

# BRIOFITAS



# **Prologo**

El presente trabajo es un aporte de la asignatura Diversidad Vegetal de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura (UNNE), que tiene por finalidad facilitar el contenido del programa a los alumnos del Profesorado de Biología y Lic. en Ciencias Biológicas y a los alumnos de la carrera de Guardaparques Universitarios. Se intenta brindar una orientación en el estudio analítico de los diferentes grupos de organismos que comprenden los *No Vasculares* (Celulares).

Se señala que no se trata de una fuente completa de información y se sugiere al alumno la consulta bibliográfica que se añade al final de cada tema.

Se describen los caracteres estructurales, funcionales y reproductivos de los protofitos y los talofitos, su relación con el ambiente y algunos datos de importancia económica.

Esta labor es el resultado de la tarea conjunta de los siguientes docentes y adscriptos de la asignatura:

Dirección y corrección: Dra. Elsa L. Cabral (Profesora Titular)

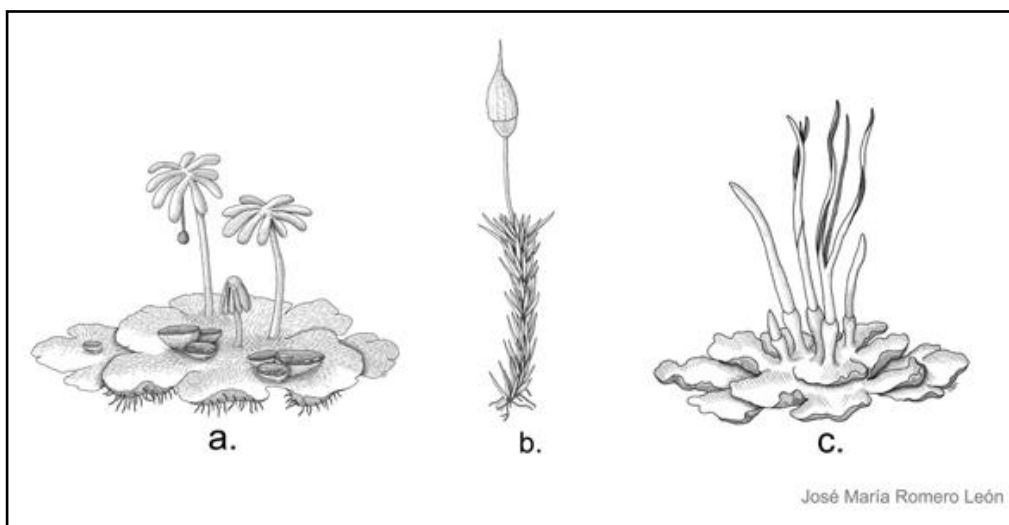
Realización y edición de la Guía de estudios de Briofitas: Dra. Andrea A. Cabaña Fader – Srta. Myriam Ellena.



## BIOFITOS

### A qué organismos representa en sentido general el término briofitos?

El término “**briofitos**” es de origen griego, y se refiere a las plantas que tienen la capacidad de revivir después de la hidratación (Shaw & Renzaglia 2004) e incluye a los musgos en sentido estricto, a las hepáticas y los antocerotas. Si bien se cree que los briofitos son las plantas terrestres menos derivadas, presentan gran importancia, por ser consideradas un grupo de plantas crucial en la transición a tierra de la vida fotosintética. Están representadas por 13.000 a 20.000 especies distribuidas en más de 1200 géneros, y son el segundo grupo de plantas terrestres más diversas, después de las angiospermas (Estébanez Pérez et al. 2011).



Representación de los tres grandes grupos de “briofitos”: hepáticas, musgos y antocerotas.

Extraído de Estébanez Pérez *et al.* 2011

### Relación gametofito-esporofito en los “briofitos” y en el resto de las embriofitas

Se trata de organismos autótrofos, con clorofila y al igual que en el resto de las plantas terrestres (embriofitas) presentan un **ciclo con alternancia de generaciones (esporofítica y gametofítica)**, pero con ciertas particularidades propias del grupo.

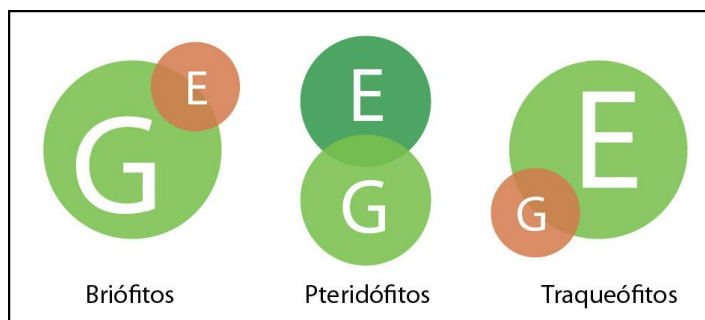
Estos organismos a diferencia de las demás embriofitas, presentan la generación gametofítica (**gametofito**) como la forma dominante, perenne, independiente y mucho más grande y conspicua que la **generación esporofítica**. No obstante, siempre existen algunas excepciones, por ejemplo el género *Buxbaumia* conocido en general como musgo insecto, humpbacked elves, o musgo gorra de duende (Bold *et al.* 1987), presenta a diferencia de otros musgos un gametofito muy reducido y el esporofito de



gran tamaño (Porley *et al.* 2005). El gametofito es microscópico, sin color, sin caulidios, y casi sin filidios. Se trata exclusivamente de protonemas filiformes durante la mayor parte de su existencia, en donde se asemeja a un fieltro verde-negro delgado en la superficie donde crece (Schofield 1985).

**La generación esporofítica (esporofito)**, sin embargo, en todos los casos es muy sencilla, no presenta ramificaciones y presenta un único esporangio terminal, el cual en general presenta una duración y crecimiento definidos. Permanece unido al gametofito durante toda su vida, lo que indica que es nutricionalmente dependiente del mismo, por esta razón algunos autores como Grassi (1975) lo consideran como un parásito del gametofito, si bien éste también presenta clorofila.

En resumen, la principal característica que agrupa a los briófitos es la dominancia de la generación gametofítica sobre el esporófito. Mientras que, en los helechos (Pteridófitos) las dos generaciones son independientes, si bien el gametófito es de muy pequeño tamaño y se denomina protalo. En el resto de plantas vasculares el gametófito está hiperreducido y queda relegado a unas pocas células (n) que rodean al óvulo o en una o varias células que forman el grano de polen que transporta 2 gametos masculinos.



Esquema que representa la relación gametofito-esporofito en los distintos grupos de plantas terrestres (Embriofitas).

Extraído de <http://elmusgo.blogspot.com>

Actualmente, los briofitos son reconocidos como tres clados totalmente independientes, como se podrá observar en el ítem de Filogenia y Clasificación de ésta guía de estudios.

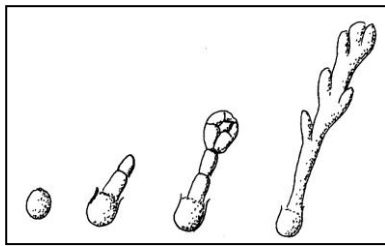
A continuación se detallan los caracteres generales, hábitat, importancia ecológica y económica y clasificación de estos organismos. Así mismo, se ha ahondado en las características de cada una de las tres Divisiones en las que se clasifican los briofitos en la actualidad: **Div. Bryophyta**, **Div. Marchantiophyta** y **Div. Anthocerotophyta**.



## CARACTERES GENERALES

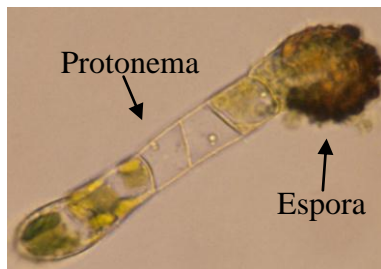
### Estructuras morfológicas de los briofitos

En general, el gametofito se origina a partir de una fase juvenil, escasamente diferenciada filamentoso o laminar, llamada **protonema**. Etimológicamente significa “primer filamento”, puede tener una morfología filamentosa (en la mayoría de los musgos) o talosa (en hepáticas y en algunos grupos muscinales). Tiene valor taxonómico (Nehira, 1983) y permite diferentes estrategias de colonización del medio (Crum 2001)



Esquema de desarrollo de un protonema emergiendo de una espora meiótica en Marchantiophyta

Extraído de <http://www.plantasyhongos.es/>

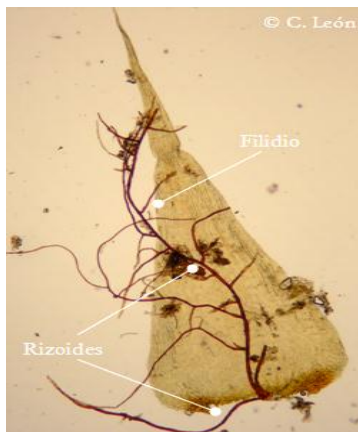


Protonema de un musgo acrocárpico, *Bartramia ithyphylla* (Bryales)

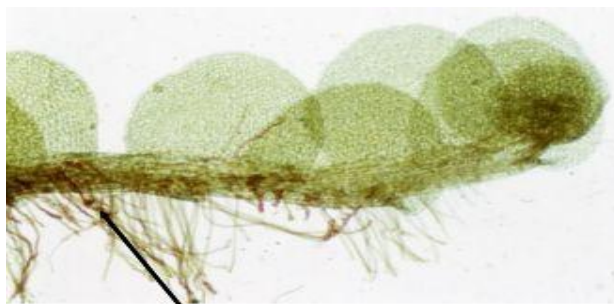
Extraído de <http://www.plantactions.com/>

Sus paredes celulares son de celulosa y carecen de lignina, por lo que presentan en comparación con el resto de las plantas terrestres una talla mucho más pequeña.

El anclaje al sustrato se realiza mediante sencillos filamentos llamados **rizoides**. Estos son unicelulares en las hepáticas y los antocerotas, mientras que en los musgos son multicelulares con paredes oblicuas o diagonales, normalmente de color marrón y en ocasiones pueden presentar papilas (Oliván et al. 2010).



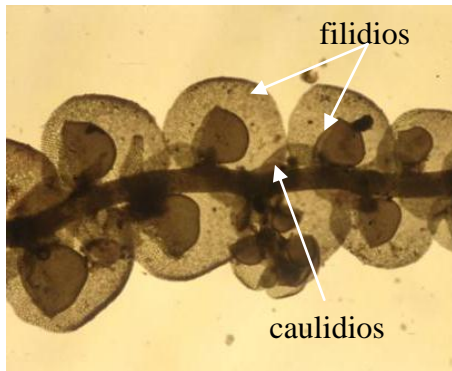
Rizoides en un musgo



Rizoides en *Jungermannia*



Muchos gametofitos presentan estructuras axiales con expansiones laminares que recuerdan a tallos y hojas, su complejidad no es comparable a la de estos órganos, y no se trata de estructuras homologas (los tallos y hojas verdaderos de las plantas vasculares son esporofíticos), por lo que la terminología utilizada es propia del grupo: **caulidios** para los ejes y **filidios** para las estructuras laminares fotosintéticas.



Gametofito de una hepática foliosa



Gametofito de *Plagiomnium undulatum* (Briophyta)

**El sistema conductor** no está muy desarrollado, se presenta por lo común como células alargadas, reunidas en haces. En algunos musgos superiores puede hablarse de elementos de conducción rudimentarios, llamados leptoides e hidroides. Por lo que los tratados de Botánica los consideran “plantas no vasculares”.



Elementos de conducción rudimentarios en musgos

Los “hidroides” se agrupan formando un tejido conductor de agua y sales inorgánicas, estos son células muertas, sin citoplasma y sin lignina. Se encuentran en las trazas centrales de las setas, caulidios y filidios de musgos, como también en caulidios y talos simples de las hepáticas.

El tipo celular más especializado es el “leptoide” que aparece solo en setas y caulidios de musgos del orden Polytrichales, forma un tejido conductor de sustancias orgánicas, son células con citoplasma conectado por numerosas plasmodesmos. Al igual que el floema, tienen paredes nacaradas, placas cribosas con plasmodesmos de calosa, pero le faltan proteínas específicas y además no desaparece el núcleo. Dentro de este tejido hay que mencionar a las “células de transferencia” caracterizadas por tener engrosamientos laberínticos en su pared celular, y que se relaciona con el aumento en la superficie de la membrana plasmática que permite un eficaz transporte activo a corta distancia. Se encuentran en la zona de contacto entre el gametofito y el esporofito y están encargadas de asegurar el paso de nutrientes al esporofito en desarrollo.

Sin embargo, la **conducción externa del agua y los nutrientes, mediante capilaridad** a lo largo de la superficie de la planta, es la que resulta fisiológicamente más significativa y fundamental, incluso en los musgos donde los sistemas de conducción son muy especializados.

Adoptan una estrategia **poiquilo-hídrica**, que implica que la planta carece de mecanismos eficaces de regulación de niveles internos de agua, con lo que éstos dependen de la disponibilidad hídrica exterior. Los sistemas de aislamiento e impermeabilización están escasamente desarrollados, por lo tanto, pueden hidratarse y desecarse rápidamente. En contrapartida, son **reviviscentes**: pueden permanecer en estado latente en condiciones de deshidratación por debajo del umbral necesario para sus funciones metabólicas, y de recuperar dichas funciones al rehidratarse.

Presentan **Cutícula fina impermeable** que controla la evaporación, pero impide el intercambio gaseoso; los **estomas o poros** suelen estar en los gametofitos talosos de algunas Hepáticas, pero sobre todo se encuentran en los esporofitos.

### **Los órganos sexuales y características reproductivas de los briofitos**

No obstante la gran variedad morfológica del cuerpo vegetativo que ofrecen los briofitos, la estructura de los órganos sexuales, es muy uniforme. Los gametangios son multicelulares, con envoltura de células estériles que protegen a las gametas contra la



deseccación. Los gametangios femeninos reciben el nombre de **arquegonios** mientras que los gametangios masculinos se llaman **anteridios**.

Los **anteridios y arquegonios** son muy pequeños. El hecho que se agrupen en porciones determinadas del gametofito y que estos grupos se rodeen de estructuras de protección, hacen que el conjunto resulte conspicuo, a pesar de la pequeñez de los órganos mismos.

Tanto en Bryophyta como en Marchantiophyta, encontramos dos formas:

-Formas **heterotálicas**: con pie masculino y femenino, a veces muy diferentes en tamaño y aspecto. Por ejemplo, hay especies con plantas masculinas más pequeñas y de órganos más simples que las femeninas (*Buxbaumia aphylla*, el pie masculino no presenta caulóide y se reduce a una hoja acoracolada, con un solo anteridio en la axila, mientras que el pie femenino es completo).

Otros casos de marcado dimorfismo se encuentran en las especies tropicales del género *Maccromitrium*, en este caso hay producción de dos tipos de esporas, unas pequeñas de las que se desarrollan gametofitos masculinos y otras de mayor tamaño que dan origen a las formas femeninas.

-Formas **homotálicas**: la disposición de los anteridios y arquegonios, puede diferir.

Algunas veces forman grupos, otras no. Cuando lo hacen se localizan sobre receptáculos o áreas fértiles más o menos diferenciadas; pediceladas o sésiles; sobre o bajo el talo, o más frecuentemente en el extremo de un eje.

Los anteridios y arquegonios pueden encontrarse hundidos en tejido del gametofito, pero es más frecuente que se dispongan en el receptáculo de los ejes. La mayoría presenta la siguiente disposición:

-Anteridios: en el extremo de ejes o ramificaciones, reunidos en grupos. Existen otros casos donde se encuentran de a uno en la axila de las hojas (*Sphagnum*).

-Arquegonios: en grupos, en los extremos del vástago.

Los **gametangios** pueden encontrarse:

-Hundidos en el gametofito: de esta manera los tejidos circundantes le ofrecen protección.

-Emergentes: se hallan rodeados por escamas o expansiones talinas.

Por otra parte cuando forman grupos es común que se desarrollen filamentos estériles **Paráfisos**, que también proporcionan protección.





Los **anteridios** son estructuras muy delicadas, formadas por una sola capa de células estériles, que contienen el tejido fértil que originará a los anterozoides. Presentan las siguientes características:

-Forma: esférica, oval, elipsoidal, de clava, etc.

