1992)
Encalypta vulgaris	+	isoflavonas (1?)	CORDERO (1990)
"	+	biflavonoides (1?)	CORDERO (1990)
<b>3.4.2. Pottiaceae</b>			
Anoetangium compactum	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
Bryoerythrophyllum filiforme	-		BECKER (1986)
Leptodontium interruptum	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
Tortula ruralis	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
Tortula subulata	-		RON & al. (1990)
Tortula tortella	+	?	BECKER (1986)
Trichostomum mauiense	+	?	McCLURE & MILLER (1967)
Tridontium tasmanicum	-	biflavonoides	SEEGER (1992)
Triquetella papillata	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
<b>3.5. Orden Grimmiiales</b>			
<b>3.5.1. Grimmiaceae</b>			
Grimmia hartmanii	-P		BENDZ & al. (1966a)

**Tabla 1 (continuación):** Flavonoides en Musci\*\*\*

	Flavonoides*	Tipo (n°)**	Referencias
<i>Grimmia orbicularis</i>	+?	flavonoles (1?)	ESTÉBANEZ (1991)
<i>Grimmia ovalis</i>	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
<i>Grimmia torquata</i>	+	?	McCLURE & MILLER (1967)
<i>Racomitrium aciculare</i>	+	?	RON & al. (1990)
<i>Racomitrium heterostichum</i>	+	?	RON & al. (1990)
<i>Racomitrium lanuginosum</i>	-P		BENDZ & al. (1966a)
"	+	?	McCLURE & MILLER (1967)
"	+	biflavonoides (2)	GEIGER & al. (1988)
"	+	biflavonoides (1)	RON & al. (1990)
"	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
<i>Racomitrium ptychophyllum</i>	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
<b>3.5.2. Phychomitriaceae</b>			
<i>Phychomitrium polyphyllum</i>	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
<b>3.6. Orden Funariales</b>			
<b>3.6.1. Funariaceae</b>			
<i>Funaria hygrometrica</i>	+	auronas (1)	WEITZ & IKAN (1977)
"	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
<i>Funaria subintegra</i>	+	?	McCLURE & MILLER (1967)
<i>Physcomitriella patens</i>	-	biflavonoides	SEEGER (1992)
<i>Schistidium apocarpum</i>	+?	?	BECKER (1986)
<i>Schistidium maritimum</i>	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
<i>Schistidium rivulare</i>	-	biflavonoides	SEEGER (1992)
<b>3.6.2. Splachnaceae</b>			
<i>Splachnum ampullaceum</i>	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
<i>Splachnum rubrum</i>	+	antocianidinas (1?)	NILSSON & BENDZ (1973)
<i>Splachnum vasculosum</i>	+	antocianidinas (1?)	NILSSON & BENDZ (1973)
<b>3.7. Orden Bryales</b>			
<b>3.7.1. Bryaceae</b>			
<i>Anomobryum</i> spp.	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
<i>Anomobryum julaceum</i>	+	?	STEIN (1988b)
"	+	?	STEIN & ZINSMEISTER (1991)
<i>Bryum alpinum</i>	+	?	STEIN (1988b)
"	+	?	STEIN & ZINSMEISTER (1991)
<i>Bryum argenteum</i>	+	flavonas (2)	MARKHAM & GIVEN (1988)
"	+	flavonas-O-gly (6)	MARKHAM & GIVEN (1988)
"	+	?	STEIN (1988b)
"	+	?	STEIN & ZINSMEISTER (1991)
<i>Bryum bimum</i>	+	?	STEIN & ZINSMEISTER (1991)
<i>Bryum caespiticum</i>	+	?	McCLURE & MILLER (1967)
"	+	?	STEIN (1988b)
"	+	?	STEIN & ZINSMEISTER (1991)
<i>Bryum capillare</i>	+	?	McCLURE & MILLER (1967)
"	+	isoflavonas (2)	ANHUT & al. (1984)

Tabla 1 (continuación): Flavonoides en Musci\*\*\*

	Flavonoides*	Tipo (n°)**	Referencias
"	+	isoflavonas-O-gly (2)	ANHUT & al. (1984)
"	+	flavonas-O-gly (1)	LEIDINGER (1984)
"	+	flavonas (1)	ANHUT (1985)
"	+	flavonas-O-gly (8)	ANHUT (1985)
"	+	isoflavonas (2)	ANHUT (1985)
"	+	isoflavonas-O-gly (2)	ANHUT (1985)
"	+	flavonas-O-gly (4)	STEIN (1985)
"	+	flavonas (1)	STEIN & al. (1985)
"	+	flavonas-O-gly (8)	STEIN & al. (1985)
"	+	isoflavonas (2)	STEIN & al. (1985)
"	+	isoflavonas-O-gly (4)	STEIN & al. (1985)
"	+	biflavonoides (2)	GEIGER & al. (1987)
"	+	flavonas (1)	SIEGEL (1988)
"	+	flavonas-O-gly (6)	SIEGEL (1988)
"	+	isoflavonas (2)	SIEGEL (1988)
"	+	isoflavonas-O-gly (4)	SIEGEL (1988)
"	+	biflavonoides (3)	SIEGEL (1988)
"	+	flavonas (1)	STEIN (1988b)
"	+	flavonas-O-gly (8)	STEIN (1988b)
"	+	isoflavonas (2)	STEIN (1988b)
"	+	isoflavonas-O-gly (4)	STEIN (1988b)
"	+	biflavonoides (3)	STEIN (1988b)
"	+	flavonas (1)	SIEGEL & al. (1989)
"	+	flavonas-O-gly (6)	SIEGEL & al. (1989)
"	+	isoflavonas (2)	SIEGEL & al. (1989)
"	+	isoflavonas-O-gly (4)	SIEGEL & al. (1989)
"	+	biflavonoides (3)	SIEGEL & al. (1989)
"	+	flavonas (1)	ANHUT (1992)
"	+	flavonas-O-gly (8)	ANHUT (1992)
"	+	isoflavonas (2)	ANHUT (1992)
"	+	isoflavonas-O-gly (4)	ANHUT (1992)
"	+	biflavonoides (3)	ANHUT (1992)
"	+	biflavonoides	SEGER (1992)
Bryum cryophilum	+	antocianidinas (2)	BENDZ & MARTENSSON (1961)
"	+	antocianidinas (2)	BENDZ & al. (1962)
Bryum flaccidum	+	?	STEIN (1988b)
"	+	?	STEIN & ZINSMEISTER (1991)
Bryum pallens	+?	antocianinas	HERZFELDER (1921)
"	+	?	STEIN (1988b)
"	+	?	STEIN & ZINSMEISTER (1991)
"	+?	antocianinas	STEIN & ZINSMEISTER (1991)
Bryum pallescens	+	flavonas-C-gly (3)	STEIN (1988b)
"	+	flavonas-O-gly (2,1?)	STEIN (1988b)
"	+	flavonas-C-gly (3)	STEIN & ZINSMEISTER (1991)
"	+	flavonas-O-gly (2,1?)	STEIN & ZINSMEISTER (1991)
Bryum pseudotriquetrum	+	flavonas-C-gly (3)	STEIN (1988b)
"	+	flavonas-O-gly (1)	STEIN (1988b)
"	+	flavonas-O-digly (4)	STEIN (1988b)

Tabla 1 (continuación): Flavonoides en *Musci*\*\*\*

	Flavonoides*	Tipo (n°)**	Referencias
"	+	flavonoles (1)	STEIN (1988b)
"	+	flavonoles-O-gly (3)	STEIN (1988b)
"	+	flavonoles-O-digly (2,1?)	STEIN (1988b)
"	+	flavonas-C-gly (3)	STEIN & ZINSMEISTER (1990)
"	+	flavonas-O-gly (6)	STEIN & ZINSMEISTER (1990)
"	+	flavonas-O-digly (4)	STEIN & ZINSMEISTER (1990)
"	+	flavonoles (1)	STEIN & ZINSMEISTER (1990)
"	+	flavonoles-O-digly (2)	STEIN & ZINSMEISTER (1990)
"	+	flavonoles-O-gly (4)	STEIN & ZINSMEISTER (1990)
"	+	?	STEIN & ZINSMEISTER (1991)
<i>Bryum rutilans</i>	+	antocianidinas (2)	BENDZ & MARTENSSON (1963)
<i>Bryum schleicheri</i>	+	biflavonoides (2)	STEIN (1988a)
"	+	flavonas (1)	STEIN (1988b)
"	+	flavonas-O-gly (4)	STEIN (1988b)
"	+	flavonas-O-digly (3)	STEIN (1988b)
"	+	flavonas-C-gly (5)	STEIN (1988b)
"	+	isoflavonas (1)	STEIN (1988b)
"	+	isoflavonas-O-gly (2,2?)	STEIN (1988b)
"	+	isoflavonas-O-digly (1)	STEIN (1988b)
"	+	flavonas (1)	STEIN & ZINSMEISTER (1991)
"	+	flavonas-O-gly (4)	STEIN & ZINSMEISTER (1991)
"	+	flavonas-O-digly (3)	STEIN & ZINSMEISTER (1991)
"	+	flavonas-C-gly (5)	STEIN & ZINSMEISTER (1991)
"	+	isoflavonas (1)	STEIN & ZINSMEISTER (1991)
"	+	biflavonoides (2)	STEIN & ZINSMEISTER (1991)
"	+	antocianinas (2?)	STEIN & ZINSMEISTER (1991)
"	+	isoflavonas-O-gly (3,1?)	STEIN & ZINSMEISTER (1991)
"	+	isoflavonas-O-digly (1)	STEIN & ZINSMEISTER (1991)
<i>Bryum torquescens</i>	+	?	STEIN (1988b)
<i>Bryum truncorum</i>	+	?	McCLURE & MILLER (1967)
"	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
<i>Bryum turbinatum</i>	+?	antocianinas	HERZFELDER (1921)
"	+	?	STEIN (1988b)
"	+	?	STEIN & ZINSMEISTER (1991)
<i>Bryum weigelii</i>	+?	antocianinas	HERZFELDER (1921)
"	+	antocianidinas (2)	BENDZ & MARTENSSON (1963)
"	+	flavonas-O-gly (1?)	NILSSON (1969)
<i>Pohlia cruda</i>	-P		BENDZ & al. (1966a)
"	+	?	STEIN (1988b)
"	+	biflavonoides (1?)	STEIN & ZINSMEISTER (1991)
<i>Pohlia nutans</i>	-		McCLURE & MILLER (1967)
"	+	?	STEIN (1988b)
"	+	biflavonoides (1?)	STEIN & ZINSMEISTER (1991)
<i>Pohlia wahlenbergii</i>	+	?	STEIN (1988b)
"	+	?	STEIN & ZINSMEISTER (1991)



