

Manual de Briofitas



CLAUDIO DELGADILLO-MOYA
DENNIS A. ESCOLÁSTICO
ENRIQUE HERNÁNDEZ-RODRÍGUEZ
PATRICIA HERRERA-PANIAGUA
PAOLA PEÑA-RETES
CATALINA JUÁREZ-MARTÍNEZ



INSTITUTO DE BIOLOGÍA
UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO



Manual de Briofitas

Claudio Delgadillo-Moya
Dennis A. Escolástico
Enrique Hernández-Rodríguez
Patricia Herrera-Paniagua
Paola Peña-Retes
Catalina Juárez-Martínez



Ciudad de México
2022

*A María de los Ángeles Cárdenas S.,
por su aporte al conocimiento de las
briofitas de México.*

Primera edición: 1982
Segunda edición: 1990
Primera edición digital: 2022

D.R. © UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
Ciudad Universitaria, Delegación Coyoacán
04510, México, Ciudad de México
www.unam.mx
INSTITUTO DE BIOLOGÍA
www.ibiologia.unam.mx

ISBN- 978-607-30-5979-4

Manual de Briofitas

Diseño de portada: Claudio Delgadillo-Moya
Cubierta: *Pilotrichella flexilis* (Hedw.) Aongstr., Fotografía de estudiante anónimo
Editor responsable: Teresa Terrazas Salgado

Prohibida la reproducción total o parcial por cualquier medio sin la autorización escrita del titular de los derechos patrimoniales.

Hecho en México

CONTENIDO

PRÓLOGO A LA TERCERA VERSIÓN	v
INTRODUCCIÓN	1
GENERALIDADES	4
MORFOLOGÍA DE MARCHANTIOPHYTA (HEPÁTICAS)	7
MORFOLOGÍA DE ANTHOCEROTOPHYTA (ANTOCEROTES)	11
MORFOLOGÍA DE BRYOPHYTA (MUSGOS)	14
DIFERENCIAS ENTRE HEPÁTICAS TALOIDES Y ANTOCEROTES	21
DIFERENCIAS ENTRE HEPÁTICAS FOLIOSAS Y MUSGOS	23
ANTECEDENTES SOBRE BIOLOGÍA DE LAS BRIOFITAS	25
FISIOLOGÍA	25
ECOLOGÍA	29
FITOGEOGRAFÍA	37
CITOLOGÍA Y GENÉTICA	41
EVOLUCIÓN Y FILOGENIA	44
TAXONOMÍA	48
IMPORTANCIA ECONÓMICA	52
TÉCNICAS DE RECOLECCIÓN, PRESERVACIÓN Y MANEJO DE BRIOFITAS	58
RECOLECCIÓN	59
PRESERVACIÓN Y MANEJO	62
MUESTREO DE BRIOFITAS	63
CLAVES Y DESCRIPCIÓN DE GÉNEROS COMUNES EN MÉXICO	73
GLOSARIO	151
OTRAS REFERENCIAS	157

PRÓLOGO A LA TERCERA VERSIÓN

A treinta años de la publicación de la segunda edición, la producción de una tercera versión del Manual de Briofitas parecía remota. Los últimos programas docentes, la disponibilidad de nuevas y variadas fuentes de información, los avances en la investigación briológica y los costos de publicación de un manual básico podrían hacer del proyecto una empresa poco aconsejable. Desde 1990 a la fecha se han publicado obras que contienen material apto para profesores y estudiantes del ambiente biológico de México. Al mismo tiempo, con el advenimiento y facilidad de acceso a internet y a material digital, se podría pensar en un texto nuevo como redundante o innecesario. Sin embargo, la solicitud continua de la segunda edición del Manual por estudiantes nacionales y latinoamericanos indica que todavía se necesita información actual ajustada a nuestro entorno y en nuestro idioma.

La respuesta entusiasta de profesionales jóvenes a la invitación para participar en la actualización del manual ha sido alentadora. En esta edición se ha revisado el texto original y se han insertado numerosas modificaciones para mejorar la comprensión; se ha enriquecido el texto con datos nuevos para mostrar los avances en la investigación briológica en los últimos tiempos, con énfasis en el conocimiento para México, pero entendiendo que, por razones históricas, lingüísticas y biológicas, la información para las briofitas tropicales puede ser útil para los profesores y estudiantes de nuestra región.

En esta edición se conserva el capítulo sobre caracteres de valor taxonómico que servirá como antecedente a la identificación de briofitas. La clave para este propósito contiene actualizaciones nomenclaturales con sus respectivas ilustraciones y descripciones. En esta forma, el Manual podrá utilizarse como referencia general en cursos teóricos y para la realización de ejercicios prácticos en diferentes áreas geográficas. Como en la edición anterior, se incluye bibliografía básica para ampliar la información de cada sección.

Confiamos en que el material de la presente edición proporcione los elementos necesarios para la comprensión básica de la biología de las briofitas. Deseamos que estudiantes y profesores encuentren el Manual accesible en el lenguaje y a un nivel académico apropiado. El Manual de Briofitas es una referencia introductoria para los que exploran por primera vez las maravillas de un mundo vegetal en miniatura.

Los autores agradecen el apoyo de las personas que hicieron posible la publicación de este Manual. De modo especial reconocemos los comentarios y la lectura crítica de la versión original por la editora, Dra. Teresa Terrazas, y dos revisores anónimos; Ariadna Ibarra Morales compartió ilustraciones de Anthocerotophyta que complementan la descripción de taxa. Claudia Delgadillo Chávez colaboró en la preparación y edición de figuras.

INTRODUCCIÓN

Históricamente, las briofitas se han estudiado y son mejor conocidas en las regiones templadas del mundo. Existen manuales que dan cuenta de la forma y estructura de esas plantas en Europa y en Norteamérica. Los textos y artículos en el siglo XIX no dejan duda del encanto y hasta la fascinación de investigadores de esas áreas por estas plantas; se ilustra su morfología y se da cuenta de sus rasgos anatómicos. En los relatos de viajes se enlistan las especies y algún autor dedica un poema a su belleza mientras que otros aluden y muestran su cultivo en jardines. El conocimiento científico y técnico sobre briofitas floreció en el Viejo Mundo y de ahí se extendió a otras áreas del planeta.

La falta de tradición botánica en partes de Latinoamérica no permitió avances importantes en el conocimiento de las especies de las plantas de menor porte. Sin embargo, la exploración en las regiones tropicales por parte de exploradores extranjeros mostró la riqueza y el potencial científico del Nuevo Mundo que hasta ahora no ha sido explorado por completo. En este texto se presenta la información básica para estudiar a las briofitas. Se intenta proporcionar ejemplos y casos de plantas distintos a los de las zonas templadas, es decir, se pone énfasis en nuestras especies sin ignorar los antecedentes y el conocimiento recibido de otras latitudes.

Las briofitas mexicanas representan un grupo diverso, tal vez con más de 1700 especies que no han sido bien caracterizadas. Los estudios sobre ellas son comparativamente pocos y se deben en su mayoría a briólogos extranjeros. Gracias a esa actividad existen más de 600 publicaciones sobre temas de taxonomía, florística y fitogeografía, principalmente. Los trabajos pioneros de Müller, Gottsche y Bescherelle del siglo XIX, y los de Bartram, Cardot, Crum, Fulford y Sharp del siglo pasado aportaron información valiosa pero fragmentaria sobre su número y distribución. Por la brevedad de sus visitas, sus datos difícilmente exploran otros aspectos de la biología de las briofitas mexicanas. Esta situación es similar a la que prevalece en otras partes de las zonas tropicales del Nuevo Mundo. Por su parte, los botánicos mexicanos han dedicado su tiempo y esfuerzo al conocimiento de las plantas vasculares. Su tamaño, diversidad y usos explican la preferencia por este grupo de organismos, mientras que la pequeña estatura y las dificultades de manejo y de observación han sido factores determinantes para posponer el estudio local de las briofitas. La situación cambió con el establecimiento del primer grupo de investigación briológica en el Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México en 1973. A través de la exploración regional dentro de un marco teórico de referencia, se han dado los primeros pasos para interpretar la distribución de musgos en México como parte del Continente Americano. Se ha fomentado la formación de colecciones de apoyo como la Colección de Briofitas del Herbario Nacional (MEXU) con énfasis en musgos. Además de participar en los estudios taxonómicos y florísticos para preparar la flora de musgos de México, en años recientes se exploraron áreas poco conocidas en los estados de Aguascalientes, Guanajuato, Hidalgo, Querétaro, Tabasco y Tlaxcala. Ciertas zonas que tradicionalmente se consideran como bien representadas en las colecciones botánicas - notablemente los estados de Chiapas, Oaxaca, Veracruz y Tamaulipas y la Cuenca de

México -, todavía son fuente de registros nuevos para la ciencia o para el país. En el futuro, el occidente de nuestro territorio deberá recibir la atención que se ha dado a otros estados.

El surgimiento de grupos de investigación en varias instituciones promete dar lugar a trabajos en biología molecular, filogenia y ecología de musgos. En contraste, el desconocimiento de la flora de hepáticas y antocerotes es preocupante; la evaluación de la diversidad de esos grupos en la flora mexicana todavía es un tema pendiente que requiere programas de recolección en todo el territorio nacional.

La descripción y catalogación de todas las briofitas mexicanas es una tarea urgente. La degradación ambiental que caracteriza al territorio del país también tiene un impacto negativo sobre estas plantas; su desaparición es una pérdida del patrimonio biológico, científico y cultural de la nación. Las briofitas pueden aportar datos a la comprensión de la evolución vegetal lo mismo que para resolver problemas relacionados con el cambio climático o la contaminación ambiental; éstos y otros temas de orden práctico justifican su estudio para beneficio de la sociedad mexicana. La incorporación de botánicos jóvenes que contribuyan en estas tareas es indispensable.

REFERENCIAS

- Cárdenas S., A. & C. Delgadillo M. 2009. Musgos del Valle de México. Cuadernos 40. Instituto de Biología, UNAM. México, D.F. 283 pp. ISBN: 978-607-02-0431-9.
- Delgadillo M., C. 1969. Literatura para las briofitas de México. Boletín de la Sociedad Botánica de México 30: 127-135.
- Delgadillo M., C. 1975. Literatura adicional para las briofitas de México. Boletín de la Sociedad Botánica de México 35: 7-12.
- Delgadillo M., C. & C. Equihua Z. 1990 (1991). Bibliografía comentada para las briofitas de México. Consejo Nacional de la Flora de México. México, D.F. 96 pp.
- Delgadillo M., C. 2012. Biodiversidad de Bryophyta (Musgos) en México. Revista Mexicana de Biodiversidad. <http://doi.org/10.7550/rmb.30953>; Versión impresa, Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl. 85: S100-S105. 2014.
- Delgadillo M., C. & C. Juárez M. 2012. Biodiversidad de Anthocerotophyta y Marchantiophyta en México. Revista Mexicana de Biodiversidad. DOI: 10.7550/rmb.30954; Versión impresa, Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl. 85: S106-S109. 2014.
- Fulford, M. & A. J. Sharp. 1990. The leafy hepaticae of Mexico: One hundred and twenty-seven years after C. M. Gottsche. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 63: 1-86.
- Juárez-Martínez, C. & C. Delgadillo M. 2017. A taxonomic revision of the family Stephaniellaceae (Marchantiophyta). *Cryptogamie, Bryologie* 38: 91-112. DOI/10.7872/cryb/v38.iss1.2017.91.

GENERALIDADES

Las plantas tradicionalmente conocidas como Briofitas incluyen a las Hepáticas, los Antocerotes y los Musgos. En esquemas de clasificación modernos, cada grupo se reconoce a nivel de División por lo que reciben los nombres Marchantiophyta, Anthocerotophyta y Bryophyta, respectivamente. Por razones prácticas, en este trabajo se usa la designación tradicional de “briofitas” para referirse genéricamente a los tres grupos.

Las briofitas son plantas verdes pequeñas que habitan sobre rocas, suelo, troncos o ramas de los árboles, de preferencia en lugares muy húmedos o en hábitats acuáticos pues requieren de agua líquida para la fecundación. Sin embargo, las briofitas también toleran condiciones ambientales extremas que otras plantas no resisten y por ello tienen una distribución amplia en el mundo, desde las regiones cercanas a los polos hasta las zonas tropicales y desde los desiertos hasta ambientes sumergidos. Aunque algunas toleran la aspersion por agua salada, las briofitas nunca son marinas. En los bosques húmedos de México frecuentemente forman una alfombra continua en el piso. En las zonas alpinas al igual que en otros ambientes extremos, son los organismos pioneros que modifican substratos como rocas o troncos caídos y favorecen la colonización por otras plantas. En tales ambientes las briofitas son esenciales para la formación de suelo. En las selvas pueden crecer abundantemente sobre los árboles y permiten el establecimiento de otras epifitas y son refugio de numerosos animales pequeños. En lugares secos se les observa en sitios protegidos donde aprovechan las primeras horas del día para la fotosíntesis o usan los periodos de lluvia para su reproducción sexual.

Las briofitas son similares a otras plantas porque contienen clorofila, carotenos, xantofilas, almidón verdadero, algunas grasas, celulosa y hemicelulosa. Además de varios rasgos morfológicos que revelan una ancestría compartida con las plantas vasculares, las briofitas forman un embrión a partir de un cigoto que es producto de la fusión de dos células sexuales. Por ello se consideran parte de las **Embryophyta**. Su ciclo de vida (Fig. 1) comprende dos etapas, el gametofito y el esporofito. Estas dos fases difieren en forma, función y dotación cromosómica. La **espora** es la primera célula del gametofito; al germinar se divide por mitosis y produce una estructura multicelular filamentosa, laminar, globosa o de otras formas que se conoce como **protonema**.

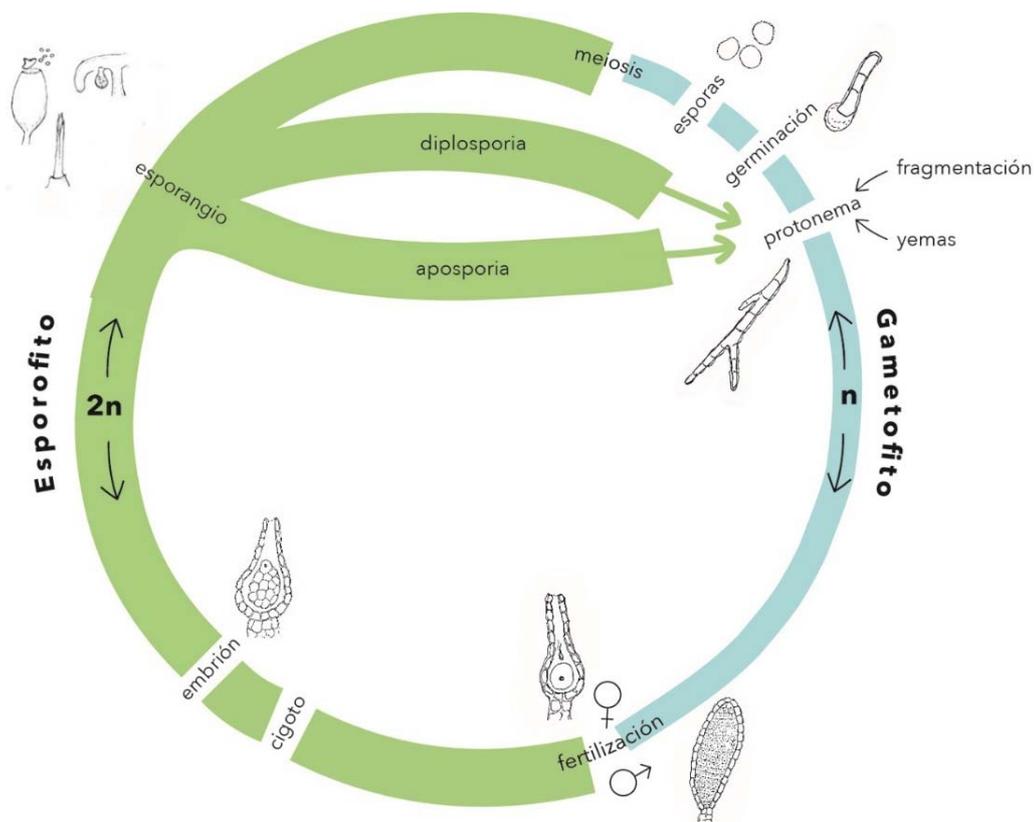


Figura 1. Ciclo de vida de las briofitas.

El protonema simple o ramificado se fija al sustrato por filamentos sin clorofila llamados rizoides. Eventualmente produce uno o más brotes en los que la célula apical se divide y forma gametofitos más complejos, aplanados o foliosos y haploides. Cuando el brote es aplanado consiste en un listón o cinta lobulada que se ramifica dicotómicamente a partir de una célula apical meristemática y está fijo al sustrato por rizoides unicelulares. El talo folioso está formado por un eje principal o **tallo** del cual nacen numerosas estructuras laminares fotosintéticas conocidas como **hojas**; el conjunto se encuentra fijo al sustrato por rizoides uni- o pluricelulares. El eje principal, las estructuras laminares y los rizoides, aun cuando desempeñan funciones similares a las de los tallos, hojas y raíces de las plantas superiores, tienen un origen distinto. Además de poseer una estructura anatómica muy sencilla pues carecen de vasos, pertenecen a la generación del gametofito y son haploides. Los tallos, hojas y raíces de las plantas vasculares pertenecen a la generación del esporofito, son diploides y anatómicamente son mucho más complejos. En este trabajo se prefieren los términos “tallo” y “hoja” para las briofitas pues son de uso generalizado en publicaciones científicas actuales, aun cuando los términos “caulidio” y “filidio” todavía se emplean en algunos libros de texto.

El gametofito produce estructuras asexuales de reproducción y los órganos sexuales. Las primeras pueden ser yemas o fragmentos del talo; las yemas están formadas por agrupamientos de células que al desarrollarse producen un protonema y nuevos gametofitos. En ciertas especies, las yemas son gametofitos diminutos con su propia célula apical; al desprenderse de la planta madre producen un gametofito normal sin pasar por la fase de protonema. Cuando los gametofitos se secan, con frecuencia se tornan quebradizos y los fragmentos aislados pueden dar lugar a otros gametofitos si encuentran un ambiente apropiado. Los órganos de reproducción sexual, **anteridios** (Fig. 2) y **arquegonios**, se encuentran juntos o separados, en el mismo tallo (plantas monoicas) o en plantas diferentes (dioicas), apical o lateralmente, sobre el eje principal o sobre las ramas laterales de los gametofitos foliosos; en estos últimos los órganos sexuales pueden estar rodeados por hojas especializadas que en conjunto constituyen el **perigonio** (en el caso de los anteridios) o el **periquecio** (cuando rodean a los arquegonios). En el caso de los gametofitos taloides, los órganos sexuales pueden encontrarse sumergidos en el cuerpo de la planta. Los anteridios u órganos sexuales masculinos son estructuras pluricelulares globosas; están formados por un pequeño pedicelo y una cubierta protectora estéril que envuelve a una masa de tejido fértil. Esta última da origen a los **anterozoides** biflagelados (gametos masculinos) característicos de este grupo de plantas.



Figura 2. A, Anteridio en hepática foliosa. B, Anteridios de musgo protegidos por las hojas del perigonio.

El órgano sexual femenino es el arquegonio. También es una estructura pluricelular y tiene forma de botella; la porción basal ensanchada se conoce como **vientre** y la parte superior estrecha y alargada es el **cuello**. El vientre está formado por una capa de células estériles que rodean a una cavidad ocupada por una célula grande denominada **oosfera** que es la célula sexual femenina

(gameto femenino); el cuello está formado por una capa de células estériles que rodean al **canal del cuello** por donde se desplazan los anterozoides hasta llegar a la oosfera. Como se ha dicho, el agua es indispensable para la fecundación. Debido a que los anterozoides nadan distancias cortas, los gametofitos masculinos deben estar cerca de los femeninos para que ocurra la reproducción sexual.

Al madurar la oosfera, las células que originalmente se encontraban en el canal del cuello del arqueogonio se desintegran; su contenido es exudado al agua circundante por ruptura del ápice del arqueogonio. Según algunos autores, este exudado contiene sustancias que orientan el movimiento de los anterozoides hacia el arqueogonio. La masa de anterozoides, por su parte, es expulsada rápidamente o emerge gradualmente hasta la película de agua que baña al anteridio. Los anterozoides se dirigen hacia el líquido de las células del canal del cuello y nadan hasta la oosfera. Sólo uno de ellos perfora la pared de la oosfera con la que une su núcleo para constituir el **cigoto**. Esta es la primera célula del esporofito y es diploide porque contiene el material genético de los dos gametos.

Después de algunas divisiones mitóticas se forma un embrión, el cual produce un **pie** que penetra en el tejido del gametofito, las otras células se dividen para formar el resto del esporofito. Mientras el esporofito crece y se alarga, las células del vientre del arqueogonio se dividen y forman una cubierta que protege al embrión en desarrollo; ésta es la **caliptra**.

El desarrollo del esporofito es variable en diferentes grupos de briofitas, pero en cualquier caso, es una estructura diploide poco llamativa en estado juvenil. En la madurez el pie es un ensanchamiento basal unido por un pedicelo o **seta** a un recipiente o **cápsula** en la cual se forman las células madre de las esporas; cada célula madre de las esporas se divide por meiosis y forma cuatro **esporas** unicelulares haploides, es decir, se producen en tétradas. El tipo de apertura o dehiscencia de la cápsula varía entre las briofitas; las esporas liberadas y transportadas a diferentes lugares por el agua, el viento o excepcionalmente por ciertos animales, según veremos en un capítulo posterior. La germinación de las esporas es un proceso complejo que depende de factores intrínsecos y ambientales para producir nuevos gametofitos.

Los tres grupos principales de briofitas suman cerca de 20,000 especies agrupadas en más de 1000 géneros a nivel mundial. Su clasificación se basa en características morfológicas y en relaciones filogenéticas que actualmente son examinadas y comprobadas con estudios moleculares.

MORFOLOGÍA DE MARCHANTIOPHYTA (HEPÁTICAS)

Las Marchantiophyta o hepáticas son un grupo de alrededor de 5,000 a 6,000 especies en unos 391 géneros a nivel mundial. Son plantas muy diversas en forma y estructura que crecen en una amplia variedad de hábitats, preferentemente en lugares húmedos y sombreados, aunque algunos taxa son

xerotolerantes. Muchas hepáticas crecen sobre suelo o son epífitas; sólo unas cuantas son secundariamente acuáticas.

El grupo de las hepáticas incluye dos tipos morfológicos generales: taloides y foliosas. En las dos formas su cuerpo es dorsiventral, es decir, claramente diferenciado en una superficie superior o dorsal y una inferior o ventral.

Hepáticas taloides: Presentan una alta diversidad anatómica; su (talo) gametofito es aplanado, parecido a un listón, dicotómicamente ramificado, bilobulado en el ápice, con una gran diversidad anatómica. En las formas más simples el cuerpo de la planta está compuesto por una sola capa de células, mientras que en otras la parte media del cuerpo consta de varias capas de células y los extremos por una sola capa, por ejemplo, en *Pellia*; en algunas especies de *Metzgeria* y *Pallavicinia* los talos están formados por un eje cilíndrico en línea media y por un talo laminar uniestratificado. En grupos como *Marchantia*, *Oxymitra* o *Reboulia* el talo presenta una estructura interna altamente diferenciada; en *Marchantia polymorpha* los tejidos incluyen un parénquima clorofílico, uno de reserva y numerosos poros que comunican con cámaras aéreas.

Ventralmente, además de los rizoides unicelulares lisos y **tuberculados** (es decir, con engrosamientos internos de las paredes celulares), hay escamas laminares pluricelulares. En algunas especies de *Marchantia* y en *Conocephalum conicum* se observan los dos tipos de rizoides.

En algunas especies de hepáticas taloides como *Ricciocarpos*, los órganos sexuales, anteridios y arquegonios, se encuentran embebidos en cámaras especiales que se localizan cerca de la superficie dorsal del talo; la parte superior de tejido que los cubre se destruye al madurar formando pequeños orificios por donde salen los anterozoides o por donde penetran los mismos para fecundar a la oosfera. En plantas de grupos como *Asterella*, *Conocephalum* y *Marchantia*, hay prolongaciones del gametofito que están formadas por una rama cilíndrica o pedúnculo perpendicular al talo postrado y por un disco (receptáculo) apical más o menos simétrico que contiene los órganos sexuales. La rama que produce los anteridios se conoce como anteridióforo y la que lleva los arquegonios es el arquegonióforo. En *Marchantia polymorpha* el receptáculo masculino tiene forma discoidal; los anteridios se encuentran embebidos en las cámaras anteridiales que se hallan bajo la superficie dorsal del disco y se abren al exterior por un pequeño poro cada una. El receptáculo femenino está profundamente lobulado; en estado juvenil los arquegonios están colocados en posición dorsal, pero el crecimiento de los lóbulos los desplaza hacia abajo hasta que finalmente, en la madurez, quedan en hileras en la superficie ventral de los lóbulos. En esta especie, los anteridióforos y arquegonióforos se encuentran en talos separados y la fecundación generalmente ocurre antes de que los pedúnculos se alarguen.

El esporofito en las hepáticas taloides está formado por un pie expandido que penetra al gametofito, una seta usualmente hialina muy corta o ausente y una cápsula esférica a cilíndrica que está cubierta por la caliptra en la etapa juvenil, antes de que la seta se alargue. La seta está constituida por células de pared delgada por lo que es muy frágil y se desintegra poco después de que la cápsula libera a las esporas. En sección transversal la seta varía considerablemente en el número y forma de las células que la componen; sin embargo, dicho número es relativamente constante dentro de una misma especie. Por su parte, la pared de la cápsula consta de 1-8 capas de células, carece de estomas y es de color café o negro en la madurez; el color está dado por

pigmentos que se depositan en los engrosamientos de las paredes de las células superficiales. En la mayoría de las hepáticas la cápsula se abre por cuatro líneas longitudinales que la dividen en partes iguales, aunque en *Monoclea* la cápsula se abre por una línea longitudinal y en *Marchantia* se abre de manera irregular.

Dentro de la cápsula madura, además de las esporas meióticas, con frecuencia se encuentran eláteres higroscópicos que se originan por mitosis de una parte del tejido esporógeno. Los eláteres son unicelulares, estériles y alargados; sus paredes pueden tener de uno a tres engrosamientos espiralados que forman parte del mecanismo de expulsión de las esporas. Aunque la mayoría de las hepáticas desarrollan eláteres, en algunos grupos como Ricciaceae y Sphaerocarpaceae, están ausentes.

En las hepáticas, en general, las esporas tienen un periodo variable de reposo antes de germinar. Muchas esporas pueden germinar casi inmediatamente después de ser expulsadas de la cápsula, pero en otras, el periodo de reposo se puede extender a varias semanas. En las hepáticas la germinación depende de las condiciones de luz. En este grupo, la germinación de las esporas usualmente da lugar a un protonema inconspicuo que está reducido a unas cuantas células; la célula apical del filamento protonemal forma una estructura laminar pequeña que posteriormente se diferencia en un talo joven. En las hepáticas taloides, así como en la mayoría de las briofitas existen mecanismos variados de reproducción vegetativa. Cuando las porciones viejas del gametofito mueren y alcanzan una dicotomía, las ramas quedan como gametofitos independientes. Bajo condiciones adversas casi todas las células epidérmicas del talo pueden producir una diáspora vegetativa. Además, existen formas de reproducción asexual por medio de yemas; en algunas especies de *Riccardia* las yemas están compuestas por dos células que se forman dentro de células de la superficie dorsal del talo cuyo citoplasma se condensa, se rodea de otra pared y se divide en dos células. Otros géneros de hepáticas incluyendo *Metzgeria* producen yemas sobre los márgenes del talo, mientras que en *Marchantia* y *Lunularia* existen recipientes especializados en forma de copa o media luna conocidos como conceptáculos en donde se forman las yemas con forma discoidal. La producción de yemas parece más frecuente en las etapas juveniles que en talos con esporofitos.

Hepáticas foliosas: Se caracterizan por tener un gametofito que consta de un eje principal o tallo al cual se insertan lateralmente dos hileras de hojas dorsales y una hilera ventral de hojas más pequeñas conocidas como **anfigastrios** que están ausentes en algunas especies; cuando existen, su inserción de los anfigastrios siempre es transversal. La inserción de las hojas laterales puede ser transversal, íncuba o súcuba. En la inserción íncuba (Fig. 3A, B), los tallos en vista dorsal muestran la base de las hojas orientada hacia el ápice y hacia el dorso; en el caso de la inserción súcuba (Fig. 3C, D), la orilla basal de las hojas está orientada hacia el vientre en sentido opuesto al ápice del tallo.

Las hojas de las hepáticas foliosas carecen de línea media o costa, pero en *Herbertus* las células medias oblongas a lineares, de pared más engrosada, forman una hilera llamada **vita**; el ápice de la hoja con frecuencia es profundamente bilobulado. El gametofito se fija al substrato por rizoides generalmente unicelulares que se encuentran en mechones o dispersos a lo largo de la zona ventral

del tallo. En algunos grupos, como en el género *Radula*, los rizoides se desarrollan en el centro del lóbulo de la hoja.

El tallo de las hepáticas foliosas presenta dos patrones de ramificación: la **ramificación intercalar** y la **terminal**. En la ramificación intercalar las ramas que tienen un collar alrededor de la base y forman ángulos de 90° con el tallo. La ramificación terminal es la de ramas que carecen de un collar en la base y forman ángulos de 45°-65° con el tallo.

El tallo de las hepáticas foliosas tiene poca diferenciación celular interna y las hojas están formadas por una sola capa de células de diversas formas (redondeadas, cuadradas, oblongas, hexagonales), con engrosamientos en los vértices de las paredes celulares denominados **trígonos**. Las células contienen numerosos cloroplastos y cuerpos oleíferos u **oleocuerpos** que contienen terpenos y otros compuestos químicos dentro de una membrana. Los oleocuerpos pueden ser **simples o compuestos**. Los primeros están formados por un sólo glóbulo mientras que los compuestos están constituidos por varios glóbulos agregados en una sola unidad. Los oleocuerpos también están presentes en las hepáticas taloides y son exclusivos de las Marchantiophyta.

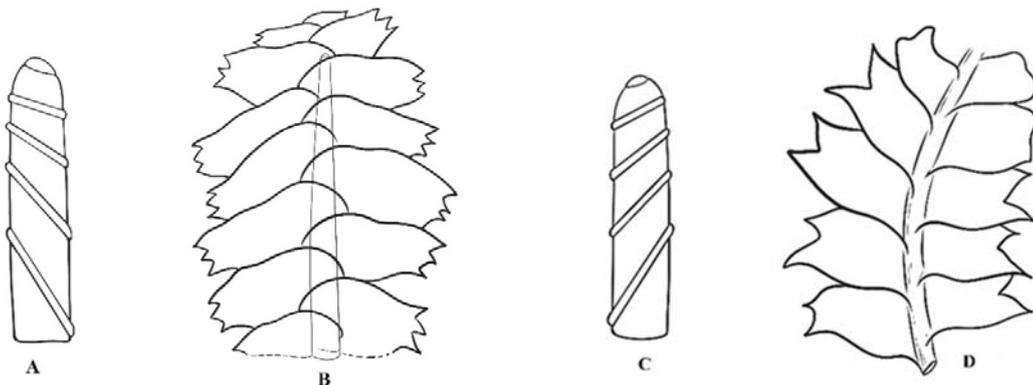


Figura 3. Arreglo de las hojas en hepáticas foliosas en vista dorsal. A, Íncubo: inserción de la base foliar sobre el tallo. B, Aspecto del tallo folioso íncubo. C, Súcubo: inserción de la base foliar sobre el tallo. D, Aspecto del tallo folioso súbubo. Redibujado de Schofield (1985) y Watson (1971).

Los órganos reproductores de las hepáticas foliosas se localizan en ramas laterales cortas o en los tallos principales. Los arquegonios están rodeados por una estructura cilíndrica llamada **perianto** que resulta de la fusión de hojas y que a su vez está rodeado por brácteas y/o bracteolas que son hojas y anfigastrios modificados, respectivamente. Al conjunto de perianto, brácteas (y bracteolas) se le conoce como **ginoecio**. Los anteridios son esféricos y se unen a las axilas de hojas

especializadas, llamadas **hojas perigoniales**, por medio de un pedicelo corto (Fig. 2). Al conjunto de hojas perigoniales se le conoce como **perigonio**.

El esporofito es semejante al de las hepáticas taloides, pero a diferencia de éstas, en las hepáticas foliosas la seta suele ser más alargada. En las hepáticas foliosas al germinar la espora puede dividirse hasta formar el protonema, una estructura uniestratificada, filamentosa, cilíndrica, globosa o rectangular en la que se diferencia una célula apical con tres caras de corte. A partir de esta célula, por divisiones mitóticas se desarrolla un gametofito joven.

Las hepáticas foliosas también se reproducen vegetativamente por yemas que encuentran frecuentemente en el ápice o márgenes de las hojas o en el ápice del tallo. Las yemas generalmente son de 1 ó 2 células y cuando se desprenden, germinan formando un protonema muy parecido al que producen las esporas.

MORFOLOGÍA DE ANTHOCEROTOPHYTA (ANTOCEROTES)

La División Anthocerotophyta comprende las Clases Leiosporocerotopsida y Anthocerotopsida. La primera sólo incluye al género *Leiosporoceros* mientras que la segunda incluye a otros 13 géneros. Muchos de ellos son frecuentes en las zonas templadas, pero otros habitan también en los trópicos y subtropicos. A nivel mundial se estima que existen 215 especies. El género más diverso es *Anthoceros* con aproximadamente 83 especies, seguido de *Phaeoceros* y *Dendroceros* con alrededor de 40 especies cada uno. La mayoría de los antocerotes son terrestres; crecen en lugares expuestos como orillas de carreteras, pero existen especies epifitas de *Dendroceros* que se distribuyen en bosques de montaña con alta humedad y las de *Nothoceros* que pueden crecer sumergidas. En el Neotrópico existen aproximadamente 49 especies de Anthocerotophyta. En México se conocen alrededor de 6 géneros y 16 especies, tres de las cuales son endémicas.

Los antocerotes se caracterizan por tener un gametofito dorsiventral lobulado que en *Anthoceros* puede formar una roseta de color verde oscuro, multiestratificada, al menos cerca del centro, con la mayoría de las células de pared delgada. Los órganos sexuales se localizan hacia la superficie dorsal del talo mientras que en la ventral se observan poros de diferentes formas y rizoides unicelulares lisos. El gametofito no tiene tejidos diferenciados; está formado por una epidermis dorsal y una ventral cuyas células generalmente son más pequeñas que las internas (principalmente en *Megaceros*).

En *Anthoceros* y *Dendroceros* los talos tienen **cavidades esquizógenas mucilaginosas** formadas por la destrucción de células internas; cuando el talo madura, el mucílago se seca dando origen a cámaras aéreas que son ocupadas por colonias globosas de cianobacterias del género *Nostoc* que ingresan por poros localizados en la superficie ventral del talo. Las colonias de *Nostoc* mantienen

una relación aparentemente simbiótica con los antocerotes; fijan el nitrógeno atmosférico -el cual es utilizado por el hospedero- y reciben carbohidratos de los antocerotes.

El cuerpo de los antocerotes tiene una cutícula delgada que permite el intercambio de gases y la absorción de agua por toda la superficie. Las células del gametofito generalmente contienen de 1 a 8 cloroplastos lenticulares grandes que están asociados con **pirenoides**. Estos últimos son masas protéicas asociadas al mecanismo de concentración de carbono y también están presentes en las algas. En algunos antocerotes, como *Leiosporoceros* y *Megaceros*, el pirenoide se encuentra ausente.

La mayoría de los antocerotes son monoicos (60%), aunque se estima que a través de la historia evolutiva del grupo ha habido transiciones del dioicismo al monoicismo que podrían explicar el porcentaje actual de especies monoicas. Los órganos reproductores se forman a partir de células epidérmicas en la superficie dorsal del talo. Los anteridios se desarrollan a partir de una célula subepidérmica y quedan contenidos en cavidades internas llamadas **cámaras anteridiales**. El número de anteridios varía de 1 a 80 por cámara: en *Leiosporoceros* hay hasta 80 anteridios por cámara, en cambio en *Anthoceros*, *Folioceros* y *Sphaerosporoceros* puede haber de 15 a 60, y en la familia Dendrocerotaceae se puede encontrar un solo anteridio por cámara. Al madurar los anteridios, el techo de la cámara anteridial se rompe permitiendo la liberación de los anterozoides al exterior. Por su parte, los arquegonios se forman a partir de una célula epidérmica cerca del punto de crecimiento del talo. La célula inicial del arquegonio da origen al vientre y a seis hileras de células que forman el cuello el cual apenas sobresale en la superficie del talo y está cubierto por una capa de mucílago. La pared del arquegonio forma parte del cuerpo del gametofito por lo cual sus células no se distinguen de las células vegetativas periféricas.

En la fecundación, los anterozoides se desplazan a través de una película de agua atraídos hasta los arquegonios por sustancias producidas por la desintegración las células del canal del cuello del arquegonio; los anterozoides penetran y descienden por el canal del cuello hasta la oosfera donde uno de ellos la fecunda. A diferencia de musgos y hepáticas, la primera división del cigoto es longitudinal. Posteriormente, las células inferiores forman el pie y las superiores dan origen a la cápsula a partir de un **meristemo intercalar**. En los antocerotes no hay una seta que sostenga a la cápsula. Cuando el embrión se alarga, las células del gametofito se dividen y forman la caliptra, una cubierta que protege la cápsula. La cápsula continúa creciendo y en algún momento la caliptra se rompe y sus remanentes forman el **involucro**, que permanece como un cilindro en la base del esporofito. Las células del punto de contacto entre el gametofito y el esporofito forman colectivamente la placenta, a través de la cual se nutre el esporofito.

La cápsula es un cilindro alargado con una pared formada por 4-13 capas de células. En la capa externa se encuentran estomas que aparentemente no se abren o cierran, pero parecen intervenir en el intercambio gaseoso. La producción de esporas ocurre a partir del meristemo intercalar (basal), es continua, asincrónica, y su maduración procede gradualmente de la base hacia el ápice del esporofito. Los antocerotes son las únicas plantas terrestres que presentan una maduración asincrónica de las esporas dentro de una misma cápsula (o esporangio). La apertura de la cápsula se efectúa a través de dos valvas creadas por dos líneas longitudinales de dehiscencia, aunque

ocasionalmente puede haber una sola o rara vez cuatro líneas y a veces las esporas se liberan por desgaste de la pared de la cápsula.

Cuando el ápice de la cápsula madura y se seca, las líneas se abren y exponen a las esporas y los **pseudoeláteres** al ambiente externo. Los pseudoeláteres son estructuras uni- o pluricelulares que se originan por mitosis de una parte del tejido esporógeno dentro de la cápsula, junto con las esporas. Las paredes de la cápsula pueden ser higroscópicas y sus movimientos de torsión ayudan a la liberación de las esporas. Los pseudoeláteres pueden ser uni- o pluricelulares y se originan por mitosis de una parte del tejido esporógeno.

En el interior de la cápsula se encuentra la **columela**, que es un tejido formado por 16 a 40 células y permite la conducción interna de nutrientes.

La cápsula tiene una pared fotosintética; únicamente la porción de la cápsula donde ocurre la dehiscencia presenta células muertas sin cloroplastos. Sin embargo, hay evidencias indirectas de que el esporofito de los antocerotes depende fuertemente del gametofito y que su crecimiento está correlacionado con la longevidad del gametofito y con la presencia del meristemo intercalar.

En los antocerotes los patrones de germinación de las esporas están sujetos a modificaciones estacionales. Se reconocen dos patrones básicos de germinación: la exospórica y la endospórica. En la **germinación exospórica** se forma una masa protonemal globosa o cilíndrica fuera de la cubierta de la espora. Cuando el número de células de este protonema se incrementa, el lóbulo terminal se aplanan y en sus márgenes se desarrolla una célula apical cuneiforme a partir de la cual se forma el talo maduro. Este tipo de germinación ocurre en la mayoría de los antocerotes. En la germinación **endospórica** se forma un protonema taloide multicelular en el interior de la espora. La espora con frecuencia permanece en esta condición por unas semanas; posteriormente, se forma una protuberancia verde amarillenta y aparecen algunos rizoides en la zona de la exospora y después la protuberancia forma un talo joven. Este patrón de germinación es característico de las especies de *Dendroceros*. Debido a estas circunstancias y a la forma laminar del talo, la fase de protonema puede ser inconspicua.

La reproducción asexual con frecuencia es por simple multiplicación vegetativa. Ciertas especies de *Anthoceros* y *Phaeoceros* producen tubérculos perennes que toleran condiciones de desecación. Los tubérculos también pueden actuar como diásporas vegetativas. En especies de *Paraphymatoceros* se producen yemas en los bordes del talo que aparecen como racimos de células pequeñas a partir de las cuales se puede producir un nuevo gametofito.

Además de la simbiosis con *Nostoc*, los antocerotes también forman asociaciones con hongos. Se han observado asociaciones endosimbióticas con hifas de Glomeromycota y Mucoromycotina, excepto en géneros como *Leiosporoceros*, *Dendroceros*, *Megaceros* y *Nothoceros*; los últimos habitan en ambientes acuáticos o de alta humedad.

MORFOLOGÍA DE BRYOPHYTA (MUSGOS)

Los musgos son plantas verdes, generalmente pequeñas que se reconocen fácilmente como grupo porque tienen una morfología única entre las briofitas. En el mundo se reconocen unas 12,900 especies de las cuales hay aproximadamente 1000 en México. Sus gametofitos pueden ser erectos como en *Pogonatum procerum* (antes conocido como *P. robustum*) donde se han visto plantas hasta de 35 cm de alto en poblaciones de Chiapas, o los de *Polytrichum commune* que llegan a unos 30 cm de altura en áreas del Estado de Puebla. Entre las especies mexicanas más pequeñas están *Bruchia paricutinensis* y *Micromitrium austinii* (Fig. 4) cuyos gametofitos apenas miden medio milímetro de alto; estos se han observado en los bosques de pinos del Volcán Paricutín en Michoacán y en matorrales xerófilos del Valle de México, respectivamente.



Figura 4. A, *Bruchia paricutinensis* y B, *Micromitrium austinii*, dos especies cleistocárpicas diminutas; la primera fue montada sobre la cabeza de un alfiler para la fotografía.

La flora mexicana incluye numerosas especies postradas o colgantes que tienen longitudes difíciles de precisar, por ejemplo, *Dendropogonella rufescens* (Fig. 5) que en Oaxaca crece sobre los troncos y ramas de los árboles formando verdaderas cortinas que se extienden hasta el piso del bosque.



Figura 5. *Dendropogonella rufescens* crece sobre troncos y ramas de árboles en bosques nublados.

Al igual que las otras briofitas, los musgos muestran una amplia distribución mundial en diversos ambientes, pero nunca son marinos; su desarrollo más exuberante ocurre en condiciones muy húmedas y sombreadas. En México abundan en las selvas del sur y en los bosques nublados del oriente, pero hay numerosos registros de las zonas alpinas y de las áreas secas del norte y centro del país.

Los musgos también presentan una alternancia de generaciones bien definida. El gametofito es una estructura foliosa y la de vida más larga; consta de un eje principal o tallo que en la mayoría de los musgos está formado por células poco diferenciadas. Sin embargo, en muchos taxa hay un grupo de células pequeñas en el centro (el **cordón central**) y una o varias hileras de células engrosadas en la parte externa de la sección transversal del tallo que a veces están diferenciadas en una **hialodermis** (Fig. 6).

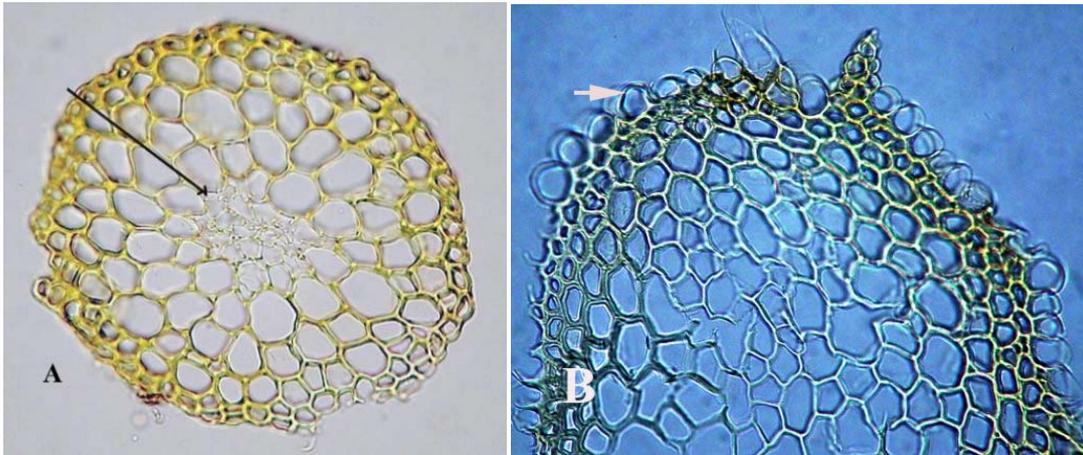


Figura 6. Secciones de tallo mostrando A, cordón central (flecha negra) y B, hialodermis (flecha blanca).

Las hojas de los musgos usualmente están arregladas en espiral sobre el tallo (Fig. 7A) o pueden estar orientadas en un solo plano, como en *Fissidens* y *Neckeropsis* (Fig. 7B, C); con frecuencia la base de las hojas envuelve el tallo proporcionando espacios donde se retiene el agua. La lámina normalmente es de una célula de espesor, pero en grupos como *Mironia* y *Didymodon*, el borde está engrosado; en algunas especies de *Grimmia* el borde y la parte distal de la lámina pueden tener dos o tres capas de espesor (Fig 8). Frecuentemente el margen foliar es dentado y las células que lo componen son de forma y ornamentación diferente. Las células también pueden ser variables en forma, tamaño y ornamentación, con paredes gruesas o delgadas, con papilas o con perforaciones, según su posición en la lámina. En muchas especies la hoja tiene una nervadura central llamada **costa**, pero otros grupos carecen de ella o la presentan doble y su estructura puede ser muy simple cuando está formada por una o dos capas de células alargadas, o puede ser compleja, si muestra varias capas de células, o exhiben láminas o filamentos. En los musgos los rizoides siempre son pluricelulares, con las paredes transversales en diagonal y pigmentadas de color pardo.



Figura 7. Posición de las hojas: A, alrededor del tallo en *Didymodon*; B y C, en un solo plano en *Eustichia* y *Neckeropsis*; en este último las hojas son onduladas.

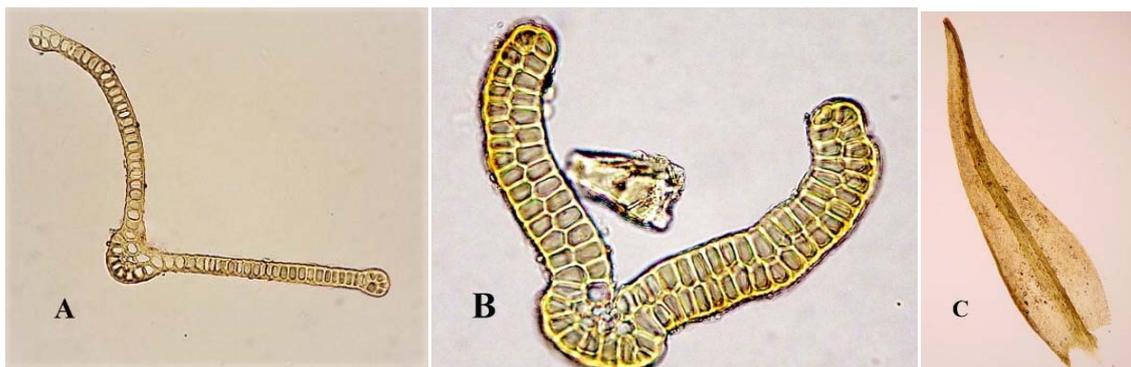


Figura 8. Sección de hoja. A, Con bordes biestratificados. B, Lámina biestratificada. C, Hoja completa con costa.

El gametofito maduro lleva los órganos reproductores en el ápice del tallo o lateralmente. En algunas especies los anteridios y arquegonios se desarrollan en la misma planta (es decir, son monoicas), mientras que en otras se encuentran en plantas separadas (dioicas). Los musgos monoicos pueden tener los anteridios y arquegonios entremezclados o en diferentes ramas. Los anteridios maduros de los musgos tienen forma globular o de clava como en *Polytrichum* y están formados por un pedúnculo y una cubierta estéril que rodea al espacio donde se encuentran los anterozoides. Los anteridios se encuentran entremezclados con filamentos estériles, los **parafisos**, que los protegen de la desecación, y generalmente están rodeados por hojas especiales que en conjunto forman el **perigonio** (Fig. 2).

Los arquegonios tienen forma de botella y también se encuentran entremezclados con parafisos. Las hojas que rodean a los arquegonios forman el **periquecio** (Fig. 9) y frecuentemente difieren de las vegetativas en forma, tamaño y estructura y constituyen una cubierta protectora. La posición del periquecio define a dos formas principales de crecimiento de los musgos; en los **acrocárpicos** el periquecio está en el ápice de tallos generalmente erectos, mientras que en los **pleurocárpicos** el periquecio crece lateralmente sobre tallos generalmente postrados. En ciertos musgos, los **cladocárpicos**, el periquecio se localiza en el ápice de ramas cortas.

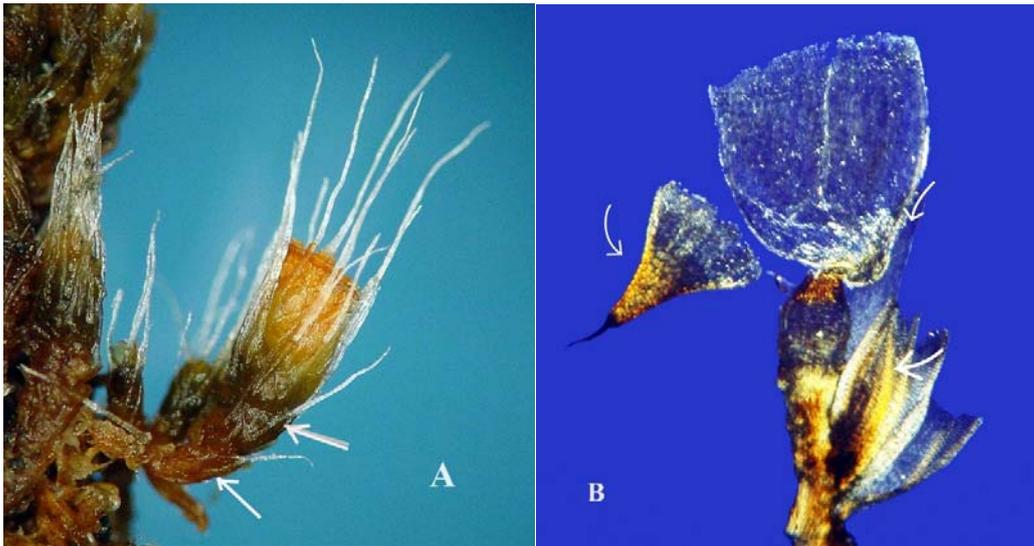


Figura 9. A, *Jaffueliobryum wrightii* mostrando las hojas del periquecio. B, *Grimmia anodon*, el perigonio está en la base del esporofito; la seta corta y curva se inserta de manera excéntrica en la urna; la caliptra todavía contiene el opérculo (ver flechas). En ambas muestras se retiraron las hojas vegetativas.