-Pedicelo: pueden ser relativamente largos o pueden no existir (formas sésiles). Es corto cuando no hay peligro que los anterozoides queden adheridos a la superficie del gametangióforo.

-Cloroplastos: se encuentran presentes en un primer momento, luego pierden la clorofila y se cargan de pigmentos rojizos o parduscos. Varios autores opinan que se trataría de un mecanismo para favorecer la absorción de radiaciones calóricas.

-**Gametos**: las masculinas son biflageladas. Los flagelos tienen estructura 9+2 (11 fibrillas).

En el transcurso de la espermatogénesis, hay un cambio en la forma de la célula, primero es de contorno triangular, luego se redondea, finalmente se alarga y se enrolla en espiral, hasta tomar las características de anterozoides maduros (adaptación al desplazamiento en el agua), al igual que los de las carofíceas. Salvo en antocerotas, donde son simétricos, están torcidos en sentido levógiro (Carothers & Duckett, 1980).

-Liberación de los **anterozoides**. Se produce por la desintegración de las células de la pared anteridial.

Dehiscencia de los anteridios: puede ocurrir de diversos modos:

-En Marchantiophyta: intervienen un gran número de células en la envoltura de los anteridios.

-En Bryophyta: solo participa una célula o un grupo definido de células en el ápice. A veces se forma mucílago por fuera de la envoltura, ésta se hincha por absorción de agua, lo cual puede provocar el desgarro celular. Cuando los anteridios están hundidos en el talo las células vecinas pueden presionar provocando en consecuencia la apertura de los mismos. A veces, las cámaras anteridiales tienen una abertura prolongada como un pico lo cual, en conjunto, adquiere un aspecto de jeringa. Los anterozoides son proyectados por presión. Esta eyección puede ser brusca o paulatina. En Bryophyta, las células de dehiscencia distienden sus paredes y luego estallan. Se forma una abertura estrecha por la cual la masa de anterozoides sale lentamente como una gota de mucílago.



Los anterozoides formados y aún liberados, permanecen inmóviles, hasta que entran en contacto con el agua. Es frecuente que salgan como una masa compacta. Experimentalmente se comprobó que, al poner esa masa en contacto con el agua, se produce una rápida separación de los anterozoides que al instante se ponen en movimiento (esto sería explicado, por la decencia de sustancias que disminuyan la tensión superficial conocidas como “sustancias grasas del anteridio”).

Recientemente se está descubriendo una mayor diversidad de mecanismos, como la dispersión activa de anterozoides en forma de aerosol en la hepáticas talosas *Conocephalum*, y también se demostró el papel de colémbolos en el transporte de los anterozoides y fecundación de musgos urbanos.

Los arquegonios presentan forma de botellas. En ellos se diferencian las siguientes partes:

- Pedicelo: corto y grueso (ausente en *Anthoceros* y *Riccia*)

- Ventre: porción basal ensanchada que encierra la ovocélula.

- Células del canal del vientre: células estériles

- Cuello: parte distal más estrecha, constituido por un tubo más o menos largo que tiene una fila de células estériles, que son las células del canal del cuello.

- Células de coberturas o astigmáticas: en las cuales finaliza el cuello.

Pueden ser órganos libres, emergentes o hundidos en el gametangióforo. La pared de la región ventral está constituida por uno o dos estratos. La pared del cuello es siempre uniestratificada.

El número de células del canal del cuello puede variar: 6-14 en Hepática, excepcionalmente 4-6 (*Anthoceros*) y más de 10 en musgos.

Cuando la ovocélula madura y está en condiciones de ser fecundada, las células del canal del vientre y del canal del cuello se desintegran constituyendo una masa gelatinosa que se hincha en presencia de agua. Estos productos de desintegración ejercen presión sobre las células astigmáticas, hasta el punto de desprenderlas del cuello. Así se establece comunicación con el medio externo y la ovocélula puede ser fecundada. Así no hay fecundación. Si no hay fecundación ésta degenera.

- La **fecundación** es posible a la adaptación del anterozoide, que le permite un rápido desplazamiento por medio acuoso hasta la ovocélula, que permanece inmóvil. No obstante, su capacidad de desplazamiento a distancia no es grande; entonces deben intervenir otros factores para asegurar la fecundación.



En especies homotálicas, que se desarrollan anteridios y arquegonios sobre un mismo pie, los anterozoides nadan hasta los arquegonios abiertos, siempre y cuando exista una película de agua en la superficie.

En las formas heterotálicas, cuando hay una distancia considerable, se constata la intervención de agentes diseminadores. Por ejemplo, se comprobó que animales microscópicos (ácaros), llevan de un lado a otras gotas de mucílago, cargadas de anterozoides. Otra manera de diseminación es a través de gotas de lluvia que salpican el mucílago y favorece la fecundación.

En los casos de dehiscencia explosiva, las corrientes de aire pueden desplazar las masas de anterozoides a corta distancia.

### **¿Cómo encuentra el anterozoide el camino al arquegonio?**

Experimentalmente se demostró que si los anterozoides se encuentran cerca de un arquegonio cerrado, sus movimientos no se orientan hacia este. Si, en cambio, hay arquegonios abiertos se dirigen hacia ellos. Esto indicaría que en estas condiciones los arquegonios liberan algún tipo de sustancia atractiva. A través de estudios químicos se identificaron las sustancias y se determinó el poder de atracción de las mismas. Los resultados obtenidos fueron los siguientes: en Hepáticas (*Riccia*, *Marchantia*), las sustancias quimiotácticas serían proteínas y sales inorgánicas de potasio. En los musgos la sacarosa. No hay acuerdo en cuanto a las células responsables de la segregación de los distintos compuestos; para algunos serían producidos por la desintegración de las células del canal del cuello; para otros la responsable sería la misma ovocélula.

La singamia (unión sexual) es **oogámica**, en el interior del arquegonio, al igual que la germinación del cigoto y el desarrollo del embrión. La cariogamia no siempre ocurre inmediatamente. Por lo común, ambos núcleos permanecen uno junto a otro en el interior de la ovocélula entre 60-70 horas o más antes de la cariogamia.

Generalmente, cuando un arquegonio es fecundado efectivamente, los restantes pierden funcionalidad. Estos arquegonios abortivos suelen verse acompañando al esporofito, a veces en posiciones poco comunes. No obstante en algunas especies de musgos es frecuente la fecundación múltiple en un mismo grupo de arquegonios. Entonces se observan dos o más esporofitos surgiendo de un mismo ápice.

Existen casos de esporofitos anómalos donde una sola seta presenta dos cápsulas más o menos unidas, las células resultantes de la fecundación de un solo arquegonio.



## **-Embriogénesis**

La retención del cigoto en los tejidos maternos es una característica de las plantas terrestres, denominándolas en consecuencia **Embriofitas**, con ello se logra el aislamiento del embrión del medio externo y sobre todo brinda al mismo tiempo protección contra la desecación. Durante los primeros estados de la embriogénesis todas las células del embrión carecen de clorofila. Posteriormente se forman los cloroplastos, entonces el organismo es capaz de realizar fotosíntesis. De todas maneras, el esporofito queda adherido durante toda la vida al gametofito. El primero, al no estar en contacto directo con el suelo, recibe nutrientes inorgánicos del segundo. En muchos casos, el tejido clorofiliano es escaso y la cantidad de fotosintatos, probablemente no baste para cubrir las necesidades del esporofito.

Con el fin de profundizar en el conocimiento acerca de la relación nutricional, se llevo a cabo un experimento. En el mismo, un cultivo de esporofito jóvenes eran separados del gametofito en diferentes momentos del desarrollo. Se comprobó que:

- Si se aíslan cuando tienen menos de la mitad del diámetro de los maduros, los esporofitos subsisten unas pocas semanas, pero no alcanzan la madurez.
- Si se los separa cuando su tamaño alcanza entre las 3/5 y 3/4 partes del volumen definitivo, maduran y desarrollan esporas viables, pero en número menor y su tamaño reducido.

La modalidad seguida en la diferenciación de la seta y el pie, varía mucho en las distintos taxa y está relacionado con la morfología y funcionalidad de estos.

### **-Nutrición y Protección del embrión**

Para que el embrión se desarrolle correctamente, es indispensable una adecuada nutrición y una eficaz protección.

Nutrición: las sustancias nutritivas pasan del gametofito al embrión a través del pie. Este órgano se hunde en tejido del gametofito y absorbe soluciones nutritivas que pasan al embrión aún cuando el embrión posea tejido clorofiliano durante gran parte de su desarrollo.

El grado de dependencia trófica varía desde total en las formas con esporofito sin clorofila (*Riccia*, *Riella*), hasta mínima en los que tiene gran proporción de tejido clorofiliano (como en la mayoría de los musgos).

En Antocerotas el grado de autosuficiencia es tal que puede llegar a transferir nutrientes al gametofito y sobrevivir a su senescencia.



### **-Dehiscencia- dispersión de esporas**

Tanto el mecanismo de dehiscencia como las formas de dispersión de las esporas difiere mucho de un grupo a otro.

Si no existe dehiscencia, las esporas son liberadas por descomposición de la pared de la cápsula.

En muchas hepáticas dos o más hendiduras verticales hienden la pared de dos o más valvas.

En la mayoría de los musgos la pared de hiende horizontalmente y circularmente, separándose una especie de tapa u opérculo que, deja un orificio muchas veces rodeado por expansiones membranosas (dientes) que controlan la salida de las esporas.

Otras veces la dehiscencia es irregular, en la cual la pared de la capsula se desgarran, entonces se forman calvas desiguales.

Descarga de esporas: la salida de las esporas puede ocurrir de manera gradual o en forma violenta.

En hepáticas intervienen los eláteres, estructuras higroscópicas, que tiene movimiento de arrollamiento y estiramiento en respuesta a cambio de humedad atmosférica.

Hay casos de elaterios fijos por ambos extremos a la pared (Jubulineales) en los cuales, al producirse la dehiscencia y doblarse hacia fuera las cuatro valvas en que se divide, hay un instante en que los elaterios actúan como resortes estirados. Se liberan por ruptura de uno de los extremos y arrojan a las esporas que lo rodean de manera violenta.

En Musgos, la liberación depende sobre todo del comportamiento del peristoma (formado por apéndices membranosos, higroscópicos). Luego de caer el opérculo, las esporas son empujadas paulatinamente hacia la boca de la cápsula, por desecación y contracción de sus paredes. Entonces, durante el periodo de descarga hay en todo momento debajo del peristoma una masa de espore pronta a salir.

En algunos casos, los dientes, según el aire este seco o húmedo, se abren o cubren la abertura de la urna, de esta manera salen o son retenidas en el interior.

En las capsulas péndulas este movimiento es ayudado por la fuerza de gravedad. Al agitarse la capsula por acción del viento o animales, se puede producir también una abundante descarga.



Según Glime (2007a), la mayoría de las esporas con diámetros entre 10 y 25 micras se dispersan por el viento. Las adaptaciones para el transporte por animales se observan en Splachnaceae (musgo del estiércol) con olores atractivos para las moscas y en *Schistostega pennata* (musgo de la luz) el cual presenta esporas pegajosas. En algunos casos son transportadas por agua o humedad.

**-Las Esporas** son estructuras reproductivas unicelulares, a partir de las cuales se desarrolla el gametofito. Existe una relación entre el tamaño y número de esporas producidas, ya que cuanto más pequeñas son, mayor número se originan. Su diámetro oscila entre 5 y 120 micras, son de forma redondeada, elipsoidal o tetraédrica.

Constan de un protoplasto uninucleado, rodeado por una pared biestratificada, con citoplasma compuesto por gran cantidad de aceites y gránulos de almidón. En esporas de plantas xerófilas, predominan los aceites. Se supone que estos protegerían a los cromosomas de los rayos UV.

La pared de la espora está constituida por:

-Exina: su diseño es constante para cada especie. Es gruesa, rígida e irregular. Compuesta por esporopolenina, responsable de la extrema resistencia de las esporas a las condiciones del medio externo, gracias a su protección conservan su poder germinativo por un tiempo considerable y permanecen a menudo en el registro fósil. Este polímero de gran resistencia también aparece en algunas algas, en esporas y polen de todas las plantas terrestres.

-Intina: delgada, lisa y elástica.

En las formas anuales, las esporas son importantes estructuras de perduración.

#### - **Germinación**

Los Briofitos presenta la capacidad de perdurar en estado de vida latente, cuando predominan ciertas condiciones ambientales y de germinar bajo otras. Casi siempre media un periodo de reposo entre la maduración de la espora y de su germinación. Este periodo puede durar días, semanas, incluso hasta decenas de años (experimentalmente se registro un caso donde la germinación se produjo después de 55 años).

Las esporas con cloroplastos, tiene mayor actividad metabólica en consecuencia, su periodo de viabilidad es más corto. No en todos los casos la germinación es diferida. Hay esporas que germinan inmediatamente después de la maduración y aun antes de ser liberadas, tal es el caso de alguna Hepáticas.



Los factores que determinan la germinación son la temperatura, la humedad, luz, sustancias de crecimiento, condiciones del sustrato, pH, entre otros.

La existencia de un periodo de reposo podría explicarse por la presencia de sustancia inhibidoras, segregadas por el esporofito o incluso producido por la espora misma.

Por lo común, la germinación se inicia con la imbibición de la espora que se hincha y desgarrar su exosporio. Pasa de un estado durmiente a uno de gran actividad metabólica. El proceso termina con la formación de un tubo germinativo, que se tabica constituyendo un protonema.

### **-Multiplicación vegetativa**

Este tipo de propagación es frecuente y, en muchos casos, está relacionado con la perduración y dispersión de las especies.

Pueden formarse nuevos individuos por crecimiento y ramificación de las plantas, seguidos por la muerte y descomposición de las más viejas. Entonces, las nuevas ramas se aíslan de la planta madre y constituyen otras nuevas. A esa modalidad de propagación se debe la formación de césped y matas densas entre los musgos.

Existen ramificaciones que pueden ser normales o especiales, en extremos de ejes, hojas, etc, que se desprenden y son llevados por el agua, o arrastrados por el viento hasta lugares más alejados.

En algunos casos, como en el género *Brium*, son corrientes los brotes caedizos que se forman en las axilas de las hojas. En las epifitas (como *Jungermaniales*) se separan ramas o frondes que, gracias a su escaso peso pueden ser transportadas por el viento. En *Hepaticas* talosas es frecuente que se desarrollen ramificaciones adventicias, casi siempre ventrales o apicales.

Experimentalmente se ha comprobado que puede existir regeneración q partir de cualquier órgano, excepto a partir de anteridios.

En las formas que viven en lugares expuestos a la desecación, la planta muere, a excepción de los ápices que se constituyen en órganos de perduración y son protegidos por las partes muertas. Estos ápices pueden ser transportados hasta regiones más favorables o permanecer allí hasta que las condiciones se renueven. Son entonces órganos de propagación y de reproducción.



Partes del protonema, también pueden ser separadas y transportadas hasta arraigar y formar uno o varios gametofitos. El protonema es sí es una estructura de dispersión. Los protonemas secundarios (no desarrollados a partir de una espora): se forman por traumatismo de un gametofito y dan lugar a la formación de nuevos individuos. También los rizoides, al quedar expuestos accidentalmente, pueden transformarse en uno de ellos. Es decir, se puede formar una fase gametofítica diploide sin necesidad de formar esporas, este fenómeno se denomina aposporía. Algunas especies son capaces de formar esporofitos sin fusión gamética, este proceso es conocido como apogamia. En poblaciones estériles, o de briófitos dioicos en los que un sexo este ausente, esta forma de propagación sería esencial.

Existen también otras formas de protección vegetativa a través de unidades especializadas. Estas pueden ser uni, bi o pluricelulares, son llamadas yemas o propágulos. Tienen gran variedad de formas y disposición.

Forma: globosa, achatada, discoidal, ovoide, filiforme.

Tamaño: desde pocos micrones hasta casi medio mm de long.

El “sistema radicular” también forma yemas que reciben el nombre de tuberculillos o bulbillos.