**Tabla 1 (continuación):** Flavonoides en *Musci*\*\*\*

	Flavonoides*	Tipo (n°)**	Referencias
<i>Rhodobryum grandifolium</i>	+?	biflavonoides	SEEGER (1992)
<i>Rhodobryum roseum</i>	+	?	STEIN (1988b)
"	+	?	STEIN & ZINSMEISTER (1991)
3.7.2. Mniaceae			
<i>Cinclidium stygium</i>	+	?	BIEHL (1988)
"	+	?	ANHUT (1992)
<i>Mnium ambiguum</i>	+?	?	BIEHL (1988)
"	+?	?	ANHUT (1992)
<i>Mnium arizonicum</i>	+	flavonoles-O-digly (1?)	MELCHERT & ALSTON (1965)
<i>Mnium cinclidioides</i>	+	?	BECKER (1986)
<i>Mnium hornum</i>	+?	?	LEIDINGER (1984)
"	-		WYATT & al. (1991b)
"	+?	?	ANHUT (1992)
"	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
<i>Mnium marginatum</i>	+	?	BIEHL (1988)
"	+	?	ANHUT (1992)
<i>Mnium spinosum</i>	+?	?	BECKER (1986)
"	+?	?	BIEHL (1988)
"	+?	?	ANHUT (1992)
<i>Mnium stellare</i>	+?	?	BIEHL (1988)
"	+?	?	ANHUT (1992)
<i>Plagiomnium acutum</i>	+	?	KOPONEN & NILSSON (1977)
<i>Plagiomnium affine</i>	+	flavonas-C-gly (4,4?)	MELCHERT & ALSTON (1965)
"	+	flavonas-O-C-gly (?)	ALSTON (1968)
"	+	flavonas-O-C-gly	BRILL-FESS (1981/82)
"	+	flavonas-C-gly	BRILL-FESS (1981/82)
"	+	?	SPIES (1982)
"	+	flavonas-O-C-gly (2,2?)	FREITAG & al. (1986)
"	+	flavonas-C-gly (1)	FREITAG & al. (1986)
"	+	flavonas (1)	WYATT & al. (1991a)
"	+	flavonas-C-gly (6)	WYATT & al. (1991a)
"	+	flavonas-O-C-gly (1)	WYATT & al. (1991a)
"	+	flavonas-O-gly (1)	WYATT & al. (1991a)
"	+	?	ANHUT (1992)
<i>Plagiomnium ciliare</i>	+	?	KOPONEN & NILSSON (1977)
"	+	flavonas (1)	WYATT & al. (1991a, 1991b)
"	+	flavonas-C-gly (5)	WYATT & al. (1991a, 1991b)
"	+	flavonas-O-gly (1)	WYATT & al. (1991a, 1991b)
"	+	flavonas-O-C-gly (1)	WYATT & al. (1991a, 1991b)
"	+	chalconas-O-gly (1)	WYATT & al. (1991a, 1991b)
<i>Plagiomnium cuspidatum</i>	+	flavonas-O-C-gly (1)	KOZLOWSKI (1921)
"	+	flavonas-O-C-gly (1)	MELCHERT & ALSTON (1965)
"	+	?	McCLURE & MILLER (1967)
"	+	flavonas-O-C-gly (1)	KOPONEN & NILSSON (1977)
"	+	?	BIEHL (1988)

Tabla 1 (continuación): Flavonoides en *Musci*\*\*\*

	Flavonoides*	Tipo (nº)**	Referencias
"	+	biflavonoides (4)	SEEGER (1988)
"	+	flavonas-O-C-gly (3)	SEEGER (1988)
"	+	biflavonoides (4)	ANHUT & al. (1989a)
"	+	flavonas-O-C-gly (3)	ANHUT & al. (1989a)
"	+	?	WYATT & al. (1991b)
"	+	biflavonoides (4)	ANHUT (1992)
"	+	flavonas-O-C-gly (3)	ANHUT (1992)
"	+	flavonas-O-digly (1)	ANHUT (1992)
"	+	flavonas-C-gly (3)	ANHUT & al. (1992)
"	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
Plagiomnium drummondii	+	?	KOPONEN & NILSSON (1977)
Plagiomnium elatum	+	?	KOPONEN & NILSSON (1977)
"	+	flavonas-C-gly (6)	BIEHL (1988)
"	+	flavonas-O-digly (1)	BIEHL (1988)
"	+	biflavonoides (1)	BIEHL (1988)
"	+	biflavonoides (1)	GEIGER & al. (1988)
"	+	flavonas-C-gly (4,2?)	ANHUT & al. (1989a)
"	+	flavonas-O-digly (1)	ANHUT & al. (1989a)
"	+	biflavonoides (1)	ANHUT & al. (1989a)
"	+	flavonas (1)	WYATT & al. (1991a)
"	+	flavonas-C-gly (6)	WYATT & al. (1991a)
"	+	flavonas-O-C-gly (1)	WYATT & al. (1991a)
"	+	flavonas-O-digly (1)	WYATT & al. (1991a)
"	+	flavonas-O-gly (2)	WYATT & al. (1991a)
"	+	(9)?	ANHUT (1992)
"	+	flavonas-c-gly (6)	ANHUT (1992)
"	+	flavonas-O-digly (1)	ANHUT (1992)
"	+	biflavonoides (1)	ANHUT (1992)
"	+	flavonas-C-gly (6)	ANHUT & al. (1992)
"	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
Plagiomnium ellipticum	+	?	KOPONEN & NILSSON (1977)
"	+	?	BIEHL (1988)
"	+	flavonas (1)	WYATT & al. (1991a)
"	+	flavonas-C-gly (4)	WYATT & al. (1991a)
"	+	flavonas-O-C-gly (1)	WYATT & al. (1991a)
"	+	flavonas-O-digly (1)	WYATT & al. (1991a)
"	+	flavonas-O-gly (1)	WYATT & al. (1991a)
"	+	?	ANHUT (1992)
Plagiomnium insigne	+	?	KOPONEN & NILSSON (1977)
"	+	flavonas (1)	WYATT & al. (1991a)
"	+	flavonas-C-gly (3)	WYATT & al. (1991a)
"	+	flavonas-O-C-gly (1)	WYATT & al. (1991a)
"	+	flavonas-O-gly (1)	WYATT & al. (1991a)
"	+	?	ANHUT (1992)
Plagiomnium japonicum	+	?	KOPONEN & NILSSON (1977)
Plagiomnium medium	+	?	KOPONEN & NILSSON (1977)
"	+	?	BIEHL (1988)
"	+	flavonas (1)	WYATT & al. (1991a)

**Tabla 1 (continuación):** Flavonoides en *Musci*\*\*\*

	Flavonoides*	Tipo (n°)**	Referencias
"	+	flavonas-C-gly (4)	WYATT & al. (1991a)
"	+	flavonas-O-C-gly (1)	WYATT & al. (1991a)
"	+	flavonas-O-digly (1)	WYATT & al. (1991a)
"	+	flavonas-O-gly (1)	WYATT & al. (1991a)
"	+	?	ANHUT (1992)
<i>Plagiomnium rostratum</i>	+	?	ANHUT (1992)
"	+	biflavonoides	SEGER (1992)
<i>Plagiomnium tezukae</i>	+	?	KOPONEN & NILSSON (1977)
<i>Plagiomnium undulatum</i>	-P		BENDZ & al. (1966a)
"	+	flavonas-C-gly (?)	HARBORNE (1967)
"	+	flavonas-O-C-gly (1)	KOPONEN & NILSSON (1977)
"	+	flavonas-O-C-gly (1)	VANDEKERKHOVE (1978a)
"	+	flavonas-C-gly (1)	VANDEKERKHOVE (1978a)
"	+	flavonas-C-gly (6)	ÖSTERDAHL (1979a, 1979c)
"	+	flavonas-O-C-gly (1)	ÖSTERDAHL (1979a, 1979c)
"	+	?	ANHUT (1992)
<i>Rhizomnium hattori</i>	+	flavonoles (?)	KOPONEN & NILSSON (1977)
<i>Rhizomnium magnifolium</i>	+	flavonas-O-gly (3)	LAUCK (1984)
"	+	flavonas-O-digly (3)	LAUCK (1984)
"	+	flavonas-O-gly (3)	LEIDINGER (1984)
"	+	flavonas-O-digly (3)	LEIDINGER (1984)
"	+	flavonas-O-gly (3)	MÜES & al. (1986)
"	+	flavonas-O-digly (3)	MÜES & al. (1986)
"	+	?	BIEHL (1988)
"	+	?	ANHUT (1992)
<i>Rhizomnium pseudopunctatum</i>	+	flavonas-O-gly (3)	LAUCK (1984)
"	+	flavonas-O-digly (3)	LAUCK (1984)
"	+	?	LEIDINGER (1984)
"	+	flavonas-O-gly (3)	MÜES & al. (1986)
"	+	flavonas-O-digly (3)	MÜES & al. (1986)
<i>Rhizomnium punctatum</i>	+	?	LEIDINGER (1984)
"	+	?	WYATT & al. (1991b)
<i>Rhizomnium striatulum</i>	+	flavonoles (?)	KOPONEN & NILSSON (1977)
3.7.3. Aulacomniaceae			
<i>Aulacomnium androgynum</i>	-		RON & al. (1990)
"	+	biflavonoides	SEGER (1992)
"	+	biflavonoides (6)	HAHN (1993)
<i>Aulacomnium heterostichum</i>	+	?	McCLURE & MILLER (1967)
<i>Aulacomnium palustre</i>	+	?	McCLURE & MILLER (1967)
"	+	biflavonoides	SEGER (1992)
"	+	biflavonoides (5)	HAHN (1993)
"	+	triflavonoides (1)	HAHN (1993)
3.7.4. Bartramiaceae			
<i>Anacolia webbii</i>	+	biflavonoides (5)	SEGER & al. (1993 a)
<i>Bartramia halleriana</i>	+	biflavonoides (6)	SALM (1992)
"	+	biflavonoides (6)	SALM & al. (1993)
"	+	biflavonoides (6)	LÓPEZ-SAEZ (1994)