Después de la fecundación, el cigoto forma el embrión que crece dentro del arquegonio; en su fase juvenil el esporofito tiene forma de huso, con una región meristemática en la base y otra en el ápice. El extremo basal crece hacia abajo y penetra en el gametofito formando el pie con el cual el esporofito se fija al gametofito y funciona como vía para el paso del agua, sustancias minerales y posiblemente otros materiales (como azúcares) hacia el esporofito en crecimiento. El extremo apical del esporofito joven crece hacia arriba formando un pedicelo (la seta) y la cápsula. La pared del arquegonio crece un poco y forma la caliptra que cubre a la cápsula hasta que ésta madura. La seta eleva a la cápsula por encima del nivel del gametofito; a veces tiene un sistema de conducción interno y sus células externas generalmente son alargadas y con paredes engrosadas, haciéndola relativamente rígida. La cápsula, por su parte, es un órgano complejo diferenciado en tres

porciones: a) la porción basal estéril unida a la seta recibe el nombre de **cuello** el cual puede estar muy diferenciado como una **apófisis** o **hipófisis** ; los estomas pueden abundar en esta zona; b) la **urna** o porción media puede tener diferentes formas (cilíndrica, ovoide, esférica o prismática); en su interior se encuentra un cilindro central de tejido estéril o columela, que a su vez está rodeado por el tejido esporógeno. A diferencia de las hepáticas y antocerotes, todas las células del tejido esporógeno sufren meiosis y dan origen únicamente a esporas. c) La porción superior de la cápsula lleva una tapa u **opérculo** que cubre la boca y está unido a ella por una o varias hileras de células que forman el **anillo** o **annulus** . Al caer el opérculo por la pérdida del anillo, deja al descubierto uno o más verticilos de estructuras más o menos filiformes (dientes y segmentos) que en conjunto forman el **peristoma** (Fig. 10). Éste regula la salida de las esporas abriendo o cerrando la boca de la cápsula. En algunas especies el peristoma está reducido o ausente; en el último caso, las cápsulas carecen de mecanismos especiales de liberación de esporas y son llamadas **cleistocárpicas** . En ausencia de opérculo, las esporas son liberadas después de la degradación o ruptura mecánica de la pared de la cápsula. La estructura del peristoma provee caracteres importantes para distinguir grupos de musgos.

Las esporas de los musgos tienen un periodo de reposo variable y germinan después de algunos días o semanas aun cuando pueden retener su viabilidad hasta por varios años; al germinar rompen su cubierta y de ella emerge un tubo que se convierte en la primera célula del protonema. En musgos como *Sphagnum* la célula terminal del tubo germinal se divide y forma una lámina aplanada de color verde de una célula de espesor, el protonema. Más tarde las células marginales producen un talo de forma irregular y aparecen los rizoides que lo fijan al substrato. Por último, se forman brotes en los márgenes del protonema que dan lugar a los gametofitos foliosos. En *Andreaea* el citoplasma de la espora se divide y forma una masa de tejido globular el cual rompe la pared de la espora y da origen a un protonema filamentosos de 3-5 células de largo. La célula terminal se divide y produce filamentos que actúan como rizoides; otros se tornan verdes, postrados y se expanden sobre el substrato para constituir una estructura multilobulada, o crecen hacia arriba. Posteriormente se forman brotes sobre el protonema que se diferencian en los nuevos gametofitos foliosos.

En *Funaria*, la espora al germinar da origen a un protonema filamentosos o **cloronema** con muchos cloroplastos y células con paredes transversales, perpendiculares al eje mayor. A partir del cloronema se forman células nuevas que tienen menos cloroplastos y las paredes transversales diagonales; éstas constituyen el **caulonema** . En este último se diferencian células iniciales en ramas laterales que forman brotes y más tarde dan origen a los gametofitos foliosos.

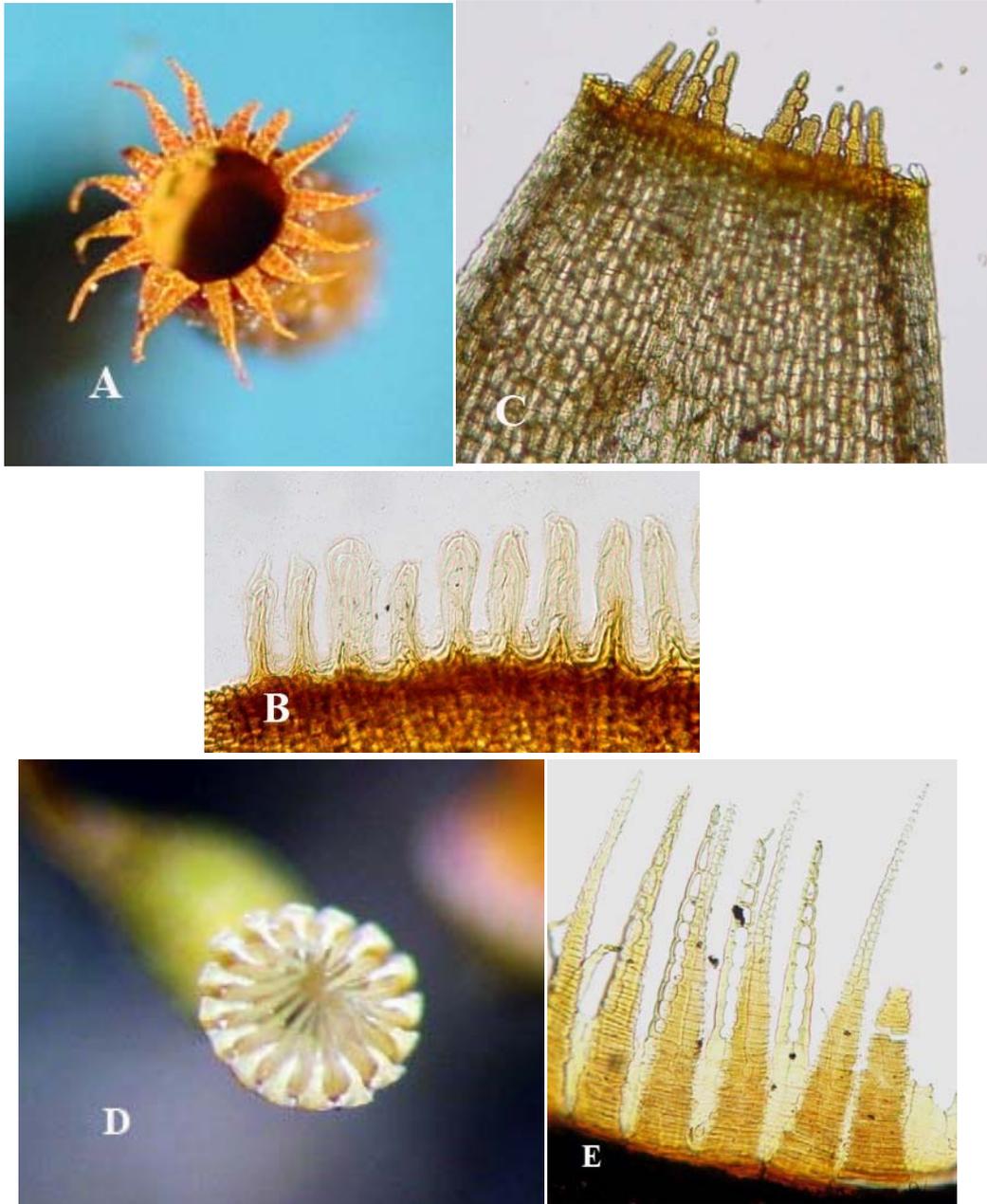


Figura 10. A, Peristoma simple en *Grimmia*. B, Peristoma simple en Polytrichaceae. C, Peristoma simple, reducido, en Pottiaceae. D, Peristoma doble en Hypnaceae. E, Parte de un peristoma doble mostrando los dientes (exostoma); los segmentos (endostoma) sobresalen de una membrana basal.

La reproducción vegetativa es importante para incrementar el tamaño de las poblaciones locales y ampliar la distribución de las especies. Los musgos, como otras briofitas, pueden formar plantas nuevas a partir de fragmentos de casi cualquier parte del gametofito. En algunas especies de *Syntrichia*, por ejemplo, los gametofitos se tornan quebradizos al secarse y los fragmentos pueden ser dispersados a otros sitios. En algunas especies de *Dicranum* y *Meteorium* se forman ramas diminutas cerca de las axilas de las hojas, a veces cerca del ápice de los tallos. Estas ramas actúan como diásporas y abundan en los gametofitos de ciertos musgos antes de que se formen los órganos sexuales.

Las yemas como elementos asexuales de reproducción son frecuentes en los musgos (Fig. 11); son estructuras pequeñas, de forma y tamaño variables que fácilmente son transportadas por el agua o viento. Pueden observarse en el ápice de las hojas (como en *Streptopogon* y *Syrrhopodon*), sobre la superficie de la lámina (como en *Syntrichia amphidiacea*), sobre la costa (*Syrrhopodon parasiticus*) o en los tallos (*Leptodontium flexifolium*). En algunas especies las yemas se forman en los rizoides.



Figura 11. Yemas foliares en A, *Syntrichia amphidiacea* y B, *Calymperes palisotii*. C, Yemas axilares de *Grimmia* sp.

DIFERENCIAS ENTRE HEPÁTICAS TALOIDES Y ANTOCEROTES

Algunos grupos de briofitas pueden confundirse entre sí por el aspecto general de sus talos. Sin embargo, la revisión cuidadosa permite distinguirlos casi siempre con facilidad, especialmente cuando se trata de grupos de alto nivel taxonómico. Con el propósito de auxiliar al lector en estos casos, en la Tabla 1 se hace una comparación entre hepáticas taloides y antocerotes.

Tabla 1. Diferencias principales entre hepáticas taloides y Antocerotes.

HEPÁTICAS TALOIDES	ANTOCEROTES
Gametofito bilobulado distalmente.	Gametofito multilobulado.
Células del gametofito con numerosos cloroplastos pequeños sin pirenoides.	Células con 1-8 cloroplastos grandes, aplanados; cada cloroplasto con un pirenoide.
Células del gametofito con oleocuerpos compuestos y conspicuos.	Células del gametofito con oleocuerpos simples e inconspicuos.
Escamas ventrales alternando con rizoides.	Nunca presentan escamas.
Talos sin cavidades llenas de mucílago.	Talos con cavidades llenas de mucílago.
Órganos reproductores a veces sumergidos en el cuerpo de la planta o sobre estructuras pedunculadas especiales.	Órganos reproductores sumergidos en el cuerpo de la planta.
Esporofito formado por pie, seta y cápsula.	Esporofito formado por pie y cápsula.
Sin un meristemo intercalado entre el pie y la cápsula.	Con meristemo intercalar. El meristemo permite al esporofito un crecimiento indeterminado.
Cápsula cilíndrica o globosa; la pared frecuentemente formada por una capa de células.	Cápsula cilíndrica, alargada, formada por una pared de varias capas de células.
Células de la pared de la cápsula con engrosamientos transversales o nodulares.	Células superficiales de la pared de la cápsula sin engrosamientos.
Cápsula sin estomas.	Cápsula con estomas.
Cápsulas sin columela.	Cápsula con columela.
Las esporas maduran y se liberan todas casi al mismo tiempo.	Las esporas se forman y maduran continuamente; no todas se liberan al mismo tiempo.

DIFERENCIAS ENTRE HEPÁTICAS FOLIOSAS Y MUSGOS

También existe posibilidad de confusión entre algunas hepáticas foliosas y musgos. La Tabla 2 enlista las características que los distinguen en la generalidad de los casos.

Tabla 2. Características distintivas entre hepáticas foliosas y musgos.

HEPÁTICAS FOLIOSAS	MUSGOS
Gametofito con simetría dorsiventral.	Gametofito con simetría radial.
Hojas en dos hileras dorsales y una ventral de hojas más pequeñas.	Hojas aparentemente arregladas en más de tres hileras helicoidales.
Hojas profundamente lobuladas, sin costa; la inserción oblicua sobre el tallo.	Hojas no lobuladas, con costa y con inserción transversal.
Células foliares con trígonos.	Células foliares de pared engrosada uniformemente.
Rizoides generalmente unicelulares.	Rizoides pluricelulares con septos oblicuos.
Anteridios y arquegonios rodeados por hojas fusionadas.	Anteridios y arquegonios rodeados por hojas libres.
Parafisos ausentes.	Parafisos abundantes.
Seta hialina; se alarga después de la diferenciación de la cápsula.	Seta fotosintética cuando joven; se alarga antes de la diferenciación de la cápsula.
Seta frecuentemente efímera, formada por células de pared delgada.	Seta persistente formada por células de pared gruesa.
Cápsula uni- o multiestratificada, sin estomas.	Pared de la cápsula multiestratificada, con estomas.
Células externas de la pared de la cápsula con engrosamientos transversales o nodulares.	Células externas de la pared de la cápsula sin tales engrosamientos.
Columela ausente.	Columela presente.
Eláteres presentes.	Eláteres ausentes.
Dehiscencia de la cápsula por valvas.	Dehiscencia de la cápsula por la caída del opérculo.
Peristoma ausente	Peristoma presente.

REFERENCIAS

- Crandall-Stotler, B. 1972. Morphogenetic patterns of branch formation in the leafy hepaticae: A résumé. *The Bryologist* 75: 381-403.
- Crum, H. 2001. Structural diversity of bryophytes. University of Michigan Herbarium, Ann Arbor. 379 pp.
- Doyle, W. T. 1970. The biology of higher cryptogams. Macmillan Co. Collier-Macmillan. London. 163 pp.
- Glime, J. M. 2007. Bryophyte Ecology. Volume 1. Physiological Ecology. Ed. Michigan Technological University and the International Association of Bryologists.
- Gradstein, S. R., S. P. Churchill & N. Salazar-Allen. 2001. Guide to the Bryophytes of Tropical America. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 86. 577 pp.
- Goffinet, B. & A. J. Shaw (eds.). 2009. Bryophyte Biology. Second ed. Cambridge University Press. New York. 565 pp.
- Parihar, W. S. 1965. An introduction to Embryophyta. Bryophyta. Central Book Depot. Allahabad, India. Vol. 1.
- Richardson, D. H. S. 1981. The biology of mosses. Blackwell Scientific, Oxford. 220 pp.
- Schofield, W. R. 1985. Introduction to Bryology. Macmillan Publishing Co. New York. 431 pp.
- Vanderpoorten, A. & B. Goffinet. 2009. Introduction to Bryophytes. Cambridge University Press. New York. 303 pp.
- Watson, E. V. 1971. The structure and life of bryophytes. Hutchinson & Co. London. 211 pp.
- Watson, E. V. 1972. Mosses. Oxford Biology Readers. Oxford University Press. London. 16 pp.

ANTECEDENTES SOBRE BIOLOGÍA DE LAS BRIOFITAS

A pesar de que las briofitas comparten numerosas características con otros grupos de plantas, su ciclo de vida muestra peculiaridades que son exclusivas de ellas. En este capítulo se revisan de manera general varios aspectos de la vida de las briofitas. Los lectores pueden obtener información adicional en las referencias generales o en las que se citan al final de cada sección.

FISIOLOGÍA

En esta sección revisaremos brevemente cuatro temas, a saber, fotosíntesis, la economía del agua, la nutrición mineral y la regulación hormonal.

Fotosíntesis. Las briofitas utilizan clorofilas a, b y pigmentos accesorios (como a y b carotenos, luteína, zeaxantina, violaxantina y neoxantina) para la captura de energía de la luz solar para producir polisacáridos como sucrosa, glucosa, fructuosa y manosa. En regiones árticas las briofitas también fijan energía adicional en forma de lípidos que pueden ser más abundantes que los carbohidratos.

Para la obtención y uso del CO₂, las plantas tienen tres mecanismos principales: C₃, C₄ y CAM. A las briofitas se les considera plantas C₃ porque no tienen adaptaciones para reducir la fotorespiración, y durante el ciclo de Calvin sólo fijan el CO₂ mediante la enzima RuBisCo; las reacciones dependientes de la luz y el ciclo de Calvin no están separadas. Sin embargo, las briofitas tienen características que las distinguen de otras plantas C₃. Son pequeñas, con hojas de una célula de espesor y cutículas delgadas que facilitan el intercambio de soluciones y gases, por lo que la obtención de CO₂ es mayor que en las plantas vasculares C₃. Ciertas briofitas acuáticas pueden tomar bicarbonatos para obtener carbono y ante altas temperaturas (e.g., en verano) pueden comportarse como plantas C₄. Otras adaptaciones que encontramos en las briofitas son las cámaras de aire de algunas hepáticas y antocerotes que permiten una mejor retención y difusión de los gases. En algunos musgos la presencia de lamelas incrementa el área y reduce la difusión del CO₂.

Los antocerotes se distinguen de otras plantas por tener pirenoides; éstos almacenan almidón, CO₂ y concentran altas cantidades de RuBisCo y tienen un Mecanismo Especializado de Concentración (CCM) de CO₂ por lo que funcionan como los carboxisomas de las cianobacterias con lo que se promueve la fotosíntesis y la fotorespiración. Este mecanismo se encuentra en cianobacterias y en algunas algas eucarióticas, pero los antocerotes son las únicas plantas que lo tienen. En cuanto a los esporofitos jóvenes, son fotosintéticos, pero con poca clorofila, la tasa fotosintética es menor que la del gametofito y son enteramente dependientes de estos últimos.

Agua. Las briofitas son organismos generalmente poiquilohídricos, es decir, tienen escaso control sobre la pérdida de agua, pero pueden resistir largos periodos de desecación en los cuales

suspenden su metabolismo hasta entrar en contacto con el agua nuevamente. Muchas briofitas son tolerantes a la desecación; absorben agua y nutrientes por todo su cuerpo y se hidratan rápidamente. Por esta habilidad se les denomina **ectohídricas** pues el agua se distribuye externamente a través de espacios capilares en las bases de las hojas o entre los parafilos. Las células huecas en *Sphagnum* o *Leucobryum* o las papilas de las superficies foliares aumentan considerablemente las superficies de conducción externa. En musgos como *Encalypta*, *Pleurochaete*, *Syntrichia* y *Thuidium*, las papilas constituyen sistemas capilares muy efectivos que se pueden poner de manifiesto mediante la aplicación de colorantes acuosos. Entre las hepáticas, las hojas, escamas, rizoides y talos uniestratificados también forman sistemas de conducción externa muy eficientes.

Algunas briofitas tienen células que permiten la conducción interna de agua y otros compuestos. A estas briofitas se les llama **endohídricas**; absorben el agua por la parte basal de los tallos y la distribuyen internamente. En hepáticas, las células conductoras están restringidos a los gametofitos; en *Symphyogyna* y *Pallavicinia*, esas células son similares en estructura a las traqueidas de las plantas vasculares porque están perforadas con poros derivados de plasmodesmata. En los musgos de la familia Polytrichaceae el sistema de conducción alcanza su máxima complejidad al presentar células de pared delgada organizadas en un cordón central. Este sistema comprende los **leptoides** (células largas que transportan azúcares, hormonas y otras sustancias) y los **hidroides** (células sin lignina, no perforadas, que transportan agua y sales minerales). En estas células conductoras se han encontrado, además, numerosos compuestos inmunoquímicos.

Las briofitas ectohídricas poseen adaptaciones para evitar la interferencia de la conducción superficial o externa con el intercambio de gases; por ejemplo, en las hojas cóncavas el agua puede permanecer en la concavidad mientras que la superficie convexa se mantiene seca. En hojas papilosas, las superficies anchas de las papilas permanecen secas y libres para el intercambio de gases en tanto que el agua circula entre las papilas por pequeños canales.

Todos los musgos almacenan cantidades relativamente grandes de agua. *Sphagnum* puede retener hasta 20-25 veces su peso seco pues las células huecas de las hojas actúan como cavidades de almacenamiento; las células basales o las alares de las hojas de otros musgos tienen la misma función. En contraste, las briofitas pierden agua continuamente, pero son capaces de sobrevivir sólo con un 5-10% del contenido hídrico en su masa seca, como se ha demostrado en *Grimmia pulvinata* y *Schistidium apocarpum*. En sitios abiertos y expuestos a la radiación solar pueden resistir temperaturas diurnas de 50-60 °C y, en general, son consideradas como muy tolerantes a la desecación.

A diferencia de la mayoría de las plantas, las briofitas al secarse sólo suspenden su metabolismo. Observaciones en ejemplares de herbario de *Riccia macrocarpa* mostraron que las plantas podían reiniciar su actividad metabólica después de permanecer secas por 23 años formando células apicales después del contacto con el agua. En su hábitat natural las briofitas pueden pasar por períodos continuos de sequía de tres hasta 12 meses, pero el rocío es suficiente para “resucitarlas”

o activarlas. En zonas secas, los musgos solamente están activos en las horas de la mañana cuando la humedad relativa se mantiene alta en sus microhábitats.

La respuesta a la desecación y la rehidratación involucra cambios fisiológicos complejos en los que participan compuestos y procesos para proteger la integridad de las briofitas. Por ejemplo, la sucrosa permite la vitrificación en las membranas celulares para impedir o retardar la degradación macromolecular por la pérdida de agua; la fotoprotección incluye la disipación de energía térmica; las proteínas LHCSR (“light harvesting complex stress response proteins”) catalizan la disipación de la energía. Otras adaptaciones celulares contra la desecación incluyen la plasmólisis y la formación de espacios de aire dentro o alrededor de cada célula como ocurre en *Syntrichia* donde al mismo tiempo, los cloroplastos se reducen en tamaño y pierden su estructura lamelar; los granos de almidón desaparecen, las mitocondrias se deforman y otras membranas se modifican. En especies muy tolerantes a la desecación o cuando la deshidratación ocurre lentamente, estos cambios se invierten y las plantas regresan a su condición activa. En general, todas las briofitas, incluyendo las acuáticas son tolerantes a la desecación por períodos cortos sin que ocurran daños mecánicos irreversibles en los sistemas de membranas celulares. Una vez hidratadas, la fotosíntesis, la respiración y la síntesis de proteínas toman desde unos minutos a 1 - 2 h para reestablecerse. La restauración del ciclo celular, el transporte de nutrientes y el citoesqueleto pueden tardar 24 h o más. La rehabilitación de este último es esencial para restablecer la integridad celular y para que los organelos recuperen su configuración.

Hormonas. En las briofitas, como en las otras plantas, muchos procesos son controlados por hormonas que operan en cada una de las etapas del ciclo de vida. Las auxinas y citoquininas han sido investigadas extensamente en este grupo de plantas; las giberelinas se han detectado esporádicamente. Las auxinas tienen diversos efectos en los musgos como la inhibición del desarrollo del protonema, pero estimulan el desarrollo de los rizoides y la transformación de las yemas a filamentos. Las citoquininas, por su parte, participan en la formación, el número y posición de yemas a lo largo del caulonema y en la diferenciación del protonema. Esta hormona está presente en el protonema mucho tiempo antes de que se formen los brotes. En musgos como *Funaria* la brioquinina está activa en varias etapas de desarrollo y en el caulonema promueve la formación de yemas.

Las hormonas son igualmente importantes en la reproducción y en la diferenciación de órganos reproductores. En *Marchantia polymorpha*, el ácido indolacético es responsable de la dominancia apical y la formación de conceptáculos y de rizoides; en otras hepáticas como *Riccia*, el ácido indolacético (o la kinetina) induce la formación de arquegonios, aunque en otras briofitas la misma sustancia puede tener un efecto opuesto. En antocerotes, hepáticas taloides y musgos se ha reportado también ácido absícico (ABA) que se considera un modulador de respuestas celulares ante cambios ambientales. En general, ABA en las briofitas promueve la tolerancia a la desecación y al estrés osmótico. Por ejemplo, las briofitas acuáticas que ocasionalmente colonizan hábitats terrestres muestran un incremento en ABA endógeno.

Nutrientes. Las briofitas al igual que las plantas vasculares necesitan macro (e.g., N, Ca, Mg) y micronutrientes (e.g., B y Cu). Por su tamaño sólo requieren pequeñas cantidades de minerales

que están disponibles a través de la precipitación, del suelo, de los lixiviados de las hojas, del polvo o de las rocas. La respuesta de las briofitas es proporcional a la concentración de nutrientes y metales pesados en el ambiente, por lo que pueden ser usadas como bioindicadores de contaminación ambiental.

Los nutrientes esenciales como el N, P, K y Ca se reciben disueltos en agua. Las paredes celulares de las briofitas tienen una alta capacidad de intercambio catiónico y de toma de iones de soluciones externas; estas pueden ser absorbidas y distribuidas internamente por vía apoplástica (extracelular; movimiento de sustancias no regulado) o simplástica (intracelular; movimiento controlado por la permeabilidad selectiva de la membrana plasmática).

Algunas briofitas como *Sphagnum* viven en ambientes ácidos y pobres en nutrientes; el intercambio catiónico dentro de sus paredes celulares permite tomar nutrientes usando ácidos poliurónicos. Estos compuestos pueden liberar un protón y tomar un catión del ambiente, como NH_4 , Mg, Ca y K. Los cationes se almacenan en los sitios de intercambio o pasan hacia las células donde son utilizados, almacenados o transportados. En hepáticas y en antocerotes se han identificado hongos endófitos en los gametofitos que promueven el crecimiento vegetativo por lo que se supone que existe una asociación simbiótica en la cual los hongos proveen de nitrógeno y/o fósforo a las plantas.

Dentro de los nutrientes esenciales, el nitrógeno es un elemento estructural que las briofitas pueden adquirir en forma inorgánica u orgánica. La translocación de nitrógeno de las partes viejas a las zonas de crecimiento es importante en el desarrollo vegetativo, principalmente en los ápices jóvenes; por su interacción con el fósforo y el azufre es esencial para el desarrollo del protonema y de los gametofitos.

En los ecosistemas, las briofitas proporcionan un aporte esencial de nitrógeno a la vegetación mediante la expulsión y retención del NH_4 y NO_3 depositado. Por su parte, el calcio es un regulador de crecimiento y desarrollo en las briofitas; se absorbe por los rizoides, en donde se acumula principalmente e influye en su desarrollo, además de mantener la integridad de las membranas y su adhesión.

Entre los micronutrientes sobresale el cobre pues su exceso afecta la síntesis de clorofila, como en *Thuidium delicatulum*. En otras especies como *Pohlia nutans* y *Weissia* spp. son tolerantes a éste y a otros metales pesados.

En general, la deficiencia y el exceso de nutrientes tienen poco efecto en las briofitas. Experimentalmente se ha mostrado que la falta de algunos elementos (e.g., N, P, Ca, Mg) provoca: a) clorosis (e.g., en *Funaria hygrometrica*), b) fragilidad de los talos (e.g., en *Radula flacida*); c) alteración o limitación del crecimiento (e.g., en *Ceratodon purpureus*, *Marchantia polymorpha* y *Sphagnum* spp.); d) no desarrollar gametóforos (e.g., en *Atrichum undulatum*) y e) cambio en el número y configuración de los oleocuerpos.

REFERENCIAS

- Fay-Wei L., J. C. Villareal & P. Szövényi. 2017. Hornworts: an overlooked window into carbon-concentrating mechanisms. *Trends in Plant Science* 22: 275-277.
- Glime, J. M. 2007. *Bryophyte Ecology. Volume 1. Physiological Ecology*. Michigan Technological University and the International Association of Bryologists, Houghton. <http://www.bryoecol.mtu.edu>
- Hanson, D. T. & S. K. Rice. 2014. *Photosynthesis in bryophytes and early land plants*. Springer. Dordrecht, Netherlands. 342 pp.
- Marschall, M. 2017. Ecophysiology of bryophytes in a changing environment. *Acta Biologica Plantarum Agriensis* 5: 61-70.
- Proctor, M. C. F., M. J. Oliver, A. J. Wood, P. Alpert, L. R. Stark, N. L. Cleavitt & B. D. Mishler. 2007. Desiccation-tolerance in bryophytes: a review. *The Bryologist* 110: 595-621.
- Sabovljević M., M. Vujičić & A. Sabovljević. 2014. Plant growth regulators in bryophytes. *Botanica SERBICA* 38: 99-107.

ECOLOGÍA

A escala global, y a diferencia de las plantas vasculares, las briofitas no siguen un patrón de disminución de diversidad de los trópicos hacia los polos. Estas plantas son muy diversas tanto en ambientes tropicales como templados. En México, debido a la diversidad geológica, topográfica, climática y de tipos de vegetación, estas plantas pueden encontrarse en numerosos microambientes y bajo condiciones ecológicas muy variables. Lo mismo puede decirse de muchos sitios de las zonas tropicales. En esta sección sólo describiremos algunos aspectos de las relaciones de las briofitas con su ambiente y haremos énfasis en los mecanismos de dispersión como antecedente a la discusión sobre fitogeografía.

Las briofitas son conspicuas en algunos tipos de vegetación y en ciertos sustratos. Su diversidad varía con los ambientes pues a esta escala existen gradientes que incluyen tipos vegetación, diferencias en topografía, humedad, tipos de suelo, etc., que influyen sobre la distribución de briofitas. Por lo tanto, la interacción entre gradientes promueve la creación de condiciones particulares que determinan a su vez la diversidad de briofitas. Por ejemplo, en los bosques deciduos, la presencia de hojarasca puede limitar el establecimiento y desarrollo de briofitas sobre el suelo, a diferencia de un bosque de coníferas donde son más abundantes. La edad de estos hábitats también determina qué especies pueden asentarse. En bosques de Bélgica de diferentes edades las especies raras de briofitas tienden a establecerse en los de edades intermedias (25-29 años), mientras que en parcelas más viejas (50-75 años) estas especies desaparecen debido a la competencia con especies persistentes. De la misma manera, algunas especies pueden estar

restringidas a bosques antiguos debido a su baja capacidad de dispersión por presentar reproducción asexual o reproducción sexual rara. Por lo anterior, para conservar las poblaciones de estas especies es importante contar con áreas suficientemente grandes de bosque, o bien, bosques con alto grado de conectividad regional. Por otro lado, hábitats similares en tipo de vegetación que han sufrido perturbación por incendios forestales, en distintos momentos y con diferente intensidad pueden tener una diversidad de briofitas distinta. En bosques de abetos incendiados en diferentes momentos, la diversidad de las briofitas después de decenas de años difiere porque la severidad del disturbio fue distinta. De esta manera, la historia de un hábitat, o un gradiente temporal, representan factores importantes para explicar la distribución de las briofitas en el paisaje.

A menor escala, por ejemplo, en las selvas de las elevaciones bajas, las briofitas son frecuentes en sitios abiertos si el suministro de agua es continuo; también se encuentran en el interior de las selvas, particularmente sobre los troncos de los árboles donde parecen estar distribuidas verticalmente en función de gradientes de humedad atmosférica y del sustrato. Tanto en los claros como en el interior del bosque, las briofitas no toleran la competencia por plantas de mayor porte ni son capaces de subsistir en sitios continuamente perturbados en forma natural o por el hombre.

En los bosques de elevaciones intermedias como los de *Quercus*, *Abies* o en los bosques deciduos, las briofitas también son numerosas; en algunos de ellos su biomasa y diversidad son mayores que en las selvas. Esta situación es debida, en parte, a la alta precipitación inducida por el enfriamiento de los vientos húmedos que suben por las laderas de las montañas. En las partes altas como en las zonas alpinas, la alta radiación, la fluctuación de la temperatura y algunos factores edáficos no permiten el crecimiento de plantas arbóreas; las briofitas encuentran aquí espacios abiertos donde la competencia con otras plantas casi no existe, por ejemplo, sobre las rocas.

Las briofitas no alcanzan un desarrollo exuberante en los desiertos, pero ahí también están representadas por numerosas especies con adaptaciones peculiares para captar agua y resistir la desecación por las altas temperaturas. Pueden poseer papilas, pelos foliares y mecanismos de reparación de los sistemas de membranas celulares. Como se mencionó anteriormente, algunas están activas sólo durante las primeras horas del día cuando el agua de condensación es suficiente para la fotosíntesis o han desarrollado tejidos fotosintéticos masivos como bordes foliares enrollados o filamentos sobre la costa. Otras especies son de vida efímera y completan su ciclo de vida en un periodo comparativamente corto; pueden producir muchas esporas o bien, si son de vida larga producen esporas de tamaño grande con lo que se incrementa posibilidad de la permanencia de sus poblaciones.

Las especies que se reproducen asexualmente pueden mantener sus poblaciones al dispersarse mediante yemas u otras diásporas vegetativas como fragmentos de tallo y hojas. En ambientes perturbados, al igual que en los desiertos, las briofitas pueden sobrevivir mediante ciclos de vida cortos en los que aprovechan las condiciones temporales del hábitat para desarrollarse y producir suficientes propágulos para colonizar otros ambientes antes de ser desplazadas por otras plantas.

Las briofitas son organismos esencialmente pioneros. En sitios recién perturbados o sobre los árboles y rocas, las briofitas se encuentran entre los primeros colonizadores; junto con algas y

líquenes son parte de procesos de sucesión claramente discernibles en espacio y tiempo. En el centro de México, la intemperización de las formaciones de lava conocidas como "malpais" es seguida por la ocupación de las rocas por líquenes y musgos; entre los primeros musgos que se establecen sobre las rocas están *Bryum argenteum*, *B. billarderi* y *Campylopus pilifer*. En las depresiones de las rocas, en sitios sombreados y húmedos donde se acumula un poco de suelo, pueden establecerse algunas hepáticas taloides de los géneros *Marchantia* y *Targionia* mientras que *Oxymitra* aparece en los sitios abiertos donde hay suelo compactado. Los líquenes pueden invadir las colonias de musgos (y viceversa) favoreciendo la acumulación de material orgánico que posteriormente es ocupado por otras plantas. Por su parte, las hepáticas son substituidas por plantas herbáceas pequeñas, incluyendo *Selaginella* y helechos que los pueden reemplazar en las etapas sucesionales posteriores.

Muchas briofitas tienen preferencia por ciertos substratos. En nuestra área *Aloina hamulus*, *Hyophilopsis agrarius*, *Luisierella barbula*, *Neohyophila sprengelii* y *Pseudocrossidium replicatum* son musgos que crecen principalmente sobre rocas calcáreas; *Leptodontium viticulosoides* crece sobre los troncos de árboles; *Symblepharis vaginata* vive sobre troncos en descomposición que han perdido la corteza mientras que *Orthotrichum* spp. y *Streptopogon erythrodontus* lo hacen sobre ramas de arbustos. Fuera de nuestra área se conocen briofitas tolerantes a altas concentraciones de elementos en el substrato y se les considera como bioindicadores. Algunos musgos del género *Mielichhoferia* habitan en sitios donde abundan iones de cobre; otros del género *Weissia*, crecen en suelos con altos contenidos de plomo. La presencia de los musgos en esos lugares puede deberse a una amplia tolerancia a concentraciones altas de ciertos elementos o a su incapacidad para competir con otras plantas, pero no siempre es obligada. Por ello, el dictamen sobre su condición como bioindicadores, debe recurrir al análisis de acumulación de iones en los tejidos y a la comparación con su contenido en el substrato. En México se han realizado trabajos para monitorear la contaminación por metales pesados en ambientes urbanos como en el Valle de Toluca, en la ciudad de México y, recientemente, se iniciaron trabajos en una zona minera del estado de Guerrero. Por otra parte, algunas especies muestran gran tolerancia a condiciones extremas, como es el caso de *Atractylocarpus stenocarpus*, *Campylopus flexuosus*, *C. arctocarpus*, *Pilopogon guadalupensis*, *Pylaisidelpha tenuirostris* y *Symblepharis vaginata* que crecen en microambientes geotérmicos con elementos radioactivos en Michoacán.

Las briofitas mantienen relaciones ecológicas de varios tipos con otros organismos. Algunas se asocian con bacterias del género *Agrobacterium* que se fijan al protonema o a los primordios del gametofito. Esa asociación puede inducir la aparición del caulonema o promover la formación de los gametofitos foliosos de manera similar a la adición de hormonas a los cultivos. La asociación de briofitas con cianobacterias, algas y líquenes en lo que son las costras biológicas, permite la fijación de bióxido de carbono y nitrógeno atmosférico y muestran su influencia en los ciclos biogeoquímicos a escala regional y global.

Por otra parte, por ocupar hábitats húmedos, siempre están en contacto con organismos degradadores; es probable que por ello muchas briofitas contienen metabolitos que ejercen una acción antibiótica contra hongos y bacterias. Se han identificado sustancias que inhiben el crecimiento de microorganismos o las que ejercen efectos similares sobre las plántulas de algunas fanerógamas, cuando menos bajo condiciones experimentales. Este efecto inhibitorio se ha denominado **alelopatía**. Algunos compuestos producidos por las briofitas impiden o reducen el

ataque por insectos fitófagos y otros animales. La presencia de los compuestos biológicamente activos tiene un alto significado ecológico para las briofitas y para otros organismos pues el control químico en su nivel trófico puede alterar la estructura y funcionamiento de sus poblaciones. A pesar de esos compuestos químicos, las colonias de briofitas son un hábitat propicio para muchos animales pequeños, notablemente artrópodos. En México se han observado tardígrados, pseudoescorpiones, arañas, ácaros e insectos como colémbolos en musgos de varias localidades. En otras áreas, los artrópodos viven y se alimentan de los gametofitos o de las esporas de las briofitas; algunos depositan sus huevos o participan en la diseminación de esporas en musgos de la familia Splachnaceae por acción de insectos.

La interrelación briofita-artrópodo puede ser muy compleja. En Nueva Guinea se han descubierto escarabajos sobre los que crecen briofitas, hongos, algas y líquenes. Tales organismos crecen en depresiones dorsales aparentemente promovidas por una secreción dorsal del escarabajo; así se disfrazan la presencia de los escarabajos. En nuestro país se ha encontrado a la hepática *Taxilejeunea obtusangula* creciendo sobre la cabeza de una lagartija en un bosque lluvioso en el estado de Chiapas.

La interacción de briofitas entre sí, con otros organismos y con su ambiente se establece de una manera tan compleja como lo hacen las otras plantas. También enfrentan problemas demográficos u otros relacionados con su tipo de reproducción y ciclo de vida, se desplazan o son desplazadas por competencia o a través de mecanismos de selección que evitan la sobrepoblación y favorecen la ocupación de otros hábitats. El éxito de los desplazamientos depende de su tolerancia ecológica y de su capacidad de dispersión. Esta última se discute en lo que resta de esta sección.

La dispersión es un proceso que permite a las briofitas evitar la competencia con otras plantas, aumenta su variación potencial por intercambio con miembros de otras poblaciones y facilita la ocupación de ambientes favorables. Este proceso consiste en tres fases fundamentales, a saber, liberación, transporte y establecimiento de diásporas. La primera fase consiste en la separación de las estructuras de reproducción del cuerpo del organismo progenitor a través de diversos mecanismos. Si las diásporas son estructuras asexuales como yemas, pueden separarse del gametofito por escisión; la célula basal de una yema es frágil y se separa fácilmente del gametofito por agentes mecánicos. En *Marchantia* y *Lunularia* los propágulos son expulsados de los conceptáculos por gotas de lluvia hasta una distancia de 120 cm. En otras briofitas la reproducción vegetativa por fragmentación o por muerte de la porción que une a dos ramas de un gametofito también origina diásporas susceptibles de transporte por viento o agua. Sin embargo, el mecanismo más eficaz para la diseminación de las briofitas es por esporas. En los antocerotes las esporas se liberan por la acción combinada de las valvas de la pared de la cápsula y los pseudoeláteres que pueden tener movimientos higroscópicos en su condición madura; en las hepáticas es frecuente la participación de eláteres cuyos movimientos higroscópicos favorecen la salida de las esporas. Los movimientos de torsión provocados por la pérdida de agua en los eláteres y en la pared de la cápsula dejan a las esporas expuestas a la acción del viento (Fig. 12) y a veces puede ocurrir de manera violenta.



Figura 12. Esporas y eláteres de hepática. Foto Catalina Juárez.

En especies de *Frullania*, cuando la cápsula madura pierde agua y las líneas de dehiscencia separan a las valvas permitiendo que se doblen hacia atrás; los eláteres - que están fijados al extremo de las valvas y a la base de la cápsula -, se estiran conforme pierden agua mientras que las valvas continúan su movimiento hacia afuera. Posteriormente y de manera simultánea, los eláteres se separan de la base de la cápsula y las esporas son lanzadas rápidamente al aire.

En otras hepáticas la liberación de las esporas es provocada principalmente por la acción de los eláteres. La pérdida de agua de los eláteres hace que se contraigan y que la espiral de sus engrosamientos se cierre; en estas condiciones el agua del eláter se encuentra bajo tensión pues los engrosamientos tienden a regresar a su posición original y sólo la cohesión del agua lo impide. Por fin, la tensión se rompe cuando el agua pasa del estado líquido al gaseoso, se forma una burbuja de aire en el interior del eláter y éste se tuerce bruscamente liberando a las esporas. Cuando los eláteres están fijados a la pared de la cápsula, el movimiento brusco también puede desprenderlos.

Entre los musgos, los dientes del peristoma poseen movimientos higroscópicos que les permiten abrir o cerrar la boca de la cápsula, dependiendo de la humedad del aire, lo que tiene un efecto en la frecuencia y distancia a la que son liberadas las esporas. En *Tortula* los dientes son largos y filiformes; están unidos en la base por una membrana y se tuercen en espiral arriba. Los movimientos higroscópicos abren pequeños poros a través de los cuales escapan las esporas bajo la acción mecánica del viento. En los musgos con dientes pequeños, la abertura de la cápsula es completa. Por su parte, en especies con peristoma compuesto como los de la familia Brachytheciaceae, los dientes del peristoma externo o **exostoma** constan de dos capas; la externa es hidrófila mientras que la interna es hídrofoba. Cuando la capa externa absorbe agua e incrementa su longitud con respecto a la capa interna, cada diente se dobla hacia adentro pasando entre los segmentos del peristoma interno (o **endostoma**). Como resultado, la boca de la cápsula se cierra cuando la humedad atmosférica es alta. Las esporas, por lo tanto, se liberan cuando el ambiente está seco y la boca de la cápsula está abierta.

Como puede observarse, el peristoma de los musgos es una estructura de regulación, es decir, en la mayoría de los casos no participa en la liberación de las esporas sino en el control de su salida. En ese papel regulador interviene también la cápsula. La forma de la urna en la mayoría de los musgos no es la óptima para la salida rápida de las esporas; es probable que las urnas de forma cónica invertida sean las más eficientes en la liberación de las esporas. En comparación, las formas subesférica, ovoide-cilíndrica y prismática reducen el número de esporas que salen a un mismo tiempo.

La liberación de las esporas en musgos también es afectada por la longitud y consistencia de la seta. Las setas largas colocan a la cápsula en la capa de aire turbulento; este aire, por su parte, hace vibrar la seta y facilita la salida de las esporas. En ausencia de seta o cuando ésta es muy corta, muchos musgos dependen de la degradación de la pared de la cápsula para la liberación de las esporas o son epífitos y los esporofitos están dirigidos hacia abajo. En el segundo caso, las esporas salen con la ayuda de la gravedad y el estímulo mecánico del viento.

El agente de transporte generalizado entre las briofitas es el viento. Las esporas de diferentes especies pueden formar lo que se ha denominado nube de esporas. A escala del paisaje, esta nube de esporas produce una lluvia homogénea de propágulos en diferentes microhábitats donde tendrá lugar el establecimiento. Por otro lado, el viento también puede transportarlas a otros sitios a través de corrientes convectivas ascendentes que las colocan en zonas de mayor turbulencia que las llevan a sitios más lejanos. Gracias a estudios en genética de briofitas, se sabe que pueden dispersarse a grandes distancias que superan los 100 km. La capacidad de dispersión a largas distancias por el viento varía de acuerdo con el diámetro de la espора, de su ornamentación y de otras propiedades.

Para las especies con reproducción asexual, los eventos de diseminación a distancias de muchos kilómetros son menos frecuentes pues por ser de mayor tamaño que las esporas caen por gravedad; las corrientes descendentes de aire, la lluvia o la pérdida de viabilidad limitan el éxito de la dispersión. Las especies acuáticas o las que crecen cerca de corrientes, pueden utilizar al agua como medio de transporte.

La participación de vectores bióticos en el transporte de los propágulos asexuales y esporas son importantes para algunas especies. Se ha mostrado experimentalmente que la diseminación de protonema de *Callicostella belangeriana* y *Taxiphyllum taxirameum* por caracoles ayudan a mantener sus poblaciones locales. Se ha mencionado el ejemplo de los musgos de la familia Splachnaceae en la que algunos insectos, atraídos por sustancias producidas por la cápsula, transportan las esporas a microhábitats precisos. En los canales de agua en Países Bajos se ha documentado que los peces pueden llevar fragmentos viables del gametofito de *Riccia fluitans* y *Brachythecium rutabulum* a nuevos sitios a través de sus tractos digestivos. Los pequeños mamíferos como ratones y ardillas son vectores para la diseminación de fragmentos de briofitas. Estos organismos pueden ser dispersores muy importantes en ecosistemas con baja conectividad eólica, como los bosques con gran densidad arbórea donde los propágulos no pueden ser movilizados fácilmente por el aire. Las aves diseminan numerosos propágulos a escalas de paisaje y continental. Son bien conocidos los casos de diseminación de esporas de la hepática *Riella americana* por aves acuáticas que las transportan en el lodo de sus patas o en el tracto digestivo; también se sabe del transporte de fragmentos para la construcción de sus nidos o en distintas partes

de su cuerpo. Las rutas migratorias amplias y la diversidad de aves de tamaño y comportamiento variables han propiciado la dispersión de propágulos de briofitas a diferentes latitudes en cantidades y distancias importantes.

Una vez que las esporas o cualquier diáspora asexual llegan a un sustrato adecuado se inicia el proceso de germinación bajo condiciones de humedad, temperatura y fotoperiodo propicios, si no han perdido su viabilidad. En especies de musgos del género *Orthotrichum*, la tolerancia de las esporas a los rayos UV determina su viabilidad, la cual es distinta si provienen de especies de ambientes secos o húmedos. La sobrevivencia, establecimiento y desarrollo de propágulos vegetativos pueden ser afectados por la intensidad de los cambios de la temperatura ambiente, es decir, si son graduales o abruptos. Factores como la humedad limitan el establecimiento diferencial de plantas femeninas o masculinas de la misma especie como en el musgo *Syntrichia caninervis*. Esto puede ocasionar diferencias en la distribución de las hembras y los machos pues los segundos están restringidos a áreas con mayor humedad.

Aun cuando la germinación tenga éxito, la fase de establecimiento no está completa. Algunos protonemas resisten periodos de desecación, pero otros son sensibles a la falta de agua. El establecimiento y la dispersión son efectivas cuando las diásporas producen organismos capaces de reproducirse sexual o asexualmente.

Formas de crecimiento

La respuesta de las briofitas a su ambiente se refleja en su estructura y arreglo de los tallos, su patrón de ramificación y dirección de su crecimiento. De esta manera, las especies desarrollan una arquitectura y apariencia que definen su forma de crecimiento. Actualmente, se reconocen al menos nueve formas de crecimiento.

Césped corto: Colonias pequeñas compuestas por grupos compactos de tallos de menos de 1 cm de altura. Son propios de sitios abiertos, toleran la alta iluminación y cierto grado de desecación. Ejemplo: *Ceratodon purpureus*.

Césped alto: Similar al anterior, pero con un tamaño superior a 1 cm. Son frecuentes en bosques por lo que toleran menos la luz y la desecación. Ejemplo: la familia Dicranaceae.

Cojín: Especies que desarrollan grupos de forma hemisférica o redondeada con tallos estrechamente agregados. Ejemplo: *Grimmia*.

Tapiz: Tallos postrados horizontalmente, fijos al sustrato por rizoides; incluye a briofitas epilíticas, epífitas y epífilas. Pueden tolerar cierto grado de desecación o cuentan con estructuras que retardan la desecación como *Marchantia*. Otros ejemplos: *Hypnum* y *Sematophyllum*.

Trama: Especies con tallos ramificados, ascendentes y entretejidos. Generalmente, sueltos sobre el sustrato, tolerantes a la luz y a la desecación. Abundan en bosques templados y climas húmedos; son importantes por su capacidad de retención de agua capilar. Ejemplos: *Thuidium* y *Lepidozia*.

Pendiente: Epífitas con tallos principales largos, colgantes, con ramas cortas, creciendo horizontalmente. Abundantes en bosques nublados. Ejemplos: *Frullania*, *Pilotrichella* y *Phyllogonium*.

Cola: Con tallos primarios reptantes con hojas dispersas; los tallos secundarios ligeramente ramificados, ascendentes o péndulos. Crecen sobre rocas y árboles, en ambientes sombreados. Ejemplos: *Prionodon*, *Plagiochila*.

Abanico: Especies con gametofitos ramificados en un solo plano. Las hojas de las ramas pueden estar aplanadas. Suelo húmedo o epífitas. Ejemplo: *Thamnobryum*.

Dendroide: Tallos rastreros con tallos secundarios estipitados, distalmente ramificados, que en conjunto asemejan árboles en miniatura. Ejemplos: *Pirella*, *Pseudocryphea*, *Pterobryon*.

Las briofitas acuáticas pueden presentar alguna de las formas de crecimiento mencionadas; pueden ser pendientes, adaptadas al arrastre por corrientes o forman tapices flotantes o sumergidas en el fondo de los cuerpos de agua.

Las formas de crecimiento son importantes porque describen parte de la ecología funcional de las especies. Por ejemplo, están relacionadas con su capacidad para reducir la pérdida por evaporación y optimizar la captura de luz para la fotosíntesis. Finalmente, las formas de crecimiento puede ser un carácter útil para diferenciar taxones de briofitas, especialmente para su determinación taxonómica.

REFERENCIAS

- Barbé, M., N. J. Fenton, Y. Bergeron & P. Vesk. 2016. So close and yet so far away: long-distance dispersal events govern bryophyte metacommunity reassembly. *Journal of Ecology* 104: 1707-1719.
- Bates, J. W. & A. M. Farmer (eds.). 1992. *Bryophytes and lichens in a changing environment*. Oxford University Press. New York, USA. 403 pp.
- Boedeltje, G., P. Sollman, J. P. M. Lenssen & H. H. Bruun. 2019. Floating ability, shoot length and abundance facilitate hydrochorous dispersal of moss and liverwort fragments. *Journal of Vegetation Science* 30: 30-41.
- Bowker, M. A., L. R. Stark, D. N. Mclethie & B. D. Mishler. 2000. Sex expression, skewed sex ratios, and microhabitat distribution in the dioecious desert moss *Syntrichia caninervis* (Pottiaceae). *American Journal of Botany* 87: 517–526.
- Delgadillo M., C. & E. Pérez-Bandín. 1982. Spore liberation in mosses. I. Problems and perspectives of wind tunnel experiments. *Cryptogamie, Bryologie Lichénologie* 3: 39-49.