Todas las estructuras no solo aumentan el número de individuos, sino que también propagan las especies, ya que son fácilmente transportables por el viento y el agua, a veces también por animales. Constituyen, asimismo, estructuras de perduración (permitiendo la vida latente por varios años).

Para resumir, a pesar de presentar características consideradas como adaptaciones para la colonización del ambiente terrestre (cutícula fina, sistema conductor primitivo en briofitas superiores, gametangios rodeados por una envoltura protectora de células estériles, embrión pluricelular alimentado por el gametófito), conservan características que los hacen aún dependientes del agua: anterozoides flagelados propios de algunas algas, gametófito dominante postrado de pequeño tamaño con esporófitos monosporangios y matrotrofos, y paredes celulares de celulosa sin lignina.





## CUADRO COMPARATIVO ENTRE HEPÁTICAS, ANTOCEROTAS Y MUSGOS

	<i>HEPÁTICAS</i>	<i>ANTOCEROTAS</i>	<i>MUSGOS</i>
<b>Gametófito</b>	Taloso o folioso	Taloso	Folioso
<b>Filidios</b>	Originados desde dos células iniciales, enteros o lobulados, sin costa	Ausentes	Originados a partir de una célula inicial, Enteros, con o sin costa
<b>Inserción filidios</b>	Con filidios de 2-3 filas o sin filidios	Ausentes	Con filidios dispuestos en espiral, ocasionalmente dispuestos en 2 o 3 filas
<b>Cloroplastos</b>	Numerosos, sin pirenoide	1-4 de gran tamaño, con o sin unpirenoide	Numerosos, sin pirenoide
<b>Oleocuerpos*</b>	Usualmente presentes	Ausentes	Ausentes
<b>Rizoides</b>	Unicelular	Unicelular	Pluricelular
<b>Protonema</b>	Taloso, muy pequeño, produce sólo un gametófito	Taloso, muy pequeño, produce sólo un gametófito	Filamentoso, usualmente produce más de un gametófito
<b>Esporofito</b>	Crece por una célula apical	Crece por meristema basal	Crece por una célula apical
<b>Seta</b>	Frágil, sin pigmentos, puede estar ausente.	Ausente	Firme y pigmentada
<b>Cápsula</b>	Redondeada a cilíndrica	Cilíndrica a largamente filamentosa	Redondeada a cilíndrica
<b>Dehiscencia de la cápsula</b>	Apertura de una vez, por medio de 1-4 valvas	Apertura gradualmente desde el ápice a la base, a través de dos valvas	Apertura de una vez, a través del opérculo y el peristoma
<b>Maduración de las esporas</b>	Sincrónico, antes de la elongación de la seta	asincrónico	Sincrónico, después de la elongación de la seta
<b>Columela*</b>	Ausente	Presente	Presente
<b>Estomas</b>	Ausentes	Presentes	Presentes
<b>Caliptra*</b>	En la base del esporófito	Ausente	En el ápice del esporófito

\*Definición ver en glosario anexo al final de la guía de estudio.



## **Hábitat**

En cuanto a los hábitats conquistados por los briofitos, han podido adaptarse a numerosas condiciones excepto las aguas marinas. Existen formas acuáticas, lo cual no representa un carácter primitivo, sino derivado, adaptándose secundariamente a la vida en aguas dulces. La gran mayoría es terrestre siendo más abundante en lugares húmedos y protegidos.

Existen formas de hábitos xerófitos y expuestos a la insolación y desecación intensa, por lo cual estos presentan adaptaciones protectoras.

Se desarrollan en su mayoría en climas tropicales y subtropicales, pero hay numerosas especies en regiones frías y templadas.

Admiten gran variedad de sustratos, la mayoría presenta hábitos terrícolas o cortícolas, existen también formas saxícolas, epifitas y otras que viven sobre troncos caídos (madera en descomposición, humus, estiércol). Algunos viven sumergidas o flotando sobre agua.

Se ha indicado que la biomasa de las briofitas es mayor en ambientes mesotróficos (Estébanez Pérez *et al.* 2011).

## **Importancia ecológica de los briofitos**

La generalizada carencia de valor comercial, el pequeño tamaño, y su inconspicuo rol en los ecosistemas, son la causa de que las briófitas parezcan no tener utilidad para la mayoría de las personas. Sin embargo, existen varias evidencias que sugieren una variedad de usos de los briofitos por varias culturas alrededor del mundo. En la actualidad, los botánicos contemporáneos están considerando a las briófitas como fuentes de genes para la modificación de plantas agrícolas para poder enfrentar los variados estreses fisiológicos del mundo moderno (Glime 2007).

Los musgos y hepáticas suelen ser buenos indicadores de las condiciones ambientales. En Finlandia, Cajander (1926) ya utilizaba briófitas terrestres y otras plantas para caracterizar los tipos de bosques.

Smith (1976) consecuentemente encontró una buena correlación entre la distribución de metales en las briófitas y en los sedimentos de los arroyos donde crecían. A partir de esto, Shacklette (1984) sugirió el uso de briófitas para prospecciones acuáticas.

Especies como *Mielichhoferia elongata*, *M. mielichhoferi* y *Scopelophila* acumulan grandes concentraciones de cobre en el sustrato lo cual las vuelve en buenas indicadores



de componentes del suelo, por esta razón se las conoce también como “musgos del cobre”. Estos crecen casi exclusivamente en aéreas con alto contenido de cobre, particularmente sobre sulfato de cobre o antimonio (Glime 2007, Estebanéz Pérez *et al.* 2011).

Aunque ninguna briófitas parece restringida a sustratos que contienen hierro, durante la fotosíntesis las briófitas tienen la capacidad de transformar hierro reducido disuelto a su forma insoluble oxidada, haciendo esta molécula visible (Glime 2007). Shiikawa (1956, 1959, 1960, 1962) encontró que la hepática *Jungermannia vulcanicola* y los musgos *Sphagnum* y *Polytrichum* juegan un rol activo en la depositación de minerales de hierro. Como en Japón existen pocas fuentes de hierro utilizable, Ijiri & Minato (1965) sugirieron la producción artificial de mineral de limonita mediante el cultivo de briófitas en campos cercanos a vertientes de aguas ricas en hierro.

Mientras *Sphagnum* es un indicador confiable de condiciones ácidas, Dierssen (1973) encontró que varias otras especies de briófitas indican exitosamente otras condiciones del suelo. Por ejemplo, *Ceratodon purpureus* sugiere un buen drenaje y altos niveles de nitrógeno, mientras que *Funaria hygrometrica*, *Leptobryum pyriforme* y *Pohlia cruda* muestran buena saturación de bases, contrario a *Psilopilum laevigatum* que indica una pobre saturación de bases y pobres condiciones físicas del suelo.

Crum (1973) consideraba a *Polytrichum* como un buen indicador de condiciones ácidas, siendo su capacidad de vivir en terrenos ácidos facilitada por el tejido vascular (hidroides y leptoides) en sus tallos.

Recientemente, las briófitas han sido utilizadas como indicadores del clima del pasado. Aunque las turberas y su flora e incluso su fauna preservada han sido ampliamente utilizadas para revelar el pasado, podemos hoy día utilizar la composición de comunidades de briófitas para determinar regímenes climáticos e hidrológicos del pasado. El entender cómo los niveles de evaporación y precipitación determinan las comunidades de *Sphagnum*, nos permite utilizar subfósiles de *Sphagnum* y otros ensambles de musgos para identificar los climas del pasado (Romanova 1965; Janssens 1988). En otro ejemplo, la presencia de subfósiles de especies tolerantes a la desecación como *Tortella flavovirens*, indican condiciones secas en el pasado en algunas regiones de Holanda (Nichols 1969; Wieggers & Van Geel 1983).

De igual modo, nuestra comprensión de la vegetación del pasado es promovida por la información acerca de los ensambles de briófitas del pasado. Klinger *et al.* (1990) han



sugerido que en el Holoceno, la sucesión fue desde bosques a turberas, con la turba sirviendo como una mecha para arrastrar agua hacia la superficie, subiendo el nivel de las napas de agua, causando que las raíces de los árboles del bosque queden saturadas de agua.

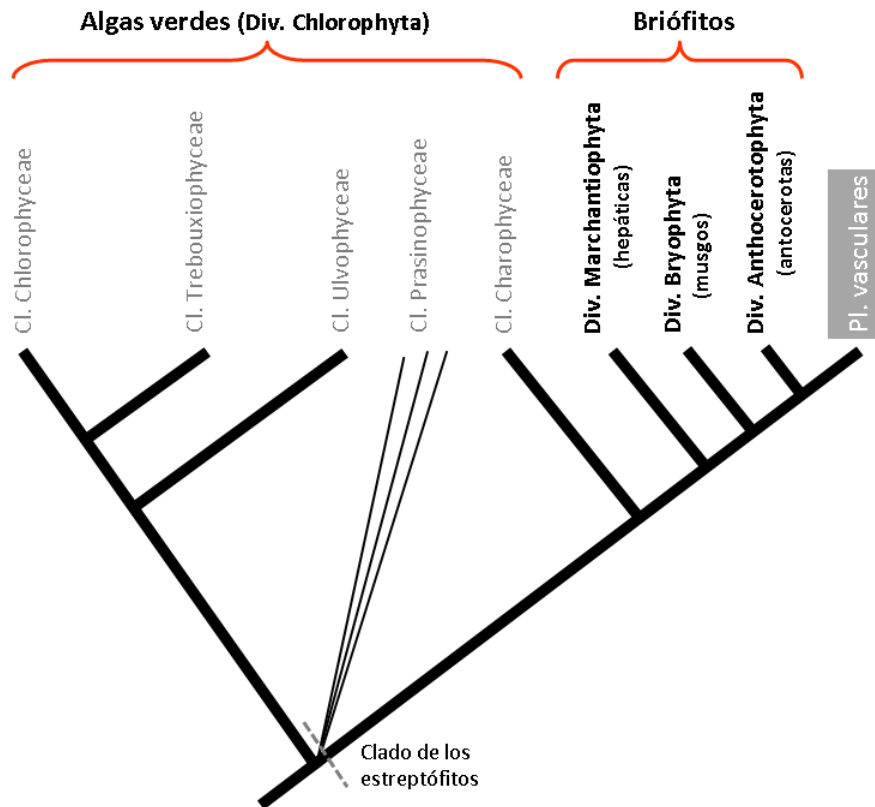
Además se han indicado otras numerosas funciones de los briofitos aplicadas tanto a la ecología, como también de utilidad económica y étnica, por ejemplo: Control de la erosión; Fijación de nitrógeno; Estudios de polución: SO<sub>2</sub> y lluvia ácida, Bioindicadores de metales pesados y otros contaminantes en el aire, Radiación UV-B, Indicadores de radiactividad, Bioindicadores acuáticos, Tratamiento de residuos, etc.; Utilización en horticultura: Utilización en cultivos, Semilleros; Jardines de musgos: Técnicas de plantado, plantas enanas; Pesticidas; Usos industriales: Combustible, Cosecha de turba y otros musgos; Construcción; Usos en el hogar: decoración, vestuario, etc.; Usos Medicinales: Quirúrgicos, Antibióticos y otras sustancias activas, Efectos antibacterianos y antifúngicos, Propiedades antitumorales; Fuentes de alimento e Ingeniería genética (para profundizar en estos temas ver Glime 2007).

**Filogenia y clasificación: Relación de los briofitos con las demás embriófitas**

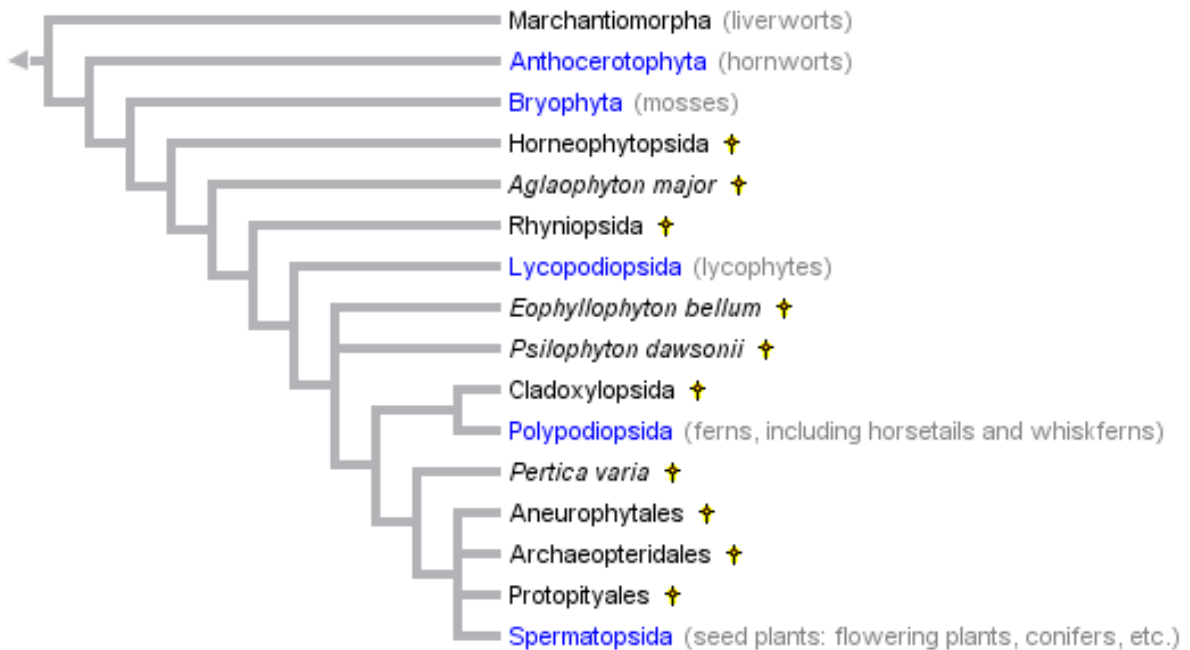
La complejidad estructural de los briofitos es intermedia entre el resto de los embriófitos y de las algas verdes, a las que se presume que pertenecería el ancestro común de las plantas terrestres. Esto hizo objeto de numerosas reflexiones que, por un lado, tratan de dilucidar si las briofitas son plantas más directamente relacionadas con las primeras algas que protagonizaron el paso al medio terrestre y, por otro lado, si dieron origen a los restantes embriófitos o, por el contrario, suponen una línea evolutiva diferenciada.

<b>Características de briófitos probablemente heredadas de algas verdes</b>	
★ Clorofila a y b, almidón intraplástidial	→ Toda la línea verde
★ Plasmodesmos, división celular por fragmoplasto	→ Cl. Charophyceae
★ Sustancias fenólicas en la pared celular	→ Fam. Characeae
★ Gametangios verdaderos (con cubierta de células estériles)	→ Fam. Characeae
★ Oogamia con retención del gameto femenino	→ Cl. Charophyceae
★ Gameto masculino biflagelado, raíces flagelares multiestratificadas	→ Cl. Prasinophyceae, p.p., y Cl. Charophyceae
★ Matrotrofia de la fase diploide	→ Fam. Coleochaetaceae (referente al cigoto solamente)
<b>Características de briófitos comunes con plantas vasculares</b>	
★ Diferenciación histológica acusada	
★ Alternancia de generaciones heteromorfa	
★ Embrión	
<b>Características exclusivas de briófitos</b>	
★ Esporofito monosporangiado, sin ramificar	
★ Asociación permanente entre esporofito y gametofito	





Relaciones evolutivas comúnmente aceptadas en la “línea verde”: algas verdes y plantas terrestres. Original de Qiu *et al.* 2006 y modificado por Estébanez Pérez *et al.* 2011.



Clado de las embriofitas donde se incluyen los grupos extintos.

Extraído de Kenrick & Crane. 1996. <http://tolweb.org/>

El consenso actual entre los especialistas es que los briofitos representan a las



plantas actuales mas relacionadas con el ancestro de todas las embriofitas. Subsiste aún controversia sobre sus relaciones dentro de la línea terrestre, pero se tiende a considerarlas como un grupo parafilético, donde el conjunto de los briofitos constituiría un grado y cada uno de los grupos tendría el rango taxonómico de división. La posición basal correspondería a las hepáticas (**Div. Marchantiophyta**), los datos disponibles aunque todavía no concluyentes apuntan a que los Antocerotas (**Div. Anthocerotophyta**) sería el grupo hermano de plantas vasculares, y los musgos (**Div. Bryophyta**) quedaría en una posición intermedia.