**Tabla 1 (continuación):** Flavonoides en *Musci*\*\*\*

	Flavonoides*	Tipo (n°)**	Referencias
"	+	biflavonoides	SALM (1994)
Bartramia ithyphylla	+	biflavonoides (5?)	LÓPEZ-SAEZ (1992)
"	+	biflavonoides (5)	LÓPEZ-SAEZ (1994)
"	+	biflavonoides (5)	LÓPEZ-SAEZ & al. (1995)
Bartramia pomiformis	-P		BENDZ & al. (1966a)
"	+	biflavonoides (2,1?)	SEEGER & al. (1991)
"	+	biflavonoides (2,4?)	LÓPEZ-SAEZ (1992)
"	+	triflavonoides (1,1?)	SEEGER (1992)
"	+	biflavonoides (6)	SEEGER & al. (1992b)
"	+	triflavonoides (1)	SEEGER & al. (1992b)
"	+	ácidos flavonoidicos (1)	SEEGER & al. (1992b)
"	+	biflavonoides (6)	LÓPEZ-SAEZ (1994)
"	+	triflavonoides (1)	LÓPEZ-SAEZ (1994)
"	+	ácidos flavonoidicos (1)	LÓPEZ-SAEZ (1994)
Bartramia stricta	+	biflavonoides (5?)	LÓPEZ-SAEZ (1992)
"	+	biflavonoides (4,1?)	LÓPEZ-SAEZ (1994)
"	+	triflavonoides (3,1?)	LÓPEZ-SAEZ (1994)
"	+	biflavonoides (4)	GEIGER & al. (1995)
"	+	triflavonoides (2)	GEIGER & al. (1995)
Breutelia chrysocoma	+	biflavonoides (2,2?)	SALM (1994)
Breutelia eugeniae	+	?	McCLURE & MILLER (1967)
Philonotis fontana	+	biflavonoides (6)	GEIGER & BOKEL (1989)
"	+	biflavonoides	LÓPEZ-SAEZ (1992)
Philonotis sphaerocarpa	+	?	McCLURE & MILLER (1967)
3.7.5. Timmiaceae			
Timmia austriaca	+	?	McCLURE & MILLER (1967)
"	+?	biflavonoides	SEEGER (1992)
Timmia megapolitana	+	?	McCLURE & MILLER (1967)
3.7.6. Rhizogoniaceae			
Cryptopodium bartramioides	-	biflavonoides	SEEGER (1992)
Pyrrhobryum bifarium	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
Rhizogonium distichum	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
Rhizogonium spiniforme	-		McCLURE & MILLER (1967)
3.7.7. Hypnodendraceae			
Hypnodendron comatum	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
Hypnodendron vescoanum	-		McCLURE & MILLER (1967)
Mniodendron tahiticum	+	?	McCLURE & MILLER (1967)
3.7.8. Spiridentaceae			
Spiridens balfourianus	-		McCLURE & MILLER (1967)
3.7.9. Leptostomataceae			
Leptostomum inclinans	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
Leptostomum macrocarpum	+	biflavonoides	SEEGER (1992)

**Tabla 1 (continuación):** Flavonoides en *Musci*\*\*\*

	Flavonoides*	Tipo (n°)**	Referencias
3.7.10. Meesiaceae			
Meesia triquetra	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
Paludella squarrosa	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
<b>3.8. Orden Orthotrichales</b>			
3.8.1. Orthotrichaceae			
Macromitrium brevisetum	-		McCLURE & MILLER (1967)
Macromitrium guatemalense	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
Macromitrium longipes	+?	biflavonoides	SEEGER (1992)
Orthotrichum anomalum	+?	?	BECKER (1986)
Orthotrichum lyellii	+	?	BECKER (1986)
Orthotrichum obtusifolium	-	biflavonoides	SEEGER (1992)
Ulota bruchii	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
Ulota phyllanta	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
Zygodon spp.	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
<b>3.9. Orden Leucodontales</b>			
3.9.1. Fontinalaceae			
Fontinalis antipyretica	-P		BENDZ & al. (1966a)
"	-		SALM (1994)
"	-	biflavonoides	SEEGER (1992)
Fontinalis novae-angliae	+	?	McCLURE & MILLER (1967)
Fontinalis squamosa	-		SALM (1994)
3.9.2. Climaciaceae			
Climacium americanum	-		McCLURE & MILLER (1967)
Climacium dendroides	-P		BENDZ & al. (1966a)
"	-		VANDEKERKHOVE (1980)
"	-	biflavonoides	SEEGER (1992)
3.9.3. Anomodontaceae			
Anomodon attenuatus	-		McCLURE & MILLER (1967)
"	+?	?	BECKER (1986)
Anomodon rostratus	-		McCLURE & MILLER (1967)
Anomodon viticulosus	-P		BENDZ & al. (1966a)
"	-		VANDEKERKHOVE (1980)
"	+?	?	BECKER (1986)
3.9.4. Hedwigiacae			
Hedwigia ciliata	-P		BENDZ & al. (1966a)
"	+	?	McCLURE & MILLER (1967)
"	+?	biflavonoides (?)	ÖSTERDAHL (1976)
"	+	flavonas-O-tetragly (1)	ÖSTERDAHL (1976)
"	+?	biflavonoides (?)	ÖSTERDAHL & al. (1976)
"	+	flavonas-O-tetragly (1)	ÖSTERDAHL & LINDBERG (1977)

**Tabla 1:** Flavonoides en *Musci*\*\*\*

	Flavonoides*	Tipo (nº)**	Referencias
"	+	flavonas-C-gly (2,1?)	ÖSTERDAHL (1978a, 1976)
"	+	flavonas-O-digly (3)	ÖSTERDAHL (1979a, 1979b)
"	+	flavonas-O-trigly (3?)	ÖSTERDAHL (1979a, 1979b)
"	+	flavonas-O-tetragly (2)	ÖSTERDAHL (1979a, 1979b)
"	+	flavonas-C-gly (2,1?)	ÖSTERDAHL (1979a, 1979b)
"	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
Rhacocarpus humboldtii	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
3.9.5. Leucodontaceae			
Antitrichia californica	-		RON & al. (1990)
Antitrichia curtipendula	-P		BENDZ & al. (1966a)
"	+	?	BECKER (1986)
"	+	biflavonoides (2)	GEIGER & al. (1988)
"	-		RON & al. (1990)
"	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
Leucodon sciuroides	+?	?	BECKER (1986)
"	-		RON & al. (1990)
"	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
Pterogonium gracile	-	biflavonoides	SEEGER (1992)
3.9.6. Neckeraceae			
Homalia falcifolia	-	biflavonoides	SEEGER (1992)
Homalia pulchella	+?	biflavonoides	SEEGER (1992)
Homalia trichomanoides	-P		BENDZ & al. (1966a)
Neckera complanata	-		McCLURE & MILLER (1967)
"	-		VANDEKERKHOVE (1977b)
"	+?	?	BECKER (1986)
"	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
Neckera crispa	-		VANDEKERKHOVE (1977b)
"	+?	?	BECKER (1986)
Neckeradelphus menziesii	+	?	McCLURE & MILLER (1967)
Neckeropsis lepineana	-		McCLURE & MILLER (1967)
Porotrichum longirostre	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
3.9.7. Racopilaceae			
Racopilum capense	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
Racopilum cuspidigerum	+	?	McCLURE & MILLER (1967)
"	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
Racopilum strumiferum	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
3.9.8. Pterobryaceae			
Garovaglia tahitensis	+	?	McCLURE & MILLER (1967)
Myurium hochstetteri	-	biflavonoides	SEEGER (1992)
Trachyloma planifolium	-	biflavonoides	SEEGER (1992)
3.9.9. Meteoriaceae			
Aerobryopsis longissima	+	?	McCLURE & MILLER (1967)
Floribunda aurea	-	biflavonoides	SEEGER (1992)

Tabla 1: Flavonoides en Musci\*\*\*

	Flavonoides*	Tipo (n°)**	Referencias
Papillaria imponderosa	-	biflavonoides	SEEGER (1992)
Pilotrichella spp.	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
Pilotrichella cuspidata	+	biflavonoides (1)	SEEGER & al. (1992a)
Squamidium nigricans	-	biflavonoides	SEEGER (1992)
Weymouthia cochlearifolia	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
Weymouthia mollis	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
3.9.10. Ptychomniaceae			
Cladomnion ericoides	+?	biflavonoides	SEEGER (1992)
Ptychomnion aciculare	-		McCLURE & MILLER (1967)
"	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
3.9.11. Thamniaceae			
Thamnum alopecurum	-		VANDEKERKHOVE (1977b)
"	+?	?	BECKER (1986)
3.9.12. Phyllogoniaceae			
Catagonium politum	-	biflavonoides	SEEGER (1992)
3.9.13. Prionodontaceae			
Prionodon densus	-	biflavonoides	SEEGER (1992)
3.9.14. Cryphaeaceae			
Cryphaca spp.	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
3.9.15. Cyrtopodaceae			
Cyrtopus setosus	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
3.9.16. Lepyrodontaceae			
Lepyrodon tomentosum	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
<b>3.10. Orden Hookeriales</b>			
3.10.1. Hookeriaceae			
Achrophyllum dentatum	-	biflavonoides	SEEGER (1992)
Distichophyllum pulchellum	-	biflavonoides	SEEGER (1992)
Hemiragis aurea	-		McCLURE & MILLER (1967)
Hookeria lucens	+?	?	BECKER (1986)
"	-		RON & al. (1990)
Hookeria acutifolia	-		McCLURE & MILLER (1967)
Hookeriopsis acicularis	-		McCLURE & MILLER (1967)
3.10.2. Hypopterygiaceae			
Catharomnion ciliatum	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
Cyathophorum bulbosum	-	biflavonoides	SEEGER (1992)
Hypopterygium filiculaeforme	+?	biflavonoides	SEEGER (1992)
Hypopterygium novae-zelandiae	+?	biflavonoides	SEEGER (1992)
Hypopterygium setigerum	+?	biflavonoides	SEEGER (1992)
Lopidium concinnum	-	biflavonoides	SEEGER (1992)
<b>3.11. Orden Hypnales</b>			
3.11.1. Leskeaceae			
Haplohymenium longinerve	-	biflavonoides	SEEGER (1992)