- Farge-England, C. L. 1996. Growth form, branching pattern, and perichaetial position in mosses: cladocarp and pleurocarpy redefined. *The Bryologist* 99: 170-186.
- Glime, J. 2020. Bryophyte Ecology. Michigan Tech. <https://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology/>
- Gradstein, S. R. & C. Equihua. 1995. An epizotic bryophyte and algae growing on the lizard *Corythophanes cristatus* in Mexican rain forest. *Biotropica* 27: 265-268.
- Hutsemekers, V., C. Dopagne & A. Vanderpoorten. 2008. How far and how fast do bryophytes travel at the landscape scale? *Diversity and Distributions* 14: 483-492.
- Möls, T., K. Vellak, A. Vellak & N. Ingerpuu. 2013. Global gradients in moss and vascular plant diversity. *Biodiversity and Conservation* 22: 1537-1551.
- Pasiche-Lisboa, C. J. & I. Sastre de Jesús. 2018. Moss protonemata are dispersed by water, wind, and snails. *American Journal of Botany* 105: 788-795.
- Smith, A. J. E. 1982. Bryophyte ecology. Chapman and Hall. London, UK. 511 pp.
- Stark, L. R. & C. Delgadillo M. 2001. Rhizoautoicous *Aloina bifrons* in the Mojave Desert, a Possible Adaptation to Increase Spore Production. *The Bryologist* 104: 104-108.
- Tuba, Z., N. G. Slack & L. R. Stark. 2011. Bryophyte Ecology and Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 506 pp.
- Vanderpoorten A., J. Patiño, A. Désamoré, B. Laenen, P. Górski, B. Papp, E. Holá, H. Korpeainen & O. Hardy. 2019. To what extent are bryophytes efficient dispersers? *Journal of Ecology* 107: 2149-2154.
- Zanten, B. O. van & T. Pócs. 1981. Distribution and dispersal of bryophytes. *Advances in Bryology* 1:479-562.

FITOGEOGRAFÍA

Los eventos de dispersión a través del tiempo establecen a las poblaciones de los organismos en áreas geográficas precisas; los límites de estas áreas de distribución están definidos por la tolerancia ecológica de los organismos. Cuando dos o más organismos tienen áreas de distribución similares se habla de **patrones de distribución**; las especies con un mismo patrón de distribución constituyen un **elemento florístico**. Aunque los miembros de un elemento no necesariamente tienen la misma edad o comportamiento ecológico, los datos de su distribución pueden ayudar a

entender la historia de la flora de una región, particularmente cuando se correlacionan con datos geológicos, climáticos o biológicos.

Excepto por las hepáticas *Ceratolejeunea antiqua*, *C. palaeomexicana*, *C. sublaetefusca*, *Mastigolejeunea extinta* y el musgo *Hypnodontopsis* sp., no se conocen fósiles de las briofitas mexicanas. *Fissidens crispus*, un registro de 2,000 años de antigüedad, sin ser un registro geológicamente antiguo, podría indicar que hay ambientes en los que se pueden esperar algunos fósiles adicionales. Por este registro tan deficiente, para reconstruir la historia de nuestra brioflora o para explicar su distribución actual se puede recurrir a evidencias indirectas. Sólo existe información fragmentaria sobre la distribución de las hepáticas y los antocerotes mexicanos. Por ello, la discusión en esta sección se centrará en aspectos de la fitogeografía histórica de nuestros musgos. Evidentemente, la distribución actual de este grupo también es del dominio de la fitogeografía, pero los factores que la explican son de índole ecológica.

La flora de musgos de México es el resultado de eventos de dispersión a partir de muchas fuentes y de la diferenciación local de especies que han producido un elemento autóctono. Teóricamente, muchos musgos mexicanos compartidos con la región boreal son de introducción reciente pues migraron durante cambios climáticos del Pleistoceno siguiendo las elevaciones de las sierras hasta el Eje Neovolcánico. La evidencia indirecta de esta migración es el área de distribución actual de especies como *Grimmia montana* que sigue estas elevaciones desde Norteamérica. No obstante, es difícil precisar las rutas de migración pues muchas especies tienen una amplia distribución continental o en otras partes del mundo. Algunas especies de *Grimmia* como *G. elongata* y *G. laevigata* tienen una distribución conocida que se extiende de Norteamérica hasta México, con una discontinuidad en Centroamérica y luego se les registra nuevamente en Sudamérica. Con este tipo de distribución se podría postular el origen en México como boreal o austral.

En otros musgos la distribución principal sugiere migración a partir de Sudamérica, pero su edad en México es imprecisa porque Centroamérica ha estado presente de manera intermitente hasta antes del Plioceno cuando esta parte del continente adquirió su configuración actual y cuando muchas plantas de las elevaciones bajas completaron el paso en dirección norte. Por su parte, las especies de las altas elevaciones se desplazaron durante el Pleistoceno cuando se formaron montañas centroamericanas de suficiente elevación para permitir el paso hacia Norteamérica.

La dispersión no es un evento unidireccional ni sincrónico; así como Centroamérica permitió el paso de floras en dirección norte, junto con el Arco Antillano, también participó en su desplazamiento en dirección opuesta. La hipótesis del movimiento de musgos hacia Sudamérica, particularmente de especies de las zonas tropicales y de las elevaciones intermedias de México se basa en la observación de patrones de distribución que incluyen a todas estas áreas. Por ejemplo, en la Península de Yucatán la flora de musgos es comparativamente pobre, pero incluye alrededor de 46 especies que se distribuyen en México, Centroamérica y las Antillas. Ciertas áreas de México como el Eje Neovolcánico, el Valle de Tehuacán y el estado de Zacatecas, entre otras, muestran un elemento que se distribuye casi exclusivamente de México al norte de Sudamérica sin incluir al Arco Antillano. Este elemento ha sido denominado mesoamericano. A pesar de la diversidad de los ambientes y de las diferencias en edad en Centroamérica, el elemento mesoamericano puede interpretarse como un rasgo que refleja la existencia de eventos históricos comunes a esos sitios.

La flora de musgos de México incluye también numerosos ejemplos de especies presentes en áreas geográficas muy separadas, es decir, de disyunciones. Con respecto a Sudamérica se pueden citar a *Aloinella catenula* y *Zygodon pichinchensis*. Este último es un musgo de las zonas alpinas del centro de México que se caracteriza por tener papilas foliares muy desarrolladas que dan un lustre especial a los gametofitos; sus localidades septentrionales en Sudamérica incluyen estaciones en Colombia y Venezuela, pero no se ha observado en las partes altas de Centroamérica. Otras especies como *Aongstroemia julacea*, se conocen de las partes altas de México a Ecuador, África y Asia en lo que podría denominarse distribución tricéntrica o pantropical. Estas y otras disyunciones muestran la amplia diversidad de las relaciones de la brioflora mexicana; las explicaciones probables a estos tipos de distribución también son diversas. En algunos casos como el de *Z. pichinchensis* se podría sugerir dispersión a gran distancia, aunque este podría calificarse como un evento raro porque la especie forma esporofitos infrecuentemente; para *A. julacea* pudiera sugerirse que la distribución pantropical es muy antigua y que fue modificada por desplazamientos continentales y eventos de dispersión reciente hacia México.

La brioflora mexicana contiene además numerosas especies de amplia distribución. Estas son generalmente plantas de tolerancia ecológica amplia que pueden ocupar muchos hábitats a lo largo de su área de distribución o aún en una misma zona. Dichas especies parecen tener una alta variabilidad genética que se puede poner en evidencia a través de estudios citológicos y de polimorfismo enzimático. Entre las especies más comunes se pueden mencionar *Bryum argenteum*, *Funaria hygrometrica* y *Weissia controversa* que tienen una distribución cosmopolita. A pesar de su interés biogeográfico, existe la duda si las especies cosmopolitas representan una sola especie o conjuntos de especies íntimamente relacionadas (especies crípticas), como sucede con algunas especies templadas de *Orthotrichum*.

En contraste con las especies de amplia distribución están las especies endémicas. México es un país con singularidades históricas y ecológicas que han hecho que su flora sea extremadamente rica. Aunque hay amplias regiones del país que pueden aportar registros nuevos para el inventario de nuestros taxa, las investigaciones actuales sobre los musgos endémicos muestran que hay unas 77 especies y variedades únicas a nuestra flora. A nivel genérico sólo *Curviramea*, *Cygniella*, *Elharveya*, *Hymenolomopsis* y *Nematocladia* son endémicos a México. Se supone que este reducido número de géneros es consecuencia de que muchos grupos diferenciados localmente han tenido oportunidad de dispersarse hacia áreas circunvecinas. Algunas zonas son especialmente ricas en endemismos porque existen presiones selectivas que aceleran los procesos de evolución y diferenciación de especies. Entre ellas se deben citar las zonas alpinas del Eje Neovolcánico, la de Cerro Potosí en Nuevo León y la del Tacaná en Chiapas. Las zonas secas del norte y centro del país poseen pocos endemismos pues de manera similar a los géneros, las especies parecen haberse dispersado a o desde otras partes del continente como lo sugieren sus áreas de distribución. Otras como *Jaffuelobryum arsenei* y *Stegonia hyalinotricha*, dos habitantes de las zonas secas de Zacatecas conocidas del centro de México y de la parte continental central de los Estados Unidos de América, podrían ser especies localmente diferenciadas con poca oportunidad de dispersión. Estas habitan en sitios de clima extremo donde la competencia por otras plantas no es el factor limitante para los musgos. Sin embargo, su distribución también podría considerarse como relicto

de áreas diferentes en el pasado. La investigación de estos patrones entre las briofitas puede ofrecer explicaciones para organismos con rangos geográficos similares.

REFERENCIAS

- Delgadillo M., C. 1987. Moss distribution and the phytogeographical significance of the Neovolcanic Belt of Mexico. *Journal of Biogeography* 14: 69-78.
- Delgadillo M., C. 1998. Los musgos, la diversidad y sus causas en el Neotrópico. Proceedings of the VI Congreso Latinoamericano de Botánica. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 68: 61-67.
- Delgadillo M., C. 2000. Mosses and the Caribbean connection between North and South America. *The Bryologist* 103: 82-86.
- Delgadillo M., C. 2003. Patrones biogeográficos de los musgos de México. Pp.195-198 in J. J. Morrone & J. Llorente B. (eds.), *Una perspectiva Latinoamericana de la Biogeografía*. CONABIO, México, D.F.
- Delgadillo M., C. 2011. Los musgos, Veracruz y el Corredor Florístico del Golfo. Pp. 89-96 in A. Cruz Angón (ed.), *La biodiversidad en Veracruz. Estudio de estado. Vol. II*. CONABIO. México.
- Delgadillo-Moya, C., A. P. Peña-Retes, J. L. Villaseñor & E. Ortiz. 2019. Moss endemism in the Mexican flora. *Systematics and Biodiversity* 17. DOI: <https://doi.org/10.1080/14772000.2019.1620895>.
- Estrada-Ruíz, E. & F. Riquelme. 2017. First fossil record of *Hypnodontopsis* (Bryopsida: Rhachithecaceae) from the Americas. *Ameghiniana* 54: 124-131. DOI: <https://doi.org/10.5710/amgh.22.09.2016.3019>
- Herrera-Paniagua, P., C. Delgadillo M., J. L. Villaseñor R. & I. Luna-Vega. 2008. Floristics and biogeography of the mosses of the state of Querétaro, Mexico. *The Bryologist* 111: 41-56.
- Herzog, T. 1926. *Geographie der Moose*. Verlag von Gustav Fischer. Jena.
- Heinrichs, J., A. Schäfer-Verwimp, J. Boxberger, K. Feldberg, M. M. Solórzano Kraemer & A. R. Schmidt. 2014. A fossil species of *Ceratolejeunea* (Lejeuneaceae, Porellales) preserved in Miocene Mexican amber. *The Bryologist* 117(1): 10-14.
- Heinrichs, J., E. Kettunen, G. E. Lee, G. Marzaro, T. Pócs, E. Ragazzi, M. A. M. Renner, J. Rikkinen, A. Sass-Gyarmati, A. Schäfer-Verwimp, A. Scheben, M. M. Solórzano Kraemer, M. Svojtka & A. R. Schmidt. 2015. Lejeuneaceae (Marchantiophyta) from a species-rich taphocoenosis in Miocene Mexican amber, with a review of liverworts fossilised in amber. *Review of Palaeobotany and Palynology* 221: 59-70.

Lee, G. E., A. Schäfer-Verwimp, A. R. Schmidt & J. Heinrichs. 2015. Transfer of the Miocene *Lejeunea palaeomexicana* Grolle to *Ceratolejeunea*. *Cryptogamie, Bryologie* 36 (4): 335-341. DOI: <https://doi.org/10.7872/cryb/v36.iss4.2015.335>

Patiño, J. & A. Vanderpoorten. 2018. Bryophyte Biogeography. *Critical Reviews in Plant Sciences* 37: 175-209.

CITOLOGÍA Y GENÉTICA

En esta sección se presenta de manera general información sobre cromosomas, números cromosómicos, poliploidía y determinación sexual.

Hace un siglo (1920) había pocos estudios citogenéticos y los números registrados con frecuencia eran erróneos. Con el desarrollo de colorantes como el acetocarmín y la aceto-orceína, la técnica del "squash" (aplastamiento) ofreció finamente la posibilidad de contar cromosomas mitóticos y meióticos con precisión. Los resultados se pueden ver ahora en la existencia de numerosos registros sintetizados en la obra de Fritsch que contiene conteos para aproximadamente 800 hepáticas y 1,500 musgos reportados hasta el año 1991. Además, con los trabajos de Goldblatt y Johnson ahora hay información actualizada sobre el tema que puede consultarse en la base de datos TROPICOS del Jardín Botánico de Missouri.

De acuerdo con los registros el número de cromosomas en la mayoría de las hepáticas es $n=9$ mientras que $n=8$ es poco frecuente, aunque se ha observado en *Porella*, *Riccia* y *Sphaerocarpus*. En *Riccardia* $n=10$ y en especies de *Radula* el número es $n=6$. En los antocerotes, los números cromosómicos generalmente son $n=5$ en especies díocicas (incluido un cromosoma sexual) o $n=5$ ó en especies monoicas, con algunas especies poliploides.

Entre los musgos los números cromosómicos varían considerablemente. En especies de *Sphagnum* se han encontrado conteos de $n=19$ con registros poliploides, por ejemplo, en *S. magellanicum*; en Polytrichales $n=7$, en Dicranales $n=12, 13$ ó 14 ; en Pottiales $n=13$ y en Grimmiales $n=12$ ó 13 . En los musgos pleurocárpicos parecen dominar los números $n=10$ o $n=11$. El conteo más bajo de cromosomas entre las briofitas se presenta en *Takakia* donde $n=4$.

Los números poliploides son frecuentes en las briofitas. Sin embargo, entre las hepáticas la poliploidía alcanza niveles de 5-10%; algunas aparentemente tienen juegos diploides y otras, juegos tri o tetraploides. En cambio, en los musgos los niveles de ploidía son generalmente más altos, entre 6-19%; en varios grupos se conocen series poliploides y en algunos como las Hypnaceae y Brachytheciaceae se han identificado series aneuploides.

La poliploidía entre las briofitas puede ser ocasionada principalmente por tres procesos: a) la duplicación somática de los cromosomas por fallas en la mitosis con lo que se producen células diploides en el gametofito; b) la diplosporia o falla de la meiosis en el esporofito; y c) la aposporia o formación de protonema a partir de células somáticas del esporofito, sin la participación de la

meiosis. Además, se reconoce la formación de especies aloploidos a partir de eventos de hibridación seguidos de duplicación cromosómica. En hepáticas, las especies *Pellia endiviifolia* y *P. epiphylla* son aloploidos y entre los musgos, hay diversos ejemplos de aloploidos en *Sphagnum*.

El cambio en el nivel de ploidía generalmente va acompañado por incrementos en el volumen de las células foliares. Las células de un gametofito diploide pueden ser dos veces más grandes que las de uno haploide, y en un tetraploide las células pueden ser casi ocho veces más grandes que las del gametofito haploide. También parece estar documentada la monoecia de los poliploides. En el género *Mnium* algunas especies diploides son monoicas mientras que otras muestran gametofitos haploides que son dioicos.

La poliploidía puede estar restringida a porciones de ciertos tejidos. En algunas hepáticas existen poblaciones de células haploides y poliploides en porciones medias de las hojas que probablemente están relacionadas con la diferenciación de áreas foliares especializadas para el almacenamiento de agua.

Además de los autosomas, el contingente cromosómico de las briofitas incluye un par de cromosomas dimórficos identificados por primera vez en la hepática *Sphaerocarpos donnellii* por Allen en 1917. En esta especie las esporas permanecen unidas después de la meiosis y los productos pueden identificarse con facilidad: dos esporas masculinas y dos femeninas. Las células tienen siete autosomas, con un cromosoma femenino (X) o un pequeño cromosoma masculino (Y).

Los experimentos de rayos X sobre plantas femeninas de *Sphagnum donnellii* dieron lugar a algunas plantas masculinas; la irradiación de los esporofitos durante la meiosis también hizo que en algunas ocasiones las esporas de una tétrada dieran origen a tres plantas masculinas en lugar de dos. Aunque los cromosomas sexuales en *S. donnellii* son más grandes que los autosomas, en otras briofitas no se distinguen por su tamaño sino por la distribución de la heterocromatina. Los estudios sobre cromosomas sexuales en briofitas se han realizado en especies modelo como *Physcomitrella patens*, *Marchantia polymorpha*, *Ceratodon purpureus*, y recientemente, en algunas hepáticas foliosas.

La expresión fenotípica del sexo en las briofitas dioicas depende de la segregación cromosómica durante la meiosis y se manifiesta de varias formas: en el tipo de gametos producidos, en la estructura y posición de los órganos sexuales, en el tamaño de las plantas masculinas respecto a las femeninas o en el tamaño de las esporas. De éstas, es de interés particular la producción de plantas masculinas diminutas que pueden vivir asociadas con las femeninas. Este fenómeno se ha denominado **nanandria** la cual se ha observado en musgos del género *Dicranum*; también es interesante el fenómeno de la **anisosporia** que consiste en la aparición de esporas de tamaños diferentes, por ejemplo, en *Macromitrium*. Las esporas más pequeñas dan origen a gametofitos masculinos que pueden ser nanandros.

La separación de plantas femeninas y masculinas, o dioicismo, en briofitas se estima en 57% (de 9,000 especies) en musgos, 68% (de 7,500 especies) en hepáticas, y en 40% de 200 antocerotes. En México, se reconoce que el 55% de 983 especies de musgos reportadas, son dioicas.

La condición monoica es difícil de explicar en función de cromosomas sexuales. Se ha propuesto que dicha condición en briofitas no involucra diferencias genéticas que estén involucradas en la determinación sexual, sino que es probable que esto esté relacionado con varios genes en distintas regiones del genoma. Sin embargo, en algunas hepáticas se han observado cromosomas heterocromáticos de diferentes tamaños que se han denominado H y h; las especies monoicas tienen dos cromosomas H por lo que se sugiere que esta condición es derivada de aneuploidía o poliploidía. En cambio, en otras hepáticas la expresión fenotípica del sexo es debida a una división mitótica diferencial que elimina un cromosoma de una de las células. Las células de la porción femenina tienen un cromosoma adicional que elimina su tendencia masculina.

Muchas briofitas poseen como parte de su contingente unos cromosomas pequeños. Existen diferencias de opinión sobre su nombre, pero podemos referirnos a ellos como **cromosomas m**. Normalmente, los cromosomas m son aquiasmáticos, casi totalmente heterocromáticos y durante la meiosis exhiben un comportamiento irregular por lo que su número también varía de una célula a otra y pueden estar ausentes. En *Weissia controversa* la frecuencia de los cromosomas m aumenta con la altitud en algunas áreas. Se desconoce su origen y funcionamiento, pero se piensa que son fuente de variación potencial o que están ligados al desarrollo de algunas estructuras como los anteridios.

Actualmente, las tecnologías de secuenciación de nueva generación han producido avances en el campo de la genética de briofitas. Con estos métodos se pueden producir millones de secuencias (de diferentes tamaños dependiendo de la tecnología de secuenciación) de un genoma de interés. Esto ha permitido el ensamble de genomas completos en especies modelo y la identificación de sitios polimórficos en especies para estudios filogenéticos y de genética de poblaciones en especies no modelo.

REFERENCIAS

- Fritsch, R. 1982. Index to plant chromosome numbers-Bryophyta. *Regnum Vegetabile* 108: 1-268.
- Goffinet, B. & A. J. Shaw. 2009. *Bryophyte Biology*. Second Edition. Cambridge University Press. Cambridge. DOI: [10.1017/cbo9780511754807](https://doi.org/10.1017/cbo9780511754807)
- Peña-Retes, A. P. & C. Delgadillo-Moya. 2018. La condición sexual en los musgos mexicanos. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 89: 101–107.
- Såstad, S. M. 2005. Patterns and mechanisms of polyploid speciation in bryophytes. *Regnum Vegetabile* 143: 317–334
- Villarreal, J. C. & S. S. Renner. 2013. Correlates of monoicy and dioicy in hornworts, the apparent sister group to vascular plants. *BMC Evolutionary Biology* 13(1). DOI: [10.1186/1471-2148-13-239](https://doi.org/10.1186/1471-2148-13-239).

EVOLUCIÓN Y FILOGENIA

Las briofitas se consideran un grupo muy antiguo de plantas terrestres. Las evidencias morfológicas, bioquímicas y moleculares indican una relación ancestral con las algas verdes. Aunque ha habido diferencias de opinión sobre el grupo de algas, generalmente se acepta que las briofitas se cuentan entre las primeras plantas que ocuparon el ambiente terrestre. La relación con grupos de plantas acuáticas y con las plantas modernas implica que las briofitas son una pieza clave para entender el origen de la diversidad vegetal actual. Para ello se deben revisar los cambios evolutivos durante la transmigración y la relación filogenética con otros grupos de plantas terrestres.

La transición del ambiente acuático al terrestre pudo haber ocurrido hace más de 480 Ma. Los musgos podrían haber aparecido como grupo en el Ordovícico, aunque el registro fósil los sitúa en el Carbonífero. Las briofitas ancestrales pudieron haber experimentado dos periodos de divergencia, entre 496-456 Ma (Cámbrico tardío-Ordovícico tardío) y entre 478-438 Ma (Ordovícico temprano-Silúrico temprano) en una atmósfera con alto contenido de CO₂, con la adquisición de cutícula y estomas; la función de intercambio gaseoso de estos últimos no parece haber sido su función inicial sino la de facilitar la dehiscencia del esporofito y la dispersión de esporas. La tolerancia a la desecación dio lugar al desarrollo de biopolímeros en las paredes celulares y estructuras reproductivas. La aparición de la esporopolenina en esporas y en estructuras reproductivas permitió la sobrevivencia de las plantas primitivas en ambientes adversos y la colonización de nuevos hábitats. Las esporas fueron una innovación para la colonización del ambiente terrestre con esporofitos genéticamente diversos. El ancestro de las plantas terrestres probablemente estableció relaciones simbióticas con hongos y con bacterias como lo sugieren su presencia en hepáticas y el hallazgo de genes (como DM11, DM13 y el IPD3) que en las angiospermas están involucrados en la formación de las micorrizas. En los antocerotes, su asociación con cianobacterias fue posible por su adaptación a hábitats húmedos pobres en nutrientes. Las interrelaciones con otros organismos y las presiones selectivas del ambiente terrestre seguramente implicaron cambios en el cuerpo de las briofitas y en su ciclo de vida, especialmente en los mecanismos de reproducción sexual. Se ha propuesto que el gametofito original radial adquirió una forma dorsiventral aplanada característica de las formas taloides y que los arquegonios y anteridios se originaron a partir de los gametangios de las algas por diferenciación y esterilización.

La información derivada del registro fósil es insuficiente para reconstruir la secuencia y las eras en que ocurrieron los cambios evolutivos en el proceso de ocupación del nuevo ambiente. Existen indicaciones de extinciones masivas entre las briofitas ancestrales que obstaculizan la interpretación de la evolución del grupo. Los fósiles conocidos muestran similitudes con las especies actuales, como restos de tejidos de esporofitos, caliptras y hojas; el macrofósil más antiguo atribuible a una briofita es sin duda la hepática *Metzgeriothallus sharonae* (ca. 385 Ma) y *Muscites plumatus* del Carbonífero es el macrofósil de musgo más antiguo. Para los antocerotes sólo se conocen esporas; las más antiguas son de *Stoverisporites lunaris* del Cretácico. De las

briofitas, las hepáticas y los musgos son los mejor representados en el registro fósil desde el Devónico hasta el Terciario.

Las investigaciones recientes toman en cuenta varias líneas de evidencia incluyendo microfósiles y relojes moleculares. Estos indican que los linajes de plantas terrestres que se habían diferenciado antes del Silúrico contaban con la presencia de un embrión, esporofitos aéreos, estomas y esporas con esporopolenina como adaptaciones al ambiente terrestre. Sin embargo, las relaciones filogenéticas entre esos grupos de plantas todavía son inciertas. Al menos tres esquemas parecen resolver las relaciones entre las briofitas y las plantas vasculares (Fig. 13).

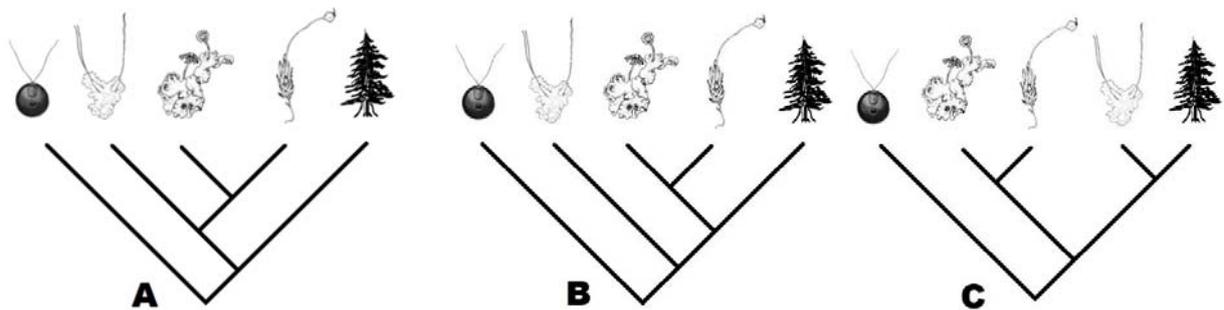


Figura 13. Tres hipótesis de las relaciones filogenéticas de las briofitas. Ver el texto para explicación. Adaptado de Puttick et al. (2018)

Aunque se han propuesto varias hipótesis para establecer las relaciones entre las briofitas y las traqueofitas (= plantas vasculares), tres parecen tener mayor apoyo por análisis recientes. Las briofitas son monofiléticas (Fig. 13A), pero su posición con respecto a las traqueofitas es incierta (Fig. 13B-C). La posición de los antocerotes distingue a las tres hipótesis mostradas, pero favorece a la que considera a ese grupo como el grupo hermano de todas las embriofitas (Fig. 13A) y donde las hepáticas y musgos son grupos hermanos derivados de los antocerotes. Las briofitas vistas de esta manera están más relacionadas con las Zygnematophyceae o con las Charophyta.

Desde el punto de vista biológico, las briofitas tienen peculiaridades que de manera conjunta explican su comportamiento evolutivo. Cada una de las etapas del ciclo de vida de las briofitas está sujeta a fuerte selección ambiental por lo cual en cada fase se puede modificar la frecuencia, arreglo y operación de los genes en las poblaciones. El caso más ilustrativo es el de la dependencia del agua para la reproducción sexual; un cambio en la estacionalidad de las lluvias podría alterar la producción de esporofitos y dar lugar, a largo plazo, a razas que sincronicen la reproducción sexual con la nueva estación de lluvias o a su substitución como mecanismo fundamental de reproducción. Este hecho es importante en la evolución de las briofitas. En ambientes donde el agua es un factor limitante para la reproducción sexual, las briofitas pueden adoptar mecanismos

de reproducción asexual que disminuyen el intercambio genético entre las poblaciones y retardan los procesos evolutivos.

El entrecruzamiento sexual reducido se manifiesta en la baja incidencia de híbridos naturales entre las briofitas. Si a esto se agrega la alta incidencia de especies monoicas, se entiende por qué se considera que las briofitas han evolucionado lentamente; cerca de la mitad de los musgos y un tercio de las hepáticas son monoicos. La monoecia incrementa la posibilidad de autofecundación y por tanto, teóricamente, disminuye las tasas de recombinación y variabilidad genética.

Las tasas de selección, de evolución y la especiación dependen de ciertas peculiaridades de las briofitas y de su ambiente. El área de distribución de algunas poblaciones puede fragmentarse y las porciones quedar aisladas geográficamente si ocurren cambios climáticos que afecten al ambiente general, pero no a los microambientes en las que éstas habitan. Durante el Pleistoceno, la distribución de muchas briofitas fue fragmentada por los cambios climáticos; las poblaciones sobrevivientes quedaron alejadas unas de otras. El aislamiento geográfico redujo la recombinación entre poblaciones, pero favoreció la adquisición y retención de cambios morfológicos en algunas de ellas que ahora reconocemos a un nivel taxonómico distinto. Por ejemplo, *Bryoxiphium norvegicum* var. *mexicanum* podría ser producto de la diferenciación incipiente de poblaciones periféricas que antes del Pleistoceno tenían una mayor distribución en Norteamérica. El reconocimiento taxonómico de la variedad no es universal y debe recurrirse a procesos de evaluación alternos que confirmen la variabilidad genética de ese nivel taxonómico y que expliquen su presencia en México lejos de otras áreas de ocurrencia.

A grandes rasgos, en las briofitas el gametofito y el esporofito tienen diferente capacidad evolutiva pues las fases haploide y diploide responden de manera distinta a la selección. Mientras que en el gametofito haploide la selección puede operar de inmediato, en el esporofito diploide la selección opera sobre el producto de la interacción de dos genomas esencialmente idénticos.

La poliploidía puede verse como un proceso que promueve el aislamiento reproductivo de los organismos. Es probable que muchas briofitas por su condición poliploide no puedan entrecruzarse con las de otros niveles de ploidía o que los productos de su fecundación sean inviables por desequilibrio cromosómico durante la meiosis. La poliploidía puede dar origen a cambios en la estructura genética de las poblaciones, a aislamiento y a la diferenciación rápida de taxa.

A pesar de que existen muchos factores que imponen límites a la variabilidad genética de sus poblaciones, las briofitas no pueden considerarse como puntos ciegos en la evolución de las plantas. Sin embargo, en comparación con las angiospermas, su especiación pudiera ser más lenta porque las briofitas tienen pocas interacciones biológicas (e.g., ausencia de polinizadores) y alta capacidad de dispersión (e.g. disminuye el endemismo y la especiación alopátrica). A nivel de linaje las Hypnales (musgos), Porellales (hepáticas) y los Anthocerotales (antocerotes), parecen tener una diversificación comparable con la de los helechos y angiospermas. La existencia de alta variabilidad genética (reflejada, por ejemplo, en la variabilidad enzimática) indica que las briofitas, particularmente los musgos, tienen una evolución activa. Los números cromosómicos y la amplia variación morfológica de grupos taxonómicamente difíciles son evidencia de tal actividad. Existen, además, otras indicaciones de su potencial evolutivo como las adaptaciones a ambientes extremos

y la adquisición de hábitos efímero o perennes. La demostración de la existencia de especies crípticas puede también interpretarse como la manifestación de variabilidad genética en especies que están en proceso de diferenciación.

REFERENCIAS

- Carrasco-Velázquez B. E., E. Martínez-Hernández & E. Ramírez-Arriaga. 2009. Estratigrafía de la Formación El Morro del Paleoceno-Eoceno en Zimapán, Hidalgo. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 61: 403-417. DOI: <https://doi.org/10.18268/bsgm2009v61n3a8>
- Chater C. C. C., R. S. Caine, A. J. Fleming & J. E. Gray. 2017. Origins and evolution of stomatal development. *Plant Physiology* 174: 624-638.
- Clarke, J. T., R. C. M. Warnock & P. C. J. Donoghue. 2011. Establishing a time-scale for plant evolution. *New Phytologist* 192: 266-301. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03794.x>
- De Sousa F., P. G. Foster, P. C. J. Donoghue, H. Scheider & C. J. Cox. 2018. Nuclear protein phylogenies support the monophyly of the three bryophytes groups (Bryophyta Schimp.). *New Phytologist* 222: 565-575. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.15587>
- Estrada-Ruíz, E. & F. Riquelme. 2017. First fossil record of *Hypnodontopsis* (Bryopsida: Rhachithecaceae) from the Americas. *Ameghiniana* 54: 124-131. DOI: <https://doi.org/10.5710/amgh.22.09.2016.3019>
- Ligrone R., J. G. Duckett & K. Renzaglia. 2012. Major transitions in the evolution of early land plants: a bryological perspective. *Annals of Botany* 109: 851-871.
- Liu, Y., M. G. Johnson, C. J. Cox, R. Medina, N. Devos, A. Vanderpoorten, L. Hedenäs, N. E. Bell, J. R. Shevock, B. Aguero, D. Quandt, J. Wickett, A. J. Shaw & B. Goffinet. 2019. Resolution of the ordinal phylogeny of mosses using targeted exons from organellar and nuclear genomes. *Nature Communication* 10: 1485. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-09454-w>
- Mishler, B. D. & S. P. Churchill. 1984. A cladistic approach to the phylogeny of "Bryophytes". *Brittonia* 36: 406-424.
- Mishler, B. D. 1986. A Hennigian approach to bryophyte phylogeny. *Journal of Bryology* 14: 71-81.
- Mishler, B. D. & S. P. Churchill. 1965. Transitions to a land flora: Phylogenetic relationships of the green algae and bryophytes. *Cladistics* 1: 305-328.
- Puttick, M. N., J. L. Morris, T. A. Williams, C. J. Cox, D. Edwards, P. Kenrick, S. Pressel, C. H. Wellman, H. Schneider, D. Pisani & P. C. J. Donoghue. 2018. The interrelationships of

- land plants and the nature of the ancestral embryophyte. *Current Biology* 28: 733–745. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.01.063>
- Morris J. L., M. N. Puttick, J. W. Clark, D. Edwards, P. Kenrick, S. Pressel, C. H. Wellman, Z. Yang, H. Schneider & P. C. J. Donoghue. 2018. The timescale of early land plant evolution. *PNAS* 115: 10. <https://doi.org/10.1073/pnas.1719588115>
- Qiu Y.-L., L. Li, B. Wang, Z. Chen, V. Knoop, M. Groth-Malonek, O. Dombrowska, J. Lee, L. Kent, J. Rest, G. F. Estabrook, T. A. Hendry, D. W. Taylor, C. M. Testa, M. Ambros, B. Crandal-Stotler, R. J. Duff, M. Stech, W. Frey, D. Quandt & C. C. Davis. 2006. The deepest divergences in land plants inferred from phylogenomic evidence. *PNAS* 103: 15511-15516. <https://doi.org/10.1073/pnas.0603335103>.
- Tomescu A. M. F., B. Bomfleur, A. C. Bippus & A. Savoretti. 2018. Why are bryophytes so rare in the fossil record? A spotlight on taphonomy and fossil preservation. *In* M. Krings, C. J. Harper, N. R. Cúneo & G. W. Rothwell. *Transformative Paleobotany*. Academic Press. Pp. 375-416. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-813012-4.00016-4>
- Villareal J. C. & K. S. Renzaglia. 2015. The hornworts: important advancements in early land plant evolution. *Journal of Bryology* 37: 157-170.

TAXONOMÍA

La Taxonomía, por definición, es el estudio de la clasificación de los organismos incluyendo los procedimientos y las reglas necesarias para ello. La clasificación es el ordenamiento de los organismos en categorías utilizando sus características distintivas; cada categoría recibe un nombre en latín o latinizado y se describe según las reglas del Código Internacional de Nomenclatura para algas, hongos y plantas, en el caso de las plantas. Aunque a primera vista la clasificación podría verse como un proceso sencillo, la diversidad de organismos y las relaciones entre ellos hacen que el ordenamiento sea un proceso complejo. Cuando para la clasificación se toman en cuenta las características morfológicas y las relaciones (filogenéticas, de parentesco, etc.) se habla de estudios de Sistemática. Sin embargo, si se aplican criterios genéticos y citológicos -principalmente- para describir, delimitar y explicar la diversidad de los organismos dentro de un marco evolutivo, entonces el estudio es de Biosistemática. Para nuestros propósitos, podemos usar los términos Taxonomía, Sistemática y Biosistemática indistintamente pues los estudios modernos generalmente incorporan varios criterios para su desarrollo. Los criterios para clasificar a las briofitas han cambiado con la información disponible; a través del tiempo han mejorado los métodos y técnicas de estudio y se han propuesto hipótesis de trabajo que han modificado a su vez los conceptos taxonómicos. Esta situación ha dado lugar a sistemas de clasificación como los que se muestran a continuación:

Bold (1967)

División HEPATOPHYTA

Clase 1. Hepatopsida

Clase 2. Anthocerotopsida

División BRYOPHYTA

Clase 1. Sphagnopsida

Clase 2. Andreaeopsida

Clase 3. Mnionopsida

Crum & Anderson (1981)

División BRYOPHYTA

Subdivisión 1. Hepaticae

Subdivisión 2. Anthocerotae

Subdivisión 3. Musci

Clase 1. Sphagnopsida

Clase 2. Andreaeopsida

Clase 3. Bryopsida

Crandall-Stotler, Stotler & Long (2008)

División MARCHANTIOPHYTA

Clase Haplomitriopsida

Clase Marchantiopsida

Clase Jungermanniopsida

Duff et al. (2007)

División ANTHOCEROTOPHYTA

Clase Leiosporoceratopsida

Clase Anthocerotopsida

Goffinet, Buck & Shaw (2008)

División BRYOPHYTA

Clase Takakiopsida

Clase Sphagnopsida

Clase Andreaeopsida

Clase Andreaebryopsida

Clase Oedipodiopsida

Clase Polytrichopsida

Clase Tetraphidopsida

Clase Bryopsida

En el pasado, una misma categoría recibía nombre, rango y definición diferentes según los autores de cada uno de los sistemas de clasificación; para algunos los antocerotes eran considerados como un orden y las hepáticas constituían una división propia o eran consideradas como Clase. En casos extremos, se asignaba rango de División a grupos de musgos con características peculiares como los integrantes de las familias Andreaeaceae, Archidiaceae, Polytrichaceae y Sphagnaceae. Para los propósitos de este libro se ha adoptado una clasificación en la que cada una de las tres clases tradicionales se reconocen a nivel de División, pero se debe advertir que la información reciente continuamente modifica la nomenclatura, el nivel taxonómico y las categorías de muchos grupos.

Además del número y características para definir a cada taxon, al paso del tiempo también se modificaron los conceptos de las categorías taxonómicas entre las briofitas. En el siglo XVIII el término "musgo" se aplicaba a musgos, hepáticas, líquenes, algas y licopodios, es decir, a todo aquello que no era claramente una fanerógama, helecho u hongo. Para los briólogos del siglo XIX la familia Lejeuneaceae de las hepáticas se consideraba dividida en dos grupos de géneros: los que tenían hojas ventrales divididas y los de hojas ventrales sin dividir. Actualmente la familia Lejeuneaceae se divide en tres subfamilias y los caracteres que las separan provienen tanto del esporofito como del gametofito. Por su diversidad, los géneros de esta familia llegaron a 100 aunque ahora se aceptan alrededor de 70.

La circunscripción de los taxa actuales no sólo ha sido producto del refinamiento en las técnicas de observación y manejo, sino también de la discusión de conceptos y filosofías de trabajo. A la vez que se han reconocido las diferencias fundamentales entre los grandes grupos, los briólogos y otros taxónomos han cuestionado la justificación científica de los conceptos de especie, género o de otras categorías de alto nivel. En la actualidad la taxonomía de las briofitas hace uso de datos citológicos, fenológicos, numéricos, químicos, genéticos y moleculares. De manera significativa, para la definición de los grupos se hace uso de criterios morfológicos, pero tomando otras fuentes de información como evidencias para reconocer taxones.

Para la mayoría de las briofitas no hay datos suficientes para evaluar grupos o unidades con base en varios criterios y, por razones prácticas, se prefiere distinguir como especie a grupos que están claramente diferenciados en forma. A pesar de lo anterior, con frecuencia la evaluación de categorías necesita un marco conceptual diferente, por ejemplo, el del concepto biológico de especie el cual establece que la especie es un conjunto de poblaciones naturales que son capaces de entrecruzarse y que están aisladas reproductivamente de otros grupos similares. Como puede apreciarse, este concepto se basa en el flujo genético como forma de diferenciación genética y de especiación y puede aplicarse a las briofitas sexuadas. El flujo genético en las briofitas puede ocurrir por dispersión de espermatozoides, esporas y yemas; en la mayoría de los musgos, el flujo por medio de espermatozoides es menor de 10 cm, pero en especies con perigonios en forma de copa (como en *Polytrichum* y *Pogonatum*) puede alcanzar hasta 150 cm porque las gotas de lluvia expulsan violentamente a los espermatozoides. Se desconoce la distancia a la que pueden viajar las esporas, pero algunas observaciones indican que el 97% de ellas sólo llega a 2 m del origen, el 1% alcanza los 15 m y una pequeña fracción es atrapada por el aire y se eleva. Salvo por esta última fracción, el flujo genético por medio de esporas es reducido en las briofitas. Aunque existe el potencial de dispersión a grandes distancias, incluyendo la dispersión transoceánica, entre las poblaciones disyuntas difícilmente hay flujo genético.

En ausencia de flujo genético, de acuerdo con el concepto biológico, las poblaciones, particularmente las disyuntas, no pueden considerarse como miembros de una misma unidad o especie. Entre las briofitas, si se aplica un criterio enteramente morfológico, la categoría de especie incluye a grupos de organismos con grandes diferencias genéticas que se traducen en diferencias fisiológicas y bioquímicas entre poblaciones. Como consecuencia de éstas y otras dificultades, el concepto biológico de especie tiene problemas de aplicación entre las briofitas

y ha encontrado fuerte oposición. Se ha dicho recientemente que este concepto ha generado y perpetuado confusiones, que a través de su uso se pueden llegar a reconocer taxa que no son monofiléticos y que aquellos grupos que poseen caracteres ancestrales compartidos pueden ser mono-, para- o polifiléticos. Los organismos que son capaces de entrecruzarse no siempre están emparentados genealógicamente y pertenecen a especies diferentes; bajo el concepto biológico, éstos podrían colocarse en una misma categoría.

Los que impugnan el concepto biológico de especie proponen como alternativa un concepto filogenético o cladista. Los métodos propuestos bajo este último concepto, en teoría, permiten agrupar y dar jerarquía a grupos monofiléticos y pretenden reflejar exactamente y sin ambigüedad la relación genealógica en diferentes niveles del sistema de clasificación. Como el concepto cladista está basado en relaciones genealógicas, puede aplicarse lo mismo a fósiles que a organismos actuales que posean reproducción sexual o asexual. El método cladista, sin embargo, no está libre de subjetividad, pero es por el momento el que puede apoyar el desarrollo de sistemas de clasificación más naturales. La mejor comprensión de la estructura molecular de los organismos ya ofrece alternativas taxonómicas y distingue, por ejemplo, especies crípticas cuando hay evidencias que apoyan las diferencias moleculares.

REFERENCIAS

- Anderson, L. E. 1974. Bryology 1947-1972. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 61: 56-85.
- Asakawa, Y., A. Ludwiczuk & F. Nagashima. 2012. Chemical Constituents of Bryophytes: Bio- and Chemical Diversity, Biological Activity and Chemosystematics. *In: Kinghorn, D. A., H. Falk & J. Kobayashi (Eds.), Progress in the Chemistry of Organic Natural Products*, vol. 95. Springer, Vienna, pp. 1-760.
- Bold, H. C. 1967. *Morphology of Plants*. Second ed. Harper & Row, Publ. New York. 541 pp.
- Buck, W. R. (Ed.). 1987. *Bryostephane Steereana: A collection of bryological papers presented to William Campbell Steere on the occasion of his 80th birthdate*. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 45: 1-778.
- Budke, J. M., E. C. Bernard, D. J. Gray, S. Huttunen, B. Piechulla & R. N. Trigiano. 2018. Introduction to the special issue on bryophytes. *Critical Reviews in Plant Sciences* 37 (2-3): 102-112.
- Clarke, C. G. S. & J. G. Duckett (Eds.). 1979. *Bryophyte Systematics*. Academic Press. London.

- Crandall-Stotler, B., R. E. Stotler & D. G. Long. 2008. Morphology and classification of the Marchantiophyta. Pp. 1-54 *in* Goffinet, B. & A. J. Shaw (eds.), *Bryophyte Biology*. Second edition. Cambridge University Press. Cambridge.
- Crum, H. A. & L. E. Anderson. 1981. *Mosses of eastern North America*. Columbia University Press. New York.
- Duff, R. J., J. C. Villarreal, D. C. Cargill & K. S. Renzaglia. 2007. Progress and challenges toward developing a phylogeny and classification of the hornworts. *The Bryologist* 110: 214-243.
- Geissler, P. & S. W. Greene (Eds.). 1982. *Bryophyte Taxonomy. Methods, practices and floristic exploration*. Beiheft Nova Hedwigia 71.
- Goffinet, B., W. R. Buck & A. J. Shaw. 2008. Morphology, anatomy, and classification of the Bryophyta. Pp. 55-138 *in* Goffinet, B. & A. J. Shaw (Eds.), *Bryophyte Biology*. Second edition. Cambridge University Press. Cambridge.
- Goffinet, B. & A. J. Shaw (Eds.). 2009. *Bryophyte biology*. Second edition. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 565 pp.
- Mishler, B. D. & M. J. Donoghue. 1982. Species concepts: A case for pluralism. *Systematic Zoology* 31: 491-503.
- Mishler, B. D. 1985. The morphological, developmental, and phylogenetic basis of species concepts in bryophytes. *The Bryologist* 88: 207-214.
- Newton, A. E. & R. S. Tangney. (Eds). 2007. *Pleurocarpous mosses: systematics and evolution*. Systematics Association Special Volume Series No. 71. CRC Press. Florida, USA. 434 pp.
- Steere, W. C. 1947. A consideration of the concept of genus in Musci. *The Bryologist* 50: 247-258.
- Suire, C. & Y. Asakawa. 1981. Chimie et chimiotaxonomie des bryophytes: resultats essentiels et perspectives. *Advances in Bryology* 1: 167-231.

IMPORTANCIA ECONÓMICA

Tradicionalmente las briofitas se han considerado como plantas de escaso valor económico. Las investigaciones recientes, sin embargo, han mostrado que su valor potencial es muy grande si se realizan trabajos científicos complementarios. Se les puede aprovechar como indicadores de contaminación del suelo, del agua, del aire y como indicadores de metales pesados; con la identificación y cuantificación de sus compuestos químicos biológicamente activos se pueden considerar como plantas de interés ecológico y médico. Además, se han tomado como modelos para entender el funcionamiento y aprovechamiento de las plantas.

En México el uso amplio de briofitas está casi restringido a la época navideña como parte de una tradición que parece haberse originado alrededor de 1840. Para recordar el nacimiento de Jesús se preparan representaciones o “nacimientos” en los que los musgos simulan el césped en el paisaje bíblico. En esa época se expenden grandes volúmenes de musgos que incluyen especies de *Campylopus*, *Hypnum*, *Leptodontium*, *Polytrichum* y *Thuidium* que se venden en los mercados citadinos. En general hay personas (recolectores) que se dedican a extraer el musgo de los bosques y formar pacas. En 1996 se extrajeron más de 50 toneladas de un bosque (Michoacán) con una ganancia hasta de 5 mil pesos mexicanos. Entre las especies que se encontraron en las pacas había *Hypnum amabile*, *Thuidium delicatulum* var. *delicatulum*, *Bryum procerum* y *Mironia ehrenbergiana*. Sin embargo, la demanda y la ganancia económica han ido aumentando conforme pasa el tiempo; en el año 2013, las pacas se vendían por 20-40 pesos y la ganancia por camión equivalía a 9 mil pesos, con aproximadamente 450 pacas. Los recolectores venden las pacas de musgo principalmente en la Central de Abastos de la Ciudad de México y de ahí se distribuyen a distintos sitios. La venta se efectúa en los mercados de abastecimiento básico, pero se han encontrado también en tiendas de autoservicio a precios más elevados. La venta de musgos como *Campylopus* sp., *Dendropogonella rufescens*, *Dicranum* sp., *Hypnum* sp. y *Leptodontium* sp. en el estado de Oaxaca, es una muestra más de su aprovechamiento durante la temporada navideña. En otros países de Latinoamérica como Panamá se han registrado *Thuidium delicatulum*, *Breutelia tomentosa*, *Hypnum* sp., *Leptodontium* sp., *Rhacocarpus purpurascens*, *Sematophyllum cuspidiferum* y especies de hepáticas como *Frullania* y *Lepidozia*, como parte de los nacimientos. Sin embargo, países como Colombia, Ecuador y Venezuela prohíben el uso del musgo.

Los musgos también se usan en terrarios y en “bonsái” para mantener la humedad del suelo y complementar el arreglo. Algunos vendedores colocan cojines de *Campylopus* sp., principalmente en la base de los pequeños árboles. En esta práctica se recomiendan especies pequeñas de musgos acrocárpicos como *Ceratodon purpureus*, *Funaria hygrometrica* y *Weissia controversa* que toleran los fertilizantes.

Recientemente, los medios electrónicos anunciaron una técnica japonesa llamada “Kokedama” mediante la cual se siembran plantas ornamentales sobre una bola de musgo. La técnica consiste en preparar una mezcla de arcilla con otros materiales en los que se coloca una planta ornamental pequeña, sin maceta. El suelo se rodea de musgo y se ata con una cuerda suave; el arreglo puede colgarse en interiores regando periódicamente. Las tiendas que promueven la manufactura de kokedamas recomiendan sustituir el musgo por fibra de coco para no causar daños ambientales, pero en principio sugieren el uso de turba (*Sphagnum*) como parte de la mezcla de suelo.

Entre las especies mexicanas sobresale *Dendropogonella rufescens* por ser un musgo que ejemplifica la importancia de una especie por su significado cultural y usos prácticos y religiosos. En una comunidad zapoteca de Oaxaca se ha empleado en construcción (techos, camastros y tumbas), en la manufactura de lechos, almohadas y gorros, y en decoración. Actualmente se utiliza como ornamental y en eventos religiosos y políticos.

Las briofitas son consideradas como bioindicadores de ciertas condiciones ambientales. En la Ciudad de México se han realizado evaluaciones preliminares de la contaminación de la atmósfera utilizando musgos epifitos como indicadores pues estas plantas son muy sensibles a ciertos contaminantes como el bióxido de azufre, ozono y fluoruros volátiles que causan graves daños a plantas y animales; en las briofitas afectan su crecimiento y reproducción y por esa respuesta sirven para diagnosticar niveles tóxicos en el ambiente. En el área urbana de la Ciudad de México es difícil hacer evaluaciones periódicas comparativas pues los árboles y arbustos continuamente son perturbados por personas o por la jardinería y otros servicios ciudadanos. En la ciudad de Toluca se ha evaluado la riqueza de especies de musgos; ahí se ha concluido que su número disminuye entre más alta es la contaminación en una zona, aunque especies como *Bryum argenteum*, *Leskea angustata*, *Syntrichia pagorum* y *S. fragilis* crecen de manera constante hasta en los sitios con mayor contaminación. Los análisis muestran que la deposición de metales pesados representa un riesgo para la salud de las poblaciones humanas en el Valle de Toluca y que musgos como *Fabronia ciliaris* y *L. angustata* sirven para indicar los niveles de esos elementos en el ambiente. Es probable que mucho del valor de las briofitas como bioindicadores se debe a su absorción y almacén de contaminantes; a largo plazo pueden ser analizadas aún después de muertas.

Debido a que los gametofitos carecen de cutícula o ésta es muy delgada y obtienen sus nutrimentos en solución a través de todo el cuerpo, su análisis químico es fácil y se pueden aprovechar como indicadores de depósitos minerales. Las briofitas absorben muchos de los elementos que se encuentran en alta concentración en el substrato; su análisis químico para la detección de dichos elementos es más confiable que el análisis del substrato.

La habilidad para captar metales pesados es una característica de *Marchantia polymorpha* que acumula plomo mientras que *Bryum argenteum* y *Dicranella heteroloma* toleran altos niveles de cadmio, cobre y zinc; *Hypnum cupressiforme* acumula metales pesados. Investigadores de la Facultad de Estudios Superiores de la Unidad Zaragoza de la UNAM actualmente realizan estudios sobre el papel de los musgos en una zona minera de Guerrero.