Bajo la consideración de que, al tratarse de plantas no lignificadas, los briofitos entran con mayor dificultad en el registro fósil, se ha tratado de buscar restos fósiles que puedan atribuirse a los mismos. El trabajo de Yang *et al.* (2004) refiere la existencia de un posible musgo, *Parafunaria sinensis*, hace 520 m.a. (Cámbrico Inferior-Medio), pero la identificación no resulta convincente y no suele ser considerado.

Utilizando las líneas evolutivas generales en conjunción con los fósiles conocidos para tratar de datar la aparición de los distintos linajes briofíticos, se estima, aún provisionalmente, que los linajes briofíticos se habrían originado en un intervalo de apenas 70 millones de años. Las hepáticas y musgos habrían surgido en el Ordovícico Inferior (Heinrichs *et al.* 2007, Newton *et al.* 2007), aunque otras estimas, recogidas por Magallón & Hilu (2009) retrasan la aparición de los musgos al Ordovícico Superior. Por su parte, las antocerotas, todavía más pobremente representadas en el registro fósil, podrían haber aparecido en el Silúrico, hace unos 425 m. a. (Villarreal *et al.* 2010).

A continuación se detallan cada una de las tres Divisiones reconocidas entre los “briofitos”:



## DIVISION MARCHANTIOPHYTA

### (Hepáticas)

En tiempos donde entendimiento del hombre sobre la naturaleza era mucho menor que en la actualidad, se pensaba las plantas se las podía identificar por sus propiedades alimenticias y curativas entre otras. Según este sistema de clasificación, los talos de algunas hepáticas presentan cierta semejanza a la forma del hígado, por esta razón estas plantitas fueron consideradas útiles para hacer brebajes que ayudarían a mejorar las dolencias del hígado. De aquí el nombre de estas, llamadas hepáticas, plantas del hígado (liver-plants) o hierbas del hígado (liverwort). Desafortunadamente no existe evidencia de que las hepáticas posean propiedades curativas. Por otra parte actualmente la mayoría de las plantitas reconocidas como hepáticas son frondosas y no muestran el más mínimo parecido con un hígado (Scofield 1985).

Por lo tanto, las hepáticas se caracterizan por presentar gametofitos frecuentemente dorsiventrales, de morfología y complejidad diversa, y esporofitos efímeros de gran simplicidad estructural.

### Líneas evolutivas dentro de Marchantiophyta

Actualmente, en base a los nuevos sistemas taxonómicos (Crandall-Stotler, 1981, 2009, Crum, 2001) entre las hepáticas (Div. Marchantiophyta) se distinguen tres grupos de acuerdo a los grandes tipos morfológicos en que está basada la clasificación anterior, que a continuación se detallan:

Las **hepáticas talosas complejas** (en la clasificación tradicional: subclase Marchantiidae, en la clase Marchantiopsida) tienen un cuerpo vegetativo con lóbulos, sin estructuras foliosas, con ramificaciones dicótomas, diferenciados a partir de una célula apical tetraédrica. Estos lóbulos presentan, en su cara ventral, diversas escamas y rizoides de paredes lisas o con granulaciones internas), y en su cara dorsal es muy frecuente observar cámaras aeríferas (cavidades subepidérmicas comunicadas con el exterior por un poro). Estructuralmente, estas hepáticas presentan numerosos estratos de células y alta diferenciación histológica, que incluye frecuentemente la presencia de cámaras aeríferas (Estébanez Pérez *et al.* 2011).

Las **hepáticas foliosas** (anteriormente, subclase Jungermanniidae, clase Jungermanniopsida) engloban aquellas en las que, a partir de una célula apical tetraédrica, se diferencia un caulidio y dos filas principales de filidios, dispuestos en un plano, casi siempre uniestratos, siempre sin nervio y con células en general uniformes e



isodiamétricas. Estos filidios pueden estar conduplicados, es decir, plegados diferenciando un lóbulo dorsal y otro ventral, fragmentados en grado variable. En muchas especies, en la cara ventral se desarrollan diversas estructuras relacionadas con la retención capilar de agua: rizoides, pelos, estiletes, etc. Frecuentemente, en esta cara se desarrolla una tercera fila de filidios reducidos, denominados anfigastos, y en algunas especies con filidios conduplicados, el lóbulo ventral se modifica formando sacos. El grado de diferenciación estructural no se corresponde con el histológico: sólo la epidermis se desarrolla distintivamente con respecto al parénquima fundamental. En este grupo, las paredes celulares normalmente están característicamente engrosadas en los ángulos, formando trígonos de alto valor taxonómico (Estébanez Pérez et al. 2011).

Las **hepáticas talosas simples** (antiguamente consideradas como subclase Metzgeriidae, clase Jungermanniopsida) pueden presentar tanto formas laminares con escasa diferenciación histológica y pocas capas de células, como formas foliosas con filidios en disposición espiral o en un plano. A pesar de su simplicidad estructural, hay algunos géneros con tejidos conductores, tanto foliosos (*Haplomitrium*) como talosos (*Pallavicinia*) (Estébanez Pérez et al. 2011).

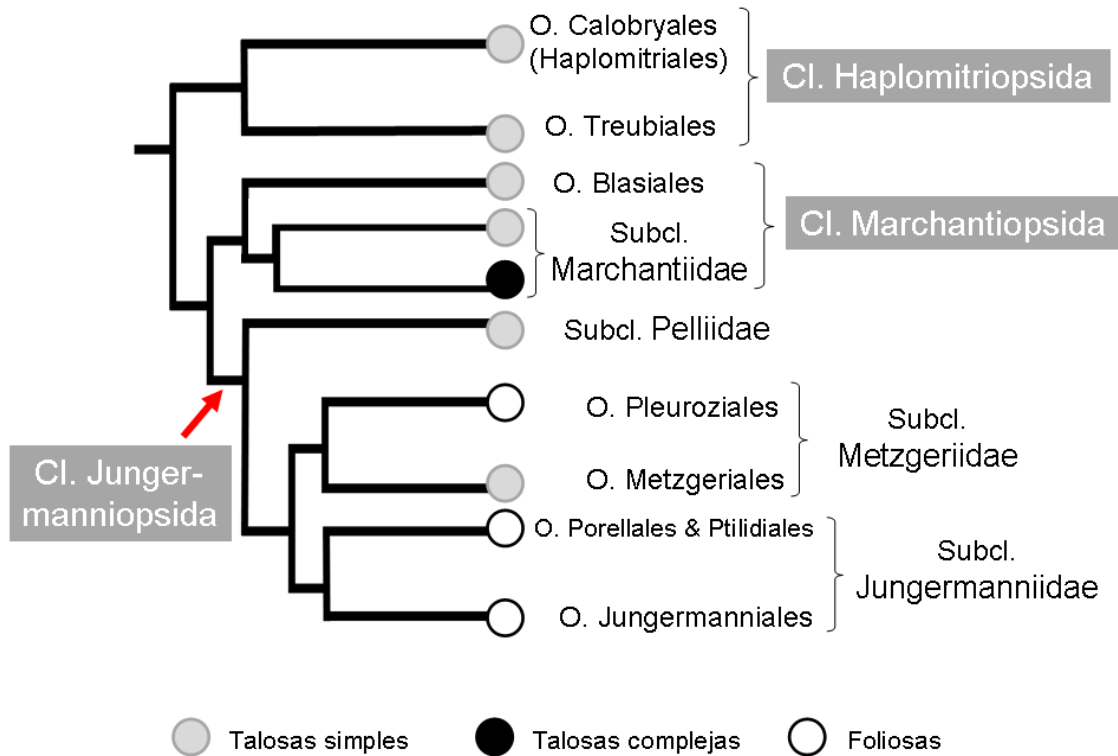
Se suele calcular en 5000-6000 el número de especies de este grupo. Sin embargo, von Konrat et al. (2010) estiman que, incluso teniendo en cuenta el impacto de la sinonimia, podrían totalizar 7500-8500 especies, dada la tasa de descubrimiento de nuevos taxones (al menos 376 en los últimos 10 años).

En esta división es probablemente donde los cambios traídos por la sistemática molecular han sido más profundos. En especial, el grupo formado por las talosas simples (antigua clase Metzgeriidae) parece estar constituido por dos linajes basales: uno monotípico, representado por el género *Haplomitrium*, con filidios dispuestos en espiral, y otro con dos géneros (*Treubia* y *Apotreubia*), con gametofito laminar. Ambos se englobarían en la clase Haplomitriopsida, que sería la más emparentada con el hipotético antecesor de todos los briófitos.

El resto del grupo se divide en dos grandes conjuntos. En el primero se incluiría el grupo monofilético de las talosas complejas (Subcl. Marchantiidae) y, en el segundo, el de las foliosas en sentido estricto (Subcl. Jungermanniidae). Las hepáticas foliosas son con diferencia el grupo más diverso (más de 4000 especies).







Redibujada de Renzaglia *et al.* (2007), modificada según la clasificación de Crandall-Stotler (2009)

Relaciones filogenéticas en la división Marchantiophyta: principales linajes.  
 Extraída de Estébanez Pérez *et al.* 2011

### Características particulares de las Marchantiophyta

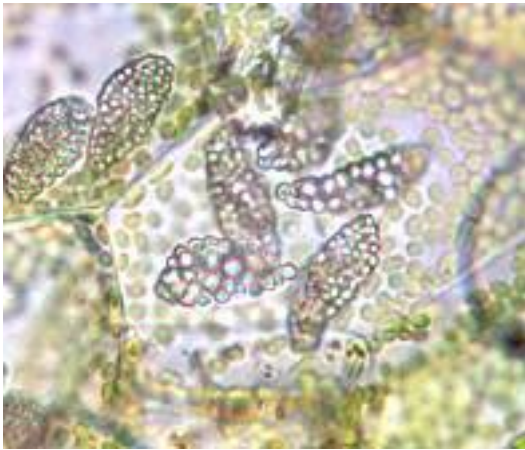
➤ La fase protonemática suele ser efímera y reducida (Crum 2001), y es muy frecuente la producción de protonemas laminares o masivos, a menudo dentro de la pared de la espora originando “esporas pluricelulares” (*Pellia*, *Conocephalum*, etc.). Puede combinarse con la producción de filamentos, y de hecho algunos géneros dan protonemas solamente filamentosos (*Cephalozia*, *Lophocolea*, etc.).

➤ Los rizoides se encuentran en todos los órdenes, faltando en algunos géneros, son filamentos con función de anclaje y absorción. Unicelulares, excepto en Schistostilaceae, donde la simbiosis micorrizógena induce su tabicación (Pressel 2008). Se encuentran en la cara ventral. En *Ricciocarpus* están sustituidos por escamas modificadas. En hepáticas foliosas pueden localizarse en el tallito, en los anfigastrios (*Lophocolea*) o en el lóbulo ventral (*Radula*). Algunas Marchantiales poseen dos clases



de rizoides: del tipo lisos que nacen del tejido de reserva sin localización especial y del tipo estrechos y verrucosos, ubicado en la base de las escamas (Kühnemann 1944).

➤ Es característica en la división Marchantiophyta la presencia en el citoplasma de sus células acúmulos de terpenoides en cuerpos oleíferos, que, de forma única en las plantas terrestres, están rodeados por una membrana derivada del retículo endoplasmático (Duckett & Ligrone 1995), y que constituyen una importante fuente de caracteres taxonómicos (Crandall-Stotler & Stotler 2000). En Marchantiaceae son parduscas y aparecen en algunas células de los tejidos de reserva y fotosintéticos. En Ricciaceae solo se observaron en las escamas y tejido fotosintético en *Ricciocarpus*. En las Jungermaniales aparecen en casi todas las células, con forma y número variable



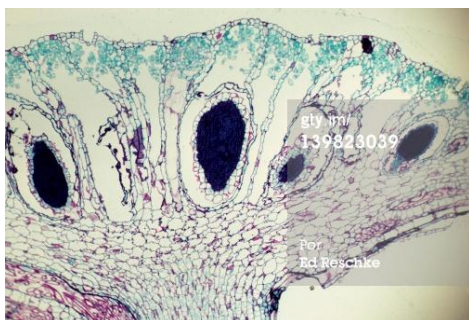
Corte de talo de una Marchantiophyta donde se observan los oleocuerpos y cloroplastos.

Extraída de <http://www.flickr.com>  
Foto de Ricardo Rico

(Kühnemann, 1994). Motte (1932) dice que estos oleocuerpos pueden considerarse como sustancias de excreción y distinguirse de los cuerpos grasos que son sustancias de reserva (Kühnemann 1944).

➤ Las estructuras que contienen las gametas: masculinas (anteridios) y femeninas (arquegonios) son notablemente uniformes (Grassi 1975). Se caracterizan por la presencia de una cubierta estéril de células, pueden ser exógenos, es decir, desarrollados a partir de células superficiales (Estebanez *et al.* 2011). Se encuentran formas homotálicas y heterotálicas.

Los **anteridios** son bolsas con una sola capa de células estériles, contienen el tejido

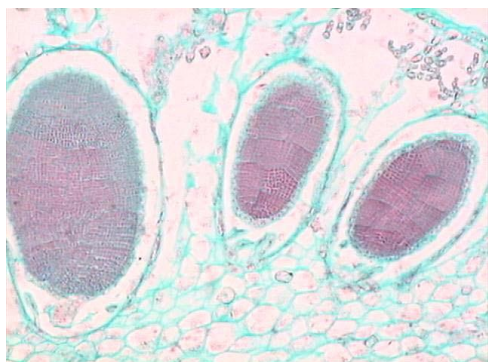


Corte longitudinal de anteridioforo con varios anteridios en *Marchantia* sp.

[www.gettyimages.es](http://www.gettyimages.es)



fértil que organiza las gametas (anterozoides). Las células de la envoltura al principio tienen cloroplastos, en la madurez los pierden y se llenan de pigmentos rojos parduscos,



Detalle de los anteridios en *Marchantia sp.* en corte longitudinal

Extraído de <http://micol.fcien.edu.uy/>

mecanismo que favorece la absorción de radiaciones calóricas (Grassi 1975). Presentan cierto valor sistemático.

En las hepáticas talosas complejas son oblongos hasta ovoides (*Riccia*), con pedúnculos cortos y se alojan en cavernas individuales. A veces hundidos y dispersos en



Anteridióforos en *Marchantia sp.*

Extraído de <http://www.flickr.com>.  
Foto de: John Forlonge

el talo (*Ricciaceae*) o agrupados formando órganos bien delimitados llamados **anteridioforos** (*Marchanticeae*, *Rebouliaaceae*), en ambos la pared de caverna se prolonga hacia el exterior formando un tubo por donde se liberan los anterozoides en el momento de la dehiscencia, la ruptura se produce en el ápice de la pared anteridial.

En las hepáticas talosas simples son más o menos pedunculados, esféricos, pequeños. Se los puede hallar libres en la cara dorsal (*Fossombronia*), a veces hundidos en partes modificada del talo (*Riccardia*) y en otros envueltos en ramificaciones cortas (*Metzgeria*).

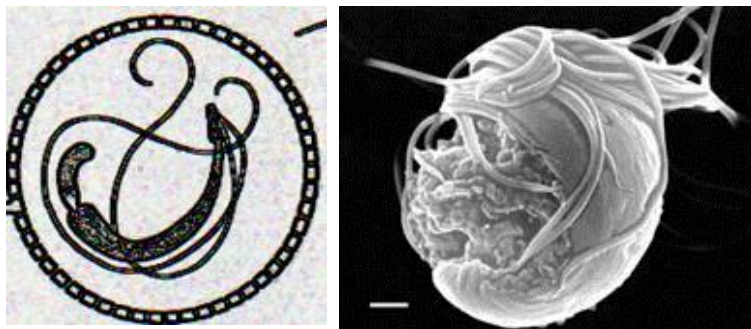
En las hepáticas foliosas los anteridios ocupan las axilas de las frondes más pequeñas y se agrupan en espiguillas (*Frullania*, *Lophocolea*). En los *Sphaerocarpaceae* son esféricos con pedúnculos delgados y están envueltos por una pared de una capa de células con forma de botellas (perigonio) (Kühnemann.1944).