**Tabla 1:** Flavonoides en *Musci*\*\*\*

	Flavonoides*	Tipo (n°)**	Referencias
<i>Hylocomiopsis</i> spp.	-	biflavonoides	SEEGER (1992)
<i>Leskea polycarpa</i>	+?	?	BECKER (1986)
<i>Leskeella nervosa</i>	-P		BENDZ & al. (1966a)
<i>Pterigynandrum filiforme</i>	+?	?	BECKER (1986)
"	-	biflavonoides	SEEGER (1992)
3.11.2. Thuidiaceae			
<i>Myurella julacea</i>	+?	biflavonoides	SEEGER (1992)
<i>Thuidiopsis furfurosa</i>	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
<i>Thuidium</i> spp.	-	biflavonoides	SEEGER (1992)
<i>Thuidium abietinum</i>	-		VANDEKERKHOVE (1980)
<i>Thuidium delicatulum</i>	+	?	McCLURE & MILLER (1967)
"	-		VANDEKERKHOVE (1977b)
<i>Thuidium phibertii</i>	-P		BENDZ & al. (1966a)
"	+	biflavonoides (1)	SIEVERS (1992)
<i>Thuidium tamariscifolium</i>	-		VANDEKERKHOVE (1980)
<i>Thuidium tamariscinum</i>	-		RON & al. (1990)
"	-	biflavonoides	SEEGER (1992)
"	+	biflavonoides (1)	SIEVERS (1992)
3.11.3. Amblystegiaceae			
<i>Acrocladium auriculatum</i>	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
<i>Acrocladium cuspidatum</i>	-		VANDEKERKHOVE (1980)
<i>Calliergon sarmentosum</i>	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
<i>Calliergonella cuspidata</i>	+	?	RON & al. (1990)
"	+?	biflavonoides	SEEGER (1992)
<i>Cratoneuropsis</i> spp.	-	biflavonoides	SEEGER (1992)
<i>Cratoneuropsis relaxa</i>	-	biflavonoides	SEEGER (1992)
<i>Drepanocladus</i> spp.	-	biflavonoides	SEEGER (1992)
<i>Drepanocladus aduncus</i>	+	biflavonoides (1)	SIEVERS (1992)
<i>Drepanocladus pseudo-sarmentosus</i>	+	antocianidinas (1,1?)	BENDZ & al. (1962)
<i>Drepanocladus uncinatus</i>	+?	?	BECKER (1986)
<i>Hygroamblystegium irriguum</i>	-		VANDEKERKHOVE (1980)
<i>Palustriella commutata</i>	-		VANDEKERKHOVE (1980)
<i>Sciaromium tricostatum</i>	-		McCLURE & MILLER (1967)
<i>Scorpidium scorpioides</i>	-		VANDEKERKHOVE (1977b)
3.11.4. Brachytheciaceae			
<i>Brachythecium reflexum</i>	-		VANDEKERKHOVE (1977b)
<i>Brachythecium rivulare</i>	-		VANDEKERKHOVE (1980)
<i>Brachythecium rutabulum</i>	-		VANDEKERKHOVE (1980)
"	-	biflavonoides	SIEVERS (1992)
<i>Brachythecium salebrosum</i>	-P		BENDZ & al. (1966a)
<i>Bryhnia novae-angliae</i>	-		McCLURE & MILLER (1967)
<i>Cirriphyllum piliferum</i>	-P		BENDZ & al. (1966a)
"	-		BECKER (1986)
"	-	biflavonoides	SEEGER (1992)
<i>Eurhynchium riparioides</i>	+?	?	BECKER (1986)



**Tabla 1:** Flavonoides en Musci\*\*\*

	Flavonoides*	Tipo (n°)**	Referencias
Eurhynchium rusciforme	-		VANDEKERKHOVE (1977b)
Eurhynchium schleicheri	-	biflavonoides	SIEVERS (1992)
Eurhynchium striatum	-		VANDEKERKHOVE (1980)
Homalothecium lutescens	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
"	+	biflavonoides (2)	SIEVERS (1992)
"	+	biflavonoides (3)	SEEGER & al. (1993b)
Homalothecium philippeanum	+	biflavonoides (2)	SIEVERS (1992)
Homalothecium sericeum	-P		BENDZ & al. (1966a)
"	+	?	BECKER (1986)
"	+	?	RON & al. (1990)
"	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
"	+	biflavonoides (2)	SIEVERS (1992)
Isothecium myosuroides	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
Isothecium myurum	-P		BENDZ & al. (1966a)
Isothecium viviparum	-		VANDEKERKHOVE (1977b)
Pleuropus wilkesianus	-		McCLURE & MILLER (1967)
Rhynchostegium riparioides	-		RON & al. (1990)
Scleropodium purum	-		VANDEKERKHOVE (1980)
"	+?	?	BECKER (1986)
"	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
3.11.5. Entodontaceae			
Entodon concinnus	+?	biflavonoides	SEEGER (1992)
"	+	biflavonoides (1)	SIEVERS (1992)
Entodon orthocarpus	+	?	BECKER (1986)
Entodon seductrix	-		McCLURE & MILLER (1967)
3.11.6. Plagiotheciaceae			
Plagiothecium denticulatum	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
Plagiothecium draytoni	+	?	McCLURE & MILLER (1967)
Plagiothecium laetum	-P		BENDZ & al. (1966a)
"	+?	?	BECKER (1986)
"	-	biflavonoides	SIEVERS (1992)
Plagiothecium roseanum	+?	?	BECKER (1986)
Plagiothecium undulatum	-		VANDEKERKHOVE (1977b)
"	-	biflavonoides	SEEGER (1992)
"	-	biflavonoides	SIEVERS (1992)
3.11.7. Hypnaceae			
Ctenidium molluscum	-		VANDEKERKHOVE (1977b)
"	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
"	+	biflavonoides (2)	SIEVERS (1992)
Herzogiella seligeri	+	?	BECKER (1986)
Hyocomium armoricum	-	biflavonoides	SEEGER (1992)
Hypnum andoi	+	biflavonoides (2)	SIEVERS (1992)
Hypnum cupressiforme	-P		BENDZ & al. (1966a)
"	-		McCLURE & MILLER (1967)
"	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
"	+	aldehidos flavon.(1)	SIEVERS (1992)

Tabla 1: Flavonoides en *Musci*\*\*\*

	Flavonoides*	Tipo (nº)**	Referencias
"	+	ácidos flavonoidicos (2)	STEVERS (1992)
"	+	flavonoles (1)	STEVERS (1992)
"	+	biflavonoides (9)	STEVERS (1992)
"	+	biflavonoides (5)	STEVERS & al. (1992)
"	+	aldehidos flavon. (1)	STEVERS & al. (1992)
"	+	biflavonoides (2)	STEVERS & al. (1994)
"	+	ácidos flavonoidicos (2)	STEVERS & al. (1994)
"	+	flavonoles (1)	STEVERS & al. (1994)
<i>Hypnum imponens</i>	-		McCLURE & MILLER (1967)
<i>Hypnum jutlandicum</i>	+	biflavonoides (1)	STEVERS (1992)
<i>Hypnum lacunosum</i>	+	?	BECKER (1986)
<i>Hypnum lindbergii</i>	+?	?	BECKER (1986)
"	+	biflavonoides (2)	STEVERS (1992)
<i>Hypnum subimponens</i>	-	biflavonoides	STEVERS (1992)
<i>Mittlenothamnium deminutivum</i>	-	biflavonoides	SEEGER (1992)
<i>Orthothecium chryseum</i>	-P		BENDZ & al. (1966a)
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	-P		BENDZ & al. (1966a)
"	-		McCLURE & MILLER (1967)
"	-		VANDEKERKHOVE (1977b)
"	+	biflavonoides (2)	STEVERS (1992)
<i>Pylaisia polyantha</i>	-P		BENDZ & al. (1966a)
3.11.8. Hylocomiaceae			
<i>Hylocomium splendens</i>	-P		BENDZ & al. (1966a)
"	+	?	McCLURE & MILLER (1967)
"	+	flavonas-O-digly (1)	VANDEKERKHOVE (1977b)
"	+	?	HERZOG (1982)
"	+	flavonas-O-trigly (3?)	BECKER (1986)
"	+	biflavonoides (2,1?)	BECKER (1986)
"	+	biflavonoides (2,1?)	BECKER & al. (1986)
"	+	flavonas-O-trigly (1)	BECKER & al. (1986)
"	+	flavonas-O-digly (1?)	BECKER & al. (1986)
"	+	biflavonoides (1)	GEIGER & al. (1988)
"	+	?	RON & al. (1990)
"	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
<i>Hylocomium umbratum</i>	+	?	BECKER (1986)
<i>Pleurozium schreberi</i>	-P		BENDZ & al. (1966a)
"	+	flavonas (1)	VANDEKERKHOVE (1980)
"	+	flavonas-O-digly (1)	VANDEKERKHOVE (1980)
"	+	?	BECKER (1986)
"	-		RON & al. (1990)
"	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
<i>Rhytidiadelphus loreus</i>	-		VANDEKERKHOVE (1977b)
"	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
<i>Rhytidiadelphus squarrosus</i>	-		VANDEKERKHOVE (1977b)
"	+	biflavonoides (4,1?)	SEEGER & al. (1990)

Tabla 1: Flavonoides en Musci\*\*\*

	Flavonoides*	Tipo (n°)**	Referencias
"	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
Rhytidiadelphus triquetrus	-P		BENDZ & al. (1966a)
"	-		VANDEKERKHOVE (1977b)
"	+	?	BECKER (1986)
"	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
"	+	biflavonoides (2)	HAHN (1993)
"	+	flavonas-O-gly (?)	HAHN (1993)
Rhytidiopsis robusta	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
"	+	biflavonoides (2)	SIEVERS (1992)
<b>3.11.9. Rhytidiaceae</b>			
Rhytidium rugosum	-		McCLURE & MILLER (1967)
"	+?	?	BECKER (1986)
"	+?	biflavonoides	SEEGER (1992)
<b>3.11.10. Sematophyllaceae</b>			
Acroporium pungens	-		McCLURE & MILLER (1967)
Sematophyllum amoenum	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
Wijkia extenuata	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
<b>3.11.11. Lembophyllaceae</b>			
Camptochaete arbuscula	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
Lembophyllum clandestinum	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
<b>3.11.12. Echinodiaceae</b>			
Echinodium hispidum	-	biflavonoides	SEEGER (1992)
<b>3.12. Orden Seligerales</b>			
<b>3.12.1. Seligeraceae</b>			
Blindia acuta	+	biflavonoides	SEEGER (1992)
<b>3.13. Orden Tetraphidales</b>			
<b>3.13.1. Tetraphidaceae</b>			
Tetraphis pellucida	+	?	McCLURE & MILLER (1967)
"	+?	dihidroflavonoles (1?)	VANDEKERKHOVE (1977a)
"	+	?	BECKER (1986)
"	+?	dihidroflavonoles (1?)	GEIGER in MARKHAM (1988)
"	-	biflavonoides	SEEGER (1992)
"	-		JUNG (1994)
<b>3.13.2. Calomniaceae</b>			
Calomnion schistostegiellum	-		McCLURE & MILLER (1967)
<b>3.14. Orden Polytrichales</b>			
<b>3.14.1. Polytrichaceae</b>			
Atrichum angustatum	+	?	McCLURE & MILLER (1967)

**Tabla 1:** Flavonoides en *Musci*\*\*\*

	Flavonoides*	Tipo (nº)**	Referencias
<i>Atrichum undulatum</i>	-P		BENDZ & al. (1966a)
"	-		BECKER (1986)
"	-	biflavonoides	SEEGER (1992)
"	-		JUNG (1994)
<i>Dawsonia superba</i>	-	biflavonoides	SEEGER (1992)
<i>Dendrologotrichum dendroides</i>	-	biflavonoides	SEEGER (1992)
<i>Pogonatum comossum</i>	+	?	JUNG (1994)
<i>Pogonatum urnigerum</i>	+	?	JUNG (1994)
<i>Polytrichadelphus longisetus</i>	-	biflavonoides	SEEGER (1992)
<i>Polytrichum alpinum</i>	-		JUNG (1994)
<i>Polytrichum commune</i>	-P		BENDZ & al. (1966a)
"	+	?	McCLURE & MILLER (1967)
"	-	biflavonoides	SEEGER (1992)
"	-		JUNG (1994)
<i>Polytrichum formosum</i>	-		JUNG (1994)
<i>Polytrichum juniperinum</i>	-		JUNG (1994)
<i>Polytrichum ohioense</i>	+	?	McCLURE & MILLER (1967)
<i>Polytrichum sexangulare</i>	-		BECKER (1986)
<i>Polytrichum tenellum</i>	-		JUNG (1994)

\* Ausencia/presencia de flavonoides; + = presencia de flavonoides; - = ausencia de flavonoides (sino se especifica un tipo concreto); -P = ausencia de proantocianidinas; +? = identificación tentativa o dudosa.