Algunas creencias antiguas relacionaban la forma de las plantas con sus propiedades curativas. Por ejemplo, como la superficie del talo de *Marchantia polymorpha* tiene un aspecto similar a la sección transversal del hígado, se la recomendaba en el tratamiento de las enfermedades hepáticas; la caliptra pilosa de *Polytrichum commune* indicaba que un aceite extraído de este musgo era útil contra la caída del cabello. En China alrededor de 40 especies de briofitas se consideran como medicinales. Entre ellas, ciertas hepáticas como *Conocephalum conicum* y *M. polymorpha* mezcladas con aceites vegetales sirven como ungüento para tratar eczemas, cortaduras, picaduras y quemaduras; una cocción de *C. conicum* se usa contra cálculos biliares. Se dice que *Rhodobryum roseum* es útil en el tratamiento de enfermedades cardiovasculares y de postración nerviosa; *Polytrichum commune* es febrífugo, diurético y hemostático; *Bryohaplocladium microphyllum* se utiliza para tratar amigdalitis, bronquitis, timpanitis y cistitis. Aunque algunas de estas especies se han evaluado experimental y clínicamente con éxito en China, sus principios activos no han sido aislados.

El conocimiento de la composición química de las briofitas es indispensable para dictaminar sobre su uso en ciencia básica y aplicada. El aislamiento y determinación de la estructura química de muestras de tamaño pequeño ya han detectado terpenoides y compuestos aromáticos en las briofitas y mostrado que los oleocuerpos de las hepáticas están compuestos por sesquiterpenos.

La identificación de compuestos químicos de briofitas, especialmente los que pudieran tener actividad anticancerígena, son buscados con ahínco por algunos grupos de trabajo. En el Instituto Nacional del Cáncer de Estados Unidos de América, hace algunos años se investigaron 184 musgos, 23 hepáticas y un antocerote para determinar su citotoxicidad y actividad antitumoral. Las familias de musgos con mayor actividad fueron Thuidiaceae, Polytrichaceae, Mniaceae y Neckeraceae. En las hepáticas el nivel de actividad es inferior; sólo dos especies mostraron actividad significativa. El antocerote no mostró actividad antitumoral. Otros estudios han confirmado la presencia de sustancias con propiedades anticancerígenas en briofitas. En hepáticas, del género *Diplophyllum* se ha aislado un compuesto denominado "Diplophyllin" que es muy efectivo para tratar el carcinoma epidermoide humano. Otras hepáticas contienen sustancias picantes con propiedades anticancerígenas como el "Tulipinolide"; ciertas sustancias alergénicas identificadas en especies de *Frullania* que producen dermatitis por contacto, también mostraron actividad antileucémica contra carcinoma de ratón.

Por otra parte, también se han detectado otras sustancias con propiedades útiles. El ácido lunulárico, aislado y sintetizado a partir de *Lunularia cruciata*, tiene actividad antifúngica pues inhibe la germinación de esporas, además de actividad antialérgica mayor que la de Tranilast, un medicamento contra el asma administrado por vía oral desarrollado en Japón. Este ácido se encuentra en la mayoría de las Jungermanniales, Marchantiales y Metzgeriales, pero no en los musgos.

El compuesto Marchantin A tiene actividad citotóxica contra la línea celular de leucemia P388, actividad antibacteriana contra varias bacterias (e.g., *Alcaligenes faecalis*, *Bacillus cereus*, *Escherichia coli*, *Pseudomonas aeruginosa*, *Salmonella typhimurium* y *Staphylococcus aureus*), así como actividad antifúngica contra *Alternaria kikuchiana*, *Candida albicans*, *Cryptococcus neoformans*, *Penicillium chrysogenum*, entre otros.

Los extractos de *Marchantia polymorpha* y *Porella platyphylla* inhiben el crecimiento de bacterias Gram + mientras que antibióticos de los musgos *Anomodon rostratus*, *Plagiomnium cuspidatum* y *Orthotrichum rupestre* son efectivos contra las bacterias *Staphylococcus aureus*, *Salmonella paratyphi* y otras. Los extractos más activos son los de los géneros *Atrichum*, *Dicranum*, *Mnium*, *Polytrichum* y *Sphagnum*; las sustancias activas son probablemente compuestos polifenólicos, pero su estructura química aún no se ha establecido. Es importante mencionar que, con base en lo observado, la actividad antibiótica es mayor en las hepáticas que en musgos y antocerotes.

Algunas briofitas son causantes de ciertos padecimientos. Los trabajadores de aserraderos que están en contacto continuo con plantas de *Frullania* pueden desarrollar dermatitis ocasionadas por lactonas sesquiterpénicas. Estos compuestos también están presentes en

hepáticas de los géneros *Conocephalum*, *Marchantia*, *Metzgeria* y *Radula*. Entre los musgos, algunos de los géneros *Mnium*, *Polytrichum* y *Sphagnum* ocasionan dermatitis por contacto; los oleocuerpos complejos de las hepáticas contienen sustancias con sabor picante que pueden inducir la formación de tumores al ser untados en la piel de animales de laboratorio.

Con frecuencia las mismas características de las briofitas por las que son útiles, en otras circunstancias se tornan perjudiciales, por ejemplo, muchos musgos que forman carpetas pueden asfixiar a las semillas y retardan la regeneración de la vegetación. *Marchantia polymorpha* con frecuencia invade invernaderos y casas de sombra y se considera como una maleza en los viveros y es combatida químicamente. *Bryum argenteum* también es combatido mediante productos químicos en los campos de golf pues su crecimiento puede impedir el desarrollo del césped.

Entre las briofitas, *Sphagnum* es el que tiene un mayor número de usos. Por sus propiedades antisépticas y su gran poder de absorción y por formar parte de la turba, se ha utilizado como medio para germinar semillas, como aditivo para proteger al suelo de los cambios bruscos de temperatura, como material de empaque, para rellenar cojines y colchones, para obturar los resquicios de la madera y como material aislante. En medicina se le ha usado para preparar vendajes quirúrgicos porque absorbe y retiene mejor los líquidos que el algodón, reduciendo así los cambios de vendajes, distribuye los líquidos más uniformemente y hace a los vendajes más frescos, más suaves y menos irritantes que los de algodón; además, los vendajes se elaboran más rápidamente y a menor costo. El Sphagnol, un destilado de alquitrán de turba, es útil en el tratamiento de algunas enfermedades de la piel y auxiliar en picaduras de insectos.

En el norte de Europa, la turba se utiliza como combustible; en la antigua Unión Soviética e Irlanda se quemaba para generar electricidad. También es apropiada para la producción de gas sintético natural, gasolina y -en condiciones mojadas- se puede producir aceite por un proceso de licuefacción. Sin embargo, el uso mayor de la turba es como combustible, para producción de calor o electricidad. Otros usos incluyen la fabricación de papel y cartón; para materiales de construcción la turba se usa para producir concreto ("peatcrete") y madera de turba ("peatwood"). La turba también se utiliza en la elaboración del whisky escocés. Los brotes de cebada germinada se colocan sobre tamices en hornos con fuego de turba y carbón; el humo picante de la turba penetra a la malta y el aroma persiste a través de la destilación.

Por su tamaño y crecimiento lento el uso continuo o la explotación a largo plazo no es factible en la mayoría de las briofitas. Ellas proporcionan servicios ecológicos importantes en la economía del agua y en ciclos biogeoquímicos y su cosecha causa daños graves a bosques y otras comunidades vegetales. Sin embargo, la investigación actual indica que pueden utilizarse con otros propósitos. Por su tolerancia a la desecación se ha sugerido a ciertas especies de musgos como *Physcomitriella patens* y *Pseudocrossidium replicatum* como fuente de genes de resistencia para plantas de interés comercial. El desarrollo de productos biofarmacéuticos utilizando *Physcomitriella patens* y otros musgos es ahora un procedimiento que ofrece muchas perspectivas de aplicación en medicina y para la dieta humana. Se han desarrollado proteínas que han superado la fase 1 de ensayos clínicos para

producir un cosmético (MossCellTec™ No. 1) y un aromatizante natural lanzado en 2019. Entre las ventajas de usar musgos como plataforma para la producción de proteínas se cuentan su cultivo en el laboratorio, en tiempo corto y a bajo costo.

REFERENCIAS

- Anastacio M., N. D., S. Franco-Maass, E. Valtierra P. & G. Nava B. 2017. El proceso de extracción y comercialización del musgo (*Thuidium delicatulum*) en el Estado de México. *CIENCIA ergo-sum* 24(1): 44-53.
- Ando, H. & A. Matsuo. 1984. *Applied Bryology*. *Advances in Bryology* 2: 133-224.
- Asakawa, Y. 1981. Biologically active substances obtained from bryophytes. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 50: 123-142.
- Ávila-Pérez, P., H. B. Ortiz-Oliveros, G. Zarazúa-Ortega, S. Tejeda-Vega, A. Villalva & R. Sánchez-Muñoz. 2019. Determining of risk areas due to exposure to heavy metals in the Toluca Valley using epiphytic mosses as a biomonitor. *Journal of Environmental Management* 241: 138-148. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2019.04.018>
- Chandra, S., D. Chandra, A. Barh, Pankaj, R. Kumar Pandey & I. Ptakash Sharma. 2017. Bryophytes: Hoard of remedies, an ethno-medicinal review. *Journal of Traditional and Complementary Medicine* 7: 94-98. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jtcme.2016.01.007>
- Decker, E. L. & R. Reski. 2020. Mosses in biotechnology. *Current Opinion in Biotechnology* 61: 21-27.
- Glime, J. M. 2007. Economic and ethnic uses of bryophytes. In *Flora of North America* 27: 14-41.
- Gómez-P., M. & Z. Ortega V. 2019. El musgo: La piel del bosque. *Saber más* 45: 32-35. <https://www.sabermas.umich.mx/archivo/articulos/389-numero-45/726-el-musgo-la-piel-del-bosque>. (Consultado, abril 2020).
- Gómez-Peralta, M. & J. H. D. Wolf. 2001. Commercial bryophyte harvesting in the Monarch Butterfly Reserve, Sierra Chincua, Michoacan, Mexico. *The Bryologist* 104: 517-521.
- Gregorio, J., A. Arroyo B. & M. A. Villalobos. 2016. Los musgos como fábricas biológicas para la producción de proteínas terapéuticas para humanos. *Frontera Biotecnológica* 5: 9-16.
- Huneck, S. 1983. Chemistry and biochemistry of bryophytes. In Schuster, R. M. (Ed.), "New Manual of Bryology". Hattori Botanical Laboratory. Nichinan. 1: 1-116.
- Lara, F., E. San Miguel & V. Mazimpaka. 2006. Mosses and other plants used in nativity sets: a sampling study in northern Spain. *Journal of Bryology* 28: 374-381.

- Lewis, M. 1988. Human uses of bryophytes. 11. Use of bryophytes as decorations for nativity scenes in La Paz, Bolivia. *Bryological Times* 46: 8-9.
- Rees, J. H. 1976. The Oaxaca Christmas plant market. *Journal of the Bromeliad Society* 26: 223-232.
- Sabovljević, M. S., A. D. Sabovljević, N. K. K. Ikram, A. Peramuna, H. Bae & H. T. Simonsen. 2016. Bryophytes – an emerging source for herbal remedies and chemical production. *Plant Genetic Resources: Characterization and Utilization* 14(4): 314–327. DOI: [10.1017/S1479262116000320](https://doi.org/10.1017/S1479262116000320)
- Thieret, J. W. 1956. Bryophytes as economic plants. *Economic Botany* 10: 75-91.
- Zepeda-Gómez, C., P. Ávila-Pérez, U. S. Díaz-García, Y. Alanís-Martínez, G. Zarazúa-Ortega & A. Amaya-Chávez, A. 2014. Diversidad de musgos epífitos de la Zona Metropolitana del Valle de Toluca, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: 108-124. DOI: [10.7550/rmb.31834](https://doi.org/10.7550/rmb.31834)
- Zarazúa-Ortega, G., J. Poblano-Bata, S. Tejeda-Vega, P. Ávila-Pérez, C. Zepeda-Gómez, H. Ortiz-Oliveros & G. Macedo-Miranda. 2013. Assessment of Spatial Variability of Heavy Metals in Metropolitan Zone of Toluca Valley, Mexico, Using the Biomonitoring Technique in Mosses and TXRF Analysis. *The Scientific World Journal* 2013(4): 426492. DOI: [10.1155/2013/426492](https://doi.org/10.1155/2013/426492)

TÉCNICAS DE RECOLECCIÓN, PRESERVACIÓN Y MANEJO DE BRIOFITAS

El conocimiento ecológico de las briofitas y el de otras plantas deriva en primer término de su observación en la naturaleza. Si bien ésta es una forma directa de obtener información sobre las plantas, con frecuencia es poco práctica porque un solo individuo difícilmente puede aportar todos los datos sobre la distribución, comportamiento reproductivo o las características del ambiente de las plantas. Es más razonable reunir en un solo sitio esa información para que sirva como instrumento de investigación en otras disciplinas. Los acervos de colecciones de plantas o herbarios son recursos vitales para el conocimiento de los recursos naturales. Su valor radica en el número de ejemplares incorporados, en su

representatividad por regiones, en la calidad y estado de conservación de las muestras y en los datos de campo que se anexan a cada ejemplar. Los herbarios de briofitas son fuentes de información muy importantes. En México estos herbarios son comparativamente pequeños y de reciente formación; el más grande es el del Herbario Nacional del Instituto de Biología, U.N.A.M., que cuenta con alrededor de 52,000 ejemplares. Le siguen en importancia el de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, I.P.N., con 6,000 y el del Instituto de Ecología de Xalapa, Ver., con 3,000 ejemplares. A pesar de su pequeño tamaño, nuestros herbarios contienen información valiosa que ha servido de base para la preparación de trabajos nacionales y extranjeros. Su utilidad puede aumentar con el incremento en el número y calidad de los ejemplares que se incorporen en los trabajos sucesivos. Por su importancia para mejorar los acervos y en consecuencia la calidad de la investigación que se produce a partir de ellos, los recolectores deben conocer las técnicas adecuadas para la recolección y procesamiento. Los encargados de las colecciones (curadores), por su parte, deberán incorporar los ejemplares según un orden establecido después de la identificación por un especialista. Las técnicas de recolección y procesamiento son sencillas, pero deben ser seguidas para obtener buenos resultados. En los párrafos que siguen se presentan indicaciones generales para recolectar y procesar ejemplares de briofitas. Se sugieren los datos que deben llevar las muestras terminadas y su forma de incorporación al herbario, según métodos convencionales. El procedimiento para la identificación de las muestras se indica en una sección posterior.

RECOLECCIÓN

La recolección de material de estudio debe planearse con cuidado identificando el propósito de la visita, especialmente si los ejemplares serán parte de un proyecto de investigación; en este caso se recomienda establecer una hipótesis de trabajo y objetivos concretos. Para un estudio florístico general o preliminar de cualquier área es importante determinar el itinerario utilizando un mapa de la región. El colector debe contar con antecedentes bibliográficos sobre el área, particularmente para la primera visita; se sugiere recopilar datos de vegetación, climáticos o geológicos que den una imagen de la diversidad de ambientes locales. También deberá estar familiarizado con algunas características ecológicas de las briofitas como microhábitat y estacionalidad. Muchas briofitas viven en substratos específicos y las de vida efímera pueden formar esporofitos en épocas determinadas. Por último, el colector debe revisar su equipo de trabajo para asegurarse que no olvida alguno de los siguientes objetos que son básicos para la recolección de briofitas:

- Lupa de 10X ó 20X
- Sobres o bolsas de recolección
- Cuaderno de notas
- Lápiz o pluma indeleble
- Navaja o cuchillo
- Altímetro

- Mapa
- GPS
- Saco, bolsa o morral
- Equipo fotográfico

Cada muestra debe desprenderse con la navaja o cuchillo cuando la planta esté fuertemente adherida al substrato; con frecuencia basta tomarla con la mano para retirarla del lugar donde crece. Cuando sea posible debe tomarse una muestra generosa, pero cuidando de no eliminar por completo la población; si se deja un fragmento éste puede acelerar la regeneración. La muestra se coloca en sobres numerados en el que se anotan datos del substrato, iluminación y la humedad. La figura 14 muestra la forma impresa que utilizan los autores en sus trabajos de campo; en ella se cancelan y registran los datos pertinentes para cada ejemplar. A falta de estos sobres, el colector puede preparar algunos con periódico o adquirir sobres o bolsas pequeñas de papel. Un sobre con los datos de la figura 14 se obtiene de una hoja tamaño carta (21.5 x 28 cm o un poco más grande) de papel grueso y absorbente. No se recomienda el papel con acabado lustroso o muy delgado porque las muestras húmedas lo reblandecen; también son indeseables las bolsas de polietileno pues además de su costo, no permiten el secado de los ejemplares y usualmente no son biodegradables. Algunos colectores las recomiendan para obtener muestras en ambientes acuáticos o para zonas de alta precipitación. De cualquier forma, las plantas colocadas en estas bolsas deben transferirse a los sobres convencionales en breve pues después de un par de días sin ventilación los hongos pueden crecer y alterar las muestras.

COLECTOR:	No. _____
MTS. s.n.m.	
LUZ: Soleado, expuesto, sombreado.	
AGUA: Seco, húmedo, mojado, sumergido.	
TOPOG: Montaña, cerro, ladera, valle, río, arroyo, ciénaga, estanque.	
VEG. DOM: Bosque. PI. caducifolias, xerófitas; campo de cultivo.	
SUBSTRATO	
Suelo: Arena, suelo, barro, humus, cubriendo rocas.	
Roca: Declive, grieta, pared, rocas bajas o grava.	
	Nombre _____
Planta: tronco, rama, raíz, hoja, tocón, tronco sin corteza, en descomposición, ramas u otras partes caídas.	
F. Biol.: Árbol, arbusto, hierba, liana.	
	Nombre _____

Figura 14. Datos impresos para un sobre de recolección.

Los gametofitos pueden carecer de esporofitos u otras estructuras. No obstante, dependiendo de la naturaleza de la investigación, el colector no debe desechar muestras estériles o sin esporofito ya que muchas de ellas son susceptibles de identificación aún en estado vegetativo. En el campo, el colector puede identificar los posibles microhábitats de las briofitas de manera que su colección contenga muestras de todos los ambientes de la localidad. Las rocas, el suelo y los árboles o arbustos son substratos comunes, pero el colector pronto se convencerá de que cada uno de ellos carece de condiciones uniformes. La comunidad de briofitas de la parte alta de una roca puede ser distinta de las que habitan en los cantos, fisuras, huecos o en la base de la misma roca; las briofitas de un tronco en un bosque necesitan de mayor humedad y menor intensidad luminosa que las que habitan sobre las ramas; por lo mismo, las especies de troncos y ramas generalmente son distintas. Una situación similar puede esperarse en diferentes especies de árboles o en una cañada, en una ladera con respecto a un arroyo, etc. Todos estos ambientes deben ser explorados antes de acudir a otra localidad. La recolección puede causar daños ecológicos innecesarios; por ello, es importante retirar solamente las muestras que se usarán en la investigación y como respaldo en el herbario, en particular las de especies de pequeño tamaño o poco frecuentes.

Los sobres conteniendo las muestras se colocan en el saco o bolsa para transportarlos al laboratorio. Los ejemplares de musgos pueden recibir un tratamiento de secado ligero, al aire o en secadora. Se recomienda que las hepáticas taloides y los antocerotes se presen suavemente como plantas vasculares, manteniendo los sobres entre cartón corrugado y secante, cambiando este último periódicamente.

Antes de visitar otro sitio, en el cuaderno de notas se registran los números recolectados, localidad exacta, elevación, tipo de vegetación local y cualquier otra información sobre el área. Los datos de la localidad pueden anotarse tomando el kilometraje del vehículo a partir de la población más cercana y complementándola, en el laboratorio, con coordenadas geográficas. Sin embargo, actualmente se prefieren las lecturas en un geoposicionador (GPS) porque son más confiables y permiten visitar los mismos sitios en otras ocasiones.

El número de colecta constituye un identificador importante para cada ejemplar que ingrese a una colección de herbario. De manera ideal la numeración de cada muestra obtenida en el campo debe recibir un número único al recolectarse, sin esperar a llegar al laboratorio. Algunos briólogos usan nomenclaturas complejas, pero se recomienda la numeración continua a lo largo de la vida del colector. El nombre del colector asociado al número de colecta constituye una referencia inequívoca de cada muestra con la que se puede seguir su destino y uso en trabajos científicos. En sentido histórico, un conjunto de muestras numeradas bajo el procedimiento descrito puede ser útil para detectar cambios en la flora de una región o para seguir las rutas del colector.

Con frecuencia las muestras de briofitas contienen individuos de varias especies. Es impráctico separar las briofitas en el campo pues muchas tienden a crecer entremezcladas. En el laboratorio se pueden separar bajo el microscopio asignando el mismo número a cada componente de la mezcla seguido de un sufijo. La numeración *a posteriori* de juegos de muestras provenientes de diferentes localidades genera confusión y propicia errores o la mezcla de datos.

PRESERVACIÓN Y MANEJO

Los ejemplares recolectados pueden recibir un tratamiento de secado ligero. Con excepción de las hepáticas taloides, el prensado deforma los tallos y altera la posición de las hojas o la forma de las cápsulas. Las temperaturas altas o el secado prolongado causan fragmentación indeseable de las plantas.

Ya seco el material, el sobre de recolección se substituye por uno blanco que lleve una etiqueta con todos los datos de campo, según se muestra en la figura 15 después de la determinación de su identidad taxonómica.

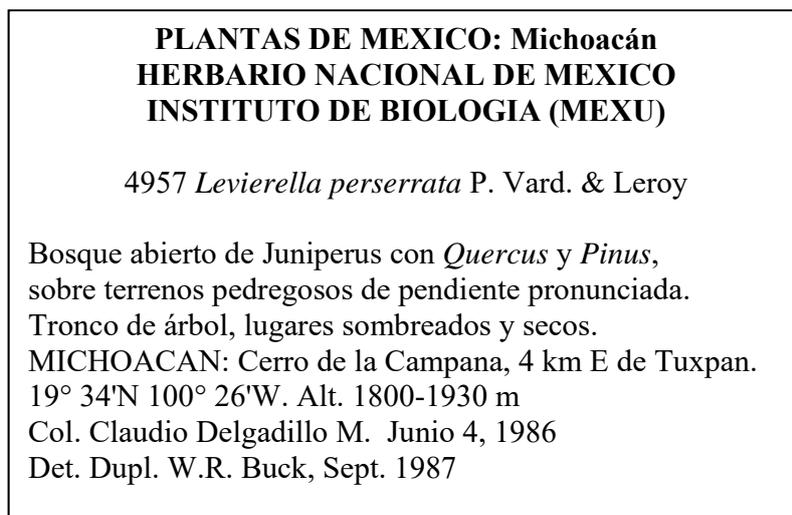


Figura 15. Etiqueta final para un ejemplar de herbario.

Para hacer un sobre blanco de herbario se utiliza una hoja de papel tamaño carta con alto contenido de algodón; el primer doblez transversal se hace a unos 9.5 cm de la orilla. El extremo opuesto se dobla sobre el primero y los extremos libres se doblan hacia atrás a unos 4 cm del borde. El sobre resultante mide 14 x 9.5 cm, aproximadamente.

El material seco que se coloca en el sobre de herbario no debe llevar porciones excesivas de sustrato. Los ejemplares muy voluminosos son indeseables porque hacen que los dobleces de los extremos del sobre se abran fácilmente y que éste se deteriore con rapidez. En algunos casos en el sustrato se encuentran estructuras asexuales de reproducción o las plantas masculinas están unidas por estolones subterráneos. Por ello se debe retener una capa delgada de sustrato en contacto con la base de los tallos. La misma recomendación aplica a los duplicados.

Cuando el ejemplar consta de plantas pequeñas o cuando existen partes sueltas en la muestra (caliptras, cápsulas, etc.) conviene colocarlas en sobres más pequeños dentro del sobre de herbario. El sobre más pequeño puede identificarse con el nombre del colector y su número de colecta.

Los duplicados representan una forma de poner al alcance de otros nuestra información y de protegerla contra las eventualidades que pudieran ocurrir en el propio herbario. Por ello, todos los duplicados deben ser preparados con la misma calidad y esmero; éstos, sin embargo, no deben colocarse en un sobre de herbario sino en sobres o bolsas provisionales pues la calidad, tamaño y arreglo de los sobres varían de un herbario a otro. Los sobres provisionales se desechan al transferir las muestras a los sobres definitivos. El intercambio de ejemplares con otros herbarios es una costumbre generalizada que ha servido para enriquecer nuestro conocimiento de las plantas.

Los ejemplares preparados y terminados según el procedimiento anterior están listos para ser incorporados al herbario. Existen diferentes formas de incorporación; en orden alfabético o filogenético; en muebles de madera o de metal; montados en cartulinas o arreglados individualmente. En nuestra opinión, para archivar y preservar los ejemplares, la incorporación más sencilla y práctica, con economía de espacio y a costos comparativamente bajos es la que utiliza un arreglo alfabético por géneros y especies, en archiveros metálicos. Las muestras así depositadas se manejan individualmente.

Si existen facilidades para ello se recomienda el uso de métodos electrónicos para producir las etiquetas y para la captura, manejo y recuperación de información a partir de los ejemplares de herbario. El auxilio profesional para la formación de una base de datos que guarde y permita el acceso en línea a otros, también es deseable. Dada la naturaleza de este manual, estos procedimientos no se describen aquí.

MUESTREO DE BRIOFITAS

Las briofitas desempeñan papeles importantes en los ecosistemas; crecen en ambientes húmedos o secos y los servicios ambientales que ofrecen frecuentemente están vinculados con el bienestar humano. La prevención de la erosión del suelo, su papel en el flujo de nutrientes, en la regulación de la humedad ambiental, su respuesta a cambios ambientales y su sensibilidad a perturbaciones son aspectos que con frecuencia requieren diferentes formas

de evaluación. El análisis de sus comunidades, por ejemplo, representa un reto debido a su tamaño pequeño, variedad de formas de crecimiento y su capacidad para ocupar nichos ecológicos inaccesibles para otras plantas. A veces es necesario desarrollar y aplicar métodos de muestreo sistemáticos que permitan la inclusión de las briofitas en planes de manejo y conservación en una amplia variedad de ambientes.

Para el muestreo de briofitas se puede acudir a métodos utilizados en el estudio de la flora vascular tomando en cuenta aspectos espaciales del hábitat relacionados con la escala de estudio. Primero, el hábitat de interés, definido por características fisonómicas como el tipo de vegetación, o por características fisiográficas, que puede incluir arroyos, cuevas o acantilados. Segundo, y a menor escala, la heterogeneidad de microhábitats o substratos característicos de un hábitat, como tipos de suelo, rocas, arbustos y árboles. Estos microhábitats determinan los nichos ecológicos que pueden ser ocupados por las briofitas. Ese patrón espacial entre el hábitat, sus microhábitats y la diversidad de briofitas se puede evaluar mediante un método de muestreo acorde a los objetivos de investigación y que buscan comprender la diversidad y estructura de la comunidad.

Muestreo por línea-intercepto

El muestreo por línea-intercepto (MLI) es un método poco utilizado para briofitas. Consiste en trazar líneas equidistantes de determinada longitud (usualmente de algunos metros) colectando todas las especies que las intercepten. La cobertura de las especies interceptadas puede ser registrada en centímetros cuadrados. De esta forma se obtienen datos sobre la riqueza, abundancia y frecuencia de las especies. Es un método rápido para documentar la diversidad de briofitas. Sin embargo, como únicamente son muestreadas las especies interceptadas, existen altas probabilidades de ignorar especies que crecen en partes específicas de un sustrato que quede fuera de una línea.

Muestreo florístico del hábitat

Un método muy utilizado y adecuado para cuantificar la diversidad de briofitas es el muestreo florístico del hábitat (MFH). Este consiste en utilizar los microhábitats como unidades de muestreo en el mesohábitat. Sin establecer parcelas, se explora exhaustivamente hasta que no se encuentren nuevas especies. Esto puede complementarse con recorridos aleatorios en un área de interés. Por ejemplo, se podría colectar en un bosque de *Abies* o de pino-encino (mesohábitat dominante) con un área de 10 km², considerando arroyos y zonas rocosas (mesohábitat restringido) y explorando todos los microhábitats para incluir la mayor diversidad de briofitas. Este método tiene ventajas importantes en manejo y conservación ya que al explorar mesohábitats restringidos y sus microhábitats, se pueden documentar ciertas especies con requerimientos ecológicos específicos como, por ejemplo, especies raras. Así se puede incrementar el valor ecológico de ciertos ambientes que de otra forma podrían ser considerados como no importantes. Una desventaja del MFH es que no se evalúa la

abundancia de las especies por lo que no se recomienda en estudios del efecto de gradientes ambientales sobre las poblaciones de briofitas.

Muestreo por Parcelas

El Muestreo por Parcelas (MP) es un método útil para entender la ecología de las briofitas; consiste en establecer un número determinado de parcelas de tamaño (e.g., 16, 25, 50 o 100 m²), forma (cuadrada, rectangular o circular) y disposición (al azar o sistemática) de acuerdo con los objetivos de estudio. No existe una medida estándar para el tamaño de las parcelas, pero la forma más conveniente de determinarlo es mediante curvas especie-área; se identifica un tamaño óptimo con base en la relación entre diferentes tamaños de área en el hábitat de interés y el número de especies en esas áreas. Para establecer la forma de la parcela se puede considerar la naturaleza del hábitat, por ejemplo, el muestreo de una franja forestal talada necesitará parcelas rectangulares cuya geometría permita incluir la vegetación sin ir más allá de los límites de distribución. En cambio, para el muestreo en un bosque con un área amplia y homogénea es conveniente delimitar parcelas circulares o cuadradas que son de fácil establecimiento en campo. Una vez establecidos el tamaño y forma, el muestreo se realiza como en un MFH, es decir, revisando microhábitats como unidades de muestreo dentro cada parcela. En este momento se pueden integrar otros criterios de muestreo, especialmente a nivel de microhábitat, que harán que el estudio de la comunidad de briofitas sea más profundo.

El MP permite un muestreo cuantitativo para obtener datos de riqueza, abundancia y frecuencia de las especies. Por lo anterior, a diferencia del MLI, es apropiado para evaluar un tipo de hábitat que requiere un área fija como referencia. De esta forma, es conveniente para estudios de dinámica de poblaciones y comunidades, fitosociología y eco-fisiología. En comparación con el MFH, el MP puede ignorar importantes tipos de variación del hábitat que pueden contener especies menos frecuentes o raras. La Tabla 3 cita otras características de los tres métodos MP, MLI y MFH.

Muestreo de microcenosis

El llamado muestreo de la microcenosis (MM) es un complemento del MP. En un primer paso se establecen subparcelas de entre 0.5 a 1 m² como área mínima de muestreo dentro de las parcelas del mesohábitat de estudio. Posteriormente, se registran las especies encontradas y su abundancia en cada subparcela. De esta manera es posible realizar un muestreo estratificado de la comunidad de briofitas.

Tabla 3. Características de los métodos de muestreo por línea intercepto (MLI), muestreo florístico del hábitat (MFH) y por parcelas (MP).

Aspecto de interés	MLI	MFH	MP
Caracterización del hábitat y sus microhábitats.	Generalmente restringido al muestreo de áreas homogéneas del hábitat (p.ej. Tipo de vegetación), sin explorar a fondo la diversidad de microhábitats de otras áreas (p. ej. Arroyos, claros en el bosque).	Muestreo de la diversidad completa del hábitat de interés y sus microhábitats.	Generalmente restringido al muestreo de áreas homogéneas del hábitat y al de sus microhábitats.
Área cubierta	Es nula y su alcance está limitado por la longitud de las líneas.	Definida por los límites del hábitat en estudio o el tiempo de muestreo.	Limitada por un área de muestreo predefinida relativamente pequeña.
Registro e información de las especies	Proporciona una lista de especies limitada, con medidas de abundancia útiles para diseños experimentales que prueban la variación en los tratamientos.	Proporciona una lista casi completa de especies y características de hábitat ya que se basa en florística y enfatiza la presencia / ausencia de especies.	Proporciona una lista de especies dentro de un espacio limitado aleatorio fijo, con medidas de abundancia útiles para diseños experimentales que prueban la variación en los tratamientos.
Especies comunes y raras	Alta probabilidad de omitir especies raras.	Alta probabilidad de incluir especies raras.	Se obtiene una mejor representatividad de especies comunes, pero no de las especies raras.

Estimación de abundancia

Como se mencionó, a través del MP se puede obtener información sobre la abundancia de las especies. La abundancia en el caso de las plantas vasculares se determina contando el número de individuos de una especie en un área determinada. Esto no siempre es posible con las briofitas pues crecen formando tapetes (e.g., *Thuidium delicatulum*, *Hypnum amabile*), cojines (e.g. *Dicranum scoparium*, *Campylopus* spp.) u otras formas de vida en las que es difícil o imposible determinar el número total de individuos. Como alternativa se puede estimar cobertura.

La cobertura puede estimar a través de un *procesamiento digital de imágenes* (PDI). Este es una forma novedosa, precisa y eficiente de estimar indirectamente la abundancia mediante software de Sistemas de Información Geográfica (SIG). El proceso consiste, a grandes rasgos, en 1) realizar una fotografía digital sobre la comunidad de briofitas en el área de interés, 2) importar la imagen a un software de SIG en formato ráster, 3) dibujar polígonos, distinguidos por un código, por cada especie, y 4) realizar un análisis automático que permite cuantificar la cobertura. Este método reduce el efecto del observador, es decir, el sesgo que puede ejercer una persona que estime la cobertura de briofitas con respecto a otra. Además, es el método que supone menor inversión de tiempo en campo comparado con otros presentados aquí y permite detectar pequeñas variaciones de la cobertura que son útiles en estudios de monitoreo. Su uso es muy práctico para el estudio de comunidades pequeñas, como las epífitas. Sin embargo, el procesamiento digital incrementa el tiempo de trabajo en el laboratorio.

PDI es adecuado para el estudio de parcelas pequeñas (e.g., 20 cm² o 1 m²), pero no para las de mayor área (e.g., 4 m²); al aumentar el tamaño se reduce la resolución de la imagen y se dificulta el reconocimiento de las especies. Así mismo, la eficiencia de este método es limitada cuando las briofitas están cubiertas por otras capas de vegetación como arbustos y herbáceas.

Otra alternativa es la estimación de la cobertura mediante el *porcentaje de la cuadrícula*. Una cuadrícula (de 1 m² para especies terrestres y de 20 cm² para las epífitas) dividida en celdas del mismo tamaño se sobrepone a una población de briofitas. El número de celdas ocupadas por una especie representan la cobertura (= su abundancia) expresada en porcentaje; si todas las celdas están ocupadas, hay 100% de cobertura. Una ventaja de este método en campo es la obtención de información de forma rápida y podría ser complemento del MM. Sin embargo, es posible sub- o sobreestimar la abundancia debido al efecto del observador cuando éste considera sólo aquellas celdas completamente cubiertas, o sólo las que no están cubiertas en su totalidad; las estimaciones pueden variar entre diferentes observadores.

Método de Braun-Blanquet

Es ampliamente usado en el estudio de comunidades vegetales. Estima visualmente la abundancia de las plantas (briofitas, en este caso) en un área mediante el uso de categorías

de cobertura expresadas en porcentaje. Estas categorías usualmente presentan de cinco a siete rangos, dependiendo de la representatividad deseada para las coberturas pequeñas. La categoría de cinco rangos incluye los porcentajes de 1) <5%, 2) 5-25 %, 3) 25-50%, 4) 50-75% y 5) 75-100%, mientras que la segunda 1) <1%, 2) 1-5%, 3) 5-10%, 4) 10-25%, 5) 25-50%, 6) 50-75% y 7) 75-100%. Este método es de utilidad para muestrear numerosas parcelas en un tiempo dado, aunque no con la misma precisión que el PDI y es aplicable a especies terrestres y a epifitas. Sin embargo, en ambos casos es recomendable contar con una parcela de tamaño adecuado (e.g., 4 m²) que permita evaluar toda el área y estimar el espacio ocupado por cada especie.

Las metodologías anteriores están diseñadas para comunidades que se desarrollan sobre superficies más o menos planas, por lo tanto, su aplicación es limitada para las que habitan sustratos irregulares, como rocas o troncos caídos. En estos casos la estimación de la abundancia en el microhábitat constituye una alternativa útil.

Abundancia en microhábitats

Estima la cobertura de cada especie con base en su cobertura en un microhábitat específico. Se proponen tres categorías: 1) especies con escasa ocurrencia (1-20%), 2) especies con ocurrencias frecuentes en una o más áreas del microhábitat (20–50%), y 3) especies frecuentes en todo el microhábitat (50–100%). Posteriormente, los valores pueden ser promediados por especie y microhábitat dentro de la parcela o dentro del respectivo mesohábitat para tener uno general. Este método tiene la ventaja de proporcionar información sobre la abundancia por microhábitat y hacer inferencias sobre las preferencias de nicho de las especies mediante una correlación abundancia-microhábitat. Al igual que en los métodos de porcentaje de la cuadrícula y el de Braun-Blanquet, las estimaciones están influenciadas por el efecto del observador. Así mismo, ya que la cobertura depende del tamaño del microhábitat, podría generar una sub- o sobreestimación de la abundancia. Por ejemplo, se pueden tener valores de abundancia alta (categoría 3) para un par de troncos caídos que pueden ser diferentes en diámetro y longitud, e incluso en su estado de descomposición. Esto puede ser resuelto aplicando una clasificación a los microhábitats que describa estas variaciones.

Clasificación de microhábitats

Es útil para conocer cómo se distribuye la riqueza de especies y cómo se estructura la comunidad. Además, permite evaluar la variación de las parcelas y del mesohábitat en términos de cantidad y calidad de sus microhábitats. Se han propuesto diferentes clasificaciones dependiendo del microhábitat. La Tabla 4 muestra un listado de los microhábitats frecuentemente evaluados en briofitas y sus categorías.

Cuando se decide utilizar un método como el MP incluyendo MM y una categorización de microhábitats, la colecta en sobres puede no ser práctica. En estudios que tienen como objetivo documentar la riqueza por microhábitat es conveniente coleccionar todas las especies en el mismo sobre (o bolsa) de colecta.

Tabla 4. Microhábitats y sus categorías de clasificación utilizados en diferentes estudios de ecología de briofitas.

Microhábitat	Criterio	Categorías
Rocas	Superficie	Rugosa o lisa.
Cascadas	Altura	> 1 m, 1-2 m, 2-5 m, 5-10 m y > 10 m.
Árboles	Diámetro a la altura del pecho (DAP)	10-25 cm, 30-60 cm y > 70 cm.
	Orientación sobre el tronco	Norte, Sur, Este u Oeste.
	Altura de colecta	Zonas de Johansson 1.- Parte basal del tronco. 2.- Parte del tronco hasta la primera ramificación (Esta se puede subdividir en parte baja y alta). 3.- Parte basal de las ramas que representa el primer tercio de la longitud total. 4.- Segundo tercio de la longitud de la rama. 5.- El último tercio externo de la rama.
Leños (en pie y caídos)	Diámetro	Finos (< 10 cm) o gruesos (10 – 25 cm, 30 – 60 cm, > 70 cm).
	Estado de descomposición	Clasificación de Bartels y colaboradores. Incluye 5 niveles (I - V) en los que se considera la presencia de corteza y ramas, la textura y color de la madera, así como la porción del tronco cubierta por suelo en el caso de los leños caídos.

Epífitas y epífilas

El muestreo de briofitas epífitas es similar al de las terrestres ya que es posible aplicar métodos como el MFH y MP con algunas modificaciones.

No existe un método estándar para el muestreo de comunidades epífitas. Sin embargo, se ha desarrollado una metodología útil en bosques tropicales cuyos criterios se pueden aplicar a otros ambientes. Pensando en un MFH enfocado a briofitas epífitas, se recomienda la exploración exhaustiva de al menos cinco árboles de gran porte en una hectárea del mesohábitat de interés. Se deben incluir árboles viejos con gran altura y diámetro que presenten diferentes tipos de corteza con el objetivo de coleccionar especies con distintas preferencias de hábitat. A su vez, los árboles deben estar suficientemente separados pues los cercanos tienden a compartir más especies. Para un muestreo representativo, es necesaria la exploración desde la base del árbol hasta la parte alta de su dosel de tal forma que se registre la variación vertical de briofitas. Para incluir la brioflora sobre los arbustos, se recomienda establecer una parcela de 20 x 20 m alrededor de los árboles seleccionados y realizar un muestreo intensivo sobre esta capa del sotobosque.

Por otra parte, si se desea realizar un muestreo sistemático de las briofitas epífitas, principalmente de especies cortícolas, se sugiere el uso de microparcels. Su tamaño en diversos estudios es variable e incluye áreas de 10 cm², 40 cm² e incluso 1000 cm², pero sin superar los 2500 cm² que es el área usualmente utilizada para epífitas vasculares. La disposición de las microparcels puede determinarse de acuerdo con las categorías de clasificación de microhábitat (Tabla 4) donde comúnmente se utilizan la base y tronco de los árboles. Se recomienda revisar los estudios de Johansson y de Bartels et al. citados en referencias (abajo) para datos sobre altura de colecta y estado de descomposición.

En el caso de las epífilas, desde la perspectiva del MFH, se recomienda coleccionar al menos 250 hojas de diferentes plantas y en diferentes mesohábitats restringidos para tener un listado completo de las especies. En el contexto del MLI o MP, el muestreo suele estar sujeto a un número de plantas hospederas sobre un transecto o en la parcela de estudio, donde determinadas hojas son monitoreadas o coleccionadas para ser llevadas al laboratorio.

Finalmente, debido al tamaño de las microparcels para las briofitas cortícolas y el de las hojas como sustrato de las epífilas, se recomiendan métodos como el PDI, Braun-Blanquet o porcentaje de la cuadrícula para estimar su abundancia. Tales técnicas pueden adaptarse a la escala de estas comunidades y así obtener información cuantitativa de las especies.

REFERENCIAS

Ah-Peng, C., A. W. Cardoso, O. Flores, A. West, N. Wilding, D. Strasberg & T. Hedderson. 2017. The role of epiphytic bryophytes in interception, storage, and the regulated

- release of atmospheric moisture in a tropical montane cloud forest. *Journal of Hydrology* 548: 665-673.
- Bartels, R., J. D. Dell, R. L. Knight & G. Schaefer. 1985. Dead and down woody material. *In* Brown, E. R., Ed. *Management of wildlife and fish habitats in forests in western Oregon and Washington*. Portland, Oregon. U.S. Department of Agriculture, Forest Service Publication R6-FOWL-192, pp. 171-186.
- Benavides, J. C. & I. Sastre-De Jesús. 2009. Digitized images provide more accuracy and efficiency to estimate bryophyte cover. *The Bryologist* 112: 12-18.
- Braun-Blanquet, J. 1932. *Pflanzensociologie*. Translated into English by G. D. Fuller & H. S. Conard. Starcher-Hafner Service Agency Inc., New York, United States of America.
- Canfield, R. H. 1941. Application of the Line Interception Method in Sampling Range Vegetation. *Journal of Forestry* 39: 388–394.
- Chaudhary, A., Z. Burivalova, L. P. Koh & S. Hellweg. 2016. Impact of forest management on species richness: Global Meta-Analysis and Economic Trade-Offs. *Scientific reports* 6, 23954.
- Fenton, N. J., K. Hylander & E. J. Pharo. 2015. Bryophytes in forest ecosystems. *In* Peh, K., R. Corlett & Y. Bergeron, Eds. *Routledge Handbook of Forest Ecology*. Routledge, New York, pp. 241-251.
- Frego, K. A. 2007. Bryophytes as potential indicators of forest integrity. *Forest Ecology and Management* 242: 65-75.
- Glime, J. 2020. *Bryophyte Ecology*. Michigan Tech. <https://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology/>
- Gradstein S. R., P. Hietz, R. Lücking, H. J. M. Sipman, H. Vester, J. H. D. Wolf & E. Gardette. 1996. How to sample the epiphytic diversity of tropical rain forests. *Ecotropica* 2: 59-72.
- Gradstein, S. R., N. M. Nadkarni, T. Krömer, I. Holz & N. Nöske. 2003. A protocol for rapid and representative sampling of vascular and non-vascular epiphyte diversity of tropical rain forests. *Selbyana* 24: 105-111.
- Ilić, M., R. Igić, M. Ćuk & D. Vukov. 2018. Field sampling methods for investigating forest-floor bryophytes: Microcoenose vs. random sampling. *Archives of Biological Sciences* 70: 589-598.
- Jiang, Y.-B., X.-H. Liu, R.-X. Tian & X.-M. Shao. 2011. Field-sampling methods for investigating ground-bryophyte populations in forest vegetation. *Polish Journal of Ecology* 59: 317-327.

- Johansson, D. R. 1974. Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest. *Acta Phytogeographica Suecica* 59: 1-136.
- Lovadi, I., A. Cairns, R. Congdon. 2012. A comparison of three protocols for sampling epiphytic bryophytes in tropical montane rainforest. *Bryophyte Diversity and Evolution* 34: 93-98.
- Monge-Nájera, J. 1989. The relationship of epiphyllous liverworts with leaf characteristics and light in Monte Verde, Costa Rica. *Cryptogamie Bryologique et Lichénologique* 10: 345-352.
- Newmaster, G., R. J. Belland, A. Arsenault, D. H. Vitt & T. R. Stephens. 2005. The ones we left behind: Comparing plot sampling and floristic habitat sampling for estimating bryophyte diversity. *Diversity and Distributions* 11:57-72. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2005.00123.x>
- Slack, N. G. 1984. A new look at bryophyte community analysis: field and statistical methods. *Journal of Hattori Botanical Laboratory* 55: 113–132.
- Smith, A. J. E. 1982. *Bryophyte Ecology*. Chapman and Hall, New York.
- Turetsky, M. R. 2003. The Role of Bryophytes in Carbon and Nitrogen Cycling. *The Bryologist* 106: 395-409.
- Vanderpoorten, A., B. Papp & R. Gradstein. 2010. Manual on field recording techniques and protocols for all taxa biodiversity inventories and monitoring. Part 2, *In* Eyman, J. et al. (Eds.) (ABC Taxa: The series of manuals dedicated to capacity building in taxonomy and collection management, Belgium), vol. 8, chpt. 13.
- Whittaker, R. H. 1978. *Classification of plant communities*. Kluwer Academic Publishers Group. Boston.

CLAVES Y DESCRIPCIÓN DE GÉNEROS COMUNES EN MÉXICO

Las claves para identificación en esta sección tienen un propósito enteramente docente. Por este motivo, sólo se describen e ilustran briofitas de buen tamaño que ofrecen facilidad de manejo. Muchos géneros pueden ser útiles por su alto número de especies, pero el estudiante encuentra dificultad para realizar disecciones y observaciones; esto es particularmente cierto para la generalidad de las hepáticas foliosas.

Las claves incorporan un mínimo de términos técnicos con el objeto de facilitar su seguimiento. Éstos se usan en ocasiones para evitar explicaciones largas o cuando el usuario no se ha familiarizado con ellos a través de la lectura en otras partes del texto. Invitamos al lector a revisar el capítulo referente a los caracteres taxonómicos y a hacer uso continuo del glosario básico que aparece antes de las referencias bibliográficas finales.

La identificación correcta de un ejemplar debe ser precedida de la disección cuidadosa en el laboratorio. Para ello se selecciona una porción del ejemplar en buen estado, se humedece sobre un portaobjetos y bajo el microscopio estereoscópico se retiran hojas y esporofitos con unas pinzas de punta fina. Este procedimiento permitirá descubrir la posición y estructura de los órganos sexuales y las características importantes para la identificación del ejemplar. A continuación, se coloca un cubreobjetos, se agrega agua si es necesario y se procede a seguir la clave observando al microscopio compuesto. En ocasiones es indispensable hacer cortes finos bajo el microscopio estereoscópico con ayuda de una hoja de afeitar nueva, dependiendo de las características que se solicitan en la clave.

El esporofito se desprende de la planta y puede colocarse en otro portaobjetos; bajo el microscopio estereoscópico, antes de seccionarlo, desprenda el opérculo y observe el annulus y el peristoma. Corte longitudinalmente la cápsula y procure que una de las mitades quede hacia arriba y la otra hacia abajo para distinguir la estructuras del peristoma. Si al revisar esta preparación al microscopio compuesto el peristoma no es nítido, someta la preparación a calentamiento suave colocando el portaobjetos sobre la flama de una lámpara de alcohol o de un encendedor hasta que las estructuras hiervan suavemente y las esporas y burbujas se dispersen y permitan observar claramente el peristoma. Si desea una preparación semi-permanente, reemplace el agua por glicerina diluida (1:1).

Cuando obtenga un nombre genérico, compare las características del ejemplar en cuestión con las que se citan en las descripciones genéricas que siguen a las claves. En estudios científicos formales se recurre rutinariamente a la comparación con ejemplares de herbario previamente identificados y a la consulta de trabajos especializados como los que se citan al final del capítulo. Los comentarios que siguen a algunas descripciones pretenden ayudar al usuario a distinguir géneros similares que forman parte de la flora mexicana.

ANTOCEROTES

1. Talo con colonias de *Nostoc* en hileras longitudinales. Esporas ovoides, lisas, amarillas. Cámaras anteridiales con numerosos anteridios (hasta 70) ... LEIOSPOROCEROS
1. Talo con colonias de *Nostoc* en conjuntos globosos. Esporas de diferentes formas y colores, no ovoides ni lisas. Cámaras anteridiales con menos de 45 anteridios ... 2
 2. Talo ramificado con márgenes crispados. Cloroplastos 2-4 en células interiores del talo. Esporofitos raros en plantas mexicanas ... NOTHOCEROS
 2. Talo no ramificado con márgenes generalmente lisos. Cloroplastos menos de 2 en todas las células. Esporofitos comúnmente presentes 3
3. Talo con cavidades esquizogénicas. Cámaras anteridiales con numerosos anteridios (4 - 45); anteridios formados por hileras evidentes de células. Esporas grises a negras
ANTHOCEROS
3. Talo sólido. Cámaras anteridiales con algunos anteridios (menos de 10). Anteridios con un arreglo irregular de células. Esporas amarillas a pardas 4
 4. Esporofitos menores a 1 cm de largo, postrados sobre el talo. Involucro cubriendo hasta la mitad del esporofito. Esporas con pseudoeláteres cuadrados y cortos NOTOTHYLAS
 4. Esporofitos de más de 1 cm de largo, erectos sobre el talo. Involucro cubriendo menos de 1/3 del largo del esporofito. Esporas con pseudoeláteres largos; cuando cortos, no son cuadrados 5
5. Talos en forma de cinta. Células sin pirenoide. Esporas con protuberancias redondas en la cara distal y con depresión en la cara proximal. Tubérculos abundantes en los márgenes del talo y con forma de escudo
PARAPHYMATOCEROS
5. Talos en rosetas. Células generalmente con un pirenoide. Esporas con ornamentación espinosa o verrugosa. Tubérculos ausentes o sólo presentes en la superficie ventral del talo PHAEOCEROS

Anthoceros L. (Fig. 16)

Talo verde oscuro, aplanado, casi circular, profunda a levemente dividido en lóbulos; en sección transversal formado por células casi uniformes con uno o dos cloroplastos y con un pirenoide incluido, ocasionalmente con cavidades esquizogénicas, sin cámaras especializadas. Anteridios y arquegonios en pequeñas cavidades, inmediatamente por debajo de la superficie dorsal del talo; anteridios abundantes (hasta 45), formados por un arreglo evidente de células en hileras; esporofito largamente cilíndrico, verde, con involucro en la base, estomas a lo largo de la pared de la cápsula; pie bulboso; la cápsula madura se divide longitudinalmente en dos partes iguales o valvas. Esporas grises, pardas a oscuras con una marca trilete definida, con ornamentación generalmente espinosa. Pseudoeláteres largos y de pared delgada.