Ramas anteridiales en *Aneura pinguis*  
 Extraído de  
<http://www.flickr.com>.  
 Foto de: Ricardo Rico

Los **anterozoides** son biflagelados y arrollados, normalmente, su motilidad es relativamente reducida. Se suponía que las salpicaduras de lluvia eran su principal mecanismo de dispersión (Glime 2007a), pero recientemente se está descubriendo una mayor diversidad de mecanismos. El equipo de Shimamura *et al.* (2008) estudió la dispersión activa de espermatozoides en forma de aerosol en la hepática talosa *Conocephalum*.



Esquema y fotografía tomada con MEB de un anterozoide biflagelado y arrollado  
<http://biologia.fcien.unam.mx/plantasvasculares/GlosarioPlantasBriofitasindex.html>

Los **arquegonios** son estructuras en forma de botella (no corresponden por su forma a nuestras botellas, sino a las usadas por los romanos, tenían el cuello muy largo). Se distinguen en ellos un pie corto o grueso (falta en *Riccia*) que establece la unión con el talo o fronde; una porción basal ensanchada, el



Esquema general del arquegônio.  
 Extraído de:  
[www.ensinodematematica.blogspot.com.ar/2010/11/briofitas.html](http://www.ensinodematematica.blogspot.com.ar/2010/11/briofitas.html)



vientre, de paredes generalmente de dos capas de células, contienen la oosfera (gameto) y una célula estéril, la célula del canal del vientre; un cuello cilíndrico, tubular, de un estrato celular, cuya cavidad esta obturada por las células del canal del cuello (6 a 8 generalmente y excepcionalmente 4 a 6 en *Riccia* y *Sphaerocarpus*), que en el momento de la madurez se transforma en mucílago, el cuello remata en cuatro células de cobertura o astigmática (Grassi, 1975)



Arquegonióforos de *Marchantia* sp.  
Extraído de <http://www.flickr.com>.  
Foto de: John Forlonge

En las formas foliosas, los ápices de los caulidios portadores de arquegonios pueden estar

rodeados por filidios diferenciados (periqueciales). En algunas hepáticas aparecen fusionados formando un perianto. Pueden asimismo inducir diferenciaciones orientadas a proteger y nutrir al embrión, tanto antes de la fecundación como una vez originado éste. En algunas hepáticas talosas complejas, los arquegonios aparecen en la cara ventral de diferenciaciones de los lóbulos llamadas **arquegonióforos** o carpocéfalos. En ciertas hepáticas foliosas, pueden causar la proliferación del caulidio para dar un marsupio envolvente (Estebanez *et al.*2011).



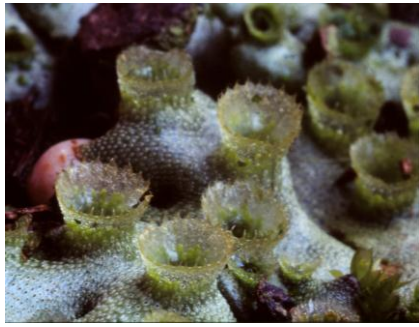
Detalle de un arquegonióforo de *Marchantia* sp. Extraído de <http://www.flickr.com/johnforlonge>

➤ Para el tipo de propagación vegetativa, asexual o agámica existen diferentes medios, desde simples trozos de planta hasta propágalos especializados.

En el género *Metzgeria* se encuentran las llamadas **yemas marginales**, que se desprenden con facilidad y dan origen a nuevos ejemplares.

Los **propágalos** son células o agregados celulares que se desprenden del talo o fronde. Su forma y tamaño es variable, pero son constantes para cada especie y generalmente se presentan en ejemplares estériles. En hepáticas talosas simples se originan en el borde de las frondes y son discordes formados por muchas células (*Radula*). En *Marchantia* y *Lunaria* se alojan en **conceptáculos** ubicados en la línea media del talo. Estos conceptáculos tienen forma de copita con bordes lisos o dentados (*Marchantia*). Los propágalos son más o menos discoides, lenticulares y biconvexos. (Kühnemann 1944).

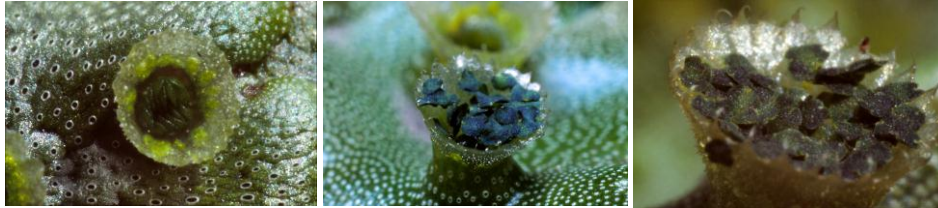




Conceptáculos en *Marchantia sp.*



Detalle de un conceptáculo en *Marchantia sp.*

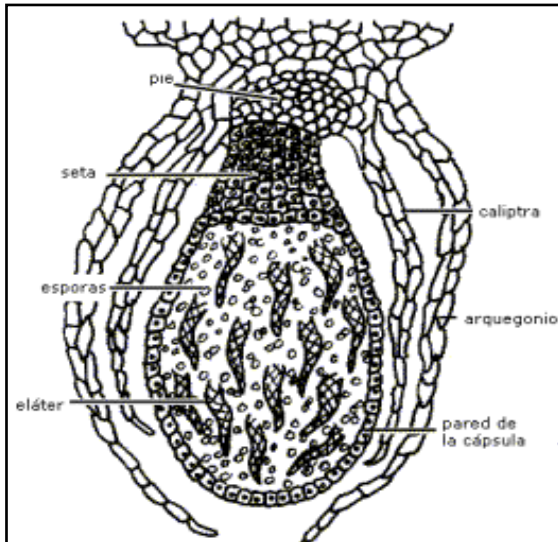


Secuencia que muestra el desarrollo de los própagulos en *Marchantia sp.*

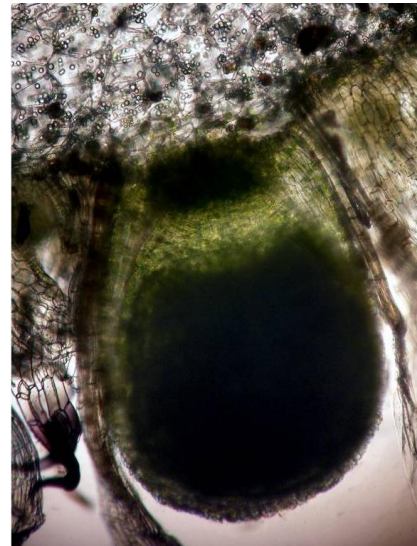
Extraído de <http://www.flickr.com>. Foto de: John Forlonge

➤ Con respecto al **esporofito** en la división Marchantiophyta, su simplificación es máxima: se trata de una fase efímera, constituida por un **pie**, una **seta** hialina, histológicamente homogénea, y un meiosporangio en forma de **cápsula** que consta de un exotecio (cubierta externa) de escasas capas de células (normalmente una o dos), y una masa interior homogénea, que es la única parte diferenciada a partir del endotecio. De estas células internas se originarán esporas por meiosis, y eláteres unicelulares, por mitosis (es decir, diploides), que posteriormente vacían su citoplasma y desarrollan típicos refuerzos helicoidales. Los eláteres están implicados en la dispersión de las esporas. La apertura de esta cápsula no implica el desarrollo de estructuras especiales, y es por simples fisuras longitudinales (generalmente cuatro). En algunos géneros de hepáticas talosas complejas, como *Riccia*, el esporofito queda englobado completamente en el talo gametofítico materno, con lo que no se desarrolla seta, el pie es vestigial o se reduce totalmente, y las esporas se dispersan cuando se desintegran los tejidos gametofíticos que las rodean (Estebanez *et al.* 2011).





Esquema del esporofito de *Marchantia. Sp.*  
 Extraído de:  
<http://www.google.com.arsearchq=hepaticas+talosas>



Detalle de Esporofito inmaduro de *Marchantia. sp.*  
 Extraída de <http://www.flickr.com>  
 Foto de Ricardo Rico



Arquegonióforo portando esporofitos a punto de abrirse en *Marchantia sp.*



Arquegonióforo donde se observan los esporofitos ya dehiscentes *Marchantia sp.*

Extraído de <http://www.flickr.com>. Foto de: John Forlonge



Esporofito emergiendo de entre los filidios periqueciales en *Noteroclada sp.*

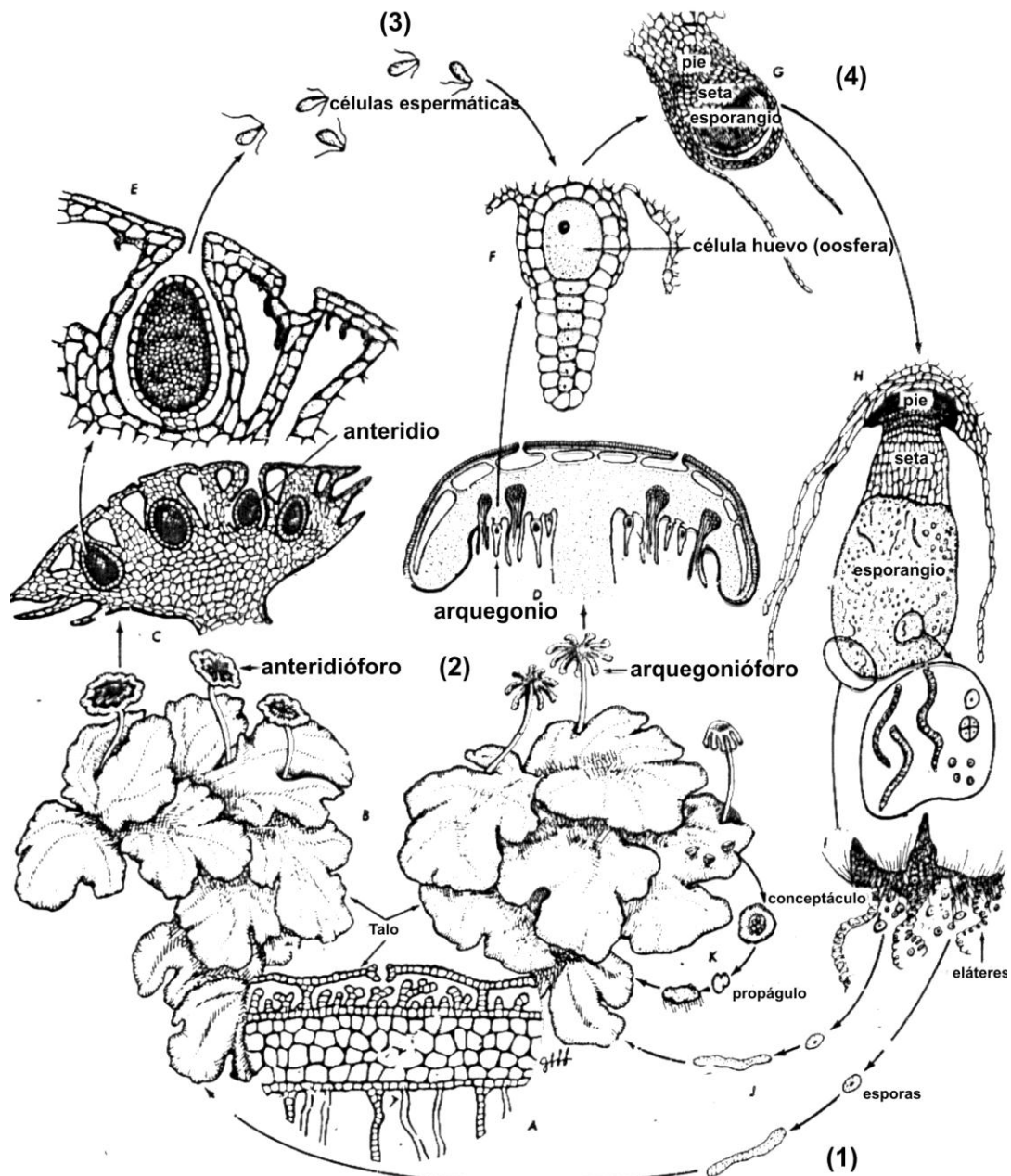
Extraído de <http://www.flickr.com>.  
 Foto de: Ricardo Rico



## CICLO DE VIDA DE UNA HEPÁTICA CON TALO COMPLEJO

(*Marchantia* sp.)

El ciclo biológico sexual de una Hepática comienza con la germinación de las esporas haploides (1). Estas esporas son diseminadas, y una vez germinadas, darán lugar a los gametofitos tanto masculinos como femeninos. Sobre los gametofitos se desarrollarán estructuras denominadas gametangióforos, los cuales portarán los



arquegonios (**arqueonióforos**) y los anteridios (**anteridióforos**) (2). Los anteridios producirán espermatozoides que, en presencia de agua, nadarán con ayuda de sus flagelos hacia los arquegonios (3). Una vez producido el encuentro entre ambos tipos de gametas, ocurre la **singamia**, dando lugar a un embrión (2n). El embrión crecerá



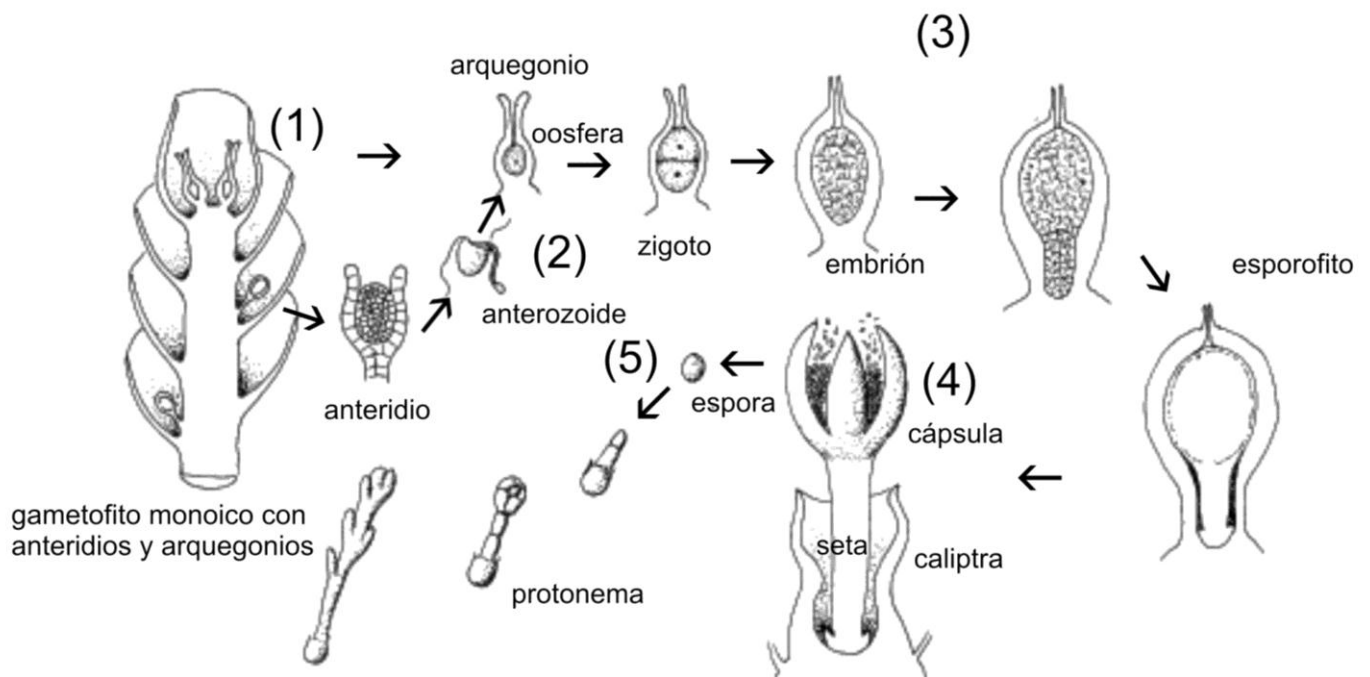


dividiéndose por mitosis y dará lugar a un joven esporofito, el cual vivirá a expensas del gametofito (4). Por meiosis el esporangio de cada esporofito producirá nuevas y numerosas esporas haploides, reiniciando así el ciclo.