\*\* Tipo de flavonoide. Entre paréntesis se indica el número identificado de cada tipo cuando es conocido. ? = dato desconocido o dudoso; gly = glicósido.

\*\*\* Las referencias bibliográficas se han ordenado cronológica y alfabéticamente para cada una de las especies consideradas.

La recopilación de los diversos tipos flavonoídicos identificados en musgos (Tabla 1) pone de manifiesto que únicamente se conocen flavonoides en la subclase *Bryidae*, que su presencia es dudosa en *Andreaeidae* y que están totalmente ausentes en *Sphagnidae*. No obstante, en esta última subclase se conocen unas antocianidinas un tanto especiales (esfagnorrubinas) que algunos autores consideran que no pertenecen al tipo estructural de los flavonoides. En *Andreaeidae*, en los últimos años se está postulando la existencia de flavonoides (BECKER, 1986) y cabe la duda sobre si sintetizan biflavonoides (SEEGER, 1992), aunque aún deben confirmarse tales resultados.

En resumen, la química flavonoídica de musgos parece ir encaminada a que la síntesis de flavonoides es exclusiva de la subclase considerada como más evolucionada, la subclase *Bryidae*, estando ausentes por el momento en *Sphagnidae* y *Andreaeidae*. La subclase *Bryidae* exhibe una enorme variedad de tipos flavonoídicos que incluye flavonas (agliconas, C- y O-glicosiladas), isoflavonas e isoflavonas O-glicósidos, auronas, 3-deoxiantocianidinas, chalconas, ácidos flavonoídicos, aldehidos flavonoídicos, biflavonoides y triflavonoides. Las flavonas derivan en general del esqueleto de apigenina o de su hidroderivado la luteolina, tales como vitexina, crisoeriol o diosmetina. Entre las flavonas identificadas se encuentran, ya no sólo las propias agliconas (apigenina y luteolina), sino sus

derivados glicosilados. Los azúcares pueden unirse a la molécula de flavona mediante enlaces de tipo C-, O- y O-C-. En musgos se conocen flavonas-O-glicósidos, flavonas-O-diglicósidos, así como derivados tri- y tetraglicosilados. Los azúcares más frecuentes son respectivamente la glucosa y en menor medida la ramnosa.

Los flavonoles en musgos son escasos y por lo general derivan del kaempferol (3-OH-apigenina). Se ha identificado la aglicona correspondiente así como derivados mono y di-O-glicosilados. Al igual que los flavonoles, las isoflavonas se han citado pocas veces en musgos, y en concreto, exclusivamente en la familia *Bryaceae*. Por lo general, las isoflavonas de musgos derivan del orobol y de la pratenseina, tanto a nivel de aglicona como de O-glicósidos y O-diglicósidos.

En cuanto a los biflavonoides, son sin duda el mejor marcador flavonoídico, específicos de musgos, que permiten diferenciar la composición flavonoídica de éstos respecto a las hepáticas, en las cuales están ausentes. Su identificación por primera vez en *Dicranum scoparium* supuso una gran sorpresa, aunque hoy en día dichos compuestos se conocen en bastantes especies y, día a día, su naturaleza es más variada.

Auronas, chalconas, ácidos flavonoídicos y aldehidos flavonoídicos tienen una representación minoritaria en la química flavonoídica de musgos. Sólo se ha identificado por el momento una aurona en *Funaria hygrometrica* (*Funariaceae*) aunque se conocen biflavonoides con dos monómeros de aureosidina. La única chalcona conocida en musgos es un derivado O-glicosilado, cuya estructura está aún por determinar en *Plagiomnium* (*Mniaceae*). Los ácidos flavonoídicos se identificaron por primera vez en *Bartramia pomiformis*, y la estructura elucidada fue denominada ácido bartrámico, que en realidad posee un monómero de luteolina sustituido en C-8 por un grupo ácido. El otro ácido flavonoídico conocido es el ácido hípnico de *Hypnum cupressiforme*, derivado de un dihidroflavonol. En esta última especie se identificó así mismo el único aldehido flavonoídico conocido, también derivado de un dihidroflavonol.

Las antocianidinas de musgos corresponden básicamente a dos tipos de estructuras. Unas derivadas de la luteolinidina, tanto mono como di-O-glicosiladas, identificadas en *Bryum* spp. y *Splachnum* spp.; y otras, las esfagnorrubinas del género *Sphagnum*, tienen una estructura muy peculiar ya comentada.

La presencia de 3-deoxiantocianidinas, de biflavonoides y triflavonoides macrocíclicos, hipnogenoles y chalconas, así como de dihidroflavonoles, viene en resumen a indicarnos que los musgos no son embriobiontes primitivos, sino que comparten una fuerte afinidad con las plantas vasculares, por lo que bioquímicamente hablando parecen haber tenido una evolución paralela. Día a día se identifican nuevos flavonoides en musgos, e incluso algunos de ellos incluyen tipos flavonoídicos hasta ahora no descritos (chalconas, bauronas); e incluso, ciertas estructuras son completamente novedosas en la química de los productos naturales, tales como los biflavonoides y triflavonoides macrocíclicos (GEIGER & al., 1995; LÓPEZ-SAEZ, 1994). Pasando ahora a analizar la presencia de cada uno de los tipos flavonoídicos en los táxones considerados, obviaremos las subclases *Sphagnidae* y *Andreaeidae* por carecer éstas de flavonoides en sentido estricto.

En 11 de los órdenes de la subclase *Bryidae* en los que se estudió la composición flavonoídica, se identificó al menos la presencia de flavonoides. Únicamente en 3 no se detectó ningún flavonoide (*Buxbambiales*, *Tetraphidales*, *Polytrichales*).

## ORDEN DICRANALES

El orden *Dicranales*, considerado como el menos evolucionado de la subclase *Bryidae*, de los que fueron investigados, se caracteriza por sintetizar básicamente dos tipos de flavonoides: flavonas glicosiladas y biflavonoides. La presencia de agliconas flavónicas se demostró únicamente en una especie de *Ditrichaceae*, mientras que los derivados O-glicosilados se conocen sólo en *Dicranum scoparium* de *Dicranaceae*. Los biflavonoides en el orden se identificaron en una especie de las familias *Ditrichaceae*, *Bryoxiphiaceae*, *Eustidiaceae* y *Rhabdoweisiaceae*; en 2 de *Dycnemonaceae* y en 17 de *Dicranaceae*. En esta última familia, todas las especies investigadas se caracterizaron por sintetizar biflavonoides, excepto *Dicranella hochreutineri* y *Leucoloma serrulatum*, aunque dichas especies han sido únicamente estudiadas por McCLURE & MILLER (1967), cuyo trabajo necesita una profunda revisión. Únicamente en las familias *Leucobryaceae*, *Calymperaceae* y *Schistostegaceae* no se pudieron identificar flavonoides. En resumen, el orden *Dicranales* se caracteriza por sintetizar básicamente biflavonoides, excepto *Dicranum scoparium*, que también sintetiza flavonas O-glicosiladas.

## ORDEN FISSIDENTALES

El segundo orden considerado, *Fissidentales*, ha sido poco estudiado pero se ha demostrado la síntesis de biflavonoides en una única especie de *Fissidentaceae*, aunque el resto no parecen sintetizarlos. Dichos resultados estarían próximos a los del orden anterior.

## ORDEN BUXBAMIALES - ORDEN POTTIALES

En el orden *Buxbambiales* no se ha demostrado por el momento la presencia de flavonoides, por lo que debemos sospechar que carecen de ellos. El orden *Pottiales* sigue la tónica anterior, ya que se han identificado únicamente biflavonoides en una especie de *Encalyptaceae* y en 4 de *Pottiaceae*.

## ORDEN GRIMMIALES

En el orden *Grimmiales* se conocen sólomente biflavonoides en 3 especies de *Grimmiaceae* y una de *Phychomitraceae*, y ningún otro tipo de flavonoide. De

nuevo, nos encontraríamos con que estos primeros órdenes, supuestamente menos evolucionados, de la subclase *Bryidae* se caracterizan por sintetizar casi exclusivamente biflavonoides.

## ORDEN FUNARIALES

En el orden *Funariales* la situación cambia sensiblemente respecto a los órdenes anteriores, ya que a los biflavonoides identificados en 2 especies de *Funariaceae* y una de *Splachnaceae*, hay que sumar otros tipos flavonoídicos, tales como auronas en *Funariaceae* y antocianidinas en *Splachnaceae*. Es difícil precisar si la aparición de estos dos nuevos tipos flavonoídicos ha de considerarse o no como un carácter más evolucionado respecto a los órdenes anteriores. De hecho, se conocen antocianidinas en la subclase *Sphagnidae*, aunque de una estructura muy especial; y de la misma manera, se conocen biflavonoides formados por dímeros con aurona (incluso biauronas) en *Dicranaceae*, del orden *Dicranales*. De acuerdo a lo anterior, podría postularse que la síntesis de antocianidinas, auronas, flavonas y biflavonoides ha de considerarse como un carácter poco evolucionado o plesiotípico en musgos.

## ORDEN BRYALES

El orden *Bryales* permite tomar los postulados anteriores como válidos, ya que sirve de "frontera" entre los órdenes menos evolucionados y los más evolucionados de la subclase *Bryidae*. En este orden, y más concretamente en la familia tipo *Bryaceae*, los tipos flavonoídicos identificados son muy numerosos. Se conocen flavonas (3 especies), flavonas-O-glicósidos (6 especies), flavonas-C-glicósidos (3), isoflavonas (2), isoflavonas-O-glicósidos (2), antocianidinas (4), flavonoles (1), flavonoles-O-glicósidos (2) y biflavonoides (6). La síntesis de isoflavonas y flavonoles, de acuerdo a lo anterior, debería tomarse como un carácter evolucionado en musgos, frente a los órdenes anteriores que no sintetizan dichos tipos flavonoídicos. La identificación en *Bryaceae* de biflavonoides formados con monómeros de isoflavona (brioflavona y heterobrioflavona) podría confirmar lo antes expuesto, y reafirmarnos en que el orden *Bryales*, y más concretamente la familia *Bryaceae*, separaría los órdenes menos y más evolucionados de la subclase *Bryidae*. Las isoflavonas y sus derivados tienen estructuras que simulan a los esteroides (SWAIN, 1986) y a otros controladores del crecimiento y desarrollo de ciertos depredadores potenciales, por lo que pueden interferir en dichos procesos. Así mismo, ciertas estructuras poliméricas como proantocianidinas y biflavonoides, pueden unirse a proteínas, incluido enzimas, y a otros polímeros tales como polisacáridos y ácidos nucleicos (SWAIN, 1986), favoreciendo la función defensiva de las isoflavonas contra la depredación. En *Bryaceae* se sintetizan tanto isoflavonas, antocianidinas como biflavonoides, lo que sugiere que la síntesis de isoflavonas en la familia es una especialización particular frente a la depredación por insectos, ya que en ninguna otra familia ni género de musgos se sintetizan.