Las especies de este género se distribuyen desde el nivel del mar hasta 2,300 m; crecen lugares sombreados en zonas perturbadas.

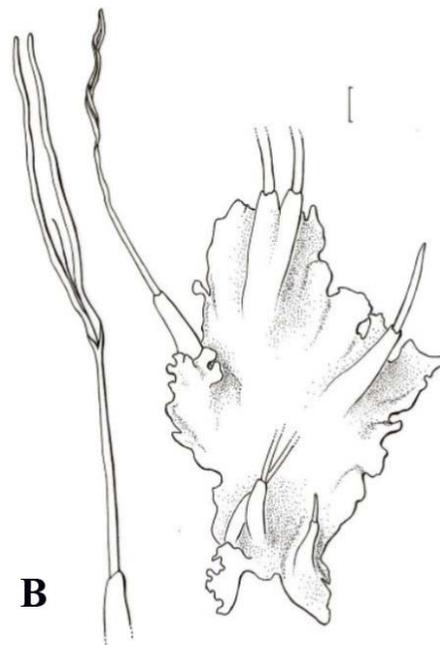


Figura 16. A, Talos de *Anthoceros lamellatus*. B, Gametofito con esporofitos; el involucro, dos valvas y la columela son evidentes. Foto: E. Hernández-Rodríguez

Leiosporoceros Hässel (Fig. 17)

Talo verde claro, sólido, con un cloroplasto por célula sin pirenoide. Colonias de *Nostoc* arregladas en hileras longitudinales en canales dentro del talo. Anteridios numerosos, hasta 70, en cada cámara anteridial, formados por un arreglo de células en hileras. Esporofito con estomas; esporas ovoides, lisas y amarillas con una marca en forma de “Y”; pseudoeláteres largos, unicelulares de paredes engrosadas.

El género es monoespecífico. *Leiosporoceros dussii* (Steph.) Hässel crece generalmente en suelos volcánicos. Sólo conocido en México por un registro del sureste del país.



Figura 17. Talos de *Leiosporoceros dussii* con esporofitos y cámaras anteridiales. Foto E. Hernández-Rodríguez.

Nothoceros (R. M. Schust.) J. Haseg. (Fig. 18)

Talo verde oscuro, sólido, con márgenes crispados. Cloroplastos de 1-2 por célula, sin pirenoide. Anteridios 1-2 por cámara anteridial. Esporofitos hasta 5 cm de largo, sin estomas. Esporas verdes, uni o multicelulares con ornamentación mamilosa a tuberculada; psuedoeláteres largos y angostos con una banda espiral.

En México se conoce *Nothoceros aenigmaticus* (R. M. Schust.) J. C. Villarreal & K. D. McFarland previamente incluida en el género *Megaceros*. Crece cerca de corrientes de agua.



Figura 18. Talos de *Nothoceros aenigmaticus*. Foto Ariadna Ibarra-Morales

Nothothylas Sull. ex A. Gray (Fig. 19)

Talo verde claro, en forma de roseta, sólido, células con 1-3 cloroplastos, con o sin pirenoide; anteridios 3-6 por cámara anteridial formados por células con arreglo irregular. Esporofito corto, menos de 5 mm, postrado sobre el talo, con el involucro cubriendo hasta la mitad del talo; cápsula con o sin línea de dehiscencia; columela a veces presente; pseudoeláteres ausentes o cortos y cuadrados; esporas generalmente con ornamentación vermiculada.

Habitan en lugares expuestos, con actividad humana como jardines o carreteras, 100 – 2,300 m o de manera artificial en zonas altas. En México se conocen *Nothothylas orbicularis* (Schwein.) Sull., *N. javanica* (Sande Lac.) Gottsche y *N. breutelii* (Gottsche) Gottsche.



Figura 19. A, Gametofito de *Nothothylas orbicularis*. Foto D. Escolástico. B, Cara proximal de una espóra. C, Tétrada y cara distal de esporas de *N. javanica*. Fotos: Jesús Alberto Cruz-López

Paraphymatoceros Hässel (Fig. 20)

Talo verde, angosto, ligeramente dividido en lóbulos, con tubérculos con forma de escudo en el margen de los lóbulos; células con 1-2 cloroplastos en la zona media del talo y con pirenoide, ausente en algunas especies; anteridios de 1-4 por cámara anteridial, formados por células arregladas irregularmente. Esporofitos cortos o largos, con estomas y columela; esporas amarillas a pardas, generalmente con bultos en la cara distal; psuedoeláteres cortos de pared delgada.

El género fue segregado de *Phaeoceros*. En México se ha reportado *Paraphymatoceros pearsonii* (M. Howe) J.C. Villarreal & Cargill.



Figura 20. *Paraphymatoceros* sp. A, Condición vegetativa. B, Talos con esporofitos.
Fotos: Ariadna Ibarra Morales

Phaeoceros Proskauer (Fig. 21)

Talo verde formando rosetas, sólido, con 1-2 cloroplastos por célula, con o sin pirenoide; tubérculos a veces presentes en la superficie ventral o en los márgenes; anteridios 2-6 por cámara anteridial, con paredes formadas por un arreglo irregular de células. Esporofito con estomas; esporas color amarillo a café claro, con ornamentación espinosa a verrugosa; pseudoeláteres cortos o elongados de pared delgada.

Este género es de amplia distribución; crece en zonas perturbadas. 1,500 – 3,000 m.

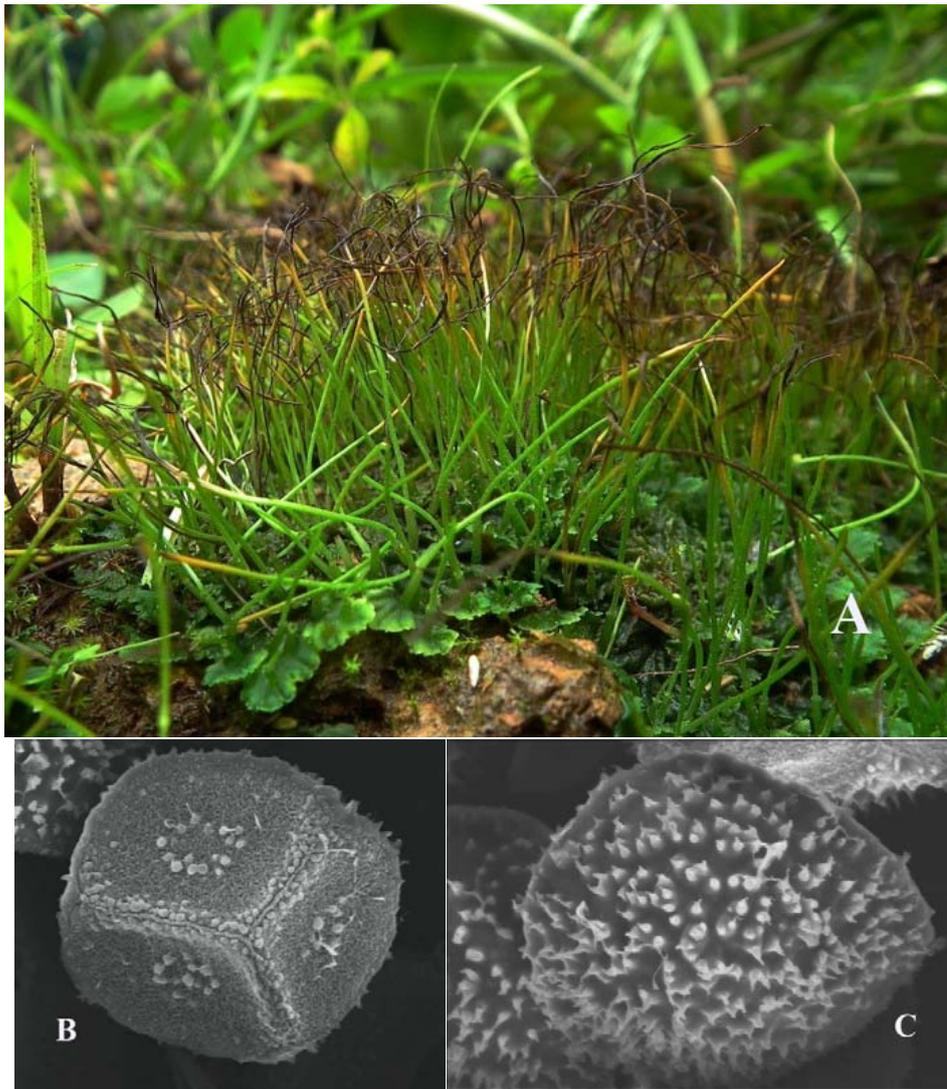


Figura 21. A, Talos de *Phaeoceros carolinianus*. Foto E. Hernández-Rodríguez. B, Caras proximal y C, distal de espóra de *Phaeoceros carolinianus*. Fotos: Jesús Alberto Cruz-López.

HEPÁTICAS

- | | | |
|--|-------|-------------|
| 1. Plantas taloides | 2 | |
| 1. Plantas foliosas | 6 | |
| 2. Superficie dorsal del gametofito sin áreas poligonales ni poros | | DUMORTIERA |
| 2. Superficie dorsal del gametofito con áreas poligonales y poros | 3 | |
| 3. Conceptáculos presentes en plantas maduras | 4 | |
| 3. Conceptáculos ausentes en plantas maduras | 5 | |
| 4. Conceptáculos en forma de copa | | MARCHANTIA |
| 4. Conceptáculos en forma de medialuna | | LUNULARIA |
| 5. Cámaras aéreas del gametofito en una hilera; receptáculos femeninos apicales, no elevados | | TARGIONIA |
| 5. Cámaras aéreas del gametofito en varias hileras; receptáculos femeninos elevados | | ASTERELLA |
| 6. Anfigastrios similares en tamaño y forma a las hojas dorsales | | HERBERTUS |
| 6. Anfigastrios más pequeños que las hojas dorsales o ausentes | 7 | |
| 7. Hojas dorsales con la inserción anterior dirigida hacia el lado ventral del tallo; anfigastrios generalmente ausentes | | PLAGIOCHILA |
| 7. Hojas dorsales con la inserción anterior dirigida hacia el lado dorsal del tallo; anfigastrios generalmente presentes | 8 | |
| 8. Base de las hojas con una vitta clara | | BRYOPTERIS |
| 8. Base de las hojas sin vitta | | PORELLA |

Asterella P. Beauv. (Fig. 22)

Talo grueso a muy delicado, ramificado, verde, pardo o púrpura con la edad, especialmente en la superficie ventral; plano o ligeramente cóncavo con el margen ondulado, crispado o crenado. Poros dorsales generalmente elevados, principalmente isodiamétricos; superficie ventral con apéndices y escamas de color púrpura, ovadas a lunuladas. Anteridióforos sésiles; arquegonióforos con un pedúnculo desnudo o casi desnudo, amarillo a pardo, a veces púrpura; disco del receptáculo más o menos hemisférico, verde a púrpura, leve o profundamente lobado, generalmente con 4 lóbulos. Cápsula con dehiscencia transversal o irregular. Eláteres amarillos o pardos, frecuentemente con dos espirales en la porción media.

En México el género está representado por varias especies que crecen sobre el suelo o entre rocas y a veces forman carpetas de extensión considerable. 200 – 2,200 m.

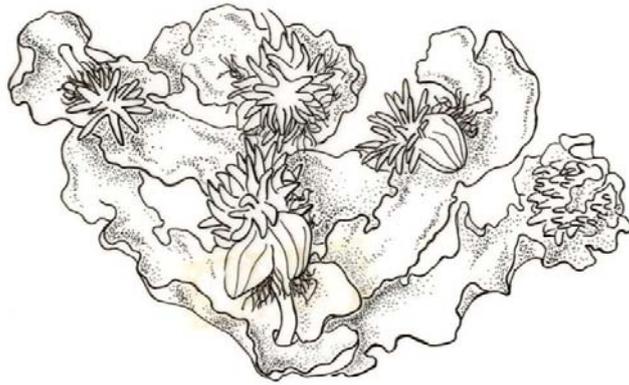


Figura 22. Gametofito de *Asterella* con arquegonióforos.

Bryopteris (Nees) Lindb. (Fig. 23)

Plantas grandes, de color pardo; tallos 10-30 cm de largo, irregularmente ramificados a regularmente pinnados. Rizoides amarillo-pálidos a cafés. Hojas con vita; lóbulo anterior insertado hacia el lado dorsal del tallo; lóbulos esparcidos a escuarrosos, imbricados a distantes, ovados, base anterior cordiforme, arqueándose sobre el tallo; base posterior o ventral cortamente decurrente; ápice dentado a entero, acuminado a agudo. Anfigastrios con vita, imbricados a distantes, más anchos que el tallo, obdeltados, subcuadrados o suborbiculares, gibosos arriba de la línea cóncava de inserción; ápice entero, truncado a ampliamente redondeado, fuertemente dentado; márgenes laterales enteros, rara vez dentados, revolutos o planos; base cordiforme, ocasionalmente truncada y corta mente decurrente. Perianto ovoide a oblongo-cilíndrico, ligeramente exerto hasta la mitad, triangular, ápice truncado, estrechándose abruptamente en un pico cortamente cilíndrico. Esporofito rodeado por una caliptra pedunculada; cápsula ovoide, oscura en la madurez; pared en dos capas, la externa con engrosamientos nodulares, la interna con engrosamientos anaranjado-pardos. Eláteres con una sola banda espiral, unidos a os ápices de las valvas.

Forman festones y matas grandes sobre los árboles u ocasionalmente sobre rocas en zonas tropicales húmedas. 100 – 1,400 m.

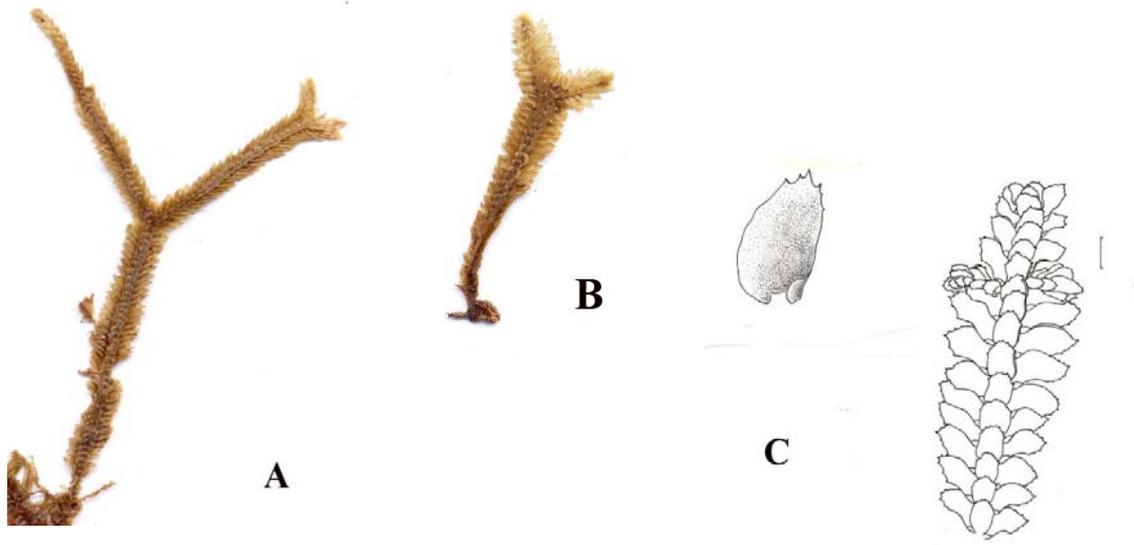


Figura 23. *Bryopteris*. A, B, Vista ventral de gametofitos húmedos. C, Diagramas de hoja dorsal y fragmento de tallo en vista ventral. Fotos A.P. Peña.

Dumortiera Reinw. Bl. & Nees (Fig. 24)

Talo grande, dicotómicamente ramificado, delgado y suave, rara vez coriáceo, sin poros o cámaras aéreas permanentes. Escamas ventrales muy reducidas. Pedúnculo del receptáculo femenino con dos surcos de rizoides, con escamas barbadas en la base y ápice; receptáculo discoidal, convexo con algunos pelos parecidos a cerdas, con 6-10 rayos cortos; involucre horizontal con un solo esporofito, Receptáculo masculino discoidal, deprimido en el centro; el pedúnculo corto con dos surcos de rizoides. Seta corta; cápsula dehiscente por 4-8 valvas.

Género tropical; la especie frecuente en México, *D. hirsuta*, crece en lugares húmedos, sobre suelo o rocas, 150 – 2,000 m.

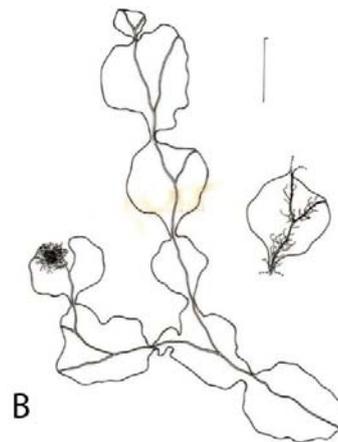


Figura 24. *Dumortiera*. A, Sobre roca. B, Gametofito en vista dorsal y un fragmento en vista ventral.

Herbertus Gray (Fig. 25)

Plantas grandes, rígidas, café-rojizas. Tallos con una base delgada rizomatosa, procumbentes o erectos, con pocas ramas. Hojas con vena; la inserción anterior dirigida hacia el lado dorsal del tallo o con inserción casi transversal, abruptamente curvadas a secundas, bilobadas hasta la mitad a 3/4 de la longitud de la hoja; los lóbulos largos, estrechos y acuminados. Anfigastria semejantes en estructura y tamaño a las hojas dorsales. Estructuras sexuales femeninas en posición terminal, con algunas brácteas fuertemente imbricadas, rodeando y casi ocultando al perianto. Perianto estrecho, ovado-subulado, triangular, con la boca plegada y profundamente laciniada. Cápsula grande, globosa, dehiscente por 4 valvas frecuentemente bipartidas.

Género casi enteramente tropical; crece sobre árboles, suelo o rocas, en lugares húmedos, 700 – 4,500 m.

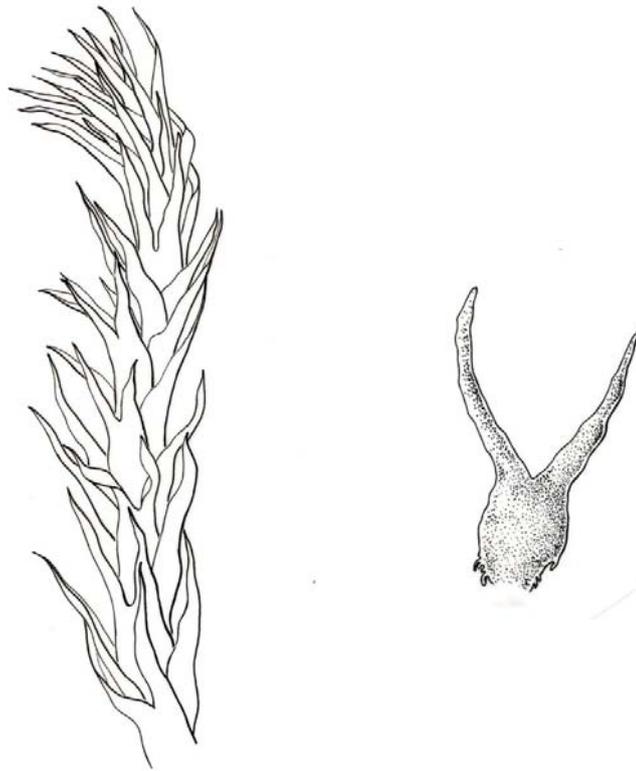


Figura 25. *Herbertus*. Fragmento de tallo húmedo y hoja dorsal.

Lunularia Adans. (Fig. 26)

Talo perenne, ramificado dicotómicamente, verde, con conceptáculos en forma de media luna. Cámaras aéreas en una capa por debajo de la superficie dorsal, con filamentos de células fotosintéticas cortos y erectos; cada cámara con un poro simple que sobresale de la superficie dorsal. Receptáculo masculino discoidal, sésil, en el ápice de una rama corta, rodeado, excepto al frente, por un borde de talo. Pedúnculo del receptáculo femenino piloso, rodeado en la base por varias capas de escamas, el receptáculo cruciforme con cuatro involucros horizontales, tubulares, cada uno con un esporofito. Seta larga; cápsula exerta, dehiscente casi hasta la base por 4 valvas estrechas. Eláteres con dos espirales.

Ampliamente distribuida en el mundo en varios hábitats; en los invernaderos puede adquirir características de plaga.

Los gametofitos son similares a los de *Marchantia*, pero la forma de los conceptáculos distingue claramente a éste y al siguiente género; en ambos grupos son frecuentes.



Figura 26. Conceptáculo de *Lunularia*.

Marchantia L. (Fig. 27)

Talo perenne, dicotómicamente ramificado, verde, con conceptáculos en forma de copa con el borde orlado; cámaras aéreas marcadas como áreas poligonales visibles en la superficie dorsal, con filamentos fotosintéticos ramificados. Los poros en forma de barril. Receptáculo masculino pedunculado, el disco redondeado e indistintamente lobado, con los anteridios inmersos. Receptáculo femenino pedunculado, profundamente 7-9 lobado; involucreo bivalvado, fimbriado, alternando con los lóbulos del receptáculo, con varios arquegonios. Seta corta, cápsula subglobosa, con dehiscencia irregular, pared con una sola capa de células.

La especie mejor conocida en nuestro territorio es *Marchantia polymorpha* la cual crece sobre suelo, en taludes sombreados y húmedos. 500 – 4,500 m.

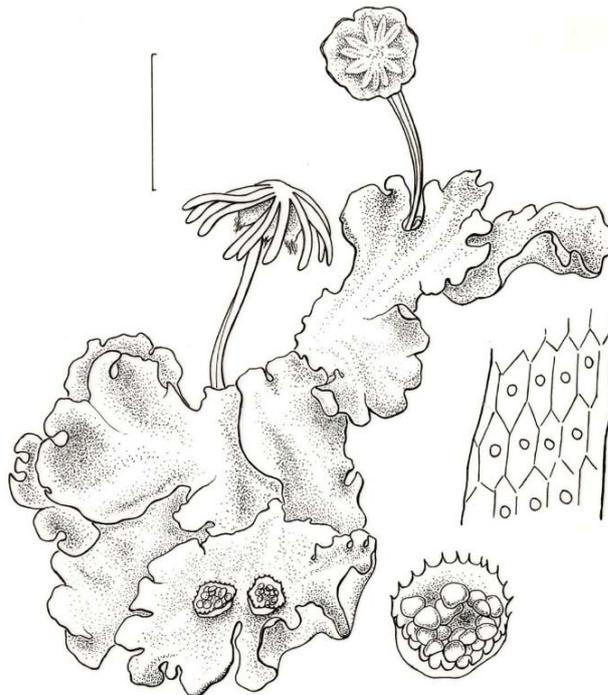


Figura 27. Gametofito de *Marchantia* con arquegonióforos y anteridióforos, vista dorsal superficial y conceptáculo con propágulos.

Plagiochila Dumort. (Fig. 28)

Plantas frecuentemente grandes, en matas extensas de color verde oscuro. Tallos hasta de 10 cm de largo, irregularmente ramificados, erectos o postrados. Hojas con inserción anterior ventral, casi siempre con dientes fuertes, margen inferior casi recto; hojas ventrales más pequeñas que las dorsales o ausentes. Los anteridios y los arquegonios en el extremo de tallos y ramas rodeados por hojas semejantes a las dorsales; perianto comprimido lateralmente, con un ala dorsal y a veces una ventral, giboso en la parte media, a menudo bilabiado, orlado. Cápsula globosa, con frecuencia con seta corta, la pared formada por varias capas de células. Eláteres con dos espirales.

Crece sobre suelo, rocas o árboles, en sitios húmedos y sombreados, entre 200 y 4,000 m de altitud.

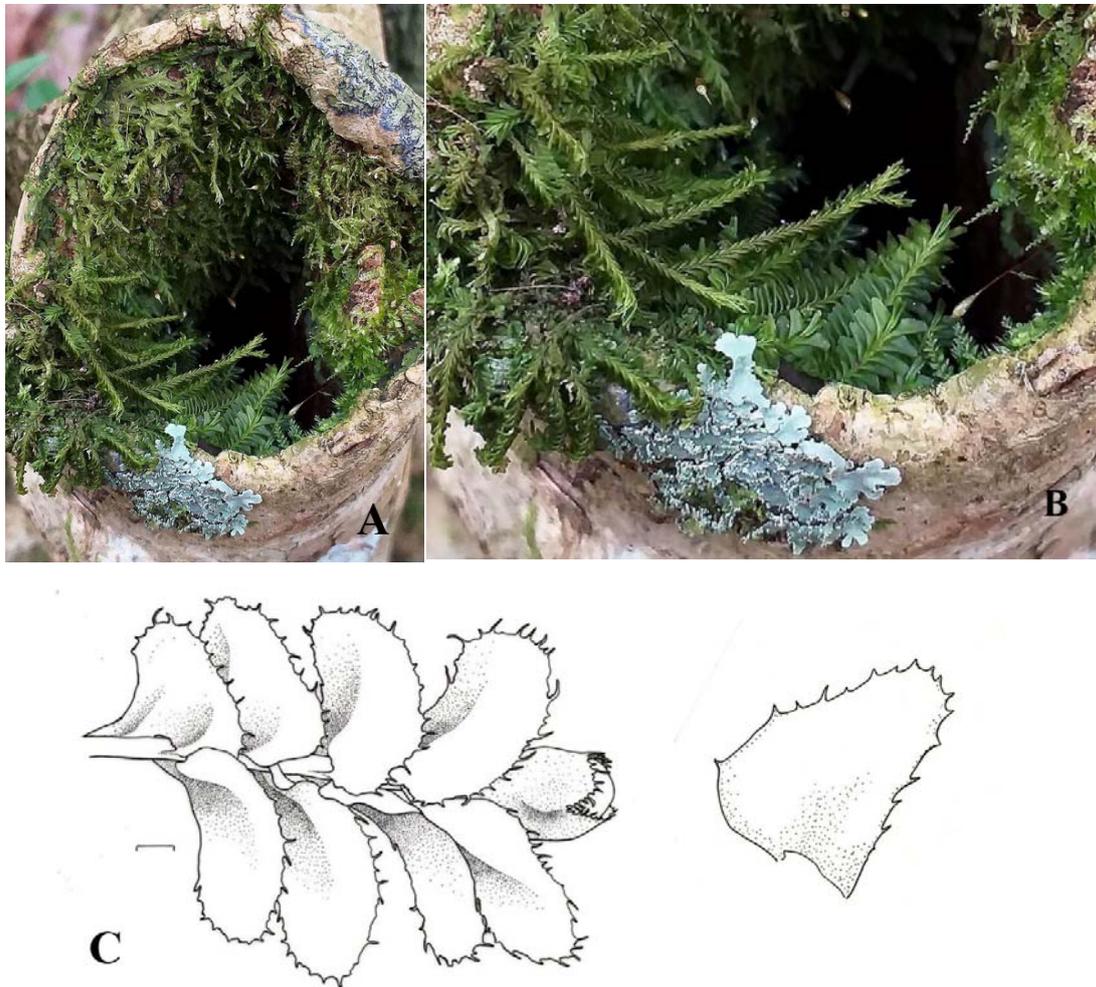


Figura 28. *Plagiochila*. A, Tallos en su hábitat. B, Acercamiento mostrando tallos secos y húmedos. C, Fragmento de tallo húmedo y hoja dorsal. Fotos A.P. Peña.

Porella L. (Fig. 29)

Plantas grandes, amarillentas, verdes o rojizas; tallos irregular o regularmente pinnados. Hojas dorsales sobrepuestas, con inserción anterior dorsal, con margen entero o dentado, desigualmente bilobadas; lóbulo inferior fuertemente plegado al lóbulo superior que es más grande; anfigastrios lingulados, corta a largamente decurrentes, ápice redondeado o emarginado, más anchos que los tallos. Los anteridios y arquegonios en el ápice de ramas cortas. Perianto ovoide, triangular en sección, aplanado en la boca. Cápsula esférica, con la pared de 2-6 capas de células; las externas y las más internas con engrosamientos. Eláteres con dos o tres espirales.

Las especies de *Porella* crecen sobre rocas húmedas y sombreadas o en la corteza de árboles, ocasionalmente sobre el suelo. 170 – 3,400 m.

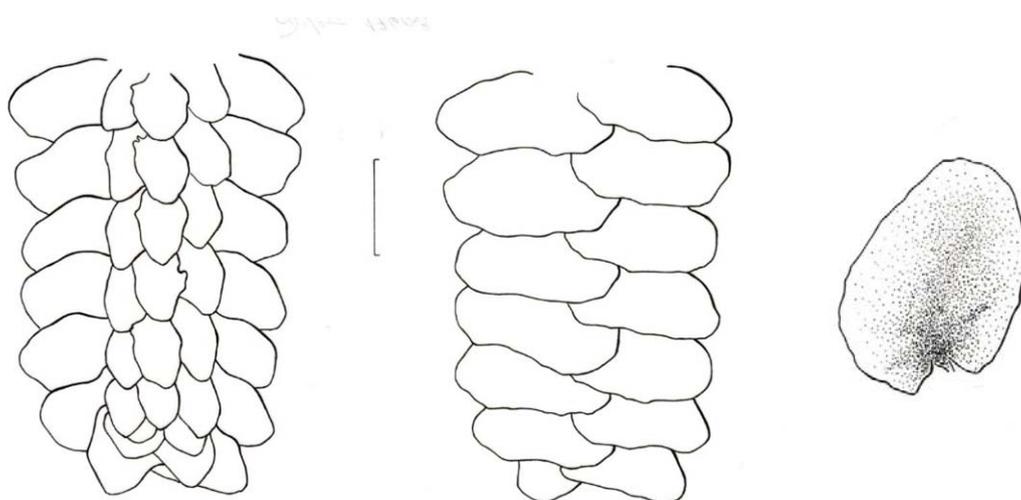


Figura 29. *Porella*. Vistas ventral y dorsal de parte de un tallo; hoja dorsal.

Targionia L. (Fig. 30)

Talo coriáceo, con áreas poligonales indistintas en la superficie dorsal, pero con cámaras aéreas diferenciadas. Línea media prominente ventralmente, con una hilera de escamas a cada lado. Receptáculo masculino en los ápices de innovaciones discoidales originadas ventralmente a un lado de la línea media. Arquegonios en grupos inmediatamente por detrás del ápice del talo; sólo uno alcanza la madurez. Involucro membranoso envolviendo al esporofito, dividido al frente por una fisura vertical dentada. Cápsula con seta corta, esférica, la pared con una sola capa de células.

En México *Targionia hypophylla* crece sobre el suelo o rocas, en lugares húmedos y sombreados. 600 – 4,400 m.

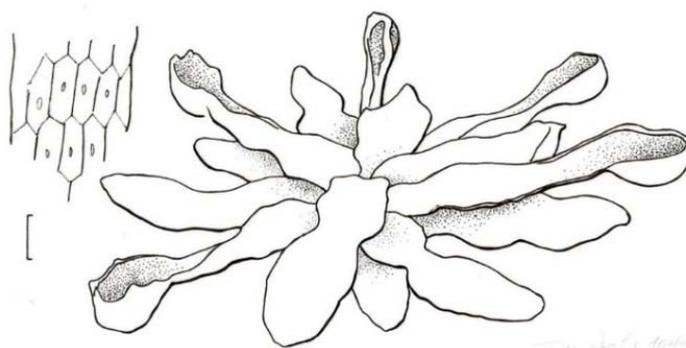


Figura 30. *Targionia*. Vista general del gametofito y detalle de la superficie dorsal.

MUSGOS

- 1. Musgos acrocárpicos, es decir, con tallos generalmente erectos, con los órganos sexuales y los esporofitos en la punta de tallos o ramas 2
- 1. Musgos pleurocárpicos, con tallos postrados, con los órganos sexuales femeninos y los esporofitos en posición lateral sobre tallos o ramas 27
 - 2. Hojas dísticas, formando dos hileras verticales a lo largo del tallo FISSIDENS
 - 2. Hojas no dísticas, en tres o más hileras 3
- 3. Hojas en tres hileras evidentes, las laterales grandes y ovadas, las dorsales más pequeñas estrechas EPIPTERYGIUM
- 3. Hojas en más de tres hileras evidentes 4
 - 4. Hojas vegetativas dimorfas 5
 - 4. Hojas vegetativas no dimorfas 6
- 5. Caliptra persistente sobre la cápsula, con aberturas longitudinales; borde intramarginal (teniola) generalmente presente CALYMPERES
- 5. Caliptra decidua, cuculada; teniolas generalmente ausentes SYRRHOPODON
 - 6. Células de la hoja con papilas 7
 - 6. Células de la hoja sin papilas 14
- 7. Células de la hoja con papilas apicales; base de los tallos densamente tomentosa 8
- 7. Células de la hoja con papilas sobre el lumen; base de los tallos no densamente tomentosa 9
 - 8. Base de la hoja envainante, lisa, sin células alares diferenciadas BARTRAMIA
 - 8. Base de la hoja no diferenciada, plegada, con células alares diferenciadas BREUTELIA
- 9. Margen de la hoja entero 10
- 9. Margen de la hoja serrulado a fuertemente dentado 12
 - 10. Hojas sin costa, cápsula con valvas, dehiscencia por cuatro líneas longitudinales ANDREAEA
 - 10. Hojas con costa, cápsula con peristoma 11
- 11. Células foliares con 4-5 papilas grandes, las basales claras formando una zona clara a cada lado de la costa; costa sin epidermis dorsal SYNTRICHIA

11. Células foliares con 1-2 papilas pequeñas, las basales similares, no formando zonas claras a cada lado de la costa, costa con epidermis dorsal	TORTULA
12. Células foliares dorsalmente papilosas	LEUCOLOMA
12. Células foliares papilosas en ambas superficies	13
13. Cápsula lisa, caliptra cuculada	LEPTODONTIUM
13. Cápsula acostillada, caliptra mitrada	ORTHOTRICHUM
14. Costa con lamelas	15
14. Costa sin lamelas	17
15. Cápsula prismática, lámina de la hoja doblada hacia arriba y hacia adentro	POLYTRICHUM
15. Cápsula más o menos cilíndrica, lámina de la hoja aplanada o cóncava	16
16. Hojas con células muy alargadas en el borde.	ATRICHUM
16. Hojas sin células alargadas en el borde.	POGONATUM
17. Costa ancha ocupando un tercio de la base de la hoja	18
17. Costa estrecha ocupando menos de un tercio de la base de la hoja	20
18. Lámina de la hoja bien desarrollada	19
18. Lámina reducida a la base de la costa	OCTOBLEPHARUM
19. Plantas blanquecinas, hojas compuestas principalmente por células hialinas	LEUCOBRYUM
19. Plantas verdes, hojas compuestas principalmente por células con cloroplastos	CAMPYLOPUS
20. Hojas con un pelo hialino apical	GRIMMIA
20. Hojas sin pelo apical	21
21. Margen de la hoja con 2-3 hileras de células muy alargadas	22
21. Margen de la hoja sin células diferenciadas	23
22. Gametofitos con tallos rastreros alargados con hojas muy espaciadas y ramas erectas con hojas aglomeradas	PLAGIOMNIUM
22. Gametofito con tallos erectos solamente	BRYUM
23. Células basales de la hoja de pared gruesa, sinuosa o perforada	24
23. Células basales de la hoja de pared delgada, no perforada	25

24. Hojas más o menos linguladas, mucronadas, en estado seco torcidas en espiral
alrededor del tallo SCHLOTHEIMIA
24. Hojas lanceoladas, no mucronadas, crispadas en estado seco
PTYCHOMITRIUM
25. Hojas crispadas al secarse, base de la hoja auriculada, 2-6 esporofitos por periquecio
SYMBLEPHARIS
25. Hojas no crispadas al secarse, plantas con un solo esporofito por periquecio 26
26. Hojas curvadas hacia un lado o erectas al secarse, con una punta larga y rígida;
cápsula cilíndrica, erecta ATRACTYLOCARPUS
26. Hojas agregadas en una roseta, sin una punta rígida; cápsula piriforme, inclinada
FUNARIA
27. Tallos dendroides, como pequeños árboles, o ramificados en un plano como la hoja de un
helecho 28
27. Tallos no dendroides ni frondosos 34
28. Hojas con un borde de células muy alargadas HYPOPTERYGIUM
28. Hojas no bordeadas 29
29. Tallos regularmente pinnados 30
29. Tallos con ramas secundarias erectas, a veces con un estípite claro 31
30. Hojas torcidas hacia un lado, con el ápice curvo; células de la hoja lisas
HYPNUM
30. Hojas erectas, con el ápice recto; células de la hoja con papilas THUIDIUM
31. Hojas sin costa o con costa corta y doble RENAULDIA
31. Hojas con costa simple, bien desarrollada 32
32. Hojas plegadas longitudinalmente, cápsula inmersa PTEROBRYON
32. Hojas lisas, cápsula exerta 33
33. Margen de la hoja serrulado o entero, hojas de las ramas rodeando todo el tallo, yemas
frecuentes sobre los tallos PIREELLA
33. Margen de la hoja serrado o dentado, hojas de las ramas a veces en un solo plano,
yemas ausentes POROTRICHUM
34. Tallos colgantes, muy alargados, generalmente epifitos 35
34. Tallos secundarios erectos o postrados, cortos, plantas de diversos substratos 41

35. Hojas en un solo plano	36	
35. Hojas dispuestas alrededor del tallo	37	
36. Hojas asimétricas, onduladas		NECKERA
36. Hojas simétricas, lisas		PHYLLOGONIUM
37. Hojas dispuestas en hileras en espiral		HILDEBRANDTIELLA
37. Hojas dispuestas en hileras no en espiral	38	
38. Hojas fuertemente cóncavas	39	
38. Hojas más o menos aplanadas	40	
39. Parte distal de la lámina foliar doblada hacia arriba y adentro, células las alares claramente diferenciadas		SQUAMIDIUM
39. Parte distal de la lámina de la hoja erecta, las células alares escasamente diferenciadas		METEORIDIUM
40. Hojas anchas, cordiformes en la base, células pluripapilosas		METEORIUM
40. Hojas estrechas, con base decurrente, células lisas		DENDROPOGONELLA
41. Hojas en un solo plano aparente		HOMALIA
41. Hojas en varias hileras alrededor del tallo	42	
42. Células de la hoja lisas	43	
42. Células de la hoja con papilas	49	
43. Hojas con borde diferenciado	44	
43. Hojas sin borde diferenciado	46	
44. Borde engrosado, formado por dos capas de células		PYRRHOBRYUM
44. Borde formado por células alargadas	45	
45. Hojas con dos costas		LEPIDOPILUM
45. Hojas con una costa		DALTONIA
46. Hojas vegetativas dimorfas		RACOPILUM
46. Hojas vegetativas no dimorfas	47	
47. Costa sinuosa en el tercio superior de la hoja		HERPETINEURON
47. Costa recta, doble o ausente	48	
48. Células distales de la lámina de la hoja muy alargadas		ENTODON

48. Células distales de la lámina de la hoja ovals, cortas	CRYPHAEA
49. Hojas con costa	50
49. Hojas sin costa	52
50. Pared de las células de la hoja muy engrosada, sinuosa	PRIONODON
50. Pared de las células de la hoja no sinuosa	51
51. Hojas dirigidas hacia un lado, onduladas, células con papilas dorsales en los extremos apicales	RHYTIDIUM
51. Hojas rectas, no onduladas, células con numerosas papilas en series longitudinales	TRACHYPUS
52. Esporofito con seta muy corta, cubierto por el periquecio	53
52. Esporofito con seta larga, no cubierto por el periquecio	BRAUNIA
53. Hojas vegetativas con una punta hialina, las hojas del periquecio con filamentos marginales	HEDWIGIA
53. Hojas vegetativas sin una punta hialina, las hojas del periquecio con el margen entero	CRYPHAEA

Andreaea Hedw. (Fig. 31)

Plantas con tallos pequeños de color pardo oscuro o rojizo; forman cojinetes pequeños. Tallos 1-3 cm de largo, ramificados. Hojas sobrepuestas al secarse, oblongo-lanceoladas o panduriformes, cóncavas, sin costa y con el ápice redondeado o ligeramente puntiagudo; células de la hoja de pared gruesa, las basales rectangulares con pared perforada; células superiores cuadradas, redondeadas con una papila dorsal grande por célula. Cápsulas pequeñas, sobresaliendo ligeramente del periquecio, las maduras abiertas en cuatro valvas que se doblan hacia afuera.

Estas plantas se encuentran a altas elevaciones, 3,800 – 4,600 m, en lugares expuestos, sobre rocas.

El color oscuro de los gametofitos y las cápsulas valvadas las distinguen claramente.

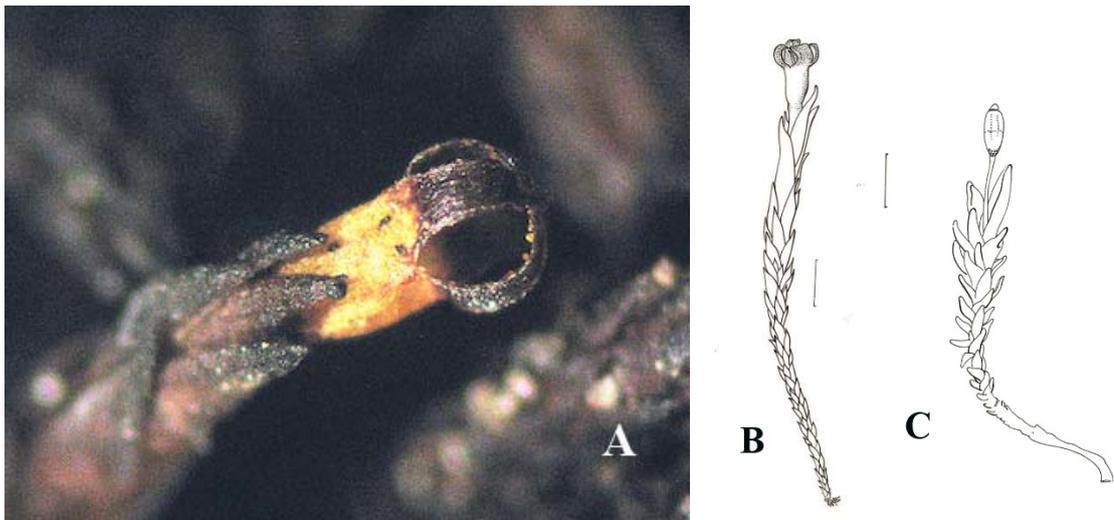


Figura 31. *Andreaea rupestris*. A, Ápice de tallo con esporofito. B, Gametofito y esporofito secos. C, Gametofito y esporofito húmedos; las valvas de la urna húmeda se cierran.

Atractylocarpus Hedw. (Fig. 32)

Plantas de color amarillo pálido. Tallos 2-3 cm de alto o más. Hojas estrechamente lanceoladas con ápice muy largo, como cerda, serrulado, curvado hacia un lado; costa muy larga, extendiéndose más allá de la lámina de la hoja; células basales rectangulares, las superiores muy alargadas. Cápsula cilíndrica, lisa, 2-3 mm de largo; dientes del peristoma divididos casi hasta la base, con papilas: opérculo rojo oscuro, con un pico largo.

Crece en forma abundante sobre troncos caídos, a 1,100 – 3,000 m.



Figura 32. *Atractylocarpus stenocarpus*. A, Cojines sobre el humus. B, Tallo aislado con esporofito; nótese la caliptra sobre el opérculo.

Atrichum P. Beauv. (Fig. 33)

Plantas agregadas en manchones de color verde oscuro; tallos erectos, simples, con abundantes rizoides en la base. Hojas con un borde de células alargadas, con ondulaciones transversales, liguladas o linear-lanceoladas, generalmente crispadas al secarse, con dientes simples o en pares sobre el margen, simples sobre las ondulaciones; costa estrecha terminando cerca de o en el ápice con pocas lamelas en la superficie ventral; células de la hoja lisas, redondo-hexagonales arriba, rectangulares hacia la base. Seta una o varias en el ápice del tallo; cápsula algo inclinada, lisa, cilíndrica; opérculo basalmente convexo, con un pico largo; peristoma simple, con 32 dientes cortos que se unen a una membrana que cubre la boca de la cápsula.

Crece sobre suelo húmedo, en sitios sombreados a 600 – 2,800 m.

Las hojas crispadas al secarse con pocas lamelas sobre la costa lo distinguen de *Polytrichum* y *Pogonatum*.

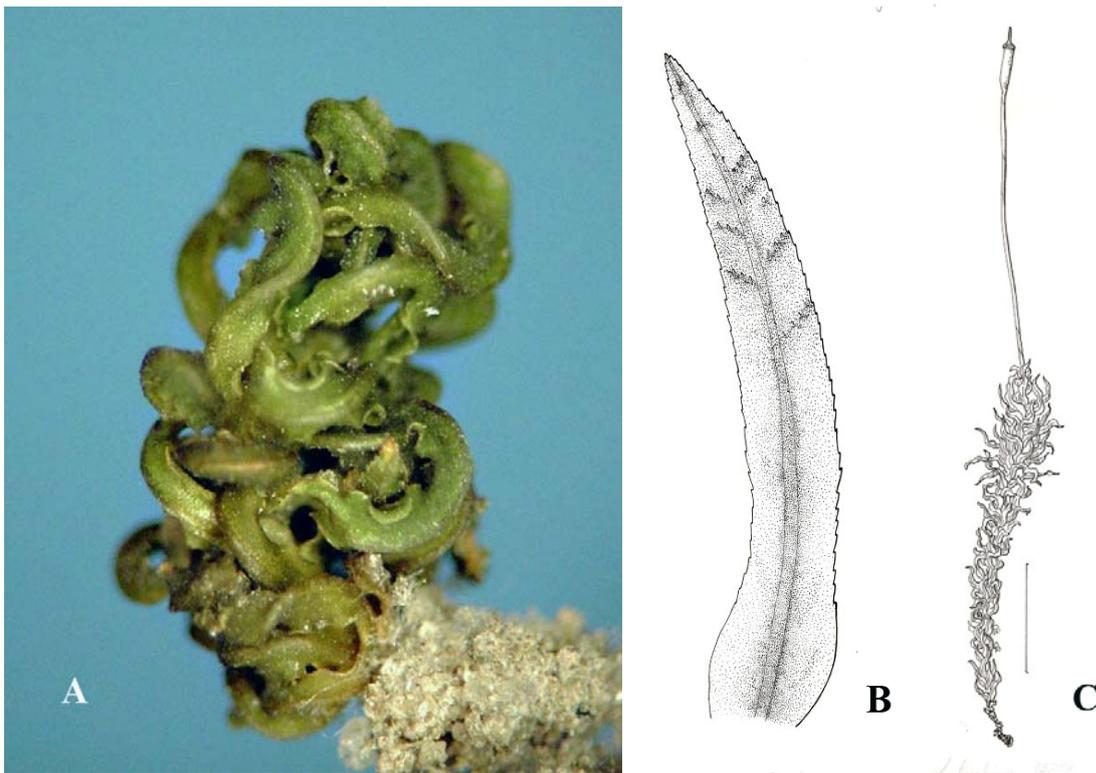


Figura 33. *Atrichum oerstedianum*. A, Gametofito seco. B, Hoja con dientes dorsales en el limbo. C, Tallo seco con esporofito.

Bartramia Hedw. (Fig. 34)

Plantas pequeñas o robustas. Tallos ramificados y rígidos, formando matas verdes, opacas, amarillentas o glaucas en la parte superior, pardo-amarillentas y radiculosas en la base. Hojas a veces crispadas al secarse, con una base erecta, con frecuencia envainante que se continúa gradual o abruptamente en una punta; ésta última es linear a lanceolada o subulada, dentada en los márgenes superiores y a veces en la parte dorsal de la costa. Costa fuerte, prominente en el dorso, extendiéndose casi hasta el ápice o saliendo de la lámina de la hoja; células superiores pequeñas, sub-cuadradas a oblongo-lineares, de pared firme, papilosas en los extremos en ambas superficies; células inferiores alargadas, rectangulares o lineares, de pared delgada, transparentes y lisas. Seta generalmente larga y curva; cápsula subglobosa, acostillada al secarse; peristoma doble, simple o ausente; endostoma frecuentemente rudimentario. Esporas esféricas o reniformes.

Las especies mexicanas crecen sobre taludes o sobre rocas húmedas, en elevaciones entre 2,000 – 4,100 m.

Las bases foliares envainantes claramente diferenciadas son características del género.

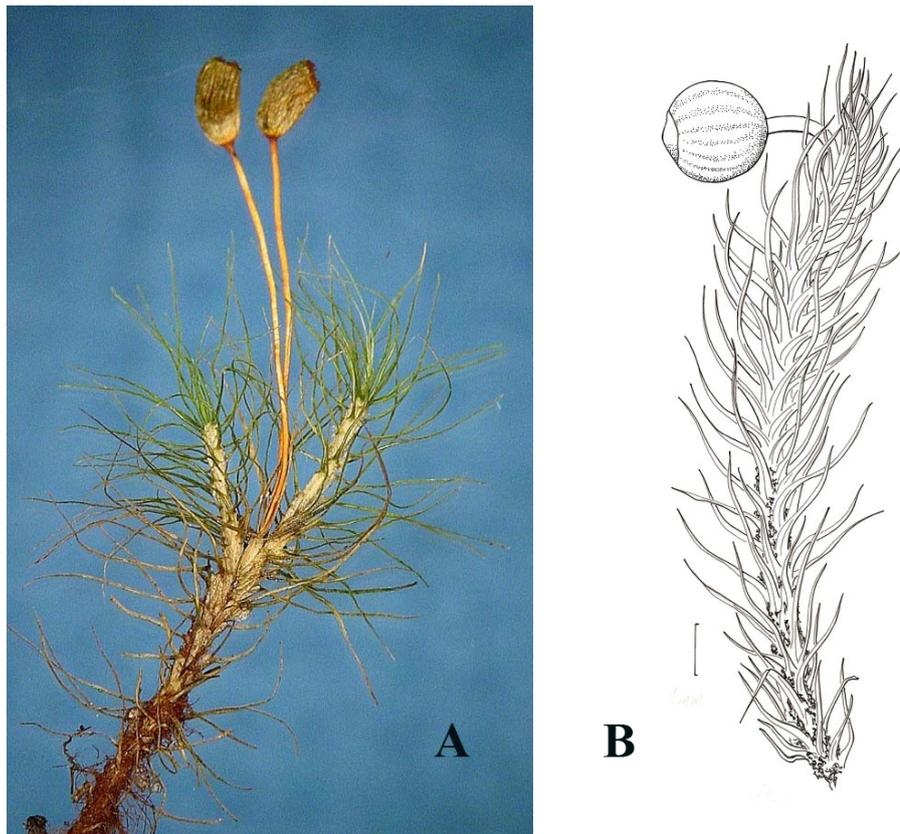


Figura 34. *Bartramia*. A, Hojas con base hialina y seta recta. B, Esporofito con seta curva.