### CICLO DE VIDA DE UNA HEPÁTICA FOLIOSA

En una planta monoica, los anteridios se sitúan en las axilas de filidios, por debajo de los arquegonios, que ocupan posición apical y están protegidos por una envoltura, constituida por la fusión de varios filidios llamada perianto (1). Los anteridios maduros liberan espermatozoides biflagelados, que van a fecundar la oosfera contenida en los arquegonios mediante un proceso de oogamia interna (2).

El cigoto se desarrolla dando un embrión pluricelular que originará, sobre la gametofito, el esporofito, cuya seta no se alarga hasta que la cápsula alcanza su madurez (3). La cápsula está rodeada en la base por una vaina (caliptra) constituida por restos de la pared arquegonial. La cápsula madura, contiene esporas y eláteres, y su dehiscencia se produce por cuatro fisuras longitudinales que originan cuatro valvas (4). La germinación de las esporas, da origen a los protonemas cuyo desarrollo produce nuevos gametofitos (5).



## **BRYOPHYTA**

### **(Musgos)**

En general, los musgos son los briófitos más conspicuos en la vegetación. Otras plantas superficialmente recuerdan a los gametofitos de los musgos, esto conlleva a confusiones en cuanto a la verdadera definición del término musgo. “Musgo” ha sido aplicado a muchas algas, algunas plantas lignificadas incluyendo a los helechos como *Lycopodium* y *Sellaginella*, a las *Tillandsia* e incluso a varios líquenes (*Usnea*, *Alectoria*, *Bryoria*, etc.) (Schofield 1985)

La división Bryophyta se caracteriza principalmente por tener gametofitos diferenciados en caulidios y filidios, esporofitos persistentes, y alto grado de complejidad y diversidad histológica y estructural en ambas fases, salvo excepciones, especialmente en el gametofito, que se interpretan como reducción secundaria del gametofito (Estébanez Pérez *et al.* 2011).

### **Líneas Evolutivas dentro de Bryophyta**

Las estimaciones acerca del número de especies en este grupo son enormemente variables. Cox *et al.* (2010) recopilan 12.500, pero, en el mismo volumen de la revista, Magill (2010) discute el gran impacto de la sinonimia sobre los taxones de esta división y reduce el número a 9000 especies.

En esta división, los principales linajes pueden separarse con facilidad mediante caracteres morfológicos, en especial los mecanismos de dehiscencia de la cápsula y la diversidad morfológica del gametofito.

Los grupos basales (subdivisiones Sphagnophytina y Takakiophytina) muestran que aún queda trabajo para aclarar las relaciones internas, dado que no están resuelto si uno de ellos, o ambos agrupados en un clado, constituyen el linaje más tempranamente divergente. Ambos grupos comparten su ausencia de rizoides. Los filidios divididos de *Takakia* hicieron pensar que se trataba de una hepática, hasta que se encontraron ejemplares fértiles y se pudo observar su esporofito persistente y su dehiscencia por fisura helicoidal. Sus tejidos conductores también recordaban a los del género basal de hepáticas *Haplomitrium*.

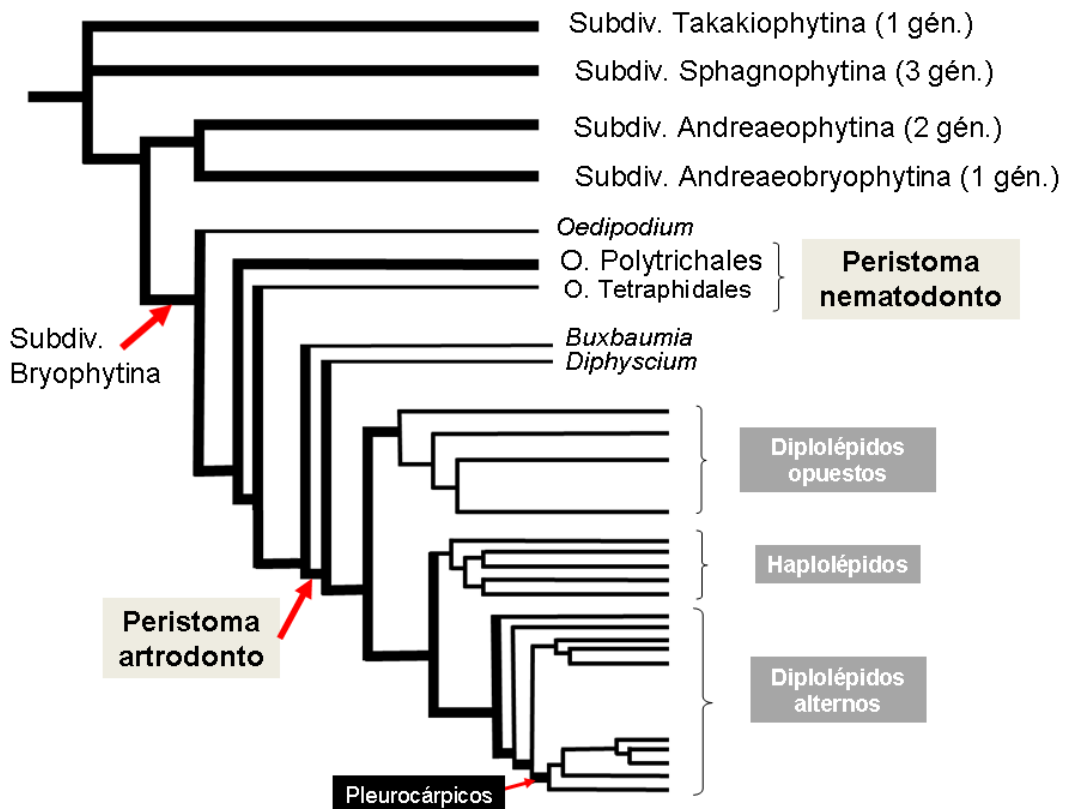
Los *Sphagnum* y géneros asociados presentan cápsulas sin seta (sobre ápices de caulidios afilos llamados pseudopodios), con opérculos, y gametofitos altamente especializados para la vida en hábitats encharcados, con diferenciación de hialocistes.



Las siguientes subdivisiones corresponden a dos grupos hermanos de musgos saxícolas cuyo esporofito, sin seta (o muy corta) se abre por fisuras longitudinales.

El resto de la división corresponde a la Subdiv. Bryophytina, donde se sitúan los musgos más típicos. Sus primeros grupos forman un grado (grupo parafilético) que encuadra un género sin peristoma, seguido de los musgos de peristoma nematodonto (aquí se engloban los Polytrichales, donde se da la mayor complejidad anatómica en briófitos), y de dos grupos de transición hacia el peristoma artrodonto. Los musgos con peristoma diplolépido también constituyen un grupo parafilético que forma dos grandes conjuntos: el clado monofilético de los diplolépidos opuestos, y otro grupo con dos ramas hermanas. La primera está formada por los musgos haplolépidos, que, a pesar de no ser el más rico en especies, reúne la mayor diversidad filogenética (Cox *et al.* 2010). La segunda engloba los musgos diplolépidos alternos, en los que están anidados los pleurocárpicos (grupo que representa el 45% de la diversidad de especies existente en los musgos).

La circunscripción y relaciones de muchos taxones a todos los niveles en esta división están sin resolver, lo que implica la necesidad de más estudios en el grupo (Estébanez Pérez *et al.* 2011).



Redibujada de Cox *et al.* (2004, 2010), modificada según la clasificación de Goffinet *et al.* (2010)



### Características particulares de Bryophyta

➤ En la división Bryophyta la germinación endospórica es poco frecuente y el protonema suele ser filamentoso. En géneros considerados basales como *Sphagnum* y *Andreaea*, es laminar o masivo. Hay caso donde el protonema persiste cuando se desarrolla el gametóforo, como en *Pogonatum*, propio de taludes, esto se interpreta como una adaptación para colonizar sustratos poco consolidados.

El gametofito se forma a partir del protonema (como una yema lateral), casi siempre hay más de uno por cada protonema. La distinción entre protonema y gametofito es muy marcada en Bryophytas.

➤ A diferencia de los otros dos grandes grupos, Bryophyta presenta rizoides pluricelulares.

➤ Los **gametofitos** son siempre foliosos y los filidios se disponen típicamente en espiral, aunque hay algunos géneros que presentan una complanación secundaria (por ej. *Fissidens*). Alcanzan en este grupo su mayor diferenciación histológica. Normalmente, el caulidio tiene una epidermis diferenciada (a veces, como hialodermis, es decir, de células hialinas), un córtex y una traza conductora, normalmente de hidroides. En el orden Polytrichales (como se mencionó en las generalidades) hay además leptoides, y frecuentemente hay elementos fibrosos de sostén con paredes engrosadas, llamados estereidas. En este grupo se encuadra *Dawsonia superba*, que, con hasta 60 cm de altura, es el briófito de mayor tamaño. Es frecuente que los musgos de este grupo alcancen tamaños relativamente grandes.

➤ Sus formas de crecimiento (**ortótropa**: con ejes principales perpendiculares al sustrato, o **plagiótropa**: ejes principales paralelos al sustrato) y de ramificación son características de los diversos taxones. Estas formas de crecimiento se asocian a menudo a dos grandes morfotipos de musgos, **acrocárpicos** y **pleurocárpicos**, que se definen en función de la posición de los gametangios femeninos (que se observará fácilmente tras el desarrollo del esporofito) en relación con el crecimiento modular del gametofito (La Farge-England, 1996). Aunque existen algunas excepciones, es muy frecuente que los musgos acrocárpicos presenten crecimiento ortótropo, en tanto que los



pleurocárpicos lo presentan plagiótropo. Se ha encontrado un tercer morfotipo de musgos **cladocárpicos**.

➤ En cuanto a los filidios, en este grupo la diferenciación de las células de estas estructuras suele ser un carácter fundamental en la identificación de los diferentes taxones de musgos. Muchas especies presentan adaptaciones a la desecación, como pelos hialinos, células papilosas, etc. En los esfagnos, dos clases de células se intercalan en los filidios: unas vacías, llamadas hialocistes, a menudo con refuerzos en espiral, y otras con citoplasma, fotosintéticas, llamadas clorocistes. Además de los filidios, pueden aparecer paráfilos, pseudoparáfilos, pelos y rizoides. Todas estas estructuras refuerzan la red capilar para la conducción ectohídrica.

➤ En musgos el **esporofito** es persistente, y puede alcanzar una alta diferenciación histológica. La seta, aunque falta en subdivisiones Sphagnophytina y Andreaephytina, posee frecuentemente una traza conductora de hidroides, y, como ya comentamos, ocasionalmente también de leptoides. El **esporangio** es asimismo una cápsula que, en las primeras fases de su desarrollo, está a menudo protegida por una **caliptra** o cubierta de origen arquegonial. El exotecio está más desarrollado y puede presentar estomas. En su interior se diferencia, además del tejido esporógeno, una columela estéril.

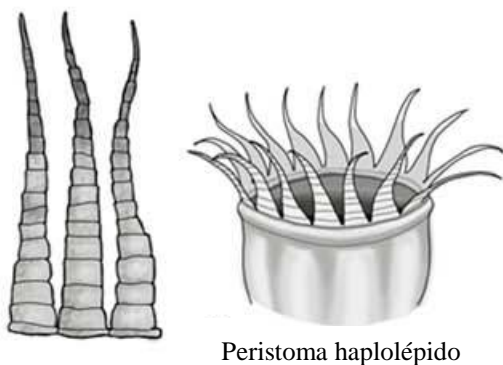
➤ En musgos se observa una enorme diversidad en cuanto a la orientación de la cápsula, su apertura, el desarrollo de los tejidos, la curvatura de la seta, etc. (Vitt, 1981, Hedenäs, 2001).

➤ En esta División se han desarrollado varios mecanismos de apertura de la cápsula. En las clases Takakiopsida, Andreaeopsida y Andreaebryopsida, el mecanismo consiste en fisuras exoteciales (única y en espiral en la primera clase, varias longitudinales en las restantes).

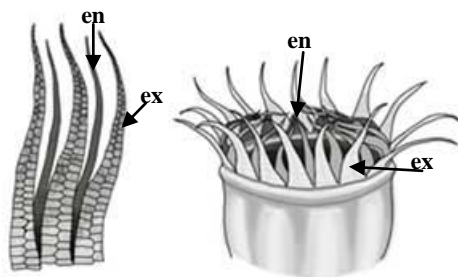
➤ En las subdiv. Sphagnophytina y Bryophytina se desarrolla un opérculo que se abre por una fisura transversal. En los géneros en que falta (musgos **cleistocárpicos**) se interpreta como una reducción. En Bryophytina, al caer el opérculo, la boca de la cápsula muestra típicamente unas estructuras dentadas que constituyen el **peristoma**. Además de en los musgos sin opérculo, el peristoma falta en el género *Oedipodium*, considerado como basal en el grupo. La estructura y desarrollo del peristoma es uno de los principales caracteres sistemáticos en musgos (Goffinet *et al.* 2009, Vanderpoorten & Goffinet 2009). Los peristomas formados a partir del engrosamiento de las paredes de células enteras se llaman **nematodontos**. En la inmensa mayoría de las especies, por el



contrario, los peristomas son **artrodontos** (articulados), es decir, están formados por engrosamientos de paredes enfrentadas de capas de células contiguas. Suelen ser mucho más flexibles y responder a las variaciones de humedad ambiental, lo que les permite regular la dispersión de las esporas. Además se habla de musgos **haplolépidos** cuando los peristomas presentan una corona única de dientes, mientras que los musgos **diplolépidos** se caracterizan por dos columnas de placas de dientes. En este caso, es común que se forme asimismo la corona de dientes interna, homóloga al modelo haplolépidico. Si es así, la corona interna se conoce como endostoma, en tanto que la externa constituye el exostoma.