En la familia *Mniaceae*, del orden *Bryales*, se cumplen perfectamente todos los postulados anteriores, ya que al igual que en *Bryaceae*, se reconocen biflavonoides (4 especies), flavonas-O-C-glicósidos (6 especies), flavonas-C-glicósidos (8), flavonas (6), flavonas-O-glicósidos (10); y el carácter supuestamente más evolucionado, la síntesis de flavonoles-O-glicosilados en una especie. Así mismo, se identificó una chalcona (O-glicósido) en una especie, cuya presencia debería considerarse como un carácter de poca evolución, ya que su síntesis apenas requiere muy pocos pasos metabólicos (SWAIN, 1986). En seis familias del orden *Bryales*, o bien sólo se han identificado biflavonoides (*Rhizogoniaceae*, *Hypnodendraceae*, *Leptostomataceae*, *Meesiaceae*) o ni siquiera se conoce la síntesis de flavonoides (*Spiridentaceae*). En *Timmiaceae* se sabe de la síntesis de flavonoides, pero no se han descrito biflavonoides.

En las dos familias restantes estudiadas en el orden *Bryales*, se conoce la síntesis de biflavonoides tanto en *Bartramiaceae* como en *Aulacomniaceae*; pero a diferencia de los órdenes anteriores e incluso del resto de familias de su propio orden, se han identificado en ambas triflavonoides, e incluso, en *Bartramiaceae* triflavonoides cíclicos (GEIGER & al., 1995; LÓPEZ-SAEZ, 1994). Así mismo, en *Bartramiaceae* se conocen biflavonoides macrocíclicos y ácidos flavonoídicos. Todos estos caracteres (ciclación molecular, adición de un tercer monómero, existencia de ácidos flavonoídicos) han de considerarse conjunta y separadamente como bastante evolucionados respecto a los anteriores órdenes o familias de *Bryales*, que no los poseen. Así mismo, la existencia de triflavonoides en *Aulacomniaceae* y en *Bartramiaceae* habla en favor de su gran parentesco filogenético.

## ORDEN ORTOTRICHALES - ORDEN LEUCODONTALES

En el orden *Ortotrichales* se conoce la síntesis de biflavonoides en 4 especies de *Ortotrichaceae*. En *Leucodontales* la situación es similar al orden anterior, ya que se han identificado biflavonoides en 9 familias (*Racopilaceae*, *Neckeraceae*, *Leucodontaceae*, *Hedwigiaceae*, *Meteoriaceae*, *Ptychomniaceae*, *Cryphaceae*, *Cyrtopodaceae*, *Lepyrodontaceae*), de flavonas O- y C-glicosiladas en *Hedwigiaceae*; y en el resto, o bien se conoce que sintetizan flavonoides (*Pterobryaceae*) o que no los sintetizan (*Fontinalaceae*, *Climaciaceae*, *Anomodontaceae*, *Thamniaceae*, *Phyllogoniaceae*, *Prionodontaceae*). En resumen, se sigue observando la supuestamente poco evolucionada síntesis en musgos de biflavonoides y flavonas, sin añadir ningún carácter de mayor evolución.

## ORDEN HOOKERIALES

En el orden *Hookeriales* no se han detectado flavonoides en *Hookeriaceae* y se han identificado biflavonoides en *Hypopterygiaceae*.



## ORDEN HYPNALES

El orden *Hypnales* va a confirmar, sin embargo, muchos de los postulados antes expuestos. En la familia menos evolucionada del orden, *Leskeaceae*, no se han identificado flavonoides; al igual que en *Echinodiaceae* y *Rhytidiaceae*; mientras que en *Thuidiaceae*, *Amblystegiaceae*, *Brachytecaceae*, *Entodontaceae*, *Plagiotheciaceae*, *Hypnaceae*, *Sematophyllaceae*, *Lembophyllaceae* e *Hylocomiaceae* se conoce la síntesis de biflavonoides. En *Amblystegiaceae* se han identificado también antocianidinas; y en *Hylocomiaceae* flavonas y flavonas-O-glicosiladas; considerados todos estos caracteres como de poca evolución, y que confirman lo hasta ahora hipotetizado. Es precisamente en la familia tipo, *Hypnaceae*, donde se demuestra la existencia de ciertos caracteres que permiten considerar al orden *Hypnales* como más evolucionado respecto a los anteriores. Tales caracteres son la síntesis de flavonoles, de ácidos flavonoídicos, de aldehidos flavonoídicos y de biflavonoides formados por dímeros de flavonol y dihidroflavonol. Todos estos caracteres han de considerarse en conjunto como un carácter bastante evolucionado, sobre todo la identificación de derivados con dihidroflavonol; por el gran número de pasos metabólicos que requiere su síntesis (SWAIN, 1986).

## ORDEN SELIGERALES

El orden *Seligerales* no añade nada nuevo a lo ya conocido, pues únicamente se sabe de la síntesis de biflavonoides en *Seligeraceae*.

## ORDEN TETRAPHIDALES

Precisamente es en el orden *Tetraphidales*, en la familia *Tetraphidaceae*, donde se viene a confirmar, mediante la síntesis de dihidroflavonoles, que éste es un carácter que supone cierta evolución con respecto a los órdenes que no los sintetizan. Su síntesis en *Tetraphidaceae* (VANDEKERKHOVE, 1977a) ha de considerarse como un carácter apotípico, que explica la posición del orden como uno de los más evolucionados de la subclase *Bryidae* junto al orden *Hypnales*. La no síntesis de biflavonoides en *Tetraphidales* explicaría, así mismo, que este orden sea ciertamente más evolucionado que *Hypnales*, que sí los sintetiza.

## ORDEN POLYTRICHALES

En el último orden de la subclase, *Polytrichales*, no se conoce la síntesis de flavonoide alguno, ni siquiera biflavonoides o flavonas, excepto los datos dudosos expuestos para *Pogonatum* spp. En cambio, sí se conoce la síntesis de otros compuestos cercanos a los flavonoides como son las cumarinas (JUNG, 1994; JUNG & al., 1995), también identificadas en el orden anterior.

## CONCLUSIONES

Las investigaciones sobre la química flavonoídica de musgos no han hecho sino comenzar, a pesar de los productivos avances de los últimos años. Cualquier conclusión de índole filogenética o sistemática que se haga a nivel global, sobre la composición flavonoídica de musgos, será al menos incompleta, ya que como los resultados demuestran, los principales descubrimientos están aún por llegar. A medida que se reinvestigan aquellas especies en las que se suponía conocer la composición flavonoídica, se identifican nuevos flavonoides antes no descritos. Por todo ello, las conclusiones que antes derivaron de tales conocimientos deben revisarse y ponerse al día, sobre todo los trabajos de McCLURE & MILLER (1967). Trás un profundo análisis, se podrá albergar, al menos, alguna hipótesis preliminar sobre las relaciones filogenéticas existentes entre musgos, hepáticas y antocerotas; y entre éstos (briófitos) con las algas o los pteridófitos.

Podríamos pues, finalmente, hipotetizar acerca de la evolución sufrida por los flavonoides en *Musci*, de acuerdo a lo antes expuesto, a través de las siguientes conclusiones:

1. La síntesis de antocianidinas en la subclase *Sphagnidae* ha de considerarse como un carácter poco evolucionado, que nos permite afirmar que esta subclase es la más primitiva de musgos. Esta afirmación, sin embargo, debemos tomarla con precaución, pues si bien es cierto la presencia de antocianidinas en la subclase menos evolucionada de musgos, también lo es que la síntesis de antocianidinas requiere numerosos pasos en la ruta biosintética, lo que de acuerdo a SWAIN (1986) no es típico de organismos poco evolucionados. No obstante, la particular estructura de las esfagnorrubinas de *Sphagnidae* nos permiten mantener tales postulados.

2. En la subclase *Andreaeidae* no hay antocianidinas pero sí posiblemente flavonoides, por lo que parece ser más evolucionada que la subclase anterior.

3. En la subclase *Bryidae*, la más evolucionada de *Musci*, los órdenes más primitivos se caracterizan por sintetizar básicamente auronas, flavonas y biflavonoides, y excepcionalmente chalconas. De hecho, tanto la síntesis de flavonas como de biflavonoides requiere de pocos pasos biosintéticos a partir de la flavanona, mediante una flavona-sintasa. Esta poca elaboración de la ruta biosintética, tanto de flavonas como de biflavonas (biluteolinas), habla en favor del carácter plesiotípico que su presencia en musgos posee. Lo mismo puede afirmarse de las chalconas, ya que constituyen la estructura básica a partir de la cual se biosintetizan el resto de flavonoides. El orden *Bryales* supone la frontera entre los órdenes menos evolucionados de la subclase (con flavonas, auronas y biflavonoides) y los más evolucionados. En dicho orden se aúnan caracteres considerados de poca evolución (flavonas, biflavonoides y los relictos bioquímicos de antocianidinas y chalconas), con otros que suponen un paso evolutivo notable (síntesis de flavonoles, isoflavonas, triflavonoides, ácidos flavonoídicos y ciclación molecular). A partir de dicho orden *Bryales* parece existir una tendencia a reducir la síntesis de flavonoides, aunque órdenes más evolucionados siguen presentando caracteres que suponen un nuevo paso evolutivo, como ocurre con la síntesis de dihidroflavonoles y aldehidos flavonoídicos en *Hypnales*.