Braunia Bruch & Schimp. (Fig. 35)

Musgos de crecimiento postrado, formando pequeñas carpetas; las puntas de las ramas verde amarillentas y la base parda; tallos rígidos e irregularmente ramificados. Hojas sobrepuestas al secarse, cóncavas con pliegues longitudinales, ovadas u oblongo-ovadas con o sin puntas translúcidas, márgenes enteros más o menos vueltos hacia atrás, rara vez planos; células de la hoja **papilosas**, con paredes sinuosas, las superiores oblongas, las basales cuadradas a rectangulares. Seta recta o ligeramente curvada; cápsula erecta, ovoide-cilíndrica o esférica, sin peristoma; opérculo cónico, con un pico muy reducido.

Crecen sobre rocas y árboles a altitudes medias y altas. 1,900 – 3,000 m

Las especies son difíciles de distinguir entre sí en ausencia de esporofitos. *Hedwigia imberbis* (= *Hedwigidium integrifolium*) es muy similar a nuestras especies de *Braunia*, pero se distingue por su esporofito inmerso y las hojas periqueciales diferenciadas.

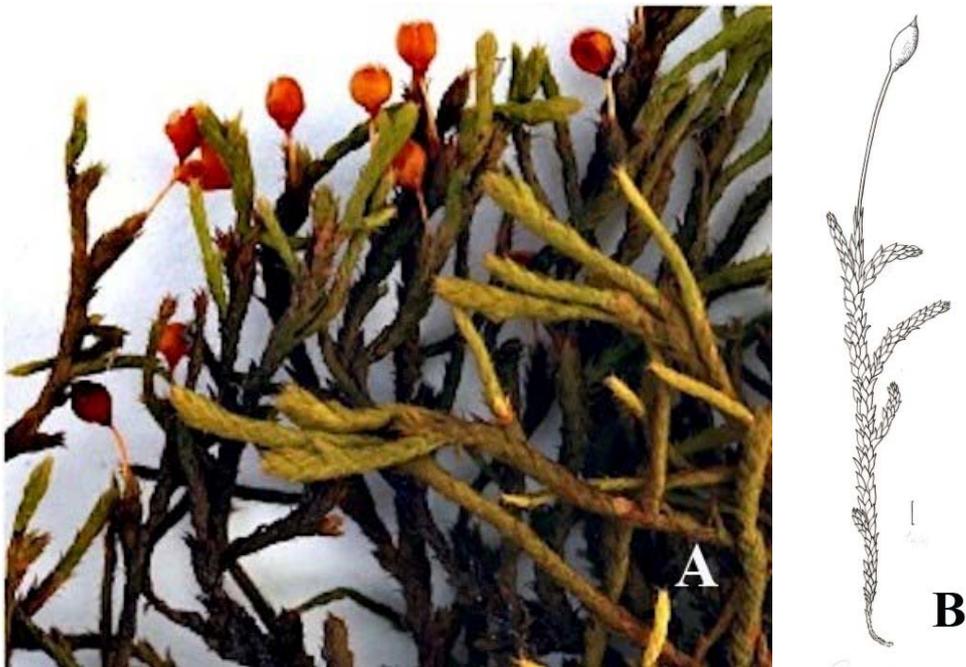


Figura 35. A, *Braunia squarrolosa* con cápsula subesférica. B, *Braunia secunda* con cápsula ovoide-cilíndrica.

Breutelia Schimp. (Fig. 36)

Plantas robustas en densos manchones, amarillentas, con tallos más o menos erectos, ramificados, con masas de rizoides abajo; hojas dobladas fuertemente hacia atrás, lanceoladas, terminadas en una punta delgada; costa estrecha, terminando en el ápice o ligeramente por fuera de él; lámina plegada en la base, margen plano o doblado hacia atrás, finamente serrado; células alargadas muy estrechas y fuertemente papilosas en la base. Cápsula subsférica a ovoide, grande, inclinada; seta recta o curva; peristoma doble, con los segmentos bien desarrollados; opérculo convexo, pequeño.

Crece sobre suelo o humus, a elevaciones moderadas y altas. 1,700 – 3,600 m



Figura 36. *Breutelia*. A, Parte de un tallo. B, la cápsula en este género es frecuentemente globosa.

Bryum Hedw. (Fig. 37)

Plantas en manchones pequeños a muy grandes; tallos cortos o de algunos centímetros de largo, frecuentemente ramificados por renuevos de abajo del periquecio; hojas frecuentemente aglomeradas hacia el extremo del tallo, anchas, ovadas u ovado-lanceoladas, acuminadas a obtusas o rara vez redondeadas en el ápice, esparcidas o sobrepuestas; margen entero o casi así, formado por células más estrechas y sin cloroplastos; costa delgada o fuerte, terminando abajo, en o más allá del ápice; células superiores de la hoja, romboidal-hexagonales, las basales rectangulares. Seta fuerte y alargada, torcida al secarse, generalmente rojiza; cápsula en forma de clava o pera, horizontal o péndula con el cuello claramente diferenciado; opérculo convexo casi sin pico; peristoma doble, el interno a veces rudimentario o formado por 16 segmentos aquillados, divididos, y por cilios; peristoma externo con 16 dientes lanceolados.

Es un género de amplia distribución en México; se localiza a elevaciones muy variadas, sobre suelo, rocas y árboles. 700 – 4,100 m.



Figura 37. *Bryum billarderi* habita con frecuencia en rocas. Las hojas se tuercen en espiral alrededor del tallo al secarse.

Calymperes Sw. (Fig.38)

Plantas de tamaño pequeño a mediano, de color verde a verde oscuro, ocasionalmente negruzcas, esparcidas o en matas, con los tallos erectos, con frecuencia bifurcados. Hojas curvadas o rizadas al secarse; lámina ligulada a lingulada, con base erecta, oblonga u obovada, claramente blanquecina. Costa gruesa, llegando casi hasta el ápice de la hoja o fuera de él, la punta a menudo ensanchada y ocupada por racimos de propágulos. Células superiores de la hoja pequeñas, redondeadas a cuadradas o ligeramente alargadas, mamilosas, frecuentemente con papilas en la superficie dorsal; células basales hialinas formando un área diferenciada a cada lado de la costa (cancelina) y bandas de células estrechas situadas por dentro del margen (teniolas) que se extienden más o menos hasta la mitad de la lámina. Seta erecta, larga; cápsula exerta, erecta, cilíndrica, lisa, sin peristoma. Caliptra plegada, persistente, perforada, encerrando completamente a la cápsula y rodeando parcialmente a la seta; ápice con hendiduras verticales que permiten la salida de las esporas.

Son plantas principalmente cortícolas de las elevaciones bajas de las regiones tropicales y subtropicales del mundo. 50 – 1,100 m.

Las cancelinas, teniolas y yemas foliares sirven para distinguir a este género de otros en la familia Calymperaceae.

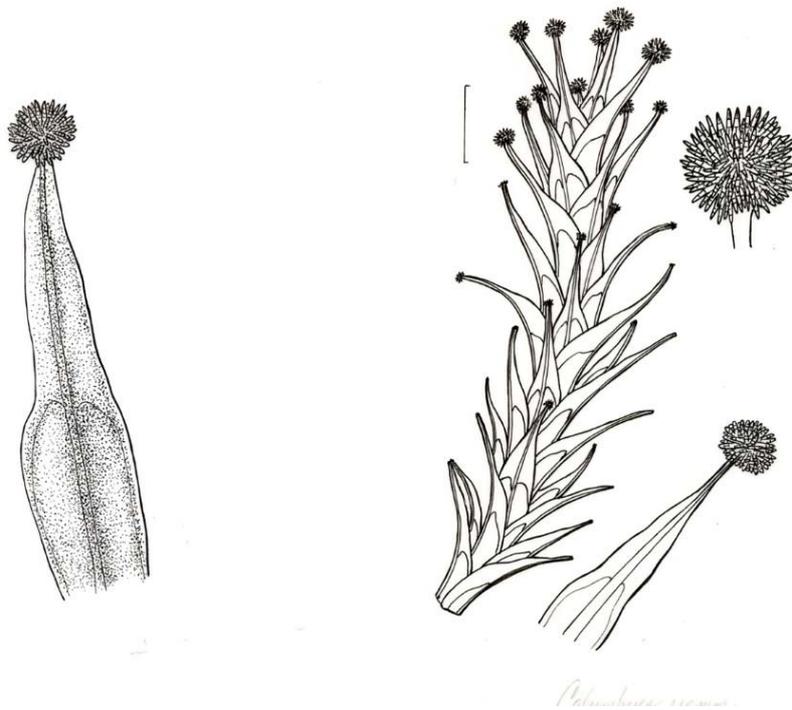


Figura 38. *Calymperes erosum* con yemas pluricelulares en la punta de las hojas.

Campylopus Brid. (Fig. 39)

Plantas pequeñas o robustas, con los tallos esparcidamente ramificados. Hojas erectas o curvas, frecuentemente rígidas ovadas u ovado-lanceoladas, ápice largo y en forma de aguja, dentado; costa hasta de 1/3 o más de ancho de la base, estrechándose hacia el ápice, en algunas especies sobresale de la lámina de la hoja como un pelo translúcido; células superiores de la hoja generalmente romboidales a casi cuadradas, células basales alargadas, frecuentemente con las paredes engrosadas, células de los ángulos basales muy distintas, grandes, translúcidas o coloreadas. Seta fuertemente curvada cuando húmeda, cápsula ovoide, frecuentemente acostillada al secarse; dientes del peristoma divididos casi hasta la mitad, con pequeñas estrías abajo; opérculo terminado en un pico.

Las plantas de este género crecen en manchones densos, sobre suelo y rocas, en altitudes altas o moderadas. 700 – 4,000 m.

La costa ancha y las células alares diferenciadas son frecuentes en el género, pero en algunas especies son inconspicuas.



Figura 39. *Campylopus*. Hojas y tallo con esporofitos de *C. heterostachys*.

Cryphaea Mohr (Fig. 40)

Plantas postradas con tallos delgados, ascendentes, ramificados. Hojas ovadas, agudas o cortamente acuminadas, enteras o serruladas arriba; células de la hoja ovales, de pared gruesa, lisas o con papilas pequeñas sobre todo en la parte dorsal; costa fuerte, llegando a la mitad de la hoja o un poco más arriba; cápsula ovoide, cubierta por el periquecio; peristoma doble, los dientes son papilosos y los segmentos estrechos.

Crecen sobre árboles o arbustos a elevaciones medias. 1,000 – 2,000 m

Cryphaea tiene esporofitos inmersos frecuentes en posición ventral sobre los tallos.

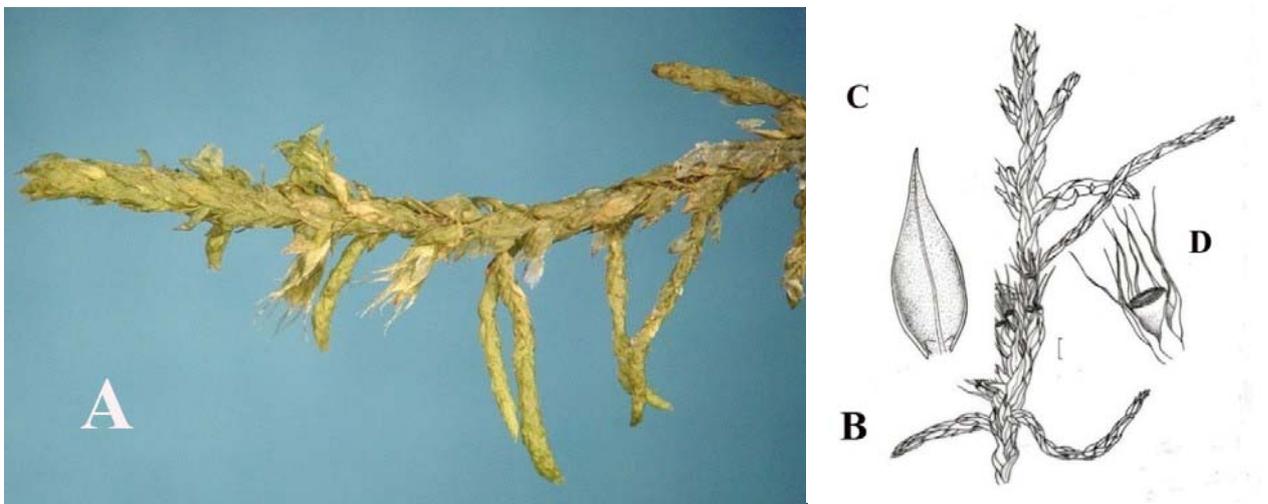


Figura 40. *Cryphaea*. A, Esporofitos en vista lateral. B, *C. reticulata* en vista ventral; C, Hoja vegetativa; D, Hojas periqueciales cubriendo al esporofito.

Daltonia Hook. & Tayl. (Fig. 41)

Plantas pequeñas, verde amarillentas, comúnmente lustrosas, en matas. Tallos suberectos, simples o bifurcados, no claramente aplanados. Hojas erguidas o irregularmente torcidas al secarse, apretadas, uniformes, lanceoladas, bordeadas; ocasionalmente con propágulos axilares; costa simple, terminando abajo del ápice; márgenes planos o recurvados, enteros o serrulados; células medias de las hojas engrosadas, lisas, ovals; células marginales lineares. Caliptra mitriforme, orlada en la base; seta lateral, alargada, lisa o escabrosa en la parte superior. Cápsula erecta o casi erecta; opérculo cónico con un pico subulado, erecto; annulus ausente; peristoma con 16 dientes papilosos, sin estrías; segmentos de la misma longitud que los dientes, estrechos, perforados a lo largo de la quilla, con una membrana basal baja.

Crecen sobre troncos, ramas y hojas de árboles y arbustos, en lugares húmedos. 1,500 – 3,100 m.

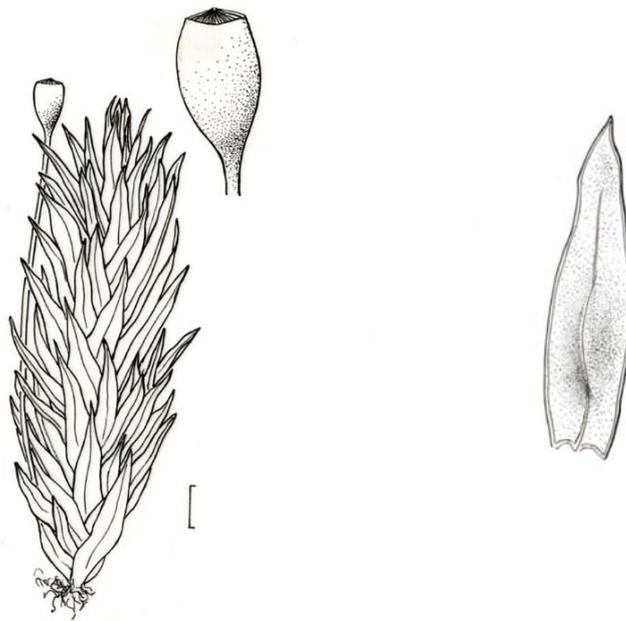


Figura 41. *Daltonia latolimbata*. Tallo con esporofito y hoja vegetativa.

Dendropogonella Britt. (Fig. 42)

Plantas colgantes, en festones delicados, café rojizas a rojo oscuras, verde-amarillentas en las puntas de los tallos o ramas jóvenes, con rizoides de color rojo, agrupados en racimos en las axilas de las hojas. Tallos muy largos y flexuosos, delgados, irregularmente pinnado-ramificados. Hojas de los tallos y ramas similares, imbricadas o reflexas al secarse, extendidas al mojarse, lanceoladas, biplegadas cerca de la base, acuminadas en el ápice; costa simple. Hojas de las ramas basales laxamente imbricadas al secarse, extendidas al mojarse, ovadas, ligeramente cóncavas con la costa simple o ausente. Seta más corta que la cápsula; cápsula ovoide a oblongo-ovoide, inmersa; peristoma doble, segmentos más cortos que los dientes, con membrana basal, sin cilios; opérculo cónico.

El género incluye una sola especie, *Dendropogonella refescens*, la cual crece sobre árboles y arbustos. 1,800 – 3,000 m.

Su crecimiento exuberante forma verdaderas cortinas que lo distinguen de otras especies colgantes.

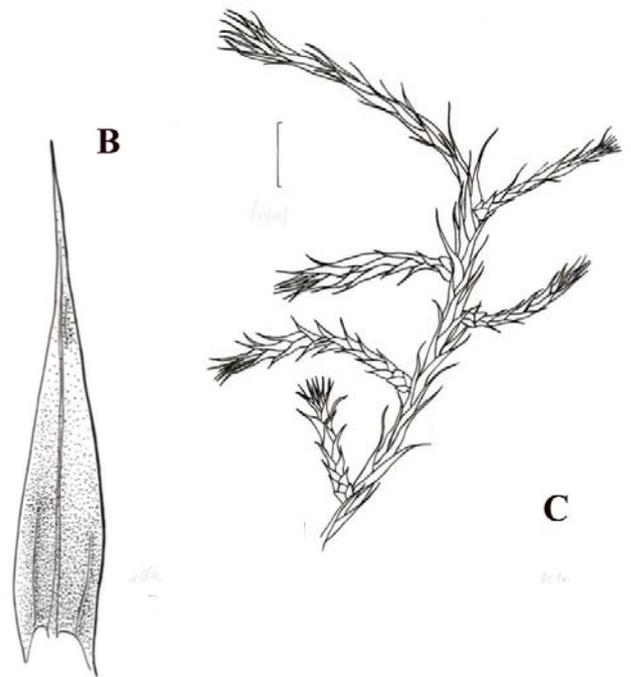


Figura 42. *Dendropogonella rufescens*. A, planta pequeña que a veces forma grandes cortinas sobre árboles en bosques subtropicales. B, hoja vegetativa. C, fragmento de tallo.

Entodon Müll. Hal. (Fig. 43)

Tallos con lustre, en tapetes pequeños postrados, ramificados, ligeramente aplanados. Hojas ovadas, sobrepuestas, enteras o levemente dentadas en el ápice; costa corta y doble o ausente; células de la hoja muy alargadas, cuadradas en los ángulos basales, lisas. Seta larga; cápsula cilíndrica, erecta y simétrica; opérculo cónico; peristoma doble, los dientes con pequeñas estrías y los segmentos estrechos.

Crecen sobre troncos, rocas y suelo húmedo, a 500 – 4,200 m.

Su color verde amarillento, lustroso y los tallos aplanados ayudan a su identificación en el campo.

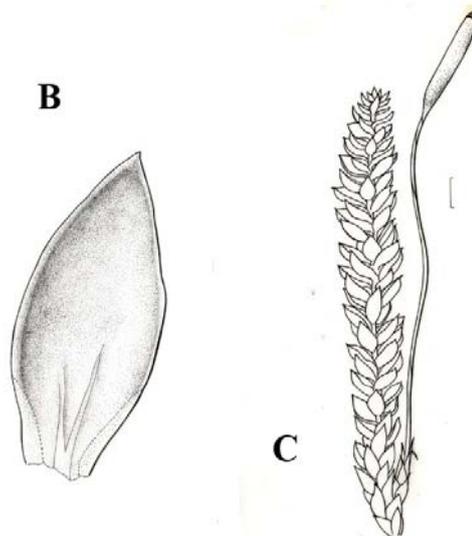


Figura 43. *Entodon*. A, Tallos postrados con esporofitos laterales. B, Hoja mostrando costa corta y doble. C, Fragmento de tallo con esporofito.

Eipterygium Lindb. (Fig. 44)

Plantas de tamaño pequeño a mediano, opacas o brillantes, verde pálidas a rojizas. Tallos simples o bifurcados. Hojas casi en un solo plano, más o menos dimórficas, las laterales en 2-3 hileras, obovadas a ampliamente elípticas, agudas o abruptamente acuminadas, a veces decurrentes; las hojas dorsales en 1-3 hileras más pequeñas que las laterales, estrecha a ampliamente lanceoladas, gradualmente agudas, generalmente decurrentes; márgenes planos, enteros a débilmente serrados cerca del ápice; costa a menudo roja, tenue, extendiéndose hasta la mitad a dos tercios de la longitud de las hojas laterales, más corta o a veces ausente en las hojas dorsales; células foliares ampliamente romboidales a lineares, largas, laxas, de pared delgada, gradualmente más estrechas hacia el margen formando un borde diferenciado. Seta anaranjada, cápsula inclinada, cortamente cilíndrica a piriforme, con un cuello corto; células exoteciales isodiamétricas, fuertemente colenquimatosas; peristoma doble, dientes papilosos en la superficie externa, segmentos aquillados y perforados, con membrana basal alta; cilios en grupos de 1-3, frecuentemente nodulosos.

En México, *Eipterygium* crece sobre suelo, a la orilla de arroyos, entre 600 – 4,000 m.

Los tallos pequeños de ca. 1 cm de alto, simples y la disposición de las hojas diferenciadas permiten reconocerlo fácilmente.

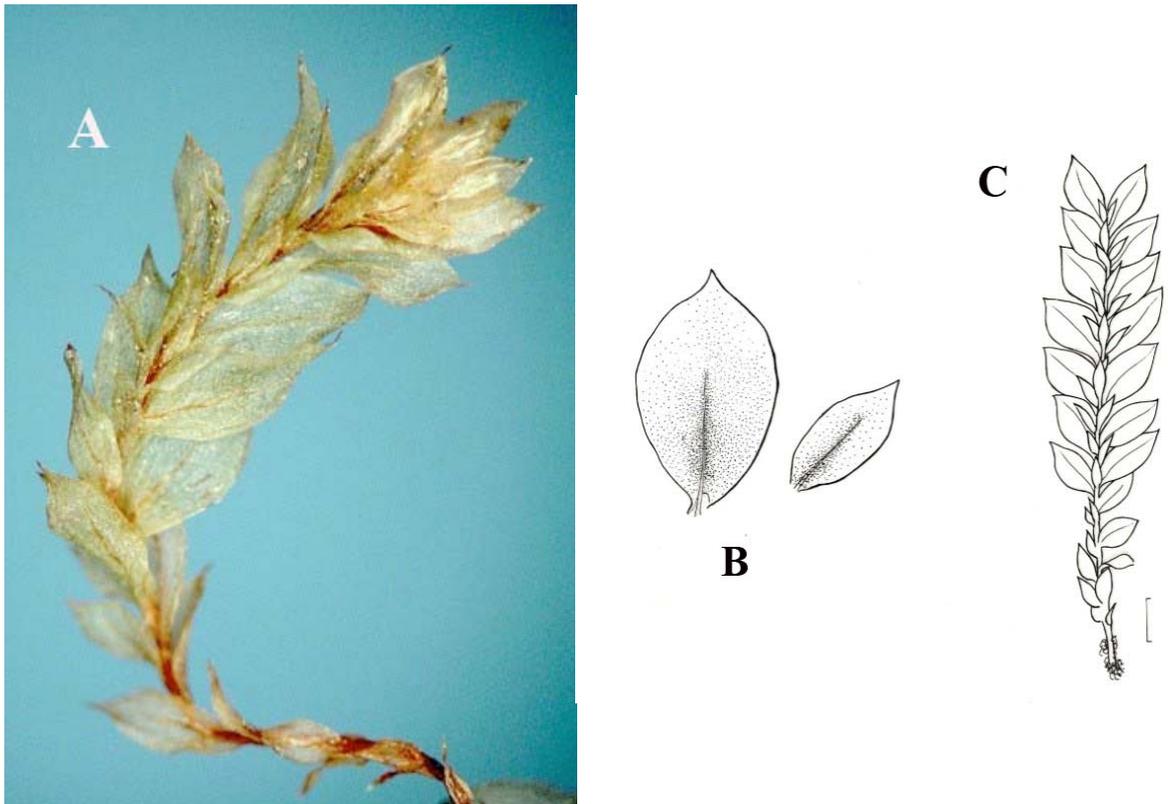


Figura 44. *Eipterygium*. A, Tallo en vista dorsal; las hojas dorsales poco conspicuas. B, Hojas lateral y dorsal. C, Arreglo de las hojas vegetativas.

Fissidens Hedw. (Fig. 45)

Plantas principalmente de 1-2 cm de alto, erectas o decumbentes, simples o bifurcadas. Hojas dísticas, diferenciadas en dos láminas vaginantes que abrazan al tallo, una lámina dorsal y una lámina ventral; costa simple o ausente, terminando bien abajo del ápice o por fuera de la lámina; lámina de la hoja formada por 1 ó 2 capas de células o a veces por varias capas; células con frecuencia irregularmente hexagonales a redondeadas, lisas, mamilosas, uni o pluripapilosas, a veces alargadas y con la pared engrosada, formando un borde diferenciado en la hoja. Esporofito terminal, lateral o basal; seta principalmente alargada, erecta, con frecuencia flexuosa o arqueada en la base; cápsula erecta o inclinada; peristoma simple, con los dientes divididos en la mitad inferior, a veces divididos irregularmente, rojos a café rojizos; opérculo cónico o con un pico largo. Caliptra con frecuencia cuculada, lisa o papilosa.

En México se conocen más de 40 especies de este género; se desarrollan sobre suelo, roca, corteza de árboles, en sitios secos, húmedos o mojados, a elevaciones entre 5 y 3,600 m.

Semejan hojas de una palma diminuta, con las hojas en un solo plano y las láminas vaginantes son visibles con una lente de mano.

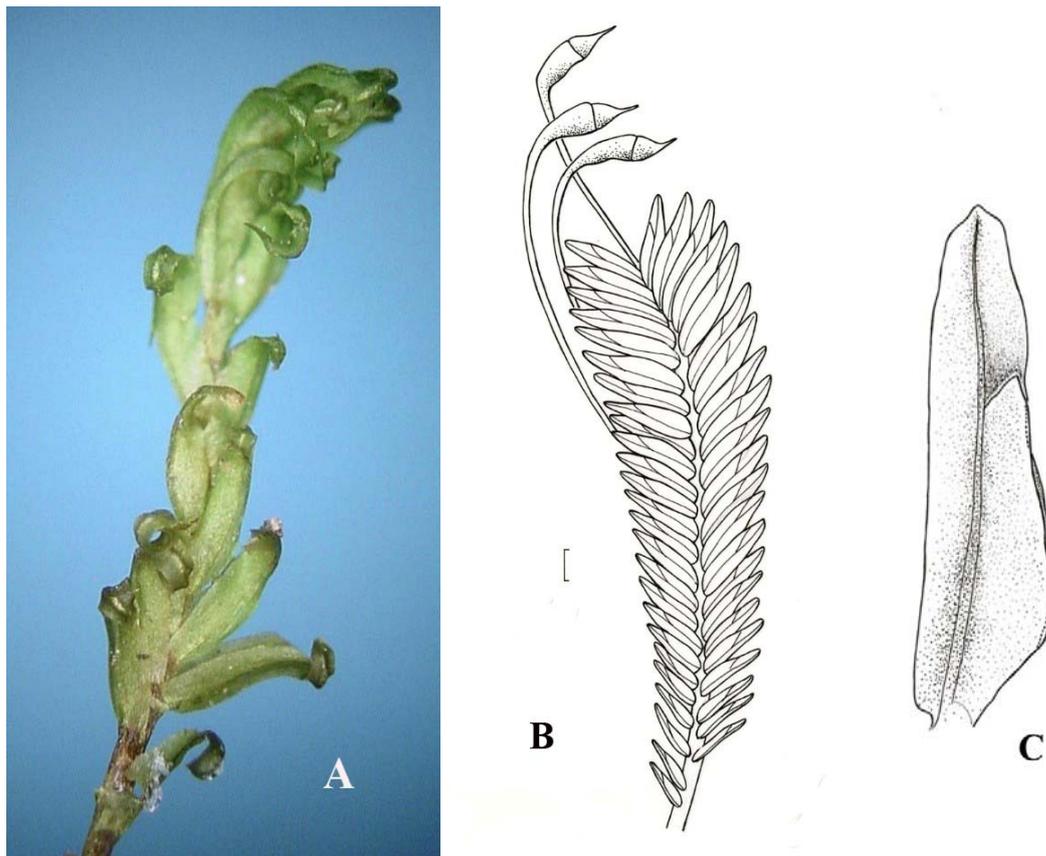


Figura 45. *Fissidens*. A, Tallo seco. B, Tallo húmedo. C, Hoja con láminas vaginantes.

Funaria Hedw. (Fig. 46)

Plantas hasta de 10 mm de alto, verdes a amarillentas, agregadas. Tallos usualmente simples, erectos. Hojas erectas, extendidas al humedecerse, cóncavas, oblongas a ovadas a ampliamente obovadas, con el ápice redondeado, agudo o acuminado; margen erecto, sinuoso a serrado en la mitad superior, rara vez entero, no bordeado; costa terminando bien abajo el ápice o extendiéndose por fuera de la lámina de la hoja; células foliares frecuentemente infladas, laxamente arregladas, de pared delgada, las superiores oblongo-hexagonales, las inferiores oblongo-rectangulares. Seta erecta, larga y flexuosa; cápsula inclinada a colgante, arqueada, piriforme, ligeramente acostillada, con el cuello bien diferenciado; annulus a veces ausente; opérculo cónico o convexo; dientes del peristoma papiloso-estriados, oblicuamente torcidos, unidos en la punta por una membrana circular; segmentos más cortos. Caliptra larga, inflada en la base, cuculada.

Las especies mexicanas crecen en sitios perturbados, sobre suelo, a elevaciones entre 200 – 4,000 m.

Los tallos son pequeños con pocas hojas y las cápsulas son acostilladas estando secas. *Funaria hygrometrica* es frecuente en sitios perturbados o quemados, particularmente en ambientes urbanos.

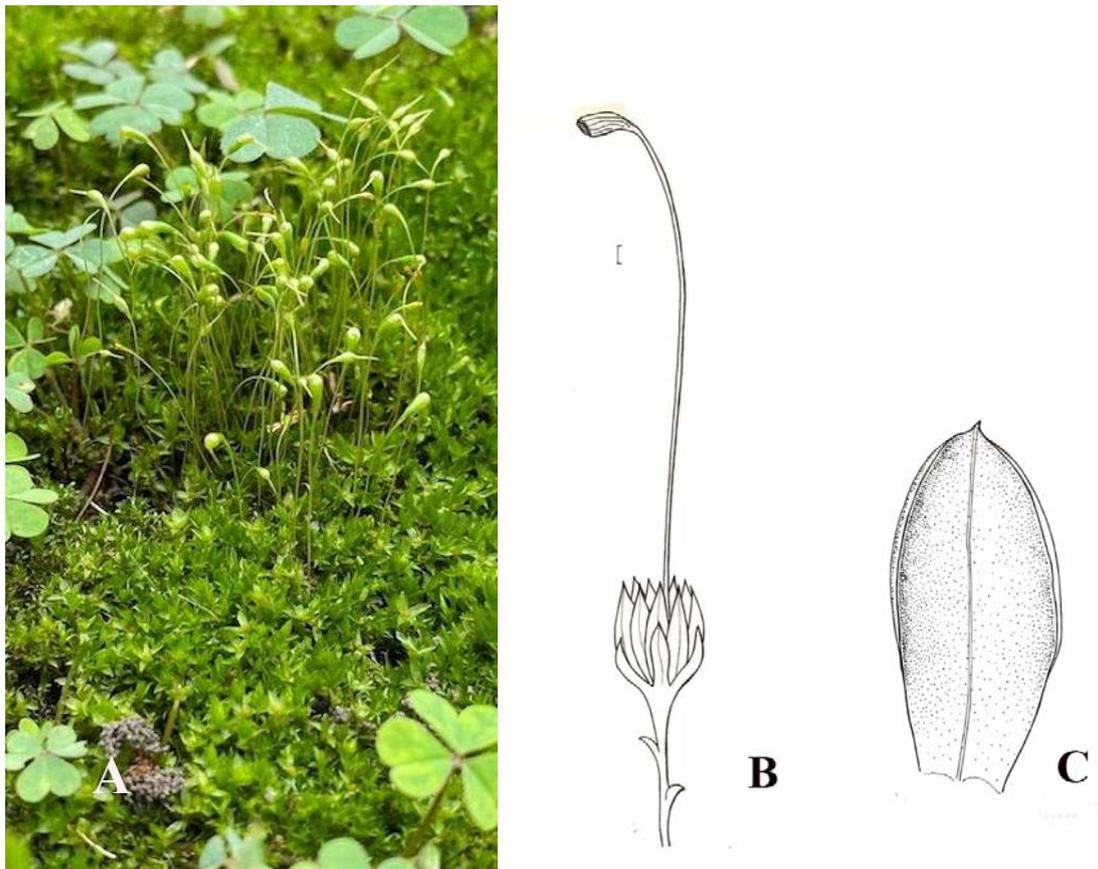


Figura 46. *Funaria hygrometrica*. A, Colonia sobre suelo. B, Tallo aislado. C, Hoja.

Grimmia Ehrh. (Fig. 47)

Plantas gregarias, en cojinetes. Tallos ramificados verdes, negruzcos en la base. Hojas planas, convexas o aquilladas, crispadas o torcidas en espiral, con frecuencia sobrepuestas al secarse; al humedecerse, las puntas translúcidas se curvan hacia atrás. Costa fuerte terminando cerca de, en o más allá del ápice; células superiores y medias de la hoja, pequeñas, cuadradas, redondeadas, a veces en varias capas (1-4) especialmente en los márgenes, a veces papilosas, frecuentemente con las paredes engrosadas y sinuosas; células basales rectangulares o lineares con las paredes ocasionalmente algo sinuosas, más o menos transparentes. Seta generalmente corta, recta o torcida; cápsula erecta o inclinada, ovoide, elipsoidal o cilíndrica, lisa o acostillada al secarse; opérculo más corto que la cápsula, cónico o con un pico largo, recto u oblicuo. Peristoma simple, con dientes rojizos, en forma de cuña, aplanados, con perforaciones o divididos desde la mitad.

Crecen sobre rocas, en lugares expuestos. Son frecuentes en las zonas alpinas. 40 – 4,500 m.

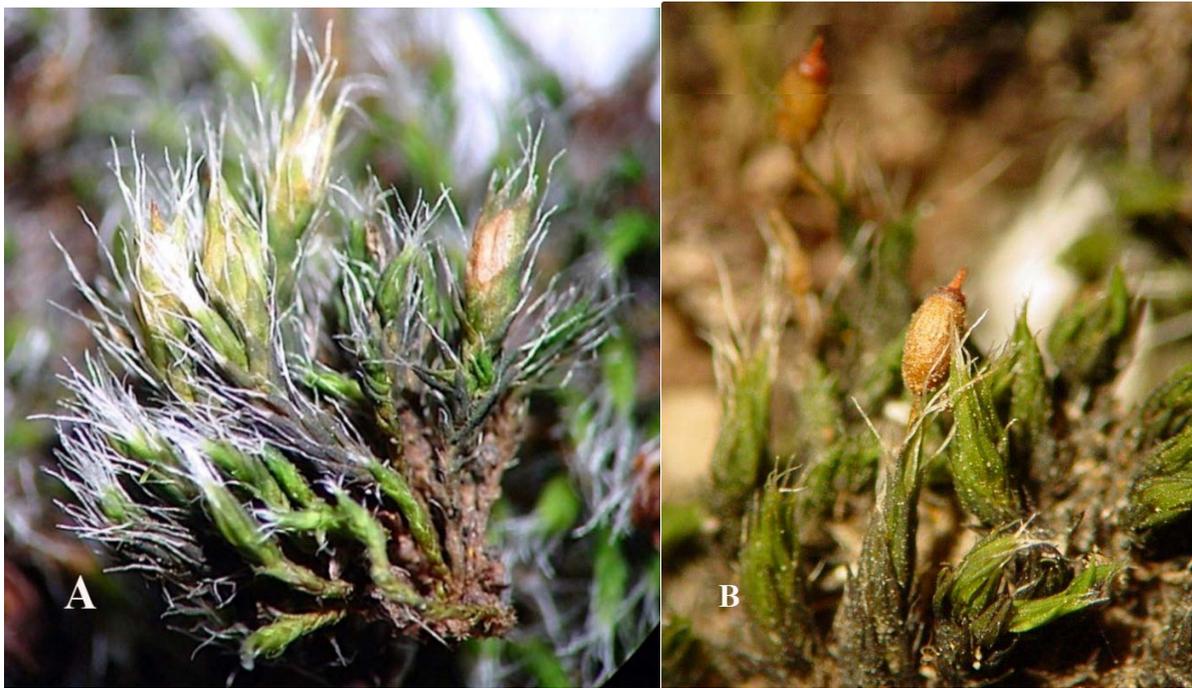


Figura 47. A, *Grimmia involucrata* con esporofitos inmersos; las hojas periqueciales son más grandes y parcialmente hialinas. B, *G. longirostris* con los esporofitos claramente exsertos.

Hedwigia P. Beauv. (Fig. 48)

Plantas robustas, en matas poco compactas, opacas, de color verde, canescentes o glaucas. Tallos rígidos, irregularmente ramificados. Hojas apretadas, erectas o subsecundas en estado seco extendidas al mojarse, ampliamente oblongas a ovadas; ápice agudo o acuminado, hialino y serrulado; margen revoluto en la mitad inferior o hasta el ápice; células superiores subcuadradas a cortamente oblongas con las paredes engrosadas y sinuosas, papilosas, tornándose más largas y notablemente porosas hacia la base; células basales marginales cuadradas. Hojas periqueciales ciliadas en todo el margen superior, los cilios largos, hialinos, nodulosos o dentados. Seta muy corta; cápsula inmersa, casi esférica, con la boca ancha y el cuello corto e inconspicuo; peristoma ausente; opérculo plano a convexo. Caliptra muy pequeña cónica a mitrada, pilosa.

Hedwigia vive sobre rocas a 660 – 3,400 m de altitud.

Los esporofitos son poco visibles pues son frecuentes en axilas de ramas y la cápsula es inmersa.

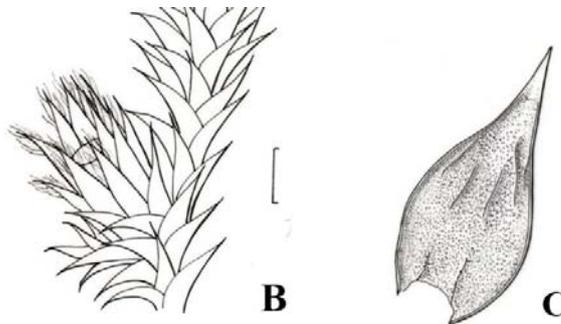


Figura 48. *Hedwigia ciliata*. A, Tallo con esporofitos inmersos. B, Fragmento de tallo con cápsula inmersa y hojas periqueciales ciliadas. C, Hoja vegetativa con ápice hialino.

Herpetineuron (Mül. Hal.) Cardot (Fig. 49)

Plantas de tamaño mediano, en matas poco compactas, rígidas, oscuras o verde-amarillentas a café, opacas. Tallos postrados, filiformes, esparcidos e irregularmente ramificados; ramas ascendentes, curvadas cuando secas, con frecuencia flageladas. Hojas de las ramas erectas, subtubulosas al secarse, erectas a extendidas al mojarse, aquilladas a cóncavas, plegadas en la base, ovadas a lanceoladas, agudas a acuminadas; margen irregular, fuertemente serrado en el tercio superior, recurvado cerca de la base; costa simple, fuertemente flexuosa y adelgazada arriba, terminando cerca del ápice; células foliares en hileras uniformes, pequeñas, oscuras, lisas, de pared gruesa, romboidales o subcuadradas. Seta rojiza; cápsula oval a cilíndrica, annulus bien desarrollado, opérculo cónico, agudo; dientes del peristoma lineares, blanquecinos, densamente papilosos, perforados; endostoma pálido, densamente papiloso, con membrana basal bien desarrollada y segmentos lineares cortos y gruesos. Caliptra lisa.

En México crece sobre rocas, aunque ocasionalmente se encuentra sobre troncos, entre 150 y 2,700 m.

Además de las ramas curvas, la costa sinuosa es característica.



Figura 49. *Herpetineuron*. Las ramas son curvas cuando están secas o húmedas.

Hildebrandtiella Müll. Hal. (Fig. 50)

Matas flojas verde brillantes o verde doradas. Tallos secundarios colgantes, más o menos alargados, densamente foliosos, irregularmente pinnados, a menudo con propágulos cilíndricos; ramas esparcidas, rectas o curvadas. Hojas sobrepuestas al secarse, extendidas al mojarse, muy cóncavas, no plegadas, seriadas en espiral sobre las ramas, oblongas y cortamente puntiagudas, con la base cordiforme; márgenes enteros, ampliamente inflexos arriba; costa ausente; células lisas, lineares, largas y sinuosas, más cortas y laxas en la inserción, pobremente definidas en los ángulos basales. Cápsula inmersa, ovada u oval; peristoma simple. Caliptra mitrada, lisa, cubriendo sólo al opérculo.

Crece sobre troncos de árboles, en bosques húmedos, a 90 – 2,200 m.

Hildebrandtiella guyanense es la única especie presente en México.

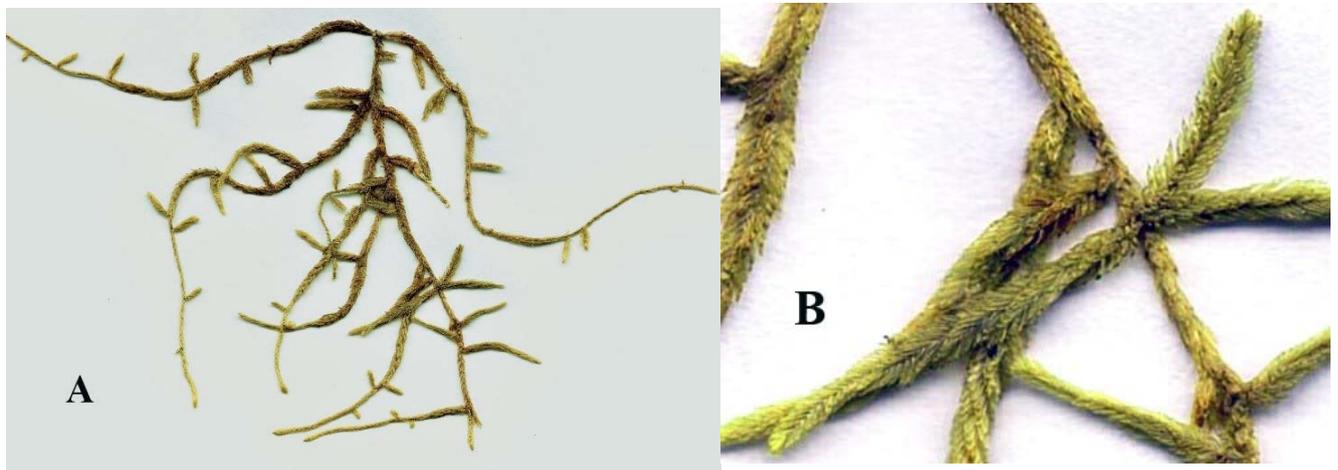


Figura 50. *Hildebrandtiella*. A, Forma de crecimiento. B, Inserción espiralada de las hojas.
Fotos A.P. Peña

Homalia Brid. (Fig. 51)

Plantas pequeñas a moderadamente robustas, lustrosas, verdes, irregularmente ramificadas. Hojas fuertemente aplanadas, sobrepuestas, ampliamente divergentes, oblongas, obovadas o cultriformes, obtusas o redondeadas, cortamente decurrentes; margen plano, enrollado a lo largo de un lado de la base, entero o serrulado hacia el ápice; costa simple, corta, extendiéndose más allá de la mitad de la hoja o corta y doble, ocasionalmente ausente; células apicales de la hoja lisas, pequeñas, cortas, romboidales a subcuadradas, alargadas a lineares hacia la base. Seta larga; cápsula erecta o ligeramente inclinada, oblonga a subcilíndrica, roja a parda; opérculo rostrado con la base cónica; peristoma doble, con los dientes estrechamente lanceolados, amarillos a pardos, estriolados en la base y hialino-papilosos arriba; endostoma amarillo-pálido, liso o finamente papiloso con membrana basal conspicua, segmentos lineares a lanceolados, aquillados, perforados; cilios ausentes, reducidos o desarrollados. Caliptra cuculada, principalmente desnuda.

Crece sobre rocas y troncos de árboles, a 200 – 1,900 m de altitud.

Sus tallos aplanados de color verde oscuro lustroso y las hojas en un solo plano con los ápices redondeados u obtusos facilitan su reconocimiento.

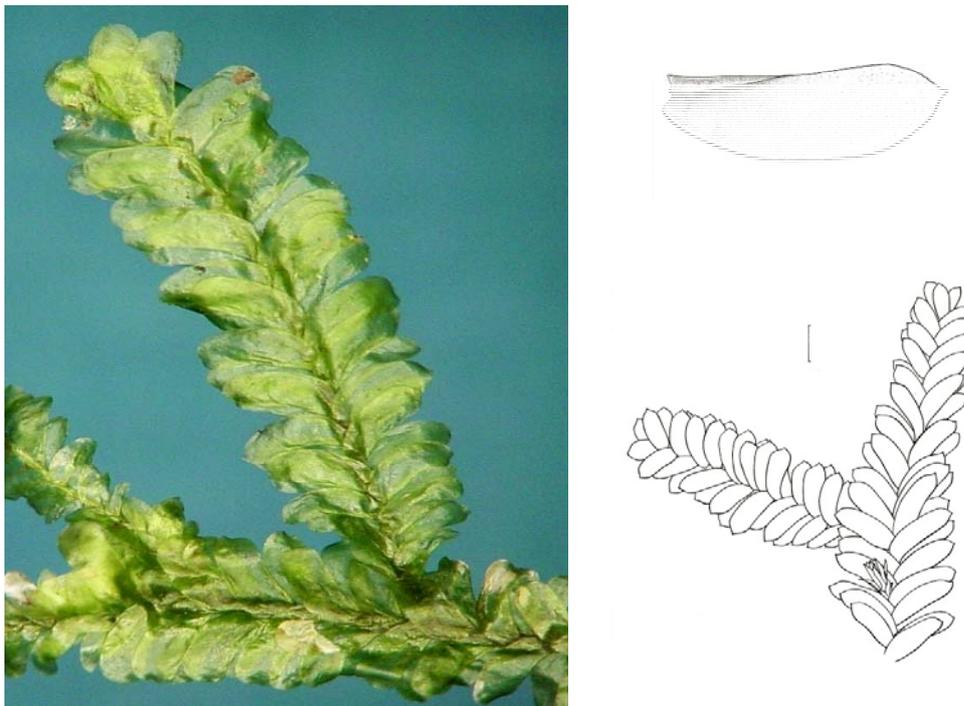


Figura 51. *Homalia*. Tallos y hoja vegetativa.

Hypnum L. (Fig. 52)

Tallos pequeños a robustos, frecuentemente en tapetes brillantes, verde amarillentos o dorados; tallos postrados a ascendentes, irregular o regularmente ramificados; hojas fuertemente torcidas hacia un lado, con el ápice curvo; costa corta, doble o ausente; célula de la hoja alargadas, lisas, las basales pequeñas, cuadradas o infladas y transparentes. Seta larga; cápsula oblongo-cilíndrica, erecta, inclinada u horizontal; opérculo cónico o con un pico corto; peristoma doble.

Viven sobre árboles, rocas y humus, a 2,000 – 4,300 m de altitud.

Hypnum amabile tiene tallos pinnadamente ramificados que pueden confundirse con los de *Sematophyllum swartzii* que crece en elevaciones menores.

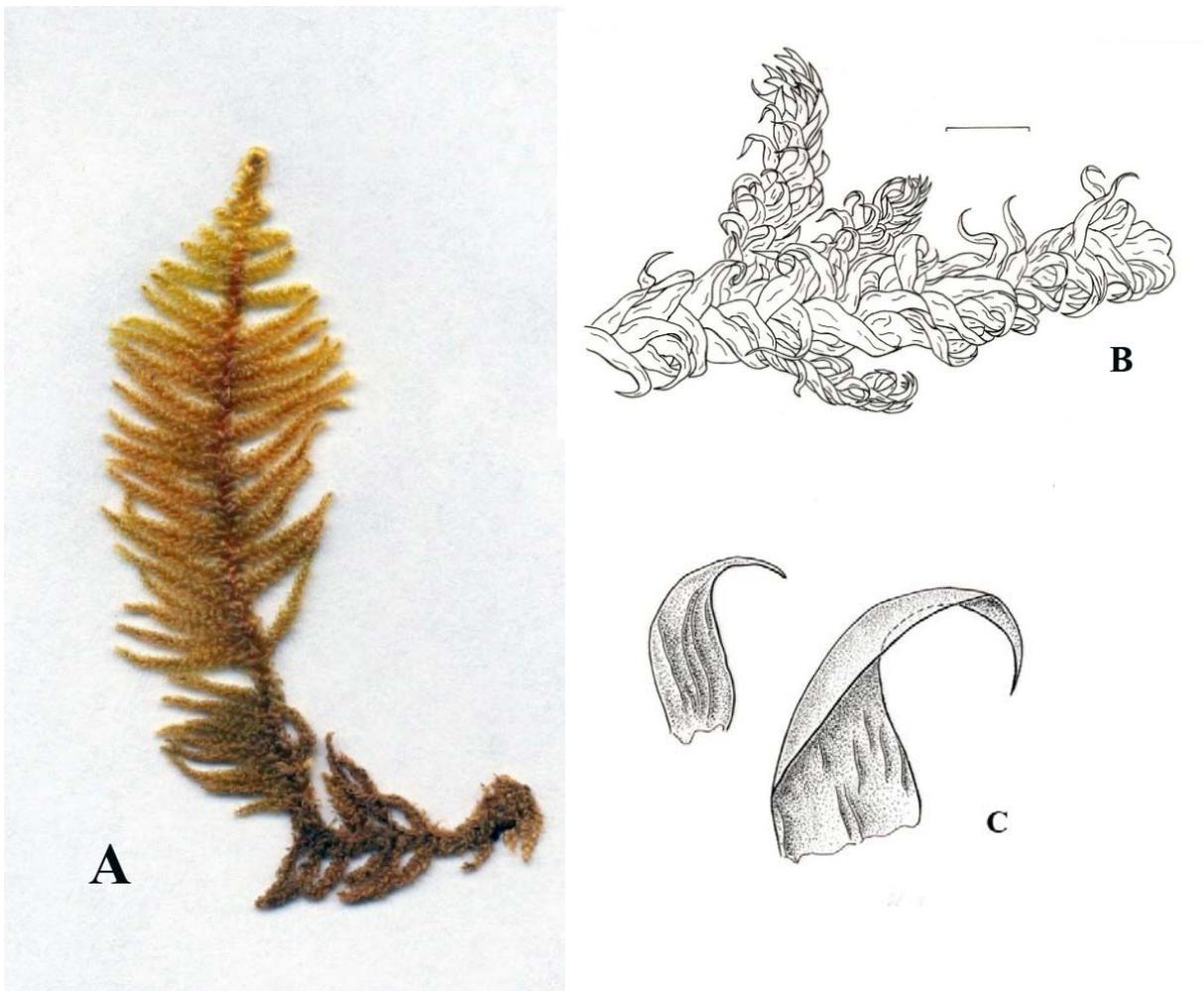


Figura 52. *Hypnum*. A, Tallo completo. B, Porción distal húmeda de un tallo. C, Hojas de rama y tallo. Foto A.P. Peña.