Peristoma haplolépidico



Peristoma diplolépidico

Esquemas de los principales modelos de peristomas artrodontos: Peristoma haplolépidico y Peristoma diplolépidico. Extraído de Estébanez Pérez *et al.* 2011



Peristoma diplolépidico. Extraído de: [www3.inecol.edu.mx/briologia](http://www3.inecol.edu.mx/briologia)

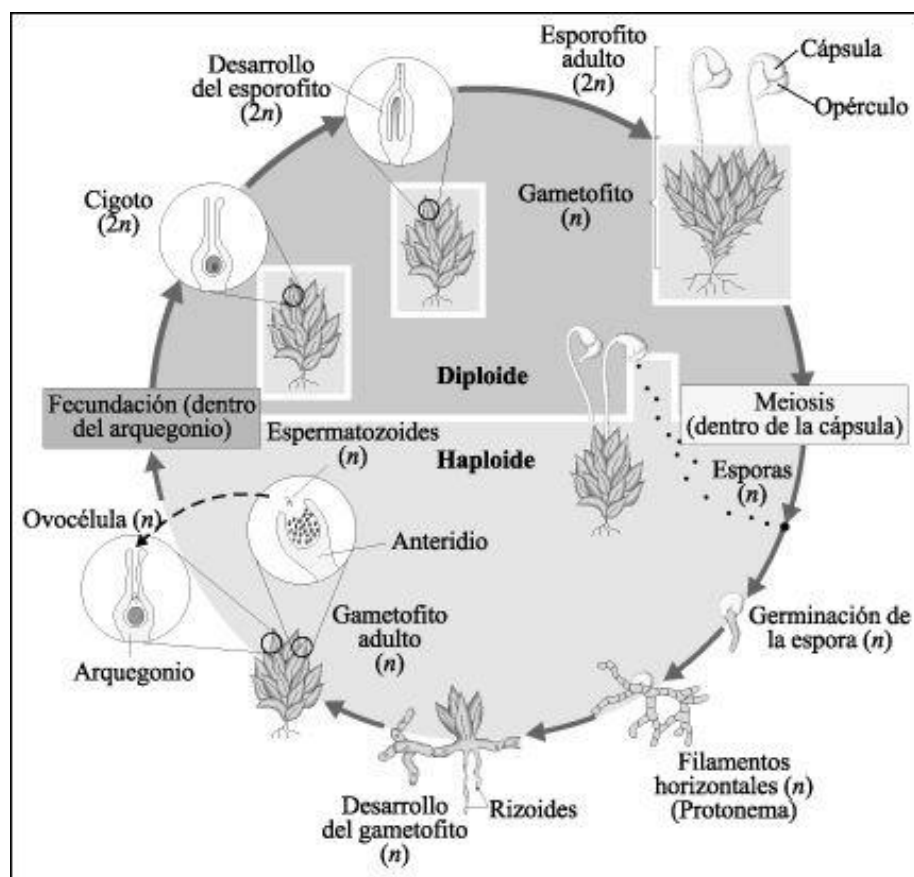


Peristoma diplolépidico  
Extraído de <http://www.flickr.com>.  
Foto de: Ricardo Rico



## CICLO DE VIDA DE UNA BRYOPHYTA

Los musgos son plantas cosmopolitas. Habitan zonas húmedas, ya que dependen totalmente del agua para subsistir y para cumplir su ciclo biológico. El desarrollo comienza con la germinación de las esporas haploides (1) que darán lugar al protonema (2), el cual conformará a los gametofitos. Estos gametofitos (3) portarán los gametangios: anteridios y arquegonios, los cuales producirán espermatozoides y ovocélulas, respectivamente. Cuando las gotas del rocío o la lluvia mojen los gametangios maduros, los espermatozoides provistos de flagelos, nadarán hacia la ovocélula alojada en el arquegonio, y allí se producirá la singamia (4). El joven cigoto dará paso al esporofito inmaduro, el cual se desarrolla en el arquegonio (5). El esporofito ( $2n$ ) crecerá a expensas del gametofito, y una vez alcanzada la maduración se diferenciará en seta y cápsula (6). Dentro de la cápsula se encuentran los esporangios encargados de la producción de esporas haploides por medio de la meiosis que sufren las células madre de las esporas. Luego, la cápsula por medio de mecanismos higroscópicos o explosivos, se abrirá para diseminar las esporas (7), las cuales en condiciones favorables germinarán. Y así, el ciclo biológico habrá comenzado una vez más con una nueva generación gametofítica.



## **DIVISIÓN ANTHOCEROTOPHYTA**

### **(Antocerotas)**

Los antocerotas también llamados “Hornworts” (musgos de cuernos), reciben su nombre por la forma que presenta el esporangio, cilíndrico agudizado en el extremo superior, como un “cuerno” (Schofield 1985).

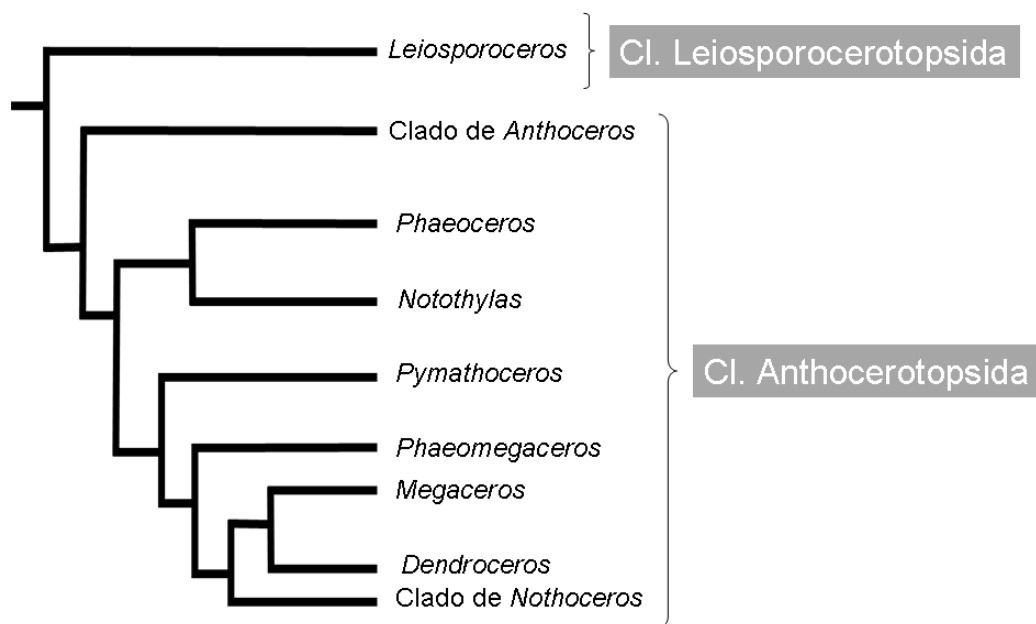
Este grupo presenta un gametofito laminar, estructuralmente sencillo, y, en contrapartida, un esporofito persistente, complejo donde, a diferencia de los otros dos linajes, la meiosis no afecta simultáneamente a todo el tejido esporógeno (Extraído de Estébanez Pérez *et al.* 2011).

### **Líneas Evolutivas dentro de Anthocerotophyta**

Las antocerotas, con 200-250 especies (Villarreal *et al.* 2010), constituyen la división más reducida. Destacan por la gran uniformidad de caracteres morfológicos, que no se corresponde con la diversidad filogenética del grupo. Muchos de los géneros tradicionales han quedado separados (entre ellos, *Phaeoceros*, cuyos representantes peninsulares están combinados ahora como *Phymathoceros*). Parece que el género *Leiosporoceros*, sin pirenoide, es el basal, aunque esta ausencia podría ser una reducción que también se da en otros géneros. Actualmente se investigan caracteres ultraestructurales de las esporas y plastos, presencia de estomas, número y estructura de los anteridios, organización de las cámaras de cianobacterias simbiotes, etc., y sería necesario emprender estudios anatómicos en profundidad para encontrar apoyo a las agrupaciones moleculares.







Redibujada de Renzaglia *et al.* (2007), modificada según la clasificación de Renzaglia *et al.* (2009)

### Características particulares de Anthocerotophyta

➤ En los antocerotas, cuyo gametofito maduro posee una escasa diferenciación histológica, es difícil demarcar una fase protonemática, y suele considerarse como ausente (Crum 2001) o reducida (Glime 2007a). En géneros como *Dendroceros* se ha descrito también mitosis endospórica, que resultaría en la dispersión de “esporas pluricelulares” (Schuette & Renzaglia, 2010).

➤ Con excepción de las células de transferencia en la región placentaria, no se han observado tejidos conductores en la división Anthocerotophyta (Ligrone *et al.* 2000), aunque la falta de estudios ultraestructurales impide asegurar su ausencia en el grupo.

➤ Los gametofitos son típicamente laminares y poco diferenciados histológicamente. Típicamente sus células presentan un solo cloroplasto con un pirenoide, que supone un mecanismo de concentración de carbono común en algas, pero insólito en plantas terrestres. Hay algunos representantes (el género *Megaceros*) con varios plastos sin pirenoide en las células. También es característico del grupo la asociación endofítica con cianobacterias del género *Nostoc*. La organización de estas colonias en el talo parece tener valor taxonómico, al igual que la estructura del plasto,

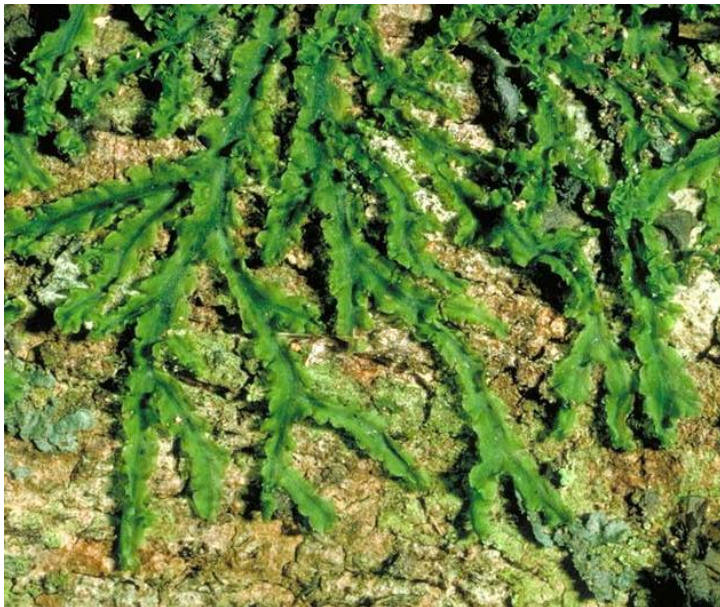


en un grupo muy uniforme en cuanto a sus caracteres morfológicos, con taxones de difícil identificación y evaluación sistemática (Villarreal 2010).

➤ El talo es laminar, macizo y carnoso, de color verde oscuro, formado por parénquima de vario estratos, generalmente de bordes ascendentes, enteros o divididos. En el espesor del talo se forman espacios más o menos esféricos llenos de mucílagos con colonias simbióticas de *Anabaena sp.* (Kühnemann 1944), en algunas especies existen otras cámaras tubulosas que corren en sentido longitudinal. En la cara ventral hay poros que comunican la cámaras de mucílagos con el exterior y no hay escamas ni pelos pero si hay rizoides unicelulares de paredes lisas que fijan el talo al sustrato.

Las células del gametofito poseen un solo cloroplasto en forma de copa con un pirenoide en su centro (Grassi 1975). Hay algunos representantes (el género *Megaceros*)

con varios plastos sin pirenoide en las células (Estebanez Pérez *et al.* 2011).



*Dendroceros sp.*  
<http://www.anbg.gov.au/bryophytephotos-captions/dendroceros-108.html>

➤ Los gametangios (**anteridios** y **arquegonios**), caracterizados por la presencia de una cubierta estéril de células, son endógenos, es decir, se desarrollan a partir de células internas y quedan protegidos en cavidades. Los **arquegonios** están totalmente hundidos en gametofito y la abertura del cuello queda al ras de la superficie dorsal del mismo (Grassi 1975), la unión con el tejido que lo circunda es muy íntima, aunque las células del cuello y vientre se distinguen por ser de menor tamaño.

Los **anteridios** son de forma ovoide a esféricos, alojados de a uno o varios en cavernas dentro del talo cerrado hasta la madurez, luego se desgarran el techo en dientes más o menos regulares dando un aspecto estrellado. (Kühnemann.1944).



En esta división se encuentran con frecuencia estructuras de propagación vegetativa y perduración, llamadas tuberculillos, son pequeños, más o menos esféricos; en algunos casos son apicales y consisten en espesamientos del talo, su citoplasma está cargado de sustancias de reserva y rodeado por un estrato suberificado, unidos al talo por un pedúnculo poco diferenciado; en otros se sitúa en la cara ventral, son bien pedunculados y están cubiertos de rizoides. Los tuberculillos también son órganos de resistencia, a veces se hunden en la tierra y soportan grandes sequías (Kühnemann 1944).

➤ El **esporofito** tiene un pie hundido en el gametofito, es de forma ovoide o cónica, pequeño en este grupo.

La cápsula es filiforme, cilíndrica con células clorofilosas y en algunas especies con estomas en la epidermis. En un corte transversal se observa: en el centro una columela; luego células madres de las esporas, o según la región, esporas mezcladas con pseudoelateres; más hacia fuera la epidermis con células clorofilosas y a veces con estomas (Kühnemann.1944).

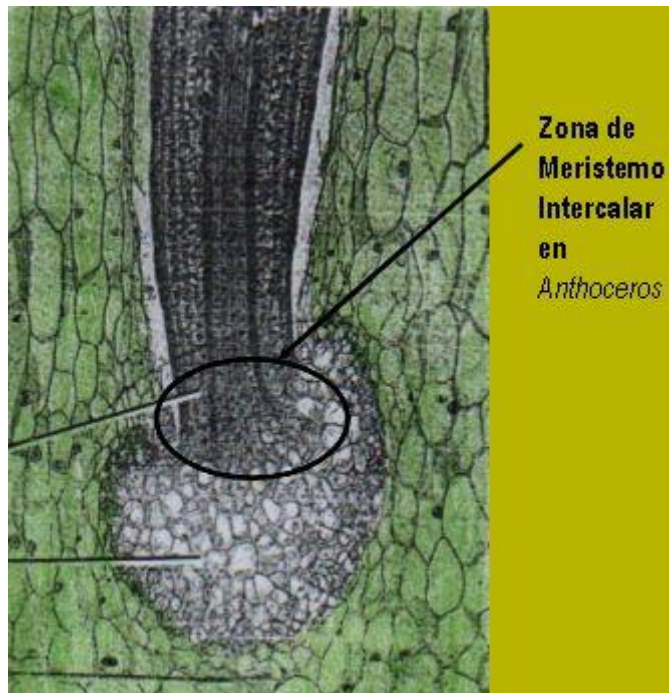
Entre el pie y la base de la capsula, persiste una masa de tejido embrionario, que paulatinamente va diferenciando los distintos tejidos de la capsula a medida que las porciones más viejas van madurando.



Esporofito de  
*Anthoceros.sp*  
[httpwww3.incol.edu.mx  
briologiaindex.phpclasifi  
cacion-de-las-  
briofitasantoceros](httpwww3.incol.edu.mx/briologiaindex.phpclasificacion-de-las-briofitasantoceros)



En los primeros estados de desarrollo, los tejidos que rodean al esporofito (pared arquegonial y célula del talo) crecen junto a este y lo envuelven. Eventualmente el crecimiento del esporofito es más rápido y la envoltura se perfora, sus restos envuelven la base de la cápsula. Esta envoltura se la llama: vagínula, vagina o involucro.



Zona de Meristemo Intercalar en *Anthoceros*

[www.biologia.fciencias.unam.mx/plantasvasculares/GlosarioPlantasBriofitasindex.html](http://www.biologia.fciencias.unam.mx/plantasvasculares/GlosarioPlantasBriofitasindex.html)

➤ Las esporas son en general de forma tetraédrica. El exosporio, de color amarillo o pardo, presenta diversas esculturas, puntuaciones, retículos, verrugas o espinas, simples o bífidas, agudas o truncadas. A veces es liso o apenas papiloso (Grassi 1975).

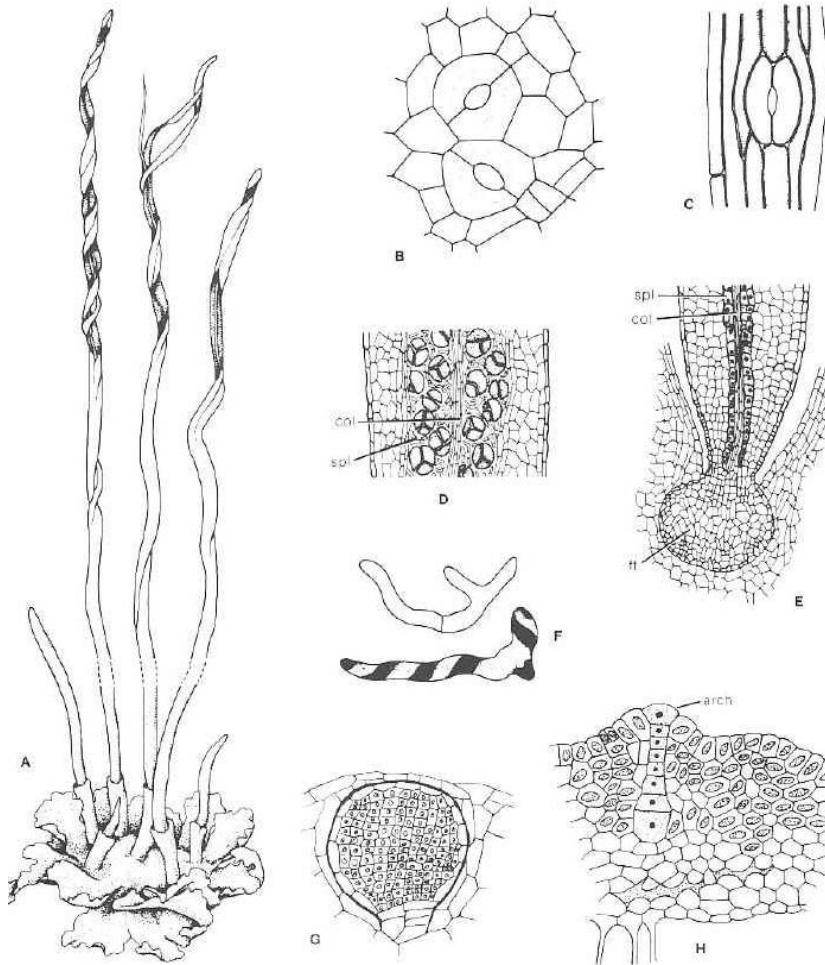


Anthoceros con esporofitos

Foto © Jan-Peter Frahm <http://www.briolat.org/briofitas>

➤ La relación matrófica parece limitada a las primeras fases del crecimiento. A diferencia de las hepáticas y musgos, los tejidos fotosintéticos están desarrollados, y, aunque la unión física con el gametofito materno es permanente, nutricionalmente puede llegar a autoabastecerse (Glime 2007a). En Antocerotophyta, el grado de autosuficiencia es tal que puede llegar a transferir nutrientes al gametofito y sobrevivir a su senescencia (Thomas *et al.* 1978, Bold *et al.* 1987).