En particular, la síntesis de dihidroflavonoles, parece ser un paso evolutivo notable que podría culminar definitivamente la evolución de la complejidad estructural de los flavonoides de musgos. En *Tetraphidales* se mantiene la síntesis de dihidroflavonoles, pero se pierde definitivamente la de biflavonoides. Así mismo, se comienza a sustituir la síntesis de flavonoides por cumarinas, que se ve culminada en *Polytrichales*, el orden más evolucionado de musgos, en el cual la tendencia es a no sintetizar flavonoides y sí cumarinas.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALSTON, R.E. 1968. C-glycosyl flavonoids. In T.J. MABRY & al. (Eds.): *Recent Advances in Phytochemistry* (vol. 1). Appleton-Century-Crofts, New York.
- ANDERSON, L.E., CRUM, H.A. & BUCK, W.R. 1990. List of the mosses of North America and North of Mexico. *The Bryologist* 93: 448-499.
- ANHUT, S. 1985. *Diplomarbeit*. Universität des Saarlandes. Saarbrücken.
- ANHUT, S. 1992. *Dissertation*. Universität des Saarlandes. Saarbrücken.
- ANHUT, S., BIEHL, J., SEEGER, T., MÜES, R. & ZINSMEISTER, H.D. 1992. Flavone-C-glicosides from the Mosses *Plagiomnium elatum* and *Plagiomnium cuspidatum*. *Z. Naturforsch.* 47c: 654-660.
- ANHUT, S., SEEGER, T., BIEHL, J., ZINSMEISTER, H.D. & GEIGER, H. 1989a. Phytochemical studies of the moss species *Plagiomnium elatum* and *Plagiomnium cuspidatum*. *Journ. Hattori Bot. Lab.* 67: 377-382.
- ANHUT, S., SEEGER, T., ZINSMEISTER, H.D. & GEIGER, H. 1989b. New dihydrobiflavones from the moss *Plagiomnium cuspidatum*. *Z. Naturforsch.* 44c: 189-192.
- ANHUT, S., ZINSMEISTER, H.D., MUES, R., BARZ, W., MACHENBROK, K., KOSTER, J. & MARKHAM, K.R. 1984. The first identification of isoflavones from a bryophyte. *Phytochemistry* 23: 1073-1075.
- BECKER, R. 1986. *Diplomarbeit*. Universität des Saarlandes. Saarbrücken.
- BECKER, R., MÜES, R., ZINSMEISTER, H.D., HERZOG, F. & GEIGER, H. 1986. A new biflavone and luther flavonoids from the moss *Hylocomium splendens*. *Z. Naturforsch.* 41c: 507-510.
- BENDZ, G. & MARTENSSON, O. 1961. Moss Anthocyanins. *Acta Chem. Scand.* 15: 1185.
- BENDZ, G. & MARTENSSON, O. 1963. Moss pigments II. The anthocyanins of *Bryum rutilans* Brid. and *Bryum weigeleii* Spreng. *Acta Chem. Scand.* 17: 266-272.
- BENDZ, G., MARTENSSON, O. & NILSSON, E. 1966a. Moss pigments IV. An investigation of the occurrence of proanthocyanidins in mosses. *Acta Chem. Scand.* 20: 277-278.
- BENDZ, G., MARTENSSON, O. & NILSSON, E. 1966b. Moss pigments. III. Isolation of some reddish pigments from *Sphagnum* species. *Arkiv för Kemi* 25: 215-221.
- BENDZ, G., MARTENSSON, O. & NILSSON, E. 1967. Moss pigments. VI. On the pigmentation of *Sphagnum* species. *Bot. Notiser.* 120: 345-354.
- BENDZ, G., MARTENSSON, O. & TERENIUS, L. 1962. Moss pigments I. The anthocyanins of *Bryum cryophilum* O. Mart. *Acta Chem. Scand.* 16: 1183-1190.
- BIEHL, J. 1988. *Diplomarbeit*. Universität des Saarlandes. Saarbrücken.
- BRILL-FLESS, C. 1981/82. *Staatsexamensarbeit*. Universität des Saarlandes. Saarbrücken.
- CORDERO, R.M. 1990. *Ensayo sobre estructura, presencia de flavonoides y patrón de germinación en el musgo Encalypta vulgaris Hedw.* Memoria de Licenciatura (inédit.). Facultad de Biología. Universidad Complutense. Madrid.
- CROSBY, M.R. & MAGILL, R.E. 1981. *A Dictionary of Mosses*. Missouri Botanical Garden. Missouri.
- EFIMENKO, O.M. & DZFNIS, A.J. 1962. Composition chimique des sphaignes. *Kompl. Izuchen. Fisiol. Aktivn. Veshchestv. Niz. Rasten.* 57: 3786h-3787a.
- ESTEBANEZ, B. 1991. *Apuntes para la biología del musgo Grimmi orbicularis Bruch ex Wils. (Grimmiaceae, Grimmiiales, Bryopsida, Bryophyta)*. Memoria de Licenciatura (inédit.). Facultad de Biología. Universidad Complutense. Madrid.
- FREITAG, P., MUES, R., BRILL-FLESS, C., STOLL, M., ZINSMEISTER, H.D. & MARKHAM, K.R. 1986. Isoorientatin 3'-O- sophoroside and 3'-O- neohesperidoside from the moss *Plagiomnium affine*. *Phytochemistry* 25: 669-671.

- GEIGER, H. 1990. Biflavonoids in bryophytes. In H.D. ZINSMEISTER & MÜES, R. (Eds.): *Bryophytes, Their Chemistry and Chemical Taxonomy*. Clarendon Press. Oxford.
- GEIGER, H., ANHUT, S. & ZINSMEISTER, H.D. 1988. Biflavones from some mosses. *Z. Naturforsch.* 43c: 1-4.
- GEIGER, H. & BOKEL, M. 1989. The biflavonoid pattern of *Philonotis fontana* (Hedw.) Brid. (Bartramiaceae). *Z. Naturforsch.* 44c: 559-562.
- GEIGER, H. & MARKHAM, K.R. 1992. Campylopusaurone, an auronoflavanone biflavonoid from the mosses *Campylopus clavatus* and *Campylopus holomitrium*. *Phytochemistry* 31 (12): 4325-4328.
- GEIGER, H., STEIN, W., MÜES, R. & ZINSMEISTER, H.D. 1987. Bryoflavone and heterobryoflavone. Two new isoflavone-flavone dimers from *Bryum capillare*. *Z. Naturforsch.* 42c: 863-867.
- GEIGER, H., VOIGT, A., ZINSMEISTER, H.D., LÓPEZ-SÁEZ, J.A., PÉREZ ALONSO, M.J. & VELASCO NEGUERUELA, A. 1993. The Biflavones of *Dicranum scoparium* (Dicranaceae). *Z. Naturforsch.* 48c: 952.
- GEIGER, H., VOIGT, A., SEFFER, T., ZINSMEISTER, H.D., LÓPEZ-SÁEZ, J.A., PÉREZ ALONSO, M.J. & VELASCO NEGUERUELA, A. 1995. Cyclobartramiatriolitecolin, a unique triflavonoid from *Bartramia stricta*. *Phytochemistry* 39 (2): 465-467.
- HAHN, H. 1993. *Dissertation*. Universität des Saarlandes. Saarbrücken.
- HARBORNE, J.B. 1967. *Comparative Biochemistry of the Flavonoids*. Academic Press. London.
- HERZFELDER, H. 1921. Beitrag zur Frage der Moosfärbungen. *Beih. Bot. Centralblatt*. A 38: 355-400.
- HERZOG, F. 1982. *Diplomarbeit*. Universität des Saarlandes. Saarbrücken.
- JUNG, M. 1994. *Dissertation*. Universität des Saarlandes. Saarbrücken.
- JUNG, M., ZINSMEISTER, H.D. & GEIGER, H. 1994. New Three- and Tetraoxygenated Coumarin Glucosides from the mosses *Atrichum undulatum* and *Polytrichum formosum*. *Z. Naturforsch.* 49c: 697-702.
- KÖPONEN, T. & NILSSON, E. 1977. Flavonoid patterns and species pairs in *Plagiomnium* and *Rhizomnium* (Mniaceae). *Bryophytorum Bibliotheca* 13: 411-425.
- KOZŁOWSKI, A. 1921. Sur la saponarine chez le *Mnium cuspidatum*. *C.R. Acad. Sci. Paris* 173: 429-431.
- LAUCK, V. 1984. *Diplomarbeit*. Universität des Saarlandes. Saarbrücken.
- LEIDINGER, G. 1984. *Diplomarbeit*. Universität des Saarlandes. Saarbrücken.
- LINDBERG, G., ÖSTERDAHL, B.G. & NILSSON, E. 1974. Chemical studies on Bryophytes: 5',8"-Biluteolin, a new biflavone from *Dicranum scoparium*. *Chem. Script* 5: 140-144.
- LÓPEZ-SÁEZ, J.A. 1992. *Contribución al estudio de trazadores quimiosistemáticos en especies ibéricas del género Bartramia Hedw. (Bartramiaceae Schwaegr., Bryophyta)*. Memoria de Licenciatura (inédit.). Facultad de Biología. Universidad Complutense. Madrid.
- LÓPEZ-SÁEZ, J.A. 1994. *Flavonoides en Bartramiaceae Schwaegr. (Musci, Bryophyta): Aspectos Quimiosistemáticos y Actividad Biológica*. Tesis Doctoral (inédit.). Facultad de Biología. Universidad Complutense. Madrid.
- LÓPEZ-SÁEZ, J.A., PÉREZ-ALONSO, M.J. & VELASCO NEGUERUELA, A. 1995. The Biflavonoid Pattern of the Moss *Bartramia ithyphylla* (Bartramiaceae, Musci). *Z. Naturforsch.* 50c: 311-312.
- MARKEHAM, K.R. 1988. Distribution of flavonoids in the lower plants and its evolutionary significance. In J.B. HARBORNE (Ed.): *The Flavonoids, Advances in Research since 1980*. Chapman & Hall. London.
- MARKHAM, K.R. 1990. Bryophyte flavonoids, their structures, distribution and evolutionary significance. In H.D. ZINSMEISTER & MÜES, R. (Eds.): *Bryophytes, Their Chemistry and Chemical Taxonomy*. Clarendon Press. Oxford.
- MARHKAM, K.R., ANDERSEN, O.M. & VIOTTO, E.S. 1988. Unique biflavonoids types from the moss *Dicranoloma robustum*. *Phytochemistry* 27: 1745-1749.
- MARKHAM, K.R. & GIVEN, D.R. 1988. The major flavonoids of an Antarctic *Bryum*. *Phytochemistry* 27: 2843-2845.
- McCLURE, J.W. & MILLER, H.A. 1967. Moss chemotaxonomy. A survey for flavonoids and their taxonomic implications. *Nova Hedwigia* 14: 111-125.
- MELCHERT, T.E. & ALSTON, R.E. 1965. Flavonoids from the moss *Mnium affine* Bland. *Science* 150: 1170-1171.
- MENTLEIN, R. & VOWINKEL, E. 1984. Die roten Wandfarbstoffe des Torfmooses *Sphagnum rubellum*. *Liebigs Ann. Chem.* 3: 1024-1035.
- MOLISCH, C. 1911. Über das Vorkommen von Saponarin bei einem Lebermoos (*Madotheca plathyphylla*). *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 29: 478-481.