Hypopterygium Brid. (Fig. 53)

Plantas delgadas a robustas, verdes, en matas laxas. Tallos principales postrados, alargados, radiculosos; tallos secundarios erectos, ramificados arriba, la base como un estípite con las hojas distantes; la fronda oblicua u horizontal, aplanada, ampliamente ovada o triangular; ramas frecuentemente 1-2-pinnadas, rara vez 3-pinnadas. Hojas laterales aplanadas a extendidas, en dos hileras, asimétricas, ovadas a oblongo-liguladas, agudas a subuladas, bordeadas, serradas arriba; costa simple, terminando arriba de la mitad de la hoja; células superiores romboidales u oblongo- hexagonales, lisas; células inferiores más largas y laxas. Hojas ventrales o anfigastria pequeñas, apretadas, simétricas, ampliamente ovadas, agudas a subuladas, bordeadas, enteras o serradas arriba. Seta larga, lisa; cápsula lisa, inclinada a horizontal, oblongo-ovoide, contraída abajo de la boca, asimétrica; annulus ancho; opérculo con un pico largo; peristoma doble, los dientes lanceolados, subulados; endostoma papiloso, con la membrana basal alta, los segmentos aquillados, perforados, con 1-2 cilios. Caliptra cuculada, lisa.

Crece en lugares húmedos sobre troncos, rocas y taludes a 280 – 2,700 m.

Los tallos parecen Selaginelas pequeñas con hojas de dos tipos, las laterales más grandes y aplanadas; las ventrales son pequeñas y de diferente forma.

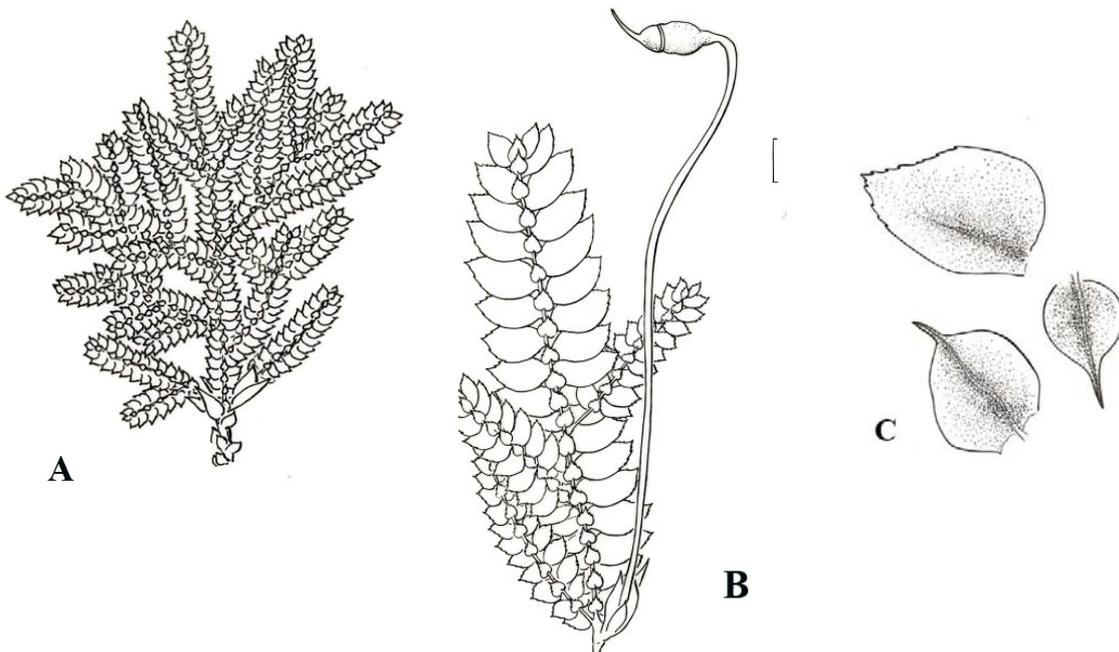


Figura 53. *Hypopterygium*. A, Fronda completa. B, Rama en vista ventral, con esporofito. C, Hoja lateral y dos hojas ventrales.

Lepidopilum (Brid.) Brid. (Fig. 54)

Plantas delgadas a robustas, en matas laxas, verde amarillentas, con frecuencia lustrosas; tallos primarios postrados, los secundarios suberectos, simples o libremente ramificados, usualmente con las hojas aplanadas; hojas dimórficas, las verticales erectas, simétricas, las laterales erectas a esparcidas, más grandes, asimétricas, ovado-lanceoladas a oblongas, apiculadas a acuminadas, márgenes a menudo serrados arriba, a veces con propágulos filiformes septados en las axilas; costa doble, divergente cerca de la base, hasta la mitad de la hoja o más corta; células superiores lisas, estrechamente hexagonales, lineares hacia los márgenes formando un borde poco diferenciado; células inferiores más alargadas. Cápsula erecta; opérculo cónico o con un pico largo; sin annulus; dientes del peristoma estrechos, papilosos; segmentos papilosos, carinados, con membrana basal estrecha; cilios rudimentarios o ausentes. Caliptra cónica a mitrada, lisa o con pelos, con la base lobulada, papilosa arriba y lisa abajo.

Las especies de este género crecen sobre árboles y rocas. 90 – 2,800 m.

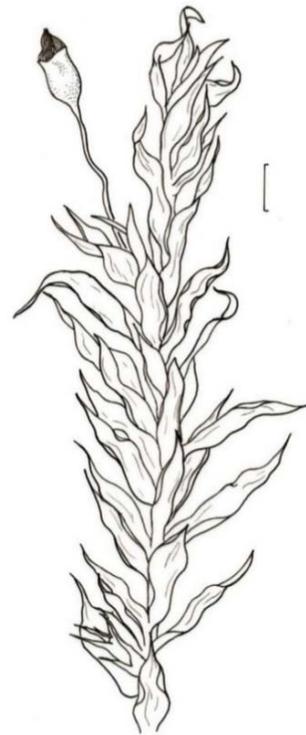


Figura 54. *Lepidopilum*. Tallos secos.

Leptodontium Hampe (Fig. 55)

Plantas pequeñas o robustas, en tapetes laxos o en grupos pequeños. Tallos cortos a muy largos, hasta 20 cm de largo, usualmente con masas de rizoides abajo. Hojas erectas, torcidas al secarse, ampliamente extendidas al mojarse, linguladas, oblongas u ovadas a largamente lanceoladas, aquilladas arriba, con la base corta a larga y estrechamente decurrente, abrazando al tallo, márgenes doblados hacia atrás en uno o dos tercios inferiores, dentados en la mitad o tercio superior y a veces hasta la inserción; costa terminando en o abajo del ápice o sobresaliendo de la lámina de la hoja. Células superiores de la hoja subcuadradas, de pared delgada, completamente engrosada o engrosada sólo en los ángulos, con papilas simples o ramificadas, columnares o en forma de copa o media luna; células basales internas frecuentemente bien diferenciadas, más grandes que las superiores, rectangulares, con la pared delgada, completamente engrosada o sólo engrosada lateralmente, a veces perforada, levemente papilosa. Seta 3-30 mm de largo, torcida arriba. Cápsula cilíndrica, erecta, lisa o rara vez rugosa al secarse. Dientes del peristoma generalmente con divisiones lineares hasta la base, lisos a estriados; opérculo con un pico cónico.

Las especies de este género se encuentran principalmente en zonas montañosas, sobre troncos, suelo o rocas. 500 – 4,400 m.

Algunas especies de *Bryoerythrophyllum* y *Rhexophyllum* son muy similares en apariencia a *Leptodontium*. El primero tiene un cordón central en el tallo y el segundo tiene un borde foliar de dos capas de células. En sección transversal la costa de *Leptodontium* carece de epidermis ventral.



Figura 55. *Leptodontium*. A, Hábitat epífita. B, Hoja. C, Planta fértil seca.

Leucobryum Hampe (Fig. 56)

Plantas blanquecinas, con frecuencia creciendo en matas o en cojines densos. Tallos simples o ramificados. Hojas fuertemente sobrepuestas; base elíptica a ovada, con una lámina formada por algunas hileras de células hialinas alargadas; la base continúa en una punta linear más o menos subtubulosa, formada casi completamente por la costa; costa en sección transversal con una capa de células verdes o clorocistos cuadrangulares cubiertos con una o más capas de células hialinas o leucocistos. Seta alargada. Cápsula inclinada, más o menos arqueada, con surcos al secarse; dientes del peristoma divididos, articulados; opérculo con un pico; caliptra cuculada.

Crece sobre troncos y suelo en altitudes bajas a intermedias. 5 – 2,700 m.

El color lechoso de las plantas se debe a las capas de células hialinas de las hojas; la lámina foliar está mejor desarrollada que la de *Octoblepharum* y tiende a ser tubular.

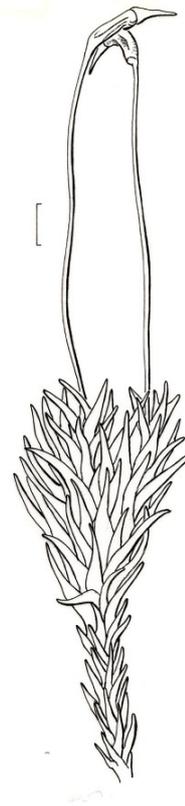


Figura 56. *Leucobryum*. Plantas secas; a la derecha se muestra la posición de los esporofitos.

Leucoloma Brid. (Fig. 57)

Plantas de tamaño pequeño a mediano, en matas delicadas. Tallos poco ramificados. Hojas aglomeradas, flexuosas al secarse, a menudo lanceoladas, subtubulosas; costa estrecha, percurrente. Células de la mitad distal de la hoja pequeñas, cortas y papilosas dorsalmente, excepto en el borde; células marginales, muy largas y estrechas, hialinas, formando un borde diferenciado; aurículas grandes generalmente presentes. Seta erecta; cápsula erecta, con el peristoma simple, los dientes divididos hasta la mitad o hasta abajo. Opérculo con un pico; caliptra a menudo rugosa en el ápice.

Crece sobre troncos de árboles y sobre madera en descomposición. 300 – 2,200 m.



Figura 57. *Leucoloma* sobre rama; se muestran también varios tallos separados.

Meteoridium (Müll. Hal.) Manuel (Fig. 58)

Tallos robustos, verde brillante a amarillentos, colgantes, irregularmente ramificados. Los tallos secundarios con hojas ampliamente extendidas, serruladas, con margen plano. Células foliares lisas, lineares distalmente, las proximales romboidales, porosas; las alares en pequeños grupos poco notables. Costa simple, delgada, extendiéndose hasta la mitad de la hoja. Dioicos. Hojas periqueciales amplias, lanceolado-acuminadas. Cápsula exerta o emergente, con annulus inconspicuo y con exostoma estriolado abajo, papiloso en la punta; segmentos del endostoma delgados, papilosos. Caliptra cuculada, escabrosa en la punta.

Crece como epífita en sitios parcialmente sombreados, húmedos. 100 – 2,100 m

En México está representado por *M. remotifolium*. Se distingue de *Meteoriopsis* y *Zelometeorium* por sus caliptras cuculadas lisas, no pilosas y las hojas extendidas desde la inserción.



Figura 58. Fragmento de tallo de *Meteoridium*. Foto A.P. Peña

Meteorium Doz. & Molk. (Fig. 59)

Plantas robustas, ramificadas, verde-amarillentas en los extremos, pardas o negras hacia la base; tallos secundarios postrados o colgantes; ramas densamente foliadas, cilíndricas. Hojas oblongo-ovadas o lanceoladas cordadas o auriculada en la base, cóncavas, plegadas, a veces bruscamente contraídas en una punta delgada la cual se prolonga en un pelo; márgenes denticulados; costa terminando arriba de la mitad de la hoja; células de la hoja romboidales, alargadas, con una o varias papilas pequeñas en el lumen de las células. Seta 6-7 mm de largo o más larga que el periquecio; cápsula ovoide, dientes del peristoma papilosos segmentos filiformes, papilosos con una membrana basal baja y cilios rudimentarios. Caliptra cuculada, pilosa.

En México se encuentra sobre troncos y ramas de árboles y arbustos, con una amplia distribución altitudinal. 40 – 4,200 m.

No se reconocen diferencias entre *Meteorium* y *Papillaria*. *Toloxis imponderosa* podría confundirse, pero sus bases foliares fuertemente auriculadas sobresalen de la lámina.

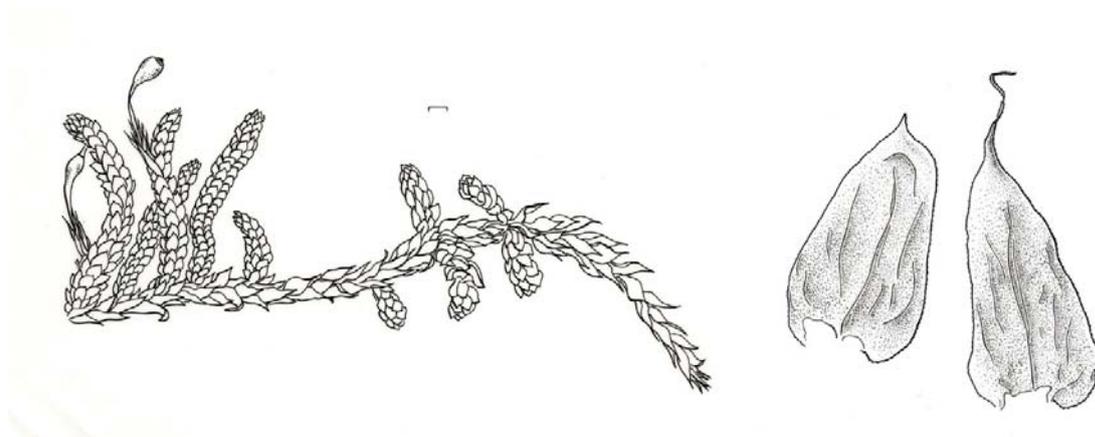


Figura 59. *Meteorium*. Extremo distal de tallo con esporofitos y hojas vegetativas.

Neckera Hedw. (Fig. 60)

Plantas con tallos postrados o colgantes, irregularmente ramificados, aplanados. Hojas oblongas, aplanadas, con ondulaciones transversales, cortamente puntiagudas, asimétricas; costa doble y corta; células de la hoja engrosadas, lisas, redondeadas hacia el ápice, alargadas cerca de la base. Seta corta, cápsula inmersa o emergente, erecta, ovoide a oblonga; opérculo con un pico más o menos desarrollado; peristoma doble, dientes papilosos, rara vez transversalmente estriados abajo.

Crecen sobre troncos de árboles, principalmente a elevaciones medias y altas. 1,100 – 3,000 m.

Neckeropsis undulata es parecido en las hojas onduladas, pero el ápice foliar es truncado y hay una costa simple, no ramificada.

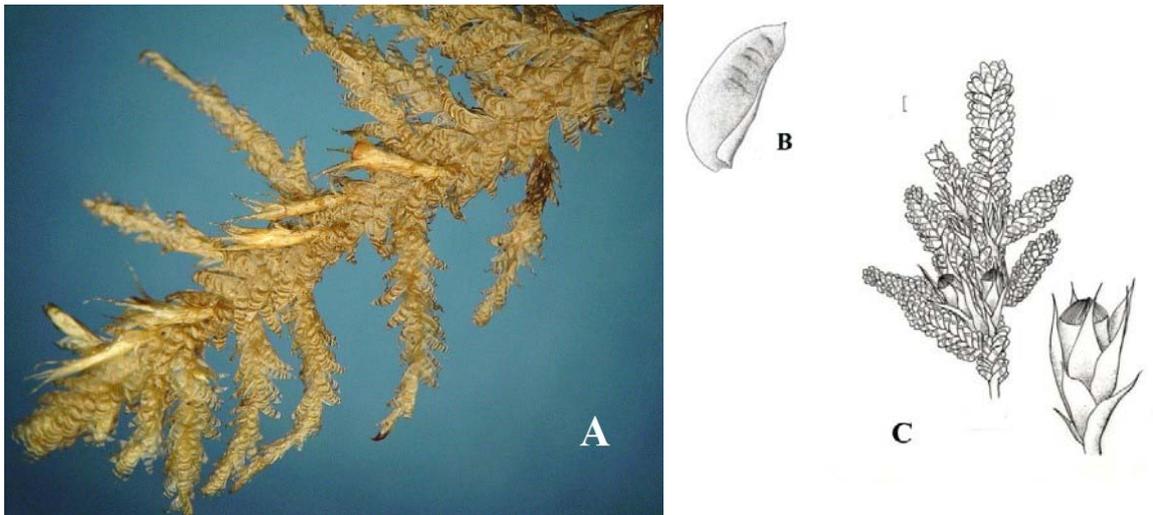


Figura 60. *Neckera*. A, Tallos con esporofitos inmersos en posición ventral. B, Hoja vegetativa ondulada. C, Planta seca y resporofito cubierto por hojas periqueciales.

Octoblepharum Hedw. (Fig. 61)

Plantas blanquecinas o grisáceas, a veces teñidas de pardo o rojo, en matas densas y compactas. Hojas agrupadas, erectas a ampliamente esparcidas, carnosas, frágiles, liguladas con una base estrecha, delicada, oblongo a obovada; costa ancha, formando la parte más importante de la hoja, en sección transversal consta de una hilera media de células verdes o clorocistos triangulares, rodeados por varias capas de células hialinas o leucocistos. La lámina foliar está restringida a la base, formada por células delicadas, hialinas, alargadas. Seta larga, erecta; cápsula exerta, erecta, cilíndrica u ovoide; peristoma con 8 ó 16 dientes amarillos o café amarillentos, lisos o casi así; opérculo oblicuo con un pico largo. Caliptra cuculada.

Sobre corteza o a veces sobre suelo, en la base de palmas y otros árboles principalmente a altitudes bajas y moderadas. 5 – 1,850 m.

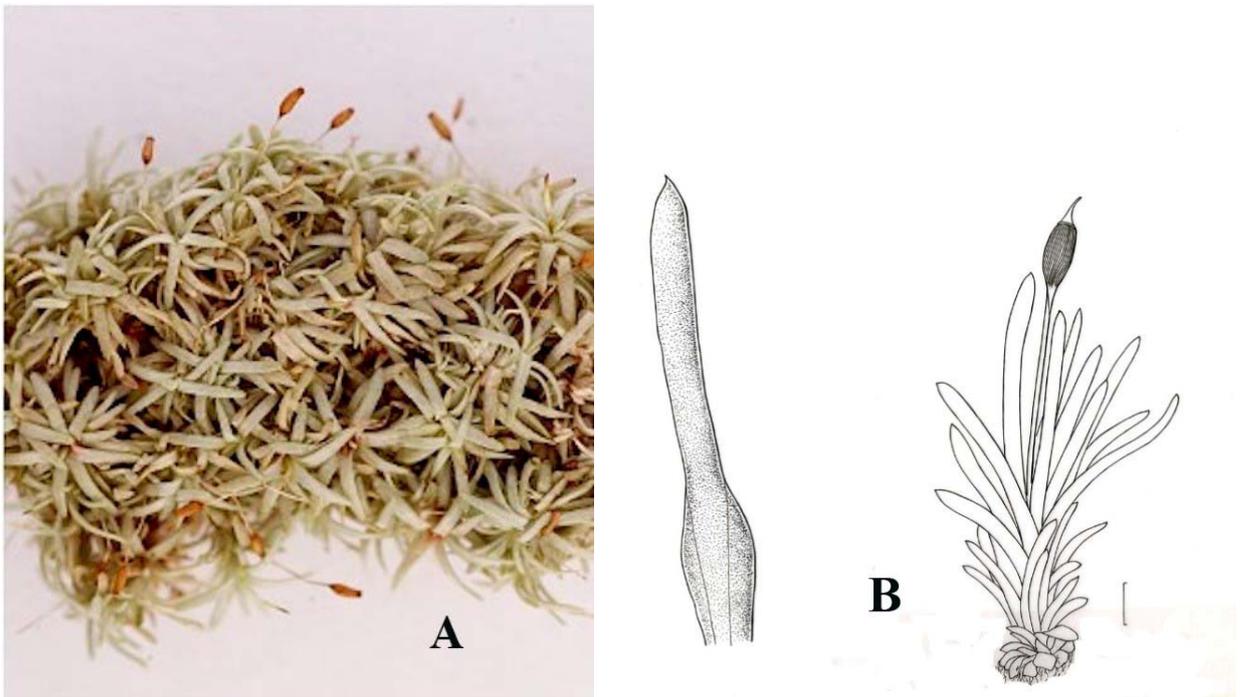


Figura 61. *Octoblepharum*. A, Gametofito con esporofitos. B, Hoja y tallo fértil.

Orthotrichum Hedw. (Fig. 62)

Plantas de color verde oscuro a pardo, excepto en las partes jóvenes; hojas generalmente lanceoladas, fuertemente higroscópicas, extendidas al humedecerse, sobrepuestas al secarse, rara vez crispadas, con los márgenes ligera o fuertemente doblados hacia atrás; células superiores de la hoja pequeñas, un poco más largas que anchas, angulares o redondeadas, con papilas especialmente visibles en las hojas jóvenes; células inferiores con la pared más delgada o irregularmente engrosada, cuadradas a rectangulares, lisas. Cápsula cubierta por el periquecio a totalmente descubierta, con 8-16 costillas al secarse, elíptica, piriforme a cilíndrica, con un cuello más o menos adelgazado; peristoma con 16 dientes ampliamente lanceolados, con frecuencia unidos en pares, el peristoma interno, si existe, está formado por 8-16 segmentos estrechos. Caliptra como campana con pelos más o menos erectos.

Las especies de este género crecen principalmente en climas templados o en parajes subalpinos, en pequeños manchones sobre árboles y ocasionalmente en rocas. 1,300 – 3,900 m.

Los esporofitos de *Orthotrichum* son muy diversas en forma. La seta puede ser corta o larga por lo que la cápsula es inmersa o exerta; los estomas son superficiales o están parcialmente cubiertos por células de la pared de la cápsula y la caliptra puede ser pilosa o desnuda.

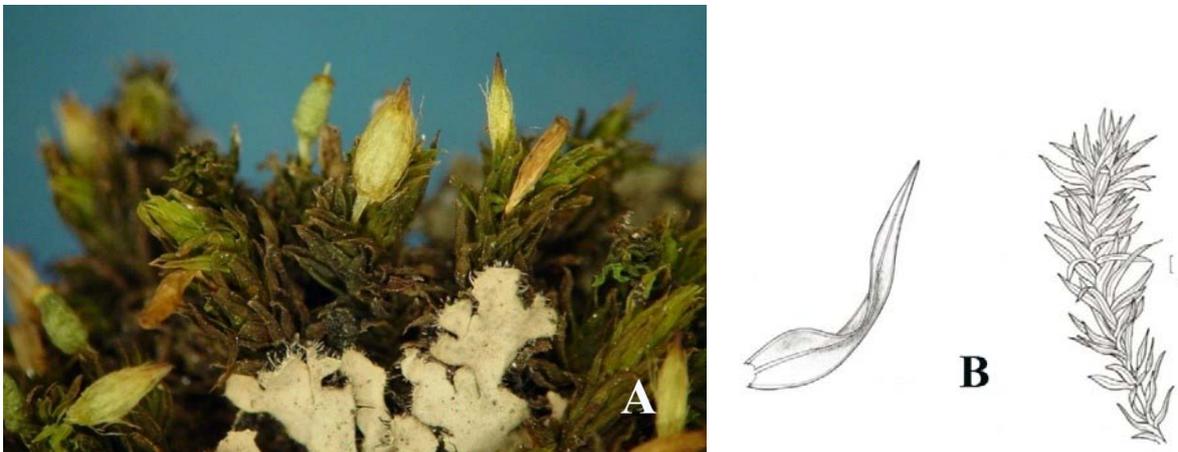


Figura 62. *Orthotrichum*. A, Tallos fértiles; caliptras pilosas evidentes. B, Hoja húmeda y tallo con esporofito emergente.

Phyllogonium Brid. (Fig. 63)

Plantas de tamaño mediano a robustas, verdes, doradas, lustrosas. Tallos secundarios a veces muy largos, ramificados irregularmente. Hojas dísticas, erectas, oblongas, con un apículo corto, recurvado, base cordada, abrazadora; células estrechamente lineares, fuertemente diferenciadas en los ángulos basales como un grupo de células cortas, engrosadas, pardas. Seta corta a casi ausente; cápsula inmersa o exerta; opérculo con un pico oblicuo; peristoma doble, pálido. Caliptra cuculada, pilosa o desnuda.

Vive sobre árboles. 20 – 2,100 m.

Las hojas dísticas fuertemente sobrepuestas, secas o húmedas, ofrecen un aspecto único en este grupo.

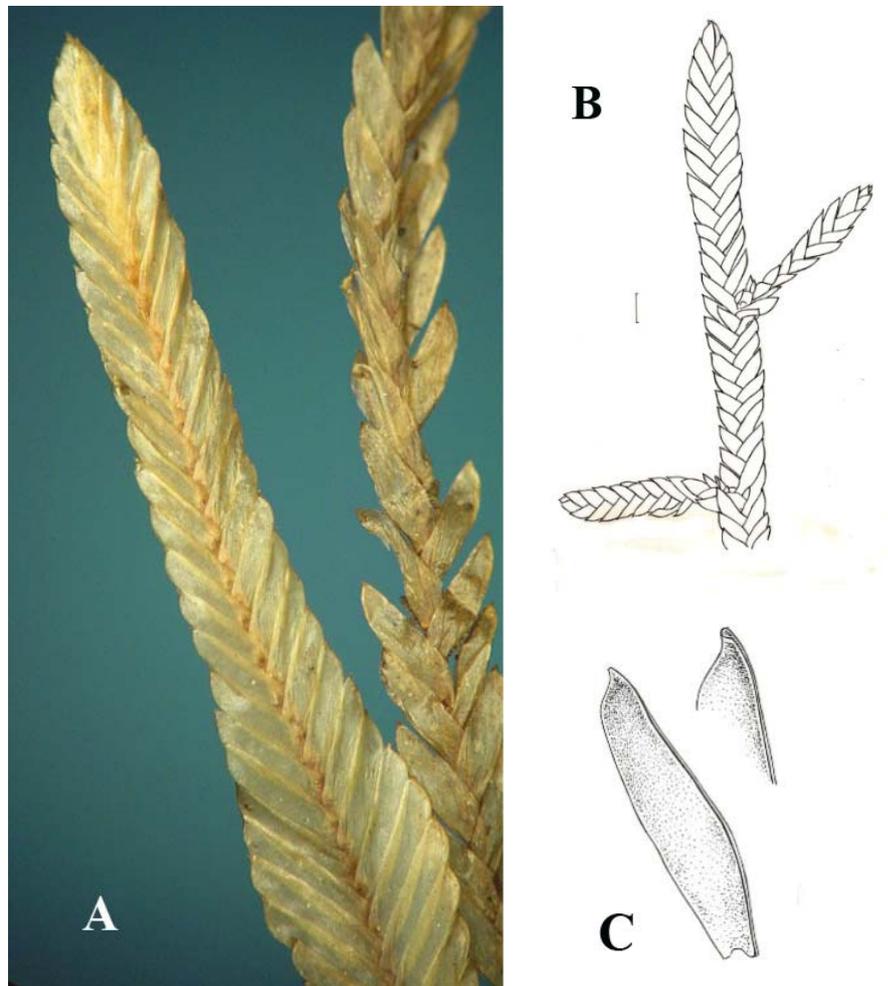


Figura 63. *Phyllogonium*. A, B, Fragmentos de tallo. C, Hoja y ápice foliar.

Pirella Cardot (Fig. 64)

Plantas pequeñas a robustas, en matas laxas, verdes a verde-amarillentas. Tallos secundarios irregularmente ramificados o frondosos, formando una base estipitada. Hojas del estípite erectas a escuarrosas, lanceoladas, acuminadas, con una base ancha. Hojas de los tallos secundarios y ramas erectas, cóncavas, ovadas a oblongo-lanceoladas, agudas a acuminadas, márgenes planos, subenteros; costa simple, fuerte, terminando bien abajo del ápice; células redondeadas, ovales, rómbicas u oblongo-lineares, de pared gruesa, lisa o con papilas dorsales formadas por la proyección de los extremos de las paredes celulares; células de los ángulos basales pobremente diferenciadas o cuadradas, en varias hileras. Yemas frecuentes. Seta corta o alargada, lisa o distalmente papilosa; cápsula generalmente exerta, oblonga a ovoide; peristoma doble, con los dientes hialinos o amarillentos. Caliptra cuculada o mitrada, esparcidamente pilosa.

Las especies de este género crecen sobre troncos de árboles o rocas, entre 10 y 1,800 m.

Los tallos primarios son postrados e inconspicuos, pero los secundarios son erectos y con el aspecto de pequeños árboles.



Figura 64. *Pirella*, mostrando la base del gametofito con estípite.

Plagiomnium Kop. (Fig. 65)

Plantas con ramas erectas y postradas, formando manchones. Hojas grandes, las superiores con frecuencia agrupadas en roseta, con ápice corto, margen bordeado por 3-4 hileras de células estrechas, serrado, con dientes simples o en pares; costa fuerte, células hexagonales amplias. Seta larga, una o varias por periquecio; cápsula frecuentemente inclinada, oblonga con el cuello corto y el peristoma doble; dientes y segmentos casi de igual longitud, amarillo obscuro, con papilas.

Crece sobre suelo, a elevaciones moderadas y altas, 1,340 – 3,450 m.

Las hojas de las ramas erectas forman rosetas conspicuas mientras que las de las ramas postradas son más bien distantes.

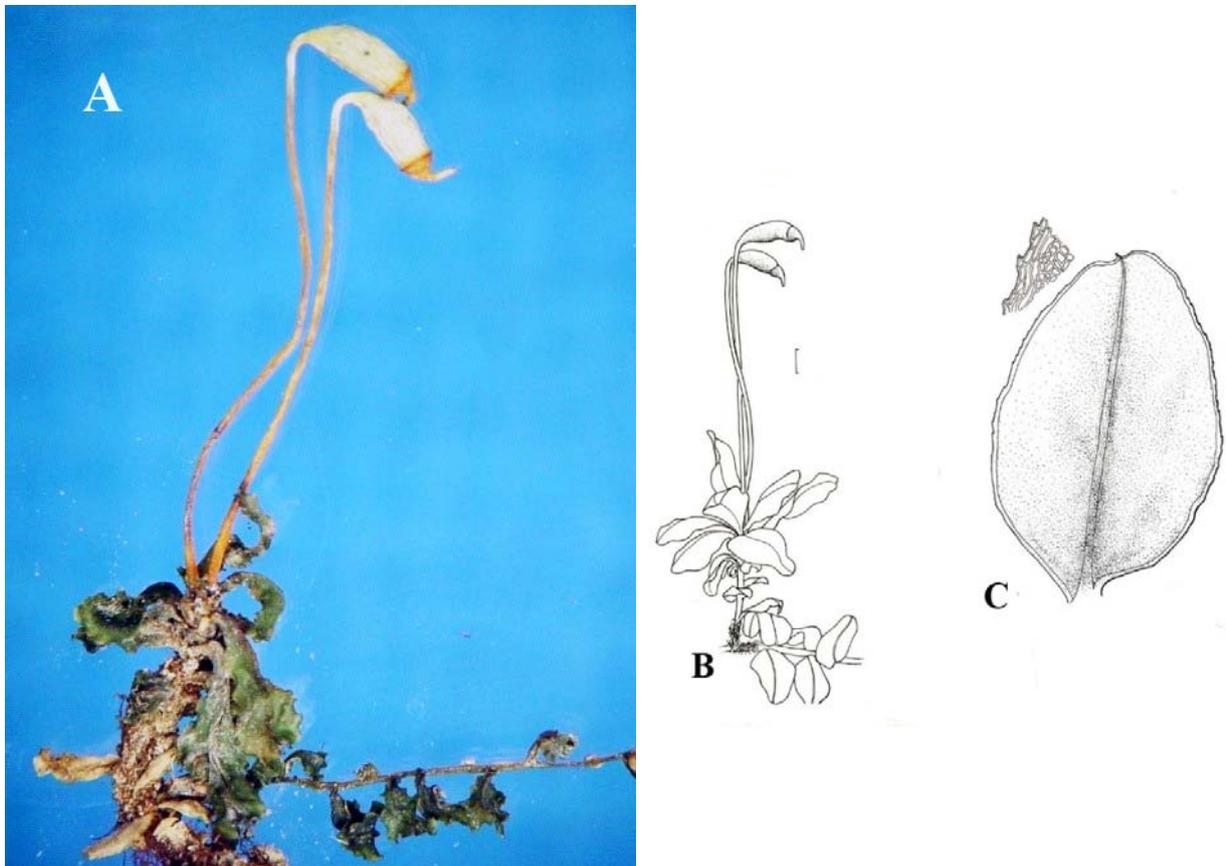


Figura 65. *Plagiomnium*. A, B, Tallo vertical rosulado y horizontal postrado, C, Hoja con margen diferenciado y detalle de un fragmento foliar.

Pogonatum P. Beauv. (Fig. 66)

Plantas agregadas, de color verde o pardo; tallos erectos, rígidos, leñosos; las hojas superiores robustas, 2-3 mm de largo, las inferiores parecidas a escamas. Hojas frecuentemente torcidas al secarse, lanceoladas con una base que rodea al tallo, serradas, rara vez enteras arriba; costa ensanchándose hacia arriba, terminando en el ápice o por fuera de él, generalmente con numerosas lamelas longitudinales en la porción ventral y a menudo con dientes dorsales cerca de la punta; células basales alargadas, transparentes; las células superiores de la lámina no se distinguen porque en esta porción la costa es muy ancha. Plantas con sexos separados, en las masculinas las hojas superiores forman una pequeña copa con anteridios ocultos. Seta larga, lisa; cápsula cilíndrica, erecta o inclinada; peristoma con 32-64 dientes cortos que se unen a una membrana que cubre la boca de la cápsula. Caliptra con muchos pelos entretejidos, en forma de capucha.

Las especies de este género frecuentemente se encuentran mezcladas con otros musgos sobre suelo o rocas, entre 300 y 4,100 m.

Las lamelas ocupan la mayor parte de la costa y parte de la lámina de la hoja; el extremo distal de las lamelas vista en sección transversal termina en una o dos células de pared gruesa o con papilas.

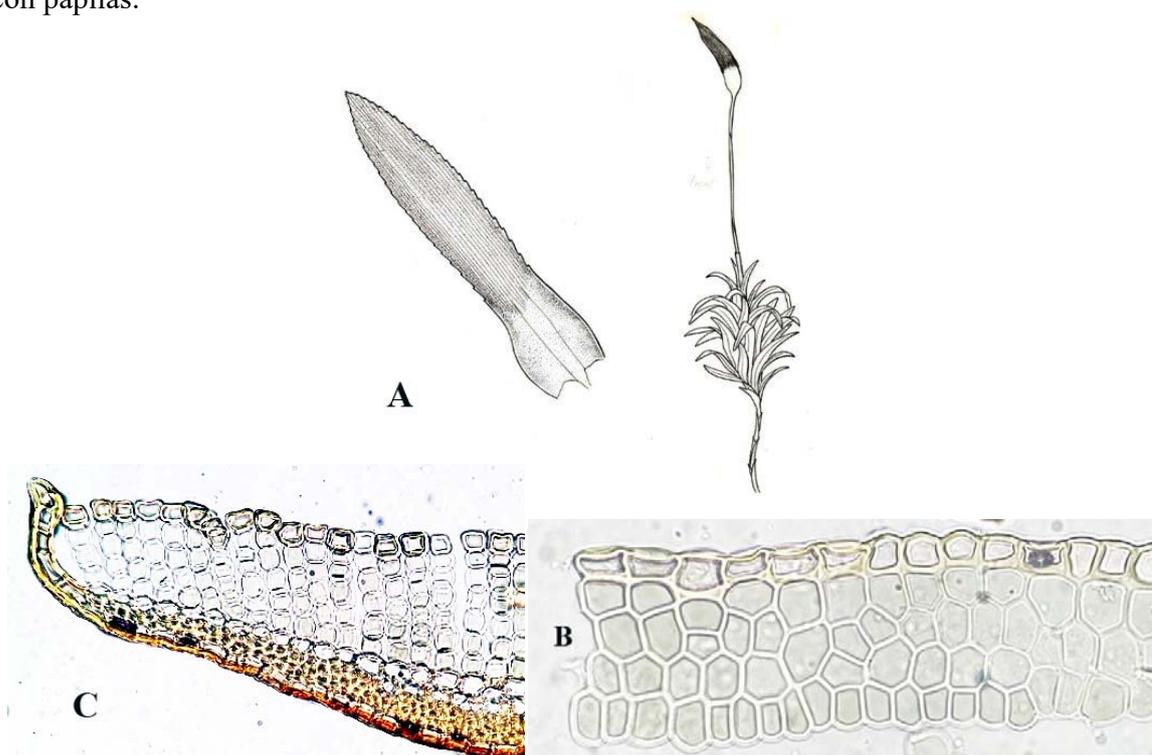


Figura 66. *Pogonatum*. A, Tallo con esporofito y hoja separada; las líneas en la lámina señalan la posición de las lamelas. B, Lamela en vista lateral. C, Sección transversal de la hoja. Fotos A.P. Peña

Polytrichum Hedw. (Fig. 67)

Plantas erectas, rígidas, de color verde, pardo hacia la base. Tallos foliosos arriba, con las hojas reducidas a escamas abajo, tomentosas en las partes inferiores. Hojas erectas o esparciéndose, lanceoladas con una base abrazadora, enteras o dentadas arriba, con la lámina involuta; costa ancha arriba, con dientes dorsales cerca de la punta y numerosas lamelas en la superficie ventral, usualmente sobresaliendo de la lámina como una arista. Plantas con sexos separados, en las masculinas las hojas superiores forman una pequeña copa con anteridios ocultos. Seta larga, rígida; cápsula prismática, en algunas especies con 4 ángulos, con una hipófisis clara en la base de la urna; peristoma formado por 64 dientes pequeños, unidos en las puntas a una membrana pequeña, blanca (epifragma) que cubre la boca de la cápsula. Caliptra con numerosos pelos entretejidos, cubriendo toda la cápsula.

En México, *Polytrichum juniperinum* es frecuente en los cortes de carretera, sobre suelo, 300 – 4,400.

La lámina de la hoja se dobla hacia arriba y hacia adentro cubriendo las lamelas. Cada lamela lleva un engrosamiento apical característico que es visible en sección transversal.

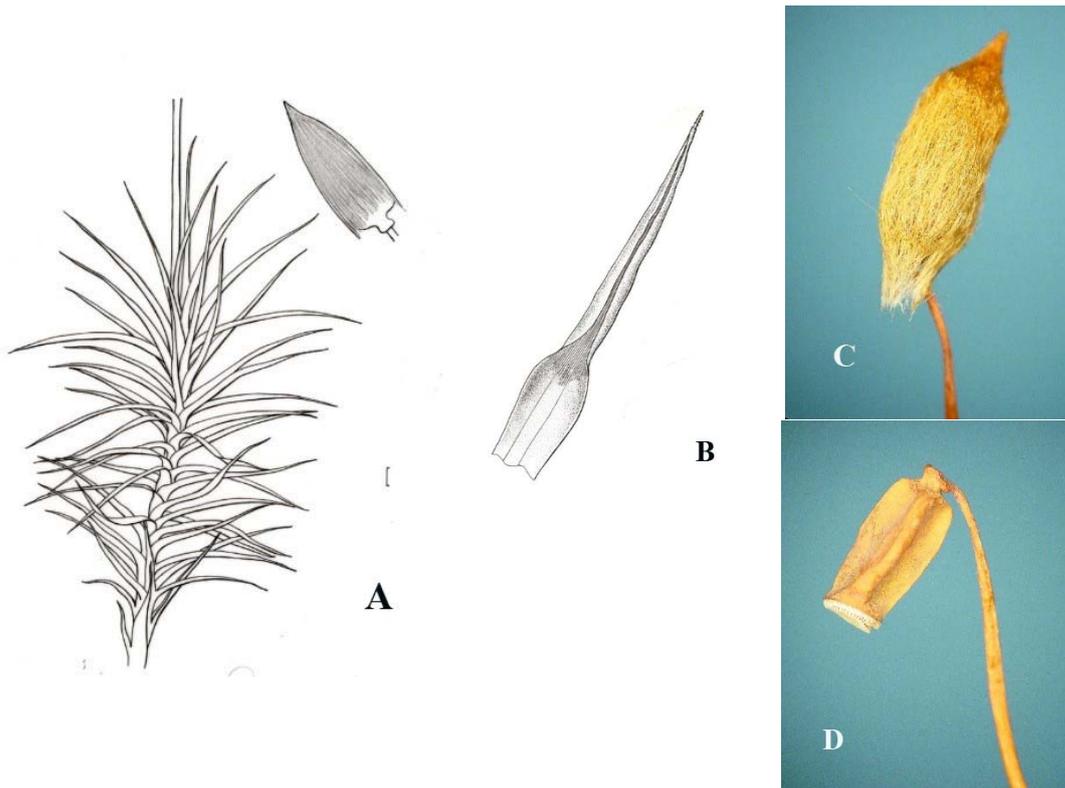


Figura 67. *Polytrichum*. A, Gametofito y cápsula con caliptra. B, Hoja involuta con líneas paralelas que indican la posición de las lamelas. C, Cápsula con caliptra. D, Urna prismática con epifragma desprendiéndose.

Porotrichum (Brid.) Hampe (Fig. 68)

Plantas moderadamente robustas 4-12 cm de alto, verdes o amarillentas. Tallos secundarios erectos, ramificados en el extremo, con una base estipitada. Hojas del estípote pequeñas, escamosas, sobrepuestas o distantes, escuarrosas o recurvadas, triangular a ovadas, acuminadas. Hojas de las ramas agregadas, divergentes, aplanadas o cóncavas, ovadas a oblongas con el ápice agudo, acuminado o apiculado; márgenes serrados en el ápice, erectos o ligeramente incurvados en uno de los ángulos basales; costa simple, a veces dividida cerca de la punta, extendiéndose casi 2/3 a 3/4 de la longitud de la hoja; células foliares, lisas subcuadradas, hexagonales a lineares, más cortas en el ápice, a veces con la pared perforada, células alares no o escasamente diferenciadas. Seta larga, lisa; cápsula erecta o ligeramente inclinada, oblonga a cilíndrica, lisa; opérculo ligeramente oblicuo, con un pico corto o largo; peristoma doble, dientes estriolados en la base y papilosos arriba; segmentos con membrana basal alta, carinados, perforados, papilosos; cilios en pares, cortos o ausentes. Caliptra cuculada, lisa.

Las especies mexicanas viven sobre troncos o ramas de árboles o sobre rocas, entre 90 y 3,000 m.

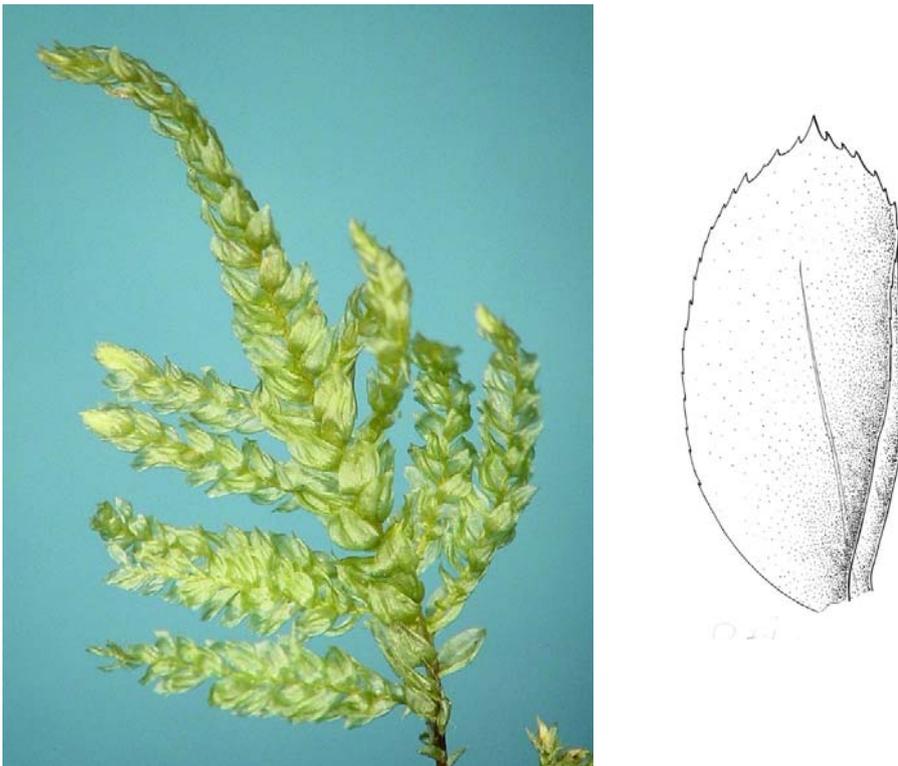


Figura 68. *Porotrichum*. Tallo estipitado con ramas pinnadas y hoja vegetativa.

Prionodon Müll. Hal. (Fig. 69)

Plantas robustas de color verde, en matas laxas. Tallos secundarios simples o ramificados; hojas frágiles, con las puntas frecuentemente rotas, lanceoladas, con una base ovada, plegadas, fuertemente dentadas en la parte superior; costa fuerte, terminando abajo del ápice; células ovales, unipapilosas; las células basales internas lineares, diferenciadas en los ángulos basales en varias hileras de células pequeñas y cortas, redondeadas, con las paredes engrosadas y porosas. Seta corta; cápsula exerta, erecta; peristoma doble.

Prionodon es un género de distribución neotropical, principalmente. En México viven sobre árboles, en 660 – 3300 m.

Las plantas robustas, colgantes, con las hojas fuertemente dentadas y las células alares en un grupo bien desarrollado distinguen a este género. Las punas de las hojas se desprenden fácilmente.



Figura 69. *Prionodon*. A y B, Tallos colgantes. C, Hoja plegada en la base.

Pterobryon Hornsch. (Fig. 70)

Plantas robustas, en matas densas, lustrosas, verde doradas a verde amarillentas. Tallos secundarios erectos, pinnados, con una base estipitada. Hojas agregadas, oblongas a lanceoladas, generalmente plegadas; costa simple, extendiéndose hasta la parte superior de la hoja; células superiores y medias lineares, lisas o casi así; células basales rectangulares, no diferenciadas en los ángulos basales. Seta corta; cápsula inmersa, ovoide; peristoma doble. Caliptra mitrada.

Pterobryon densum es la única especie registrada para México; se encuentra sobre troncos o ramas de árboles, a veces en rocas o suelo, 900 y 3,000 m.

Los tallos dendroides, con un estípite y las hojas plegadas son rasgos que distinguen a este taxon.

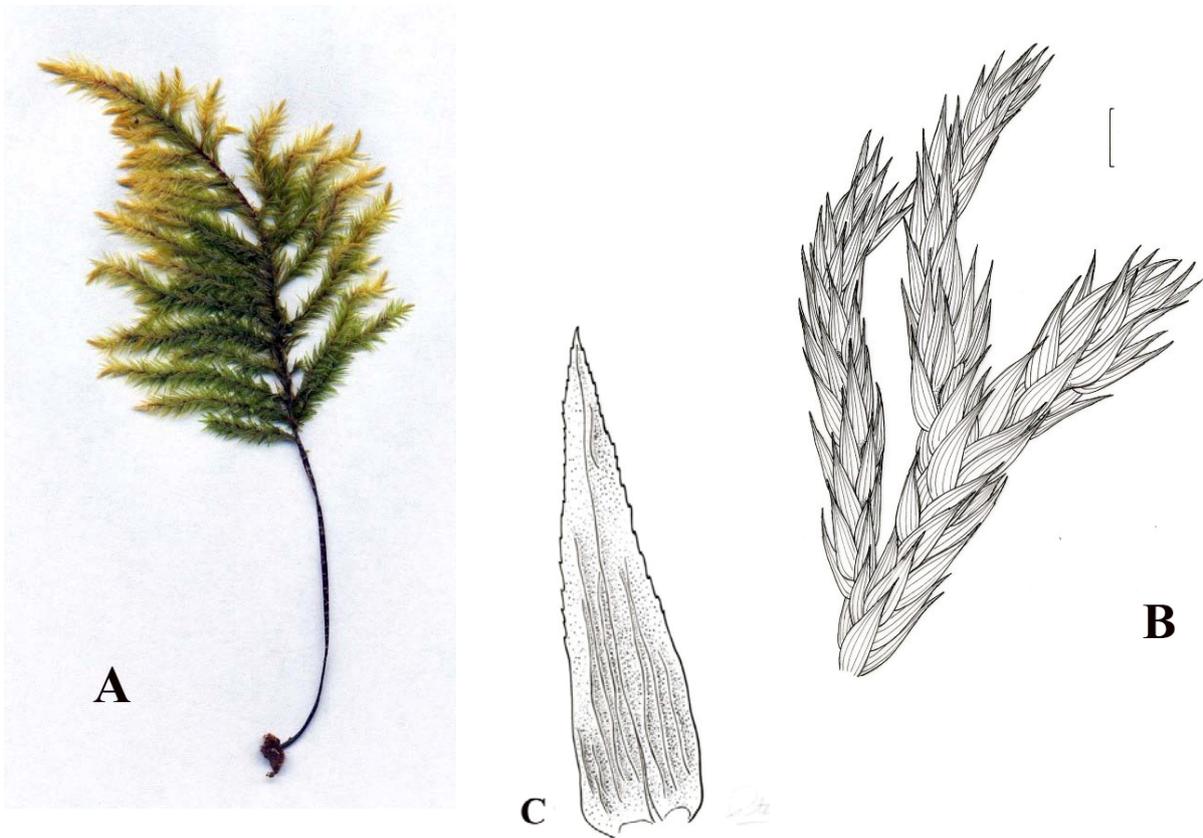


Figura 70. *Pterobryon*. A, Tallo secundario húmedo. B, Fragmento de rama. C, Hoja plegada. Foto A.P. Peña

Ptychomitrium Furnr. (Fig. 71)

Plantas en cojinetes laxos, verdes, oscuros hacia la base. Tallos erectos, simples o ramificados; hojas crispadas al secarse, lanceoladas, enteras o dentadas, a veces plegadas en la base; costa terminando en el ápice; células de la hoja lisas con las paredes rectas; células superiores pequeñas, cuadradas, redondeadas, de pared gruesa, las basales lineares o rectangulares, a veces sinuosas. Seta erecta, frecuentemente varias en el mismo periquecio; cápsula ovoide a elipsoidal; opérculo con un pico largo y recto; peristoma simple con 16 dientes divididos casi hasta la base, las divisiones son estrechas, erectas y con papilas. Caliptra mitrada, plegada, cubriendo la mitad de la cápsula.

Las especies de este género se encuentran sobre rocas, rara vez sobre los troncos de los árboles, a 660 – 3,700 m.

Las hojas crispadas al secarse y los esporofitos con la caliptra mitrada, plegada, laciniada en la base, a veces con dientes o papilas son caracteres distintivos. Algunas especies sólo portan 1-2 esporofitos por periquecio, pero puede haber hasta ocho.



Figura 71. *Ptychomitrium*. A, Tallos con varios esporofitos por periquecio. B, Tallo aislado con esporofitos mostrando posición de caliptras. C, Hoja vegetativa.

Pyrrhobryum Mitt. (Fig. 72)

Plantas medianas, en matas densas, verde amarillentas. Tallos erectos, radiculosos abajo. Hojas lineares a lanceoladas, gradualmente acuminadas; márgenes espinosos a serrados con dientes en pares casi desde la base; costa fuerte, dentada en la parte dorsal superior; células foliares redondeadas, engrosadas, en dos capas en los márgenes, formando un borde engrosado. Seta larga, lateral y basal; cápsula horizontal o colgante, curvada; opérculo con un pico oblicuo; peristoma doble con los dientes pardos, finamente estriados abajo, papilosos arriba; endostoma finamente papiloso con los segmentos con una membrana basal alta; cilios en grupos de 2 a 3.

Pyrrhobryum spiniforme es la única especie del género en México; crece sobre troncos y humus, entre 600 – 2,000 m.