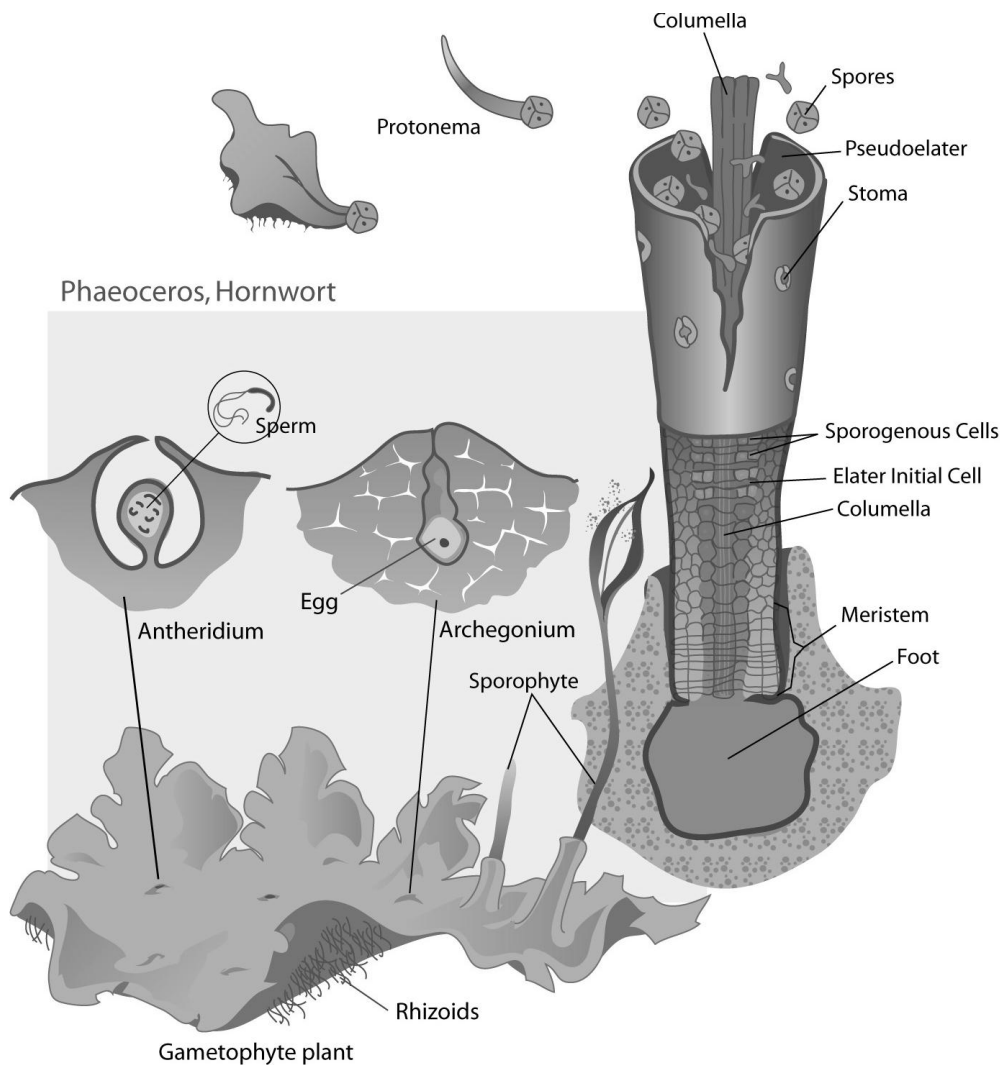


*Phaeoceros sp.*

A. Gametofito con esporofito. B y C. Estomas. D. Sección de la capsula, mostrando columella y tejido esporogeno. E. Base del esporofito, mostrando el pie. F. Pseudoelaterios. G. Anteridio hundido en el gametofito. H. arquegonio hundido en el gametofito. Extraído de Scagel, 1977.

## CICLO DE VIDA DE UNA ANTOCEROTOPHYTA

El ciclo biológico sexual de una Anthocerotophyta comienza con la germinación de las esporas haploides (1). Estas esporas son diseminadas, y una vez germinadas, darán lugar a los gametofitos laminares. Hundidos en el tejido del gametofito se desarrollarán los gametangios, arquegonios y los anteridios (2). Los anteridios producirán anterozoides que, en presencia de agua, nadarán con ayuda de sus flagelos hacia los arquegonios (3). Una vez producido el encuentro entre ambos tipos de gametas, ocurre la singamia, dando lugar a un embrión ( $2n$ ). El embrión crecerá dividiéndose por mitosis y dará lugar a un joven esporofito, el cual vivirá a expensas del gametofito (4). Por meiosis el esporangio de cada esporofito producirá nuevas y numerosas esporas haploides (5), reiniciando así el ciclo.



Generación	Hepáticas (div. Marchantiophyta)	Musgos (div. Bryophyta)	Antocerotas (div. Anthocerotophyta)
Gametofito	Protonema poco desarrollado, laminar	Protonema desarrollado, laminar o filamentoso	Protonema: no (o apenas) diferenciado
	Alta diferenciación histológica, a menudo tejidos conductores	Muy alta diferenciación histológica, tejidos conductores que pueden alcanzar gran complejidad	Escasa diferenciación histológica, plastos con pirenoides
	Rizoides generalmente unicelulares Gametangios exógenos	Rizoides pluricelulares Gametangios exógenos	Rizoides unicelulares Gametangios endógenos
Esporofito	Esporofito efímero, escasa diferenciación histológica, sin estomas	Esporofito persistente, alta diferenciación histológica, con estomas	Esporofito persistente, alta diferenciación histológica, con estomas
	Seta en general diferenciada, simple y hialina	Seta en general diferenciada, compleja	Seta no diferenciada
	Cápsula sin columela, con apertura en valvas	Cápsula con columela, generalmente con mecanismos complejos de apertura	Cápsula con columela, apertura apical longitudinal
	Meiosis simultánea, arqueporio: esporas y eláteres	Meiosis simultánea, arqueporio: solamente esporas	Meiosis gradual, arqueporio: esporas y pseudoeláteres
	Esporas con exina desarrollada, multilamelar, sin perina	Esporas con exina homogénea, sólo localmente multilamelar, perina de origen extraesporal	Esporas con exina homogénea, perisporio de origen intraesporal

## **Glosario**

**Acrocárpico:** se refiere al musgo que lleva el esporofito en el extremo del eje principal o de una rama foliosa de características normales.

**Acrogino:** que lleva los órganos femeninos en el extremo del eje o rama. Se aplica a las *Jungermaniales* en las cuales la célula apical da fin a su actividad funcionando como inicial de un arquegonio.

**Anacrogino:** que lleva los órganos femeninos alejados del ápice del eje o rama. Se aplica a las *Jungermaniales* en las cuales la célula apical prosigue su actividad aún después de haberse formado los arquegonios. La apical misma nunca se transforma en inicial de un gametangio.

**Anfigastro:** en las *Hepáticas* se designa así a las hojas ventrales de inserción transversal y por lo general más pequeñas que las dorsales y muchas veces más o menos transformadas.

**Anillo:** aro, constituido por células de pared gruesa, que se diferencian entre la boca de la urna y el opérculo.

**Anteridio:** gametangio masculino.

**Anteridióforo:** ramificación más o menos transformada portadora de anteridios.

**Apófisis:** ensanchamiento de la cápsula.

**Apogamia:** Formación partenogénica de un organismo que no involucra la fusión sexual de gametas.

**Arquegonio:** gametangio femenino.

**Arquegonióforo:** ramificación portadora de arquegonios.

**Autoico:** se refiere a los musgos que llevan anteridios y arquegonios en la misma planta pero en grupos separados y dispuestos en ramas distintas o partes distintas de la misma rama.

**Bráctea:** hoja transformada que acompaña a un órgano reproductor o a un grupo. Su diferencia con respecto a las hojas normales puede ser más o menos notable.

**Caliptra:** estructura derivada del vientre del arquegonio que constituye una cubierta protectora alrededor del embrión. Restos de ella suelen acompañar al esporofito maduro.

**Cápsula:** esporangio único del esporofito de las *Bryophytas*. Su desarrollo puede ser muy diverso.

**Caulidio:** en los musgos se aplica al eje principal. Sinónimo de talluelo.



***Cleistocárpico:*** se refiere al esporofito cuya cápsula no presenta un mecanismo de dehiscencia definido.

***Columela:*** columna de tejido estéril que se encuentra muchas veces en el centro de la cápsula y está rodeada por el tejido esporífero.

***Cortícica:*** que crece sobre cortezas.

***Costa:*** nervadura del filidio de un musgo.

***Cuello:*** parte basal de la cápsula.

***Decurrente:*** que se prolonga hacia abajo. Se aplica a los filidios que se prolongan sobre el talluelo hacia abajo de su inserción.

***Elaterio:*** células alargadas y comúnmente con uno o más engrosamientos en espiral que se presentan conjuntamente con las esporas en las *Hepáticas*.

***Elaterióforo:*** en las *Jungermaniales* se designa así a la masa de tejido estéril que se diferencia en la cápsula de ciertas formas, y que al producirse la dehiscencia es portadora de elaterios.

***Endohídrico:*** se aplica a los musgos que diferencian elementos de conducción en sus ejes y en los que la conducción del agua se verifica por los tejidos del tallo.

***Endostoma:*** peristoma interno de las *Bryidae*.

***Endotecio:*** tejido endotecial. Tejido embrionario derivado de un grupo central de células que se diferencian en un momento temprano de la embriogénesis de los musgos.

***Epifragma:*** expansión laminal de la columela que en las *Polytrichidae* cubre la boca de la urna.

***Espora:*** célula reproductiva asexual que se forma en el interior de la cápsula.

***Estegocárpico:*** se aplica a los musgos cuyas cápsulas tienen dehiscencia opercular.

***Estenocisto:*** células de la nervadura, estrechas y de pared delgada, semejantes a las del cordón central del talluelo.

***Estereida:*** células fusiformes, de pared gruesa y lumen reducido, que se presentan en talluelos, nervaduras y sedas. Se parecen a fibras.

***Estoma:*** abertura de la epidermis rodeada por una, dos o más células especiales. Pueden o no tener movimiento de apertura y cierre. Sólo se presentan en la epidermis capsular.

***Estrumoso:*** se aplica a las cápsulas que presentan un ensanchamiento lateral en el cuello, a modo de buche o coto.



**Euricisto:** células de la nervadura, grandes, de lumen amplio y pared moderadamente gruesa, que se disponen en uno o dos grupos por debajo de la epidermis y que tienen función de conducción.

**Exohídrico:** se aplica a los musgos que no presentan elementos de conducción y en los que el transporte del agua se realiza por capilaridad entre las hojuelas, rizoides y ejes.

**Exostoma:** peristoma externo de las *Bryidae*.

**Filidio:** término que se aplica para designar las hojuelas del gametanfióforo de los musgos.

**Fimicola:** que vive sobre estiércol.

**Hidroide:** elementos de conducción primitivos que se presentan en los musgos.

**Inmersa:** se refiere a la cápsula que, por tener seda muy corta, está hundida en el periquecio.

**Involucro:** cubierta protectora que se desarrolla alrededor del esporofito a expensas de expansiones del eje gametofítico.

**Julacea:** rama cilíndrica por la disposición densamente imbricada de las hojas. Muchas veces también con pubescencias.

**Laminilla:** placas uniestratificada de células clorofilianas que se disponen perpendicularmente a la superficie de la hojuela. También expansiones laminares de los dientes del peristoma.

**Leptoide:** elementos de conducción primitivos que se presentan en algunos musgos.

**Marsupio:** en las *Hepáticas*, expansión de los tejidos del gametofito que constituyen alrededor del esporofito en desarrollo una verdadera bolsa. Estos tejidos pueden inclusive arraigar en el sustrato.

**Mixohídrico:** se aplica a los musgos que conducen el agua tanto por tejidos internos como por capilaridad entre hojuelas y eje.

**Oleocuerpos:** corpúsculos con membrana propia que contienen polímeros de sesquiterpenos y terpenos que le confieren cierto aroma.

**Opérculo:** porción superior de la cápsula de muchos musgos que constituye a modo de tapa, de tal forma que al desprenderse permite la liberación de las esporas.

**Parafilo:** excrecencias filamentosas o aplanadas, simples o ramificadas, constituidas por células clorofilianas y que se encuentran dispuestas, en muchos musgos, alternando con las hojuelas normales.



**Paráfisos (paráfisis):** órganos comunmente filiformes que acompañan a los gametangios.

**Paroico:** se aplica a los musgos monoicos que llevan anteridios y arquegonios sobre la misma rama o eje pero en grupos separados.

**Perianto:** envoltura de origen gametofítico que en las *Hepáticas* rodea primero a los arquegonios y luego al esporofito joven.

**Perigonio:** conjunto de hojuelas especiales o brácteas que rodean a un grupo de anteridios.

**Periquecio:** conjunto de hojuelas especiales o brácteas que rodean al grupo de arquegonios y posteriormente al esporofito.

**Peristoma:** conjunto de expansiones membranosas o celulares que, en los musgos, rodean la boca de la urna.

**Pico:** rostro. Prolongación estrecha y más o menos alargada que suele presentarse en el opérculo.

**Pie:** parte del esporofito que establece relacion orgánica entre éste y el gametofito. Se trata de un órgano de absorción.

**Pleurocárpico:** se aplica a los musgos que llevan el esporofito en el extremo de ramificaciones laterales cortas especializadas. Por lo común estas ramas son muy distintas de las estériles debido a que las brácteas del periquecio, que ocupan prácticamente toda su extensión, son distintas de las hojuelas normales.

**Poro:** orificio, comúnmente rodeado de células diferenciadas, que se presentan en la epidermis superior del talo en las *Marchantiales*.

**Protonema:** fase de crecimiento del gametofito que va desde la germinación de la espora hasta el desarrollo de los gametangióforos. Su desarrollo es muy diverso en los distintos taxa, pero en general es de mayor duración y extensión en los *Musgos* que en las *Hepáticas*.

**Pseudopodio:** prolongación del eje gametofítico, portador del esporofito, desprovisto de hojuelas y que se desarrolla con posterioridad a la fecundación del arquegonio. Se presenta en *Sphagnidae* y *Andreaeidae*.

**Receptáculo:** porción más o menos diferenciada de un talo, portadora de órganos sexuales.

**Rizoides:** excrescencias filamentosas, uni o pluricelulares, simples o ramificadas, desprovistas de clorofila, que intervienen en la absorción y fijación de la planta.



**Rizoma:** se aplica a los ejes o ramificaciones del talluelo que transcurre paralelamente al sustrato, a menudo por debajo de él, y generalmente recubiertas de rizoides.

**Saxicola:** que vive sobre rocas.

**Seda (seta):** pedicelo del esporofito.

**Sinoico:** se aplica a los musgos monoicos que llevan anteridios y arquegonios juntos y mezclados unos con otros, en el extremo de la misma rama o eje.

**Talo:** cuerpo vegetativo indiferenciado, al menos exteriormente.

**Urna:** cápsula una vez que se ha desprendido el opérculo.