- MÜES, R. 1990. The significance of flavonoids for the classification of bryophyte taxa at different taxonomic rank. In H.D. ZINSMEISTER & MÜES, R. (Eds.): *Bryophytes, Their Chemistry and Chemical Taxonomy*. Clarendon Press. Oxford.
- MÜES, R., LEIDINGER, G., LAUCK, V., ZINSMEISTER, H.D., KOPONEN, T. & MARKHAM, K.R. 1986. *Rhizomnium magnifolium* and *R. pseudopunctatum*, the first Mosses to Yield Flavone Glucuronides. *Z. Naturforsch.* 41c: 971-975.
- NILSSON, E. 1969. Moss pigments.9.Scutellarin-glucoside in *Bryum weigelii*. *Arkiv Kemi* 31: 475-480.
- NILSSON, E. & BENDZ, G. 1973. Flavonoids in bryophytes. In BENDZ, G. & al. (Eds.): *Nobel 25 Symposium (1973) Chemistry in Botanical Classification*. Academic Press. New York-London.
- NILSSON, E., LILDBERG, G. & ÖSTERDAHL, B.G. 1973. Chemical studies on Bryophytes. A new branched apigenin-7-triglycoside from *Dicranum scoparium*. *Chemica Scripta* 4: 66-68.
- ÖSTERDAHL, B.G. 1976. Chemical studies on Bryophytes. 17. A new Luteolin Tetraglycoside from *Hedwigia ciliata*. *Acta Chem. Scand. B* 30: 867-870.
- ÖSTERDAHL, B.G. 1978a. Chemical studies on Bryophytes. 19. Application of C-13 NMR in Structural Elucidation of Flavonoids C-glycosides from *Hedwigia ciliata*. *Acta Chem. Scand. B* 32: 93-97.
- ÖSTERDAHL, B.G. 1978b. Chemical studies on Bryophytes. 20. A New Branched flavonoid-O-triglycoside from *Dicranum scoparium*. *Acta Chem. Scand. B* 32: 714-716.
- ÖSTERDAHL, B.G. 1979a. Chemical studies on Bryophytes. Isolation and identification of flavones and flavone glycosides. *Abstracts of Upsala Dissertations from the Faculty of Sciences* 516: 1-55.
- ÖSTERDAHL, B.G. 1979b. Chemical studies on Bryophytes. 21. Flavonoid Glycosides of *Hedwigia ciliata*. *Acta Chem. Scand. B* 33: 119-124.
- ÖSTERDAHL, B.G. 1979c. Chemical studies on Bryophytes. 22. Flavonoid C-Glycosides of *Mnium undulatum*. *Acta Chem. Scand. B* 33: 400-404.
- ÖSTERDAHL, B.G. 1983. Chemical studies on bryophytes. 23. 13-C NMR analysis of a biflavone from *Dicranum scoparium*. *Acta Chem. Scand. B* 37: 69-71.
- ÖSTERDAHL, B.G., BENDZ, G. & FREDGA, A. 1976. *10th International Symposium on the Chemistry of Natural Products (IUPAC) (paper No. D 14)*. Dunedin. New Zealand.
- ÖSTERDAHL, B.G. & LINDBERG, G. 1977. Chemical studies on bryophytes. 18. Luteolin-7-O-neohesperidoside-4'-O-sophoroside, another new tetraglycoside from *Hedwigia ciliata*. *Acta Chem. Scand. B* 31: 293-296.
- PAUL, H. 1908. Die Kalkfeindlichkeit der Sphagna und ihre Ursache, nebst einem Anhang über die Aufnahmefähigkeit der Torfmoose für Wasser. *Mitt. Bayer Bot. Ges. (Moorkanst)* 2: 63-118.
- RON, M.E., VELASCO-NEGUERUELA, A., PÉREZ-ALONSO, M.J. & CEREZO, J. 1990. Sobre la presencia de flavonoides en musgos. *Anales Jard. Bot. Madrid* 46: 421-426.
- RUDOLPH, H. & JOHNK, A. 1982. Physiological aspects of phenolic compounds in the cell walls of *Sphagna*. *Journ. Hattori Bot. Lab.* 53: 195-203.
- RUDOLPH, H. & VOWINKEL, E. 1969. Sphagnorubin, ein kristallines Membranochrom aus *Sphagnum magellanicum*. *Z. Naturforsch.* 24b: 1211-1212.
- SALM, R. 1992. *Diplomarbeit*. Universität des Saarlandes. Saarbrücken.
- SALM, R. 1994. *Dissertation*. Universität des Saarlandes. Saarbrücken.
- SALM, R., SEEGER, T. & ZINSMEISTER, H.D. 1993. Die Biflavonoidmuster des Laubmooses *Bartramia halleriana*. *Z. Naturforsch.* 48c: 531-532.
- SEEGER, T. 1988. *Diplomarbeit*. Universität des Saarlandes. Saarbrücken.
- SEEGER, T. 1992. *Dissertation*. Universität des Saarlandes. Saarbrücken.
- SEEGER, T., GEIGER, H., MÜES, R. & ZINSMEISTER, H.D. 1993a. The Biflavonoid Pattern of *Anacolia webbii*. *Z. Naturforsch.* 48c: 529-530.
- SEEGER, T., GEIGER, H., ZINSMEISTER, H.D. & ROZDZINSKI, W. 1993b. Biflavonoids from the moss *Homalothecium lutescens*. *Phytochemistry* 34 (1): 295-296.
- SEEGER, T., GEIGER, H. & ZINSMEISTER, H.D. 1991. *Bartramiavflavone*, a macrocyclic biflavonoid from the moss *Bartramia pomiformis*. *Phytochemistry* 5: 1653-1656.
- SEEGER, T., GEIGER, H., ZINSMEISTER, H.D., FRAHM, J.P. & WITTE, L. 1992a. 3',3''- Binaringenin, a New Biflavonoid from *Pilotrichella cuspidata* (Meteoraceae, Musci). *Z. Naturforsch.* 47c: 667-669.
- SEEGER, T., GEIGER, H. & ZINSMEISTER, H.D. 1992b. Isolierung und Strukturaufklärung von *Bartramia-Triluteolin*, *Bartramiensäure* und einigen Biflavonoiden aus dem Laubmoos *Bartramia pomiformis*. *Z. Naturforsch.* 47c: 527-530.

- SEEGER, T., ZINSMEISTER, H.D. & GEIGER, H. 1990. The biflavonoid pattern of *Rhytidiadelphus squarrosus* (Hedw.) Warnst. *Z. Naturforsch.* 45c: 583-586.
- SIEGEL, U. 1988. *Diplomarbeit*. Universität des Saarlandes. Saarbrücken.
- SIEGEL, U., ZINSMEISTER, H.D. & STEIN, W. 1989. A rapid HPLC-Fingerprint System for flavonoids of Bryophytes. *Journ. Hattori Bot. Lab.* 67: 389-394.
- SIEVERS, H. 1992. *Dissertation*. Universität des Saarlandes. Saarbrücken.
- SIEVERS, H., BURKHARDT, G., BECKER, H. & ZINSMEISTER, H.D. 1992. Hypnogenols and other dihydroflavonols from the moss *Hypnum cupressiforme*. *Phytochemistry* 31 (9): 3233-3237.
- SIEVERS, H., BURKHARDT, G., BECKER, H. & ZINSMEISTER, H.D. 1994. Further biflavonoids and 3'-phenylflavonoids from *Hypnum cupressiforme*. *Phytochemistry* 35 (3): 795-798.
- SPIES, F. 1982. *Diplomarbeit*. Universität des Saarlandes. Saarbrücken.
- STEIN, W. 1985. *Diplomarbeit*. Universität des Saarlandes. Saarbrücken.
- STEIN, W. 1988a. In GEIGER (1990): Biflavonoids in bryophytes. In H.D. ZINSMEISTER, & MÜES, R. (Eds.): *Bryophytes, Their Chemistry and Chemical Taxonomy*. Clarendon Press. Oxford.
- STEIN, W. 1988b. *Dissertation*. Universität des Saarlandes. Saarbrücken.
- STEIN, W., ANHUT, S., ZINSMEISTER, H.D., MÜES, R., BARTZ, W. & KOSTER, J. 1985. New flavone glucoside Malonylestere from *Bryum capillare*. *Z. Naturforsch.* 40c: 469-473.
- STEIN, W. & ZINSMEISTER, H.D. 1990. New flavonoids from the moss *Bryum pseudotriquetrum*. *Z. Naturforsch.* 45c: 25-31.
- STEIN, W. & ZINSMEISTER, H.D. 1991. The occurrence of Flavonoids in the moss family Bryaceae. *Journ. Hattori Bot. Lab.* 69: 195-202.
- SWAIN, T. 1986. The Evolution of Flavonoids. In V. CODY & al. (Eds.): *Plant Flavonoids in Biology and Medicine: Biochemical, Pharmacological and Structure Activity Relationships*. Alan R. Liss, Inc. New York.
- VANDERKERKHOVE, O. 1977a. Isolierung und Charakterisierung eines Dihydroflavonols bei dem Laubmoss *Georgia pellucida* (L.) Rabh. *Z. Pflanzenphysiol.* B 82: 455-457.
- VANDERKERKHOVE, O. 1977b. Über die Verbreitung von flavonoiden bei pleurokarpen Laubmossen. I. Apigenin-7-rhamnoglucosid bei *Hylocomium splendens* (Hedw.) Br. Eur. *Z. Pflanzenphysiol.* B 85: 135-138.
- VANDERKERKHOVE, O. 1978a. Über die Verbreitung von flavonoiden bei akrokarpen Laubmossen. I. Die Flavonoide von *Mnium undulatum* (L.) Hedw. *Z. Pflanzenphysiol.* B 86: 135-139.
- VANDERKERKHOVE, O. 1978b. Über die Verbreitung von flavonoiden bei akrokarpen Laubmossen. II. Luteolin aus dem sporophyten von *Ceratodon purpureus* (L.) Brid. *Z. Pflanzenphysiol.* 86 (3): 279-281.
- VANDERKERKHOVE, O. 1980. Über die Verbreitung von flavonoiden bei pleurokarpen Laubmossen. II. Apigenin un Apigenin-7-rhamnoglucosid bei *Pleurozium schreberi* (Willd.) Mitt. *Z. Pflanzenphysiol.* B 100: 369-372.
- VITT, D.H. 1984. Classification of the Bryopsida. In R.M. SCHUSTER (Ed.): *New Manual of Bryology* (vol. II). Hattori Botanical Laboratory. Nichinan.
- VOIGT, A. 1993. *Diplomarbeit*. Universität des Saarlandes. Saarbrücken.
- VOWINKEL, E. 1975. Torfmoosmembranochrome, 2. Die Struktur des Sphagnorubins. *Chem. Ber.* 108: 1166-1181.
- WEITZ, S. & IKAN, R. 1977. Bracteatin from the moss *Funaria hygrometrica*. *Phytochemistry* 16: 1108-1109.
- WEYAND, J. 1993. *Diplomarbeit*. Universität des Saarlandes. Saarbrücken.
- WYATT, R., LANE, D.M. & STONEBURNER, A. 1991a. Chemosystematics of the Mniaceae. II. Flavonoids of *Plagiomnium* Section *Rosulata*. *The Bryologist* 94 (4): 443-448.
- WYATT, R., LANE, D.M. & STONEBURNER, A. 1991b. Chemosystematics of the Mniaceae. III. Sources of Intraspecific Variation in Flavonoids. *The Bryologist* 94 (4): 452-456.

Recibido: 1 de septiembre de 1995  
Aceptado: 12 de septiembre de 1996