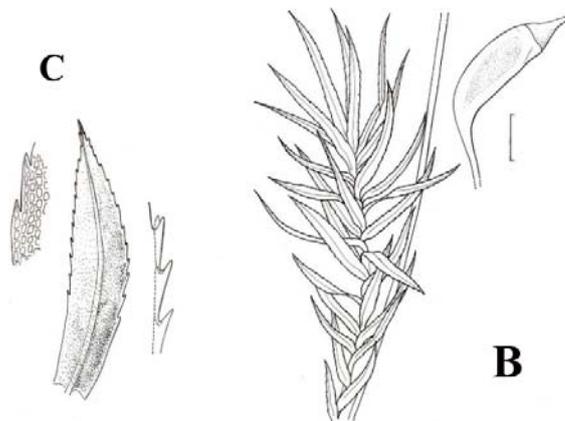


Figura 72. *Pyrrhobryum*. A, Plantas en su hábitat. B, Fragmento de tallo con esporofito. C, Hoja y bordes foliares.

Racopilum P. Beauv. (Fig. 73)

Plantas de tamaño mediano, en matas laxas. Tallos postrados con numerosos rizoides. Hojas dimórficas, las laterales en dos hileras, asimétricas, insertadas oblicuamente al tallo, torcidas al secarse, extendidas al mojarse, ovado-lanceoladas, planas y serradas en los márgenes; costa sobresaliendo como una arista larga; hojas dorsales también en dos hileras, más pequeñas, triangular-lanceoladas, gradualmente acuminadas, con la costa formando una arista, márgenes enteros a fuertemente serrados en la parte superior; células foliares redondeadas, hexagonales, lisas o débilmente papilosas. Seta roja larga, cápsula curva da estrechamente oblongo-cilíndrica, acostillada cuando seca; dientes del peristoma pardos con las puntas pálidas y papilosas; endostoma con segmentos pálidos, papilosos, perforados; cilios cortos.

En México el género está representado por *Racopilum tomentosum* que crece sobre troncos, rocas y suelo. 60 – 3,100 m.

El hábito postrado y las hojas dimórficas torcidas sobre sí mismas al secarse ayudan en la identificación en el campo.

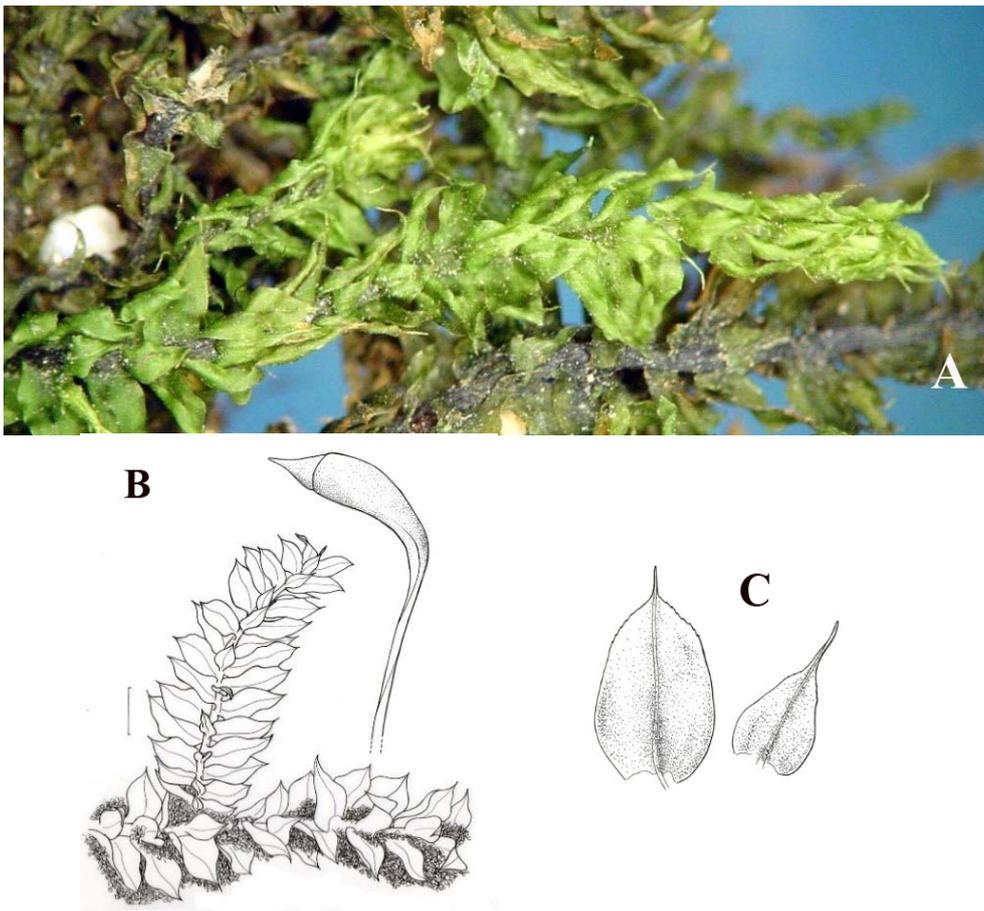


Figura 73. *Racopilum*. A, Tallo. B, Fragmento de tallo con tomento; forma del esporofito. C, Hojas laterales y dorsales, las dorsales son más pequeñas.

Renauldia Müll. Hal. (Fig. 74)

Plantas robustas, en matas laxas, lustrosas, verde-amarillentas. Tallos secundarios colgantes, irregularmente pinnados. Hojas cóncavas, oblongo-ovadas, con ápice agudo; costa corta y doble; células superiores lisas, lineares, sinuosas, con las paredes engrosadas y perforadas; células basales subcuadradas a corto-rectangulares, con las paredes engrosadas, pardo-amarillentas, perforadas. Seta muy corta; cápsula inmersa, ampliamente elipsoidal; peristoma doble. Caliptra mitrada, desnuda.

Renauldia crece sobre troncos de árboles, en bosques húmedos, entre 1,100 y 2,500 m.

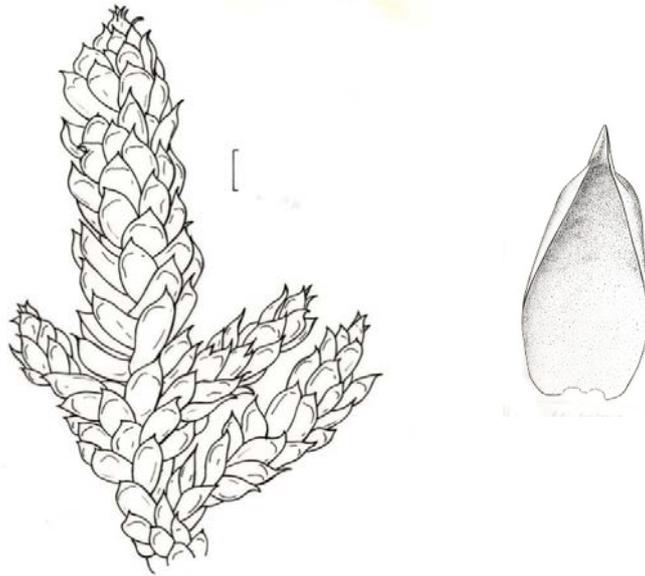


Figura 74. *Renauldia*. Fragmento de tallo y hoja vegetativa

Rhytidium (Sull.) Kindb. (Fig. 75)

Plantas robustas, en matas laxas verde amarillentas o doradas. Tallos alargados, erectos irregularmente ramificados: tallos y ramas densamente foliosos, atenuados hacia la punta. Hojas con la punta curvada hacia un lado, algo cóncavas, plegadas y rugosas, oblongo a ovadas, acuminadas, con los márgenes revolutos casi hasta el ápice, serrulados en la mitad superior; costa simple, delgada, terminando por encima de la mitad de la hoja; células foliares lineares, con las paredes engrosadas, perforadas, con papilas terminales dorsales; células de los ángulos basales pequeñas, cuadradas y engrosadas, en muchas hileras. Seta alargada, roja; cápsulas pardas, contraídas abajo de la boca al secarse; opérculo convexo a cónico, oblicuamente apiculado o con un pico corto; peristoma con los dientes amarillos a pardos, endostoma amarillento; cilios presentes.

Vive sobre suelo arenoso, humus y grava, a 2,000 – 3,700 m.

En México, *R. rugosum* se distingue por las hojas irregularmente rugosas.

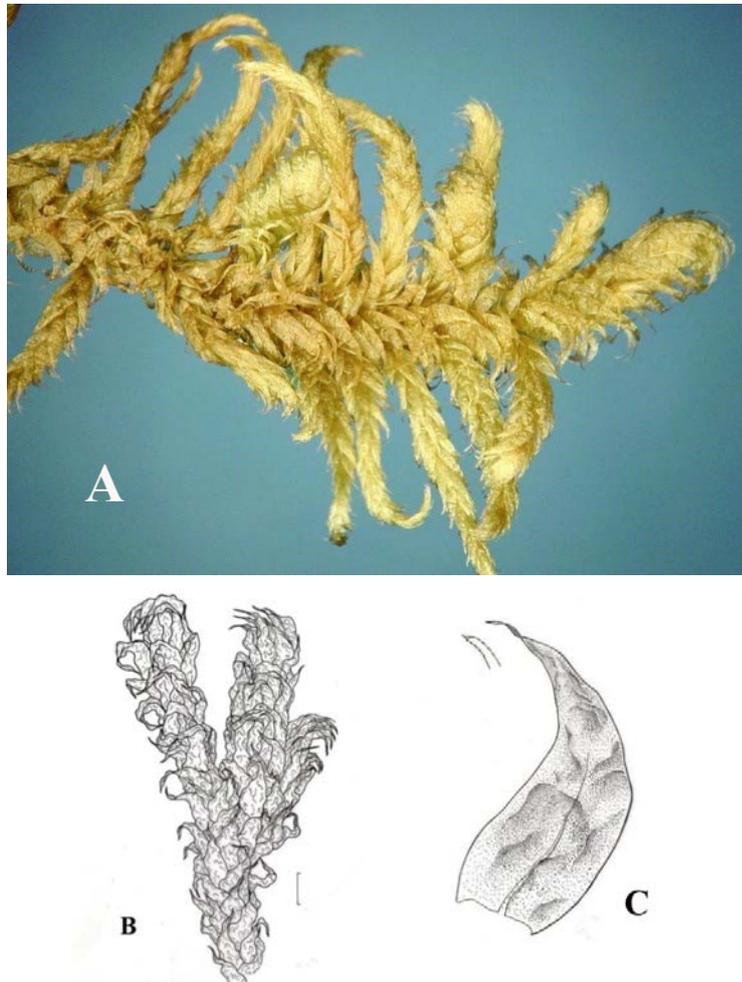


Figura 75. *Rhytidium*. A, Tallo. B, Ápice de tallo. C, Hoja.

Schlotheimia Brid. (Fig. 76)

Plantas formando matas densas con frecuencia lustrosas, café- rojizas o verdes en las puntas. Tallos primarios postrados, frecuentemente efimeros, tallos secundarios erectos con numerosas ramas tomentosas. Hojas erectas, arregladas en espiral alrededor del tallo al secarse, esparciéndose al mojarse, lanceoladas o linguladas, enteras; costa fuerte, terminando un poco por fuera de la lámina. Células superiores pequeñas, engrosadas, ovales o redondeadas; células basales alargadas, estrechas, con las paredes engrosadas y perforadas. Seta erecta; cápsula erecta, subcilíndrica, lisa; peristoma doble, opérculo con un pico largo. Caliptra grande, cilíndrica a campanulada, con la base lobulada.

Sobre troncos de árboles, troncos caídos y rocas, 5 – 1,800 m.

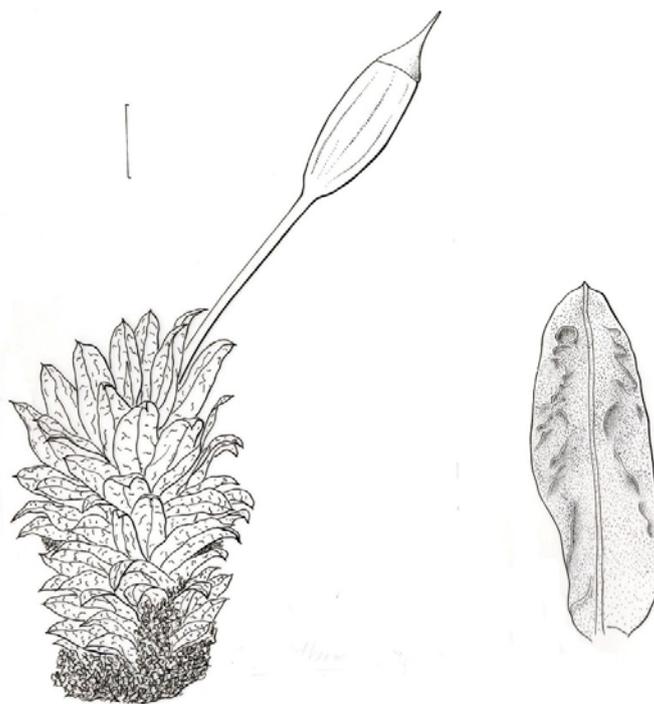


Figura 76. *Schlotheimia*. Tallo fértil y hoja vegetativa.

Squamidium (Müll. Hal.) Broth. (Fig. 77)

Plantas postradas o colgantes, verde-lustrosas a verde-amarillentas, pardas o negras en las porciones viejas. Tallos primarios adheridos al substrato. Hojas a menudo arregladas en espiral, ovadas, cóncavas, a veces largamente acuminadas; costa delgada desvaneciéndose arriba de la mitad de la hoja; células foliares alargadas, lisas, de pared firme; células de los ángulos basales fuertemente diferenciadas, cuadradas y de pared engrosada o rectangulares y de pared delgada. Cápsula inmersa o exerta, elipsoidal; opérculo con pico corto; peristoma doble con 16 dientes y 16 segmentos; cilios ocasionalmente presentes. Caliptra mitrada, pilosa.

Las especies de este género crecen sobre troncos y ramas de árboles, ocasionalmente sobre rocas, raras veces sobre suelo. 250 – 2,200 m.

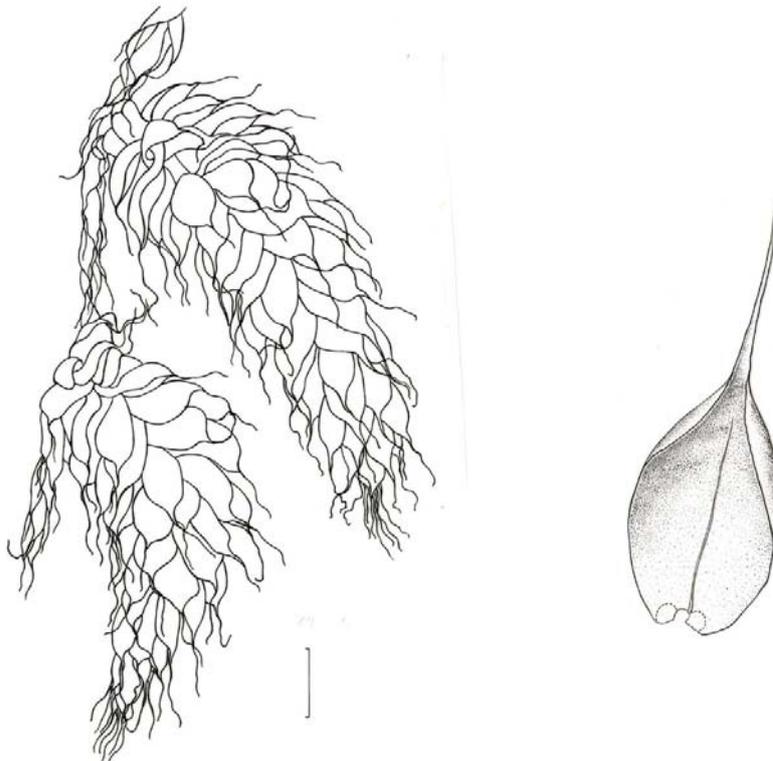


Figura 77. *Squamidium*. Fragmento de tallo y hoja vegetativa.

Symblepharis Mont. (Fig. 78)

Tallos erectos de 2-3 cm de alto. Hojas con la base obovada, abrazando al tallo, abruptamente angostadas formando una lámina linear-lanceolada, los ápices crispados al secarse. Costa estrecha, prolongándose por fuera del ápice; células basales de la hoja rectangulares, las superiores irregularmente cuadradas. Seta única o en grupos en cada periquecio, de más de 1 cm de largo; cápsula cilíndrica, erecta; dientes del peristoma divididos más abajo de la mitad; opérculo con un pico oblicuo largo.

Forman manchones densos sobre troncos caídos y suelo húmedo. 2,100 – 4,000 m.

Las hojas con una base fuertemente envainante, crispadas, y la formación frecuente de varios esporofitos por periquecio podrían hacerla similar a *Ptychomitrium*, pero la estructura de la hoja es muy distinta en ambos géneros.

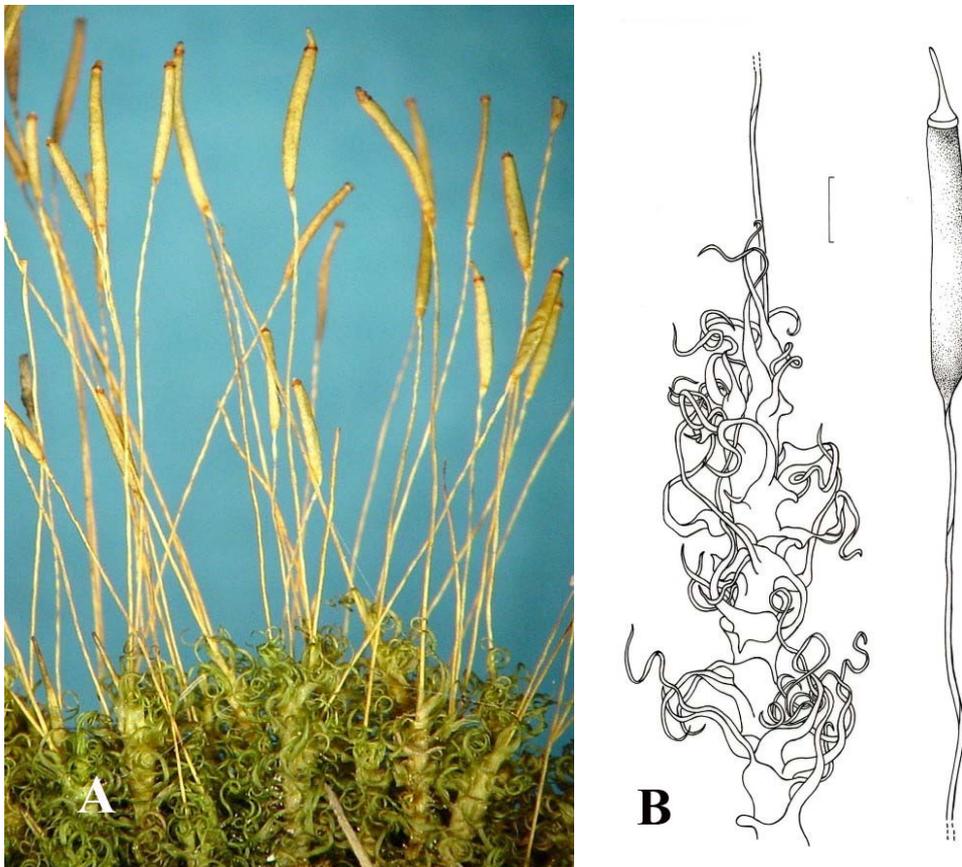


Figura 78. *Symblepharis*. A, Tallos con varios esporofitos por periquecio. B, Tallo con un solo esporofito; resaltan las bases envainantes de las hojas.

Syntrichia Brid. (Fig. 79)

Plantas de tamaño variable, agregadas en matas, verde a amarillentas con un tinte pardo rojizo; tallos simples o ramificados. Hojas anchas, obovadas, oblanceoladas, linguladas, espatuladas o emarginadas, erectas y torcidas al secarse, erectas a escuarrasas al humedecerse; márgenes enteros, frecuentemente doblados hacia atrás; costa gruesa, terminando en una arista igual o más larga que la lámina de la hoja. Células superiores de la hoja generalmente con varias papilas, las células basales muy largas, lisas, transparentes, formando un grupo bien definido a cada lado de la costa. Seta rojiza, larga, lisa; cápsula erecta, ovada u ovado-cilíndrica, de color rojizo oscuro o pardo, lisa al secarse; peristoma con un tubo basal de longitud variable y dientes muy largos, filiformes, fuertemente torcidos en espiral. Caliptra raramente cuculada. Esporas finamente a fuertemente papilosas.

Las especies de este género con frecuencia crecen sobre rocas calcáreas o suelo. Sin embargo, también pueden encontrarse sobre troncos o ramas de árboles y arbustos. Crecen entre 600 y 4,300 m.

El género *Syntrichia* se distingue de *Tortula* principalmente porque las células basales de las hojas son hialinas grandes que forman áreas diferenciadas a uno y otro lado de la costa y carecen de epidermis dorsal.

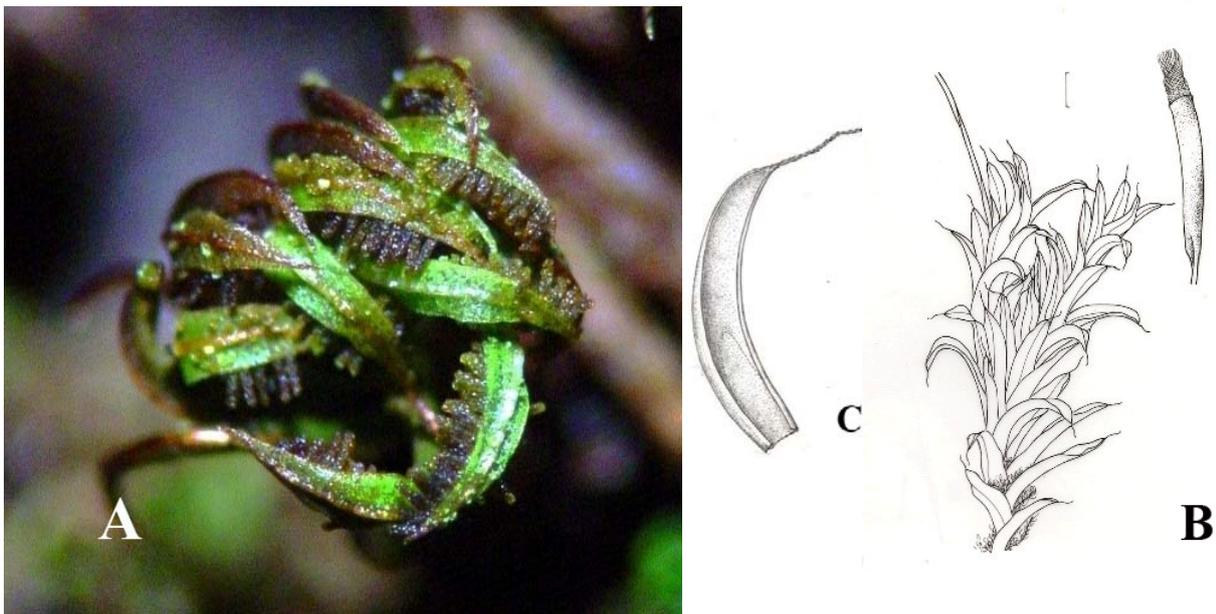


Figura 79. *Syntrichia*. A, Hojas con yemas numerosas y bien desarrolladas. B, Tallo húmedo y esporofito con peristoma. C, Hoja húmeda.

Syrrhopodon Schwägr. (Fig. 80)

Plantas verdes, cafés o blanquecinas, formando céspedes compactos o matas pequeñas, a veces gregarios. Tallos erectos, más o menos radiculosos y ramificados. Hojas lanceoladas a liguladas, con una base claramente diferenciada, blanca, formada casi completamente por células hialinas; margen engrosado, coloreado y dentado o con un borde hialino de células alargadas y estrechas; células distales cuadradas, lisas o papilosas; costa fuerte, terminando abajo del ápice o por fuera de él, con frecuencia espinosa arriba. Propágulos abundantes en el lado ventral de la hoja o en la punta de la costa. Seta larga; cápsula ovoide a casi cilíndrica, inmersa o exerta; opérculo frecuentemente con un pico largo; peristoma ausente o con 16 dientes cortos; caliptra cuculada, entera o algo dividida en la base.

Las especies de este género crecen sobre troncos de árboles, madera caída y rocas. 5 – 2,500 m.

El color claro de las plantas, las hojas con una base diferenciada con células hialinas y las yemas abundantes sirven para reconocerlo. Las teniolas de *Calymperes* lo distinguen de este género.

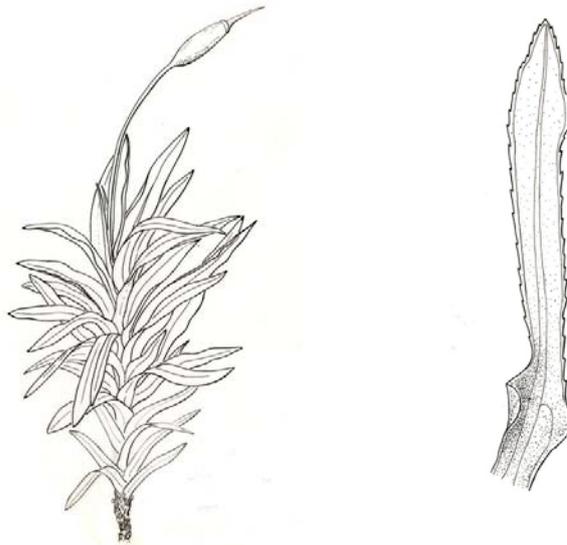


Figura 80. *Syrrhopodon*. Tallo con esporofito y hoja

Thuidium Bruch & Schimp. (Fig. 81)

Plantas pequeñas o robustas, de color verde amarillento o pardo, formando pequeñas carpetas; tallos postrados, ramificados regularmente 2-3 veces; con abundantes parafilos. Las hojas de los tallos distintas de las de las ramas, las de los tallos son ovado-triangulares, con un ápice delgado, base cordiforme, plegadas; hojas de las ramas más pequeñas, ovadas, cóncavas, con ápice obtuso; la célula apical de las hojas con 2-4 papilas, las del resto de la lámina tienen una o varias papilas grandes. Seta larga; cápsula oblongo-cilíndrica, asimétrica, inclinada o colgante; peristoma doble; opérculo cónico o con un pico largo.

Crecen sobre árboles o suelo, desde 30 hasta 3,500 m.

Thuidium delicatulum (Hedw.) Schimp., el musgo de las representaciones navideñas tiene una sola papila grande en las células de la hoja, excepto en las apicales. La longitud, ramificación y número de papilas de los parafilos y de los tallos son variables en el género.

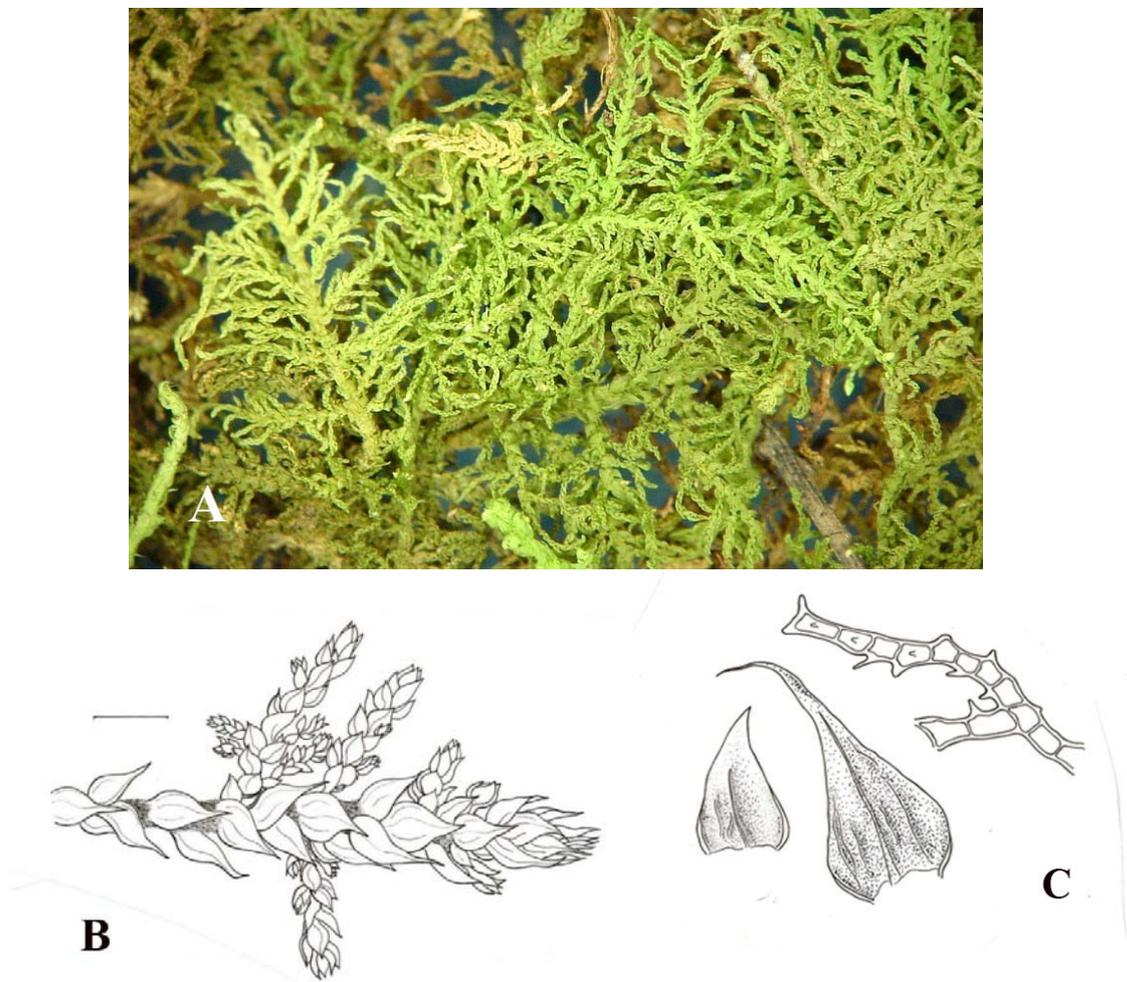


Figura 81. *Thuidium*. A, Tallos regularmente pinnados. B, Ápice de tallo y ramas. C, Hojas plegadas y parafilio.

Tortula Hedw. (Fig. 82)

Plantas distalmente verdes, amarillentas a pardas hacia la base, en cojines laxos hasta unos 2 cm de alto. Tallos con cordón central, con rizoides abundantes. Hojas apresas a laxas en condición seca, obovadas a espatuladas, ovadas a elípticas, aplanadas, cóncavas a acanaladas, la base casi no diferenciada; márgenes recurvados, a veces ligeramente diferenciados, serrulados cerca del ápice. Costa terminando antes del ápice foliar a saliendo de la lámina como una arista papilas o lisa, en sección con epidermis dorsal y ventral; grupo de estereidas dorsales bien desarrolladas, con hidroides; células foliares papilosas o lisas, combadas, las basales rectangulares, las distales cuadrado-redondeadas a romboidales. Seta amarillenta, corta, torcida. Cápsula amarillenta a parda u oscura, cilíndrica o elíptica; peristoma corto o largo o ausente, con membrana basal; opérculo largamente cónico, a veces corto-rostrado. Caliptra cuculada. Esporas papilosas.

Las especies de este género con frecuencia crecen sobre rocas calcáreas o suelo. Sin embargo, también pueden encontrarse sobre troncos o ramas de árboles y arbustos. Crecen entre 20 y 4,300 m.

Las especies de *Tortula* son de apariencia delicada, con aristas foliares poco escabrosas; las papilas de las células foliares son bajas o a veces están ausentes.



Figura 82. *Tortula*. A, Plantas fértiles. B, Sección transversal de la costa con epidermis adaxial y abaxial evidentes. Fotos A.P. Peña

Trachypus Reinw. & Hornsch. (Fig. 83)

Plantas en matas densas, verde-opacas o amarillentas, oscuras en las partes más viejas. Tallos secundarios ramificados subpinnadamente. Hojas agregadas, torcidas y esparcidas al secarse, con una base ampliamente ovada que se continúa abruptamente en una lámina linear a lanceolada, acuminada, plegada; margen denticulado, levemente doblado hacia arriba; costa terminando arriba de la mitad de la hoja; células foliares superiores lineares, con numerosas papilas seriadas pequeñas en las paredes laterales; células basales lisas, transparentes. Seta larga, papilosa; cápsula erecta, ovoide, oscura; dientes del peristoma pálidos, lanceolados, papilosos; segmentos pálidos, papilosos, no aquillados, rudimentarios, con una membrana basal baja y lisa; opérculo con un pico largo. Caliptra cuculada.

Crece sobre árboles, 900 – 2,600 m.

La forma de las hojas y las papilas seriadas son útiles en su identificación.

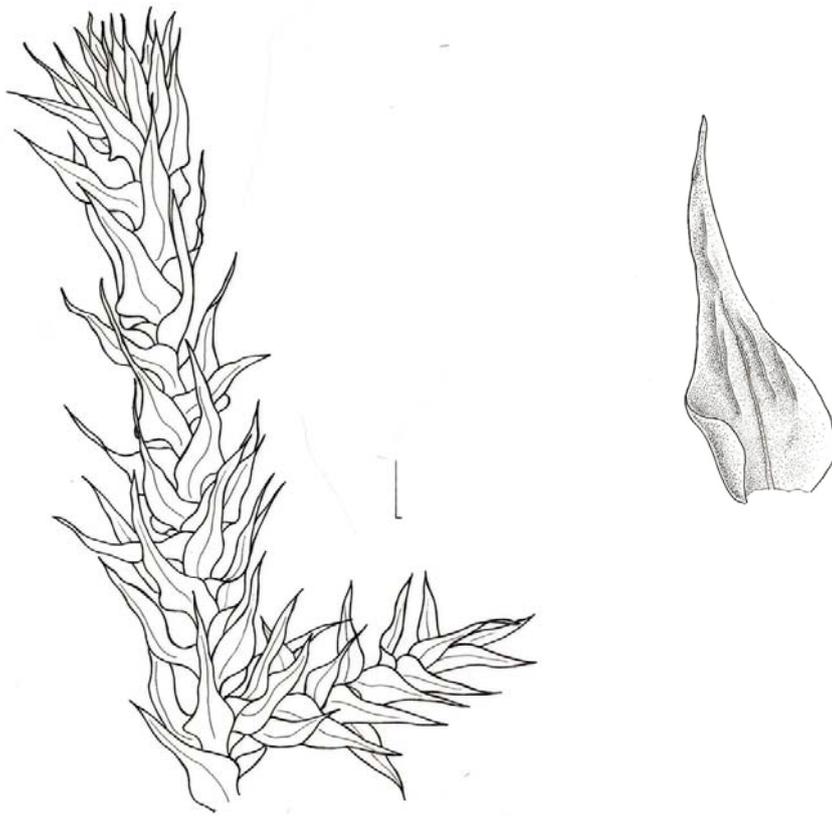


Figura 83. *Trachypus*. Fragmento de tallo y hoja plegada.

REFERENCIAS

- Allen, B. H., 1994. Moss flora of Central America. Parte 1. Sphagnaceae-Calymperaceae. Missouri Botanical Garden Press. St. Louis, Missouri. 242 pp.
- Allen, B. H., 2002. Moss flora of Central America. Parte 2. Encalyptaceae-Orthotrichaceae. Missouri Botanical Garden Press. St. Louis, Missouri. 699 pp.
- Allen, B. H. 2010. Moss Flora of Central America, Parte 3. Anomodontaceae-Symphodontaceae. Missouri Botanical Garden Press. St. Louis, Missouri. 731 pp.
- Allen, B. H. 2018. Moss Flora of Central America, Parte 4. Fabroniaceae-Polytrichaceae. Missouri Botanical Garden Press. St. Louis, Missouri. 840 pp.
- Bartram, E. B. 1949. Mosses of Guatemala. *Fieldiana, Botany* 25: 1-442.
- Bischler-Causse, H., S. R. Gradstein, S. Jovet-Ast, D. G. Long & N. Salazar-Allen. 2005. Marchantiidae. *Flora Neotropica* 97: 1-262.
- Breil, D. A. 1970. Liverworts of the mid-Gulf Coastal Plain. *The Bryologist* 73: 409-491.
- Buck, W. R. 1998. Pleurocarpous Mosses of the West Indies. New York Botanical Garden Press. New York. 400 pp.
- Calzadilla, E. & S. P. Churchill. 2014. Glosario ilustrado para musgos neotropicales. Missouri Botanical Garden Press, St. Louis & Museo de Historia Natural, Santa Cruz. Santa Cruz de la Sierra, Bolivia. 122 pp.
- Cárdenas, S. A. & C. Delgadillo. 2009. Musgos del Valle de México. Cuadernos 40. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 283 pp.
- Coke M. 1984. Thallose liverworts and hornworts of Costa Rica. *Brenesia* 22: 319-348.
- Crum, H. A. & L. E. Anderson. 1981. Mosses of eastern North America. Columbia University Press. New York. 2 vols.
- Crum, H. A. & W. C. Steere. 1957. The mosses of Porto Rico and the Virgin Islands. *Scientific Survey Porto Rico & Virgin Islands* 7: 395-599.
- Flora North America Editorial Committee (eds.). 2007. Flora of North America North of México, Vol. 27: Bryophyta: Mosses, Pt. 1. Oxford University Press, New York. 734 pp.
- Flora North America Editorial Committee (Eds.). 2014. Flora of North America North of México, Vol. 28: Bryophyta: Mosses, Pt. 2. Oxford University Press, New York. 736 pp.
- Florschütz, P. A. 1964. The mosses of Suriname. E. J. Brill. Leiden.
- Florschütz-de Waard, J. 1986. Flora of Suriname. Musci (Part 11). E. J. Brill. Leiden.

- Fulford, M. 1963-1976. Manual of the leafy Hepaticae of Latin America. Memoirs of the New York Botanical Garden 11.
- Gradstein, S. R., N. Salazar-Allen & S. P. Churchill. 2001. Guide to the Bryophytes of Tropical America. The New York Botanical Garden Press. New York. 577 pp.
- Griffin, D. 1982. Los musgos del estado Mérida. Clave para los géneros. Pittieria 11: 12-53.
- Griffin, D. & M. I. Morales. 1983. Keys to the genera of mosses from Costa Rica. Brenesia 21: 299-323.
- Grout, A. J. 1928-1940. Moss flora of North America north of Mexico. Newfane, Vermont. 3 vols.
- Malcolm, B. & N. Malcolm. 2006. Mosses and other bryophytes: An illustrated glossary. Second Edition. Micro-Optics Press. Nelson, New Zealand. 334 pp.
- Schuster, R. M. 1958. Keys to the orders, families and genera of Hepaticae of North America north of Mexico. The Bryologist 61: 1-66.
- Schuster, R. M. 1966-1980. The Hepaticae and Anthocerotae of North America east of the hundredth meridian. Columbia University Press. New York. 4 vols.
- Sharp, A. J., H. Crum & P. M. Eckel. 1994. The Moss Flora of Mexico. Parts 1 & 2. Memoirs of the New York Botanical Garden 69: 1-1113.
- Stotler, R. E. & B. Crandall-Stotler. 1974. A monograph of the genus *Bryopteris* (Swartz) Ness von Esenbeck. Bryophytorum Bibliotheca 3.
- Swails, L. F. 1970. The genus *Porella* in Latin America. Nova Hedwigia 19: 201-291.

GLOSARIO

ACOSTILLADO: Con costillas o surcos.

ACROCÁRPICO: En musgos, forma de crecimiento vertical con los periquecios y esporofitos colocados en los ápices de tallos y ramas. A veces los esporofitos más viejos aparecen lateralmente por el crecimiento de renuevos.

ALARES (CÉLULAS): Células de los ángulos basales de una hoja, con frecuencia diferenciadas en forma, tamaño o color.

ANFIGASTRIA (ANFIGASTRIOS): Singular, anfigastrio (anfigastrium). Hojas ventrales de las hepáticas foliosas; frecuentemente reducidas o ausentes. También aparecen en algunos musgos.

ANISOSPORIA: Condición en la que las esporas de una misma cápsula son de diferente tamaño; las esporas más pequeñas generalmente dan lugar a gametofitos masculinos.

ANTERIDIO: Órgano sexual masculino, globoso, pedicelado; su tejido germinal produce anterozoides.

ANTEROZOIDE: Célula sexual masculina, biflagelada en las briofitas. También llamada espermatozoide.

APÓFISIS: Expansión estéril de la base de la cápsula; también denominada hipófisis.

APOSPORIA: Formación de un protonema o gametofito a partir de células vegetativas del esporofito. El número cromosómico es el mismo que el del esporofito.

AQUILLADO: Semejante a la quilla de un barco.

ARQUEGONIO: Órgano sexual femenino, en forma de botella; en la base ensanchada se encuentra la célula sexual femenina u oosfera.

AURICULADO: Con pequeñas protuberancias parecidas a orejas o lóbulos de los márgenes basales de la hoja.

CALIPTRA: Cubierta membranosa de la cápsula del esporofito derivada de la pared del arquegonio, por lo tanto, su número cromosómico es el mismo que el del gametofito.

CANCELINA: Conjunto de células grandes y hialinas localizadas en la base de las hojas en las que forman un área diferenciada, por ejemplo, en *Calymperes*.

CÁPSULA: Recipiente que contiene a las esporas, con frecuencia diferenciado en una urna (portador de las esporas), una porción estéril llamada cuello (el cual se puede diferenciar en una apófisis) y un opérculo o tapa de la urna.

CAULONEMA: Filamentos secundarios del protonema, con paredes oblicuas, pocos cloroplastos y ramas verticales a partir de los cuales se forman los tallos foliosos.

CIGOTO: Célula resultante de la fusión de la oosfera y el anterozoide.

CILIO: Estructuras filiformes del peristoma de los musgos, intercalados entre los segmentos; también se aplica a ciertos apéndices de hojas y caliptras.

CLADOCÁRPICO: En musgos, con el periquecio y el esporofito creciendo en el ápice de ramas cortas.

CLOROCISTO: Célula con cloroplastos, verde.

CLORONEMA: Filamentos primarios del protonema, postrados, con paredes transversales perpendiculares y con numerosos cloroplastos.

COLUMELA: Eje central estéril de una cápsula, rodeado por el tejido esporógeno o sus derivados.

CONCEPTÁCULO: Recipiente en forma de copa o media luna, con yemas pediceladas en su interior; se presenta en la superficie dorsal del talo de algunas hepáticas taloides.

CORDIFORME: En forma de corazón.

CORDÓN CENTRAL: Tejido sólido de células más pequeñas que forma un eje en el centro de los tallos de algunos musgos.

CORTÍCOLA: Plantas que habitan sobre la corteza de árboles.

COSTA: Nervio simple o doble en la hoja de los musgos; si es simple se encuentra en la línea media.

CRISPADO: Rizado, torcido fuertemente.

CUCULADO: Como una capucha de monje hendida por un lado.

CUELLO: Porción basal estéril de la cápsula de musgos a veces diferenciada en apófisis. También se llama así a la porción superior alargada del arqueonio.

CULTRIFORME: En forma de un cuchillo corto y asimétrico.

DECURRENTE: Con el borde extendiéndose más abajo de la inserción de la hoja a manera de alas estrechas.

DENDROIDE: Como un árbol; en los musgos, con las ramas hacia el ápice el eje principal del tallo.

DICOTOMÍA: División en dos partes; en los tallos el punto de crecimiento produce una bifurcación con ramas iguales, por lo menos al principio.

DIÁSPORA: Cualquier estructura de diseminación que produce una nueva planta.

DIMORFO: Con dos formas, como las hojas de las hepáticas foliosas.

DIPLOSPORIA: Producción de esporas diploides por fallas en la meiosis en el esporofito.

DÍSTICO: En dos hileras opuestas.

ECTOHÍDRICO: Transporte externo del agua.

ELÁTERES: Celulares estériles higroscópicas, con engrosamientos espirales: en las cápsulas de las hepáticas auxilian en la dispersión de las esporas.

ENDO HÍDRICO: Transporte interno del agua.

EPÍFILA: Planta que crece en hojas vivas de otras plantas.

EPÍFITA: Planta que crece sobre otra planta viva.

ESCUARROSO: Doblado hacia atrás formando un ángulo recto.

ESCAMAS: Láminas pluricelulares de la región ventral de algunas hepáticas taloides.

ESPOROFITO: Planta productora de esporas, formada a partir del cigoto y por el desarrollo del embrión; permanece unida al gametofito y depende parcialmente de él; generalmente consiste en pie, seta y cápsula.

ESPORA: Estructura pequeña, generalmente esférica y unicelular; las esporas se producen por el tejido germinal de la cápsula como resultado de meiosis y representan estructuras de diseminación, resistencia y reproducción.

ESTÍPITE: Eje principal no ramificado de los musgos dendroides.

ESTRIADO: Marcado con estrías longitudinales finas.

ESTRIOLADO: Con estrías muy finas.

EXERTO: Expuesto, por ejemplo, las cápsulas que no están cubiertas por las hojas del periquecio.

FLEXUOSO: Levemente ondulado.

GAMETOFITO: Generación sexual dominante en las briofitas, productora de gametos, haploide, verde, foliosa o taloide.

GIBOSO: Abultado lateralmente.

GLAUCO: Verde con un tono grisáceo o azulado.

HALINO: Incoloro y transparente.

HIGROSCÓPICO: Movimiento de una estructura dependiente de la humedad ambiental, por ejemplo, en los dientes del peristoma.

ÍNCUBO: Inserción de la hoja con el extremo basal dorsal dirigida hacia el ápice del tallo.

INMERSO: Sumergido.

LACINIADO: Con segmentos formados por varias células de ancho.

LÁMINA VAGINANTE: En *Fissidens*, lámina doble de la base foliar que abraza el tallo y la base de la hoja siguiente superior.

LEUCOCISTO: Célula hialina, vacía, almacenadora de agua.

LAMELAS: Láminas de células verdes sobre la superficie ventral de la costa o lámina de la hoja de algunos musgos.

LINGULADO: Con forma de lengua.

MERISTEMO INTERCALAR: En Antocerotes, región de crecimiento localizada entre el pie y la base de la cápsula.

MICROCENOSIS: Microcomunidad que forma parte de la vegetación o fitocenosis.

MITRADO: Semejante en forma a la mitra obispal.

MUCRONADO: Con un mucro o arista corta y fuerte.

NANANDRIA: Condición en la cual los gametofitos masculinos son diminutos.

OOSFERA: Célula sexual femenina, esférica, inmóvil, haploide, contenida en el arquegonio maduro.

OPÉRCULO: Tapa que cubre la boca de la cápsula de los musgos.

PANDURIFORME: Con la forma de un violín o de guitarra.

PAPILA: Protuberancia microscópica de forma variable; engrosamiento de una pared celular.

PARAFILIOS: Estructuras verdes, filiformes, lanceoladas o parecidas a hojas; con frecuencia cubren los tallos de los musgos pleurocárpicos.

PARAFISOS: Filamentos hialinos o amarillentos, septados, numerosos, entremezclados con los anteridios y arquegonios.

PARCELA: Unidad de muestreo de forma y tamaño variable en estudios ecológicos.

PERFORADO: Con poros pequeños en las paredes de células contiguas, a veces marcadas con depresiones conspicuas en células de pared gruesa.

PERIGONIO: Grupo de hojas más o menos especializadas que rodean a los anteridios y parafisos.

PERIQUECIO: Grupo de hojas más o menos especializadas que rodean a los arquegonios y parafisos.

PERISTOMA: Estructuras filiformes o deltoides localizadas en la boca de la cápsula de los musgos; el peristoma externo o exostoma está formado por dientes y el interno o endostoma por segmentos que a veces alteran con cilios; con frecuencia asciende a partir de una membrana basal.

PIE: Estructura basal del esporofito, con funciones de absorción y fijación.

PINNADO: Regularmente ramificado; las ramas se originan a uno y otro lado de un eje principal.

PIRIFORME: En forma de pera.

PLEUROCÁRPICO: En musgos, forma de crecimiento postrada con los periquecios (y esporofitos) desarrollándose lateralmente sobre los tallos y ramas.

PROPÁGULO: Genéricamente, cualquier yema, rama, hoja u otra estructura de reproducción asexual. En ciertas hepáticas son las yemas contenidas en conceptáculos.

PROTONEMA: Fase gametofítica juvenil filamentosa, laminar o globosa de color verde producida inmediatamente después de la germinación de una espora. A partir de él se originan los gametofitos foliosos o taloides.

PSEUDOELÁTERES: Estructuras estériles, uni o multicelulares, filiformes, localizadas en el interior de la cápsula de los antocerotes; participan en la liberación de las esporas.

RADICULOSO: Cubierto por rizoides.

RECURVADO: Curvado hacia atrás; en las hojas se refiere al doblez estrecho del borde hacia la superficie dorsal (abaxial).

RIZOIDES: Estructuras filamentosas del gametofito, simples o ramificadas, uni o pluricelulares, de fijación y conducción (externa).

SECUNDO: Dirigido hacia un lado.

SEGMENTO: Cada una de las divisiones del peristoma interno o endostoma.

SETA: Pedicelo de la cápsula.

SINUOSO: Ondulado.

SÚCUBO: Inserción de la hoja con el extremo basal dorsal alejado del ápice del tallo.

TENIOLA: Conjunto de células diferenciadas en varias hileras en el interior de la lámina de la hoja de algunos musgos; también llamada borde intramarginal.

TOMENTO: Masa de rizoides de color pardo o amarillento sobre los tallos de las briofitas.

TURBA: Material semifosilizado formado por *Sphagnum*, ciperáceas, juncáceas y otras plantas, en sitios húmedos, fríos y de pH ácido.

TUBÉRCULO: Estructura de reproducción asexual, parecida a las yemas, pero con una capa de células externas resistentes a la desecación.

URNA: Porción de la cápsula de los musgos que contiene las esporas.

VALVA: Cada una de las divisiones en que se fragmenta la cápsula de hepáticas y antocerotes al madurar.

VIENTRE: Porción basal ensanchada del arquegonio.

VITA: Hilera de células diferenciadas en la lámina de la hoja de algunas hepáticas foliosas.

YEMA: Estructura claviforme, cilíndrica, elíptica o globosa de pocas células que se forma en hojas, tallos, rizoides o estructuras especializadas del gametofito de hepáticas o musgos, de reproducción vegetativa.

OTRAS REFERENCIAS

Además de las referencias de los capítulos anteriores el lector encontrará noticias, metodología e información técnica sobre las briofitas en los siguientes boletines y revistas periódicas:

Briolatina. Boletín informativo de la Sociedad Latinoamericana de Briología.

Bryophyte Diversity and Evolution. Revista de la International Association of Bryologists (antes Tropical Bryology).

Bryophytorum Bibliotheca. Publicación irregular de J. Cramer. Vaduz.

Cryptogamie. Bryologie. Revista trimestral del Laboratoire de Cryptogamie, Muséum National d'Historie Naturelle, Paris.

Evansia. Publicación cuatrimestral de la American Bryological and Lichenological Society.

Hattoria. Publicación del Hattori Botanical Laboratory. Nichinan, Japón.

Journal of Bryology. Revista semestral de la British Bryological Society. Londres.

Lindbergia. Revista bimestral de la Nordic Bryological Society y de la Dutch Bryological Society.

The Bryological Times. Boletín informativo trimestral de la International Association of Bryologists.

The Bryologist. Revista trimestral de la American Bryological and Lichenological Society.