

2ej
56

Diseminación de yemas en
***Marchantia polymorpha* L.**
(Hepaticae)

Tesis profesional que para obtener el título de Biólogo

presenta:

Clementina de los Angeles Equihua Zamora

Facultad de Ciencias

Universidad Nacional Autónoma de México

1984



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

RESUMEN

En el presente trabajo se describe el sistema de diseminación de yemas de *Marchantia polymorpha* L. por copas de salpicado, así como sus implicaciones biológicas. Experimentalmente se dejaron caer gotas de agua desde 2 m de altura en conceptáculos llenos de yemas; se observó que estas pueden diseminarse a distancias hasta de 120 cm de la planta parental. La dispersión por yemas proporciona a la planta los medios para mantenerse en el hábitat ya colonizado. La adiseminación por copas de salpicado se complementa con la función biológica de las esporas. Se sugiere que la distribución tan amplia de *M. polymorpha* es debida, en parte, a sus sistemas efectivos de diseminación y reproducción.

ABSTRACT

This paper discusses the splash-cup dispersal of gemmae in *Marchantia polymorpha* L. Experimental results indicate that gemmae may be thrown to distances of up to 120 cm from the parent plant. Splash-cup dispersal allows the immediate occupation of nearby habitats and supplements spore dispersal on a local scale. The world wide distribution of *M. polymorpha* is partly due to the effectiveness of these reproductive systems.

I N D I C E

	Página
AGRADECIMIENTOS	1
INTRODUCCION	3
MATERIAL Y METODO	11
RESULTADOS	19
DISCUSION	33
BIBLIOGRAFIA	46

A la memoria de mi madre Clementina.
Su alegría, su amistad y su cariño son mi
más grato recuerdo.

A mis padres Luis y Clementina.
Por su ejemplo, su apoyo y heredarme
el amor a la naturaleza.

A Luis, Fernando, Miguel y Alberto.
Por todo lo que compartimos.

A Rodrigo.
Por lo que somos cuando estamos juntos.

A Lourdes, Rosa y Griselda.
Por su amistad.

A Julián, Pablo, Ana y Luis.
Por su curiosidad insaciable.

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a las siguientes personas el apoyo que me brindaron durante la elaboración de la presente tesis:

Al Dr. Claudio Delgadillo Moya por su asesoría durante la preparación del trabajo; el cual fue desarrollado en el Departamento de Botánica del Instituto de Biología de la UNAM.

A la Comisión Dictaminadora integrada por los Doctores Claudio Delgadillo Moya, Ramón Riba y Nava Esparza, Rodolfo Dirzo Minjarez, Jorge Soberón Mainero y el Biólogo Oscar Sánchez Herrera.

Al M. en C. José Luis López Saigado por facilitarme el acceso a los invernaderos del Jardín Botánico Exterior con el fin de recolectar material para la realización del trabajo experimental

A Rodrigo Medellín por su ayuda en la colecta de ejemplares.

A Miguel Equihua por su asesoría en la estadística de la tesis.

Al Sr. Lino Monroy, Alberto y Miguel Equihua por su asesoría en el manejo de la computadora y el uso del procesador de palabra

A Francisco Zamora y Fernando Equihua por las facilidades prestadas para la impresión de la tesis.

A Rodrigo Medellín y Martha Castilla por la lectura del manuscrito.

Al D. I. Ricardo Trip por la elaboración de las gráficas y al Biol. Oscar Sanchez por la realización de los dibujos.

Al D. I. Luis Equihua Z. por el diseño de la portada.

A Luis Equihua Magaña por el apoyo financiero durante la elaboración de esta tesis.

Muy especialmente al Dr. Reinhard Weber por transmitirme el interés por el estudio de las Bricofitas.

A Héctor Ariza y los miembros del Laboratorio de Microcine, gracias a su amistad los días de escuela fueron más agradables.

INTRODUCCION

"Ma cuando creas que algo aparece claro,
Ponlo en duda y no repases...
Preguntate siempre: " Para qué?"...
La verdad de hoy puede sentir ya mañana...
Busca las causas que se disuelve,
Atrévete a mirar tras las palabras..."

Vos Pasius

En fanerógamas la dispersión se define como el mecanismo por el cual los cuerpos reproductivos alcanzan nuevos sitios donde se puede establecer una nueva generación (Van der Pijl, 1972). Aunque esta definición aparentemente es inequívoca, existe cierto grado de confusión con otros términos como diseminación y migración. En este trabajo, la diseminación se refiere esencialmente al evento de liberación de estructuras reproductoras, mientras que la migración es propia de animales. La dispersión consta de tres fases fundamentales: liberación o diseminación, transporte y establecimiento de estructuras reproductoras o diásporas (Delgadillo y Pérez-Bandín, 1982). Esta acepción puede aplicarse a briofitas ya que también forman cuerpos reproductivos (esporas, yemas, etc.) que tienen las cualidades necesarias para ser transportadas por agua, viento y, ocasionalmente, por animales, para colonizar otros ambientes. Como respuesta a varias presiones ambientales, las briofitas han desarrollado diferentes sistemas de diseminación entre los que se cuentan los de las cápsulas

donde se forman las esporas o las copas con yemas de algunas hepáticas (e. g. *Lunularia cruciata* (L.) Dam. y *Marchantia polymorpha* L.). En musgos las esporas se diseminan por acción del viento sobre la urna y seta con la intervención reguladora del peristoma (Delgadillo y Pérez-Bandin, 1982). En las hepáticas los elaterios tienen una acción higroscópica que está ligada a las valvas de la capsula (Ingold, 1965).

Entre los sistemas de liberación descritos para plantas, existen mecanismos que aprovechan a las gotas de lluvia para dispersar sus estructuras de reproducción, ya sean esporas, gametos, yemas o semillas. Algunos de estos mecanismos incluyen la formación de órganos especializados en forma de copa que en su interior producen los diferentes cuerpos reproductivos; las diásporas de este tipo son lanzadas de la planta como consecuencia del impacto de una gota dentro de la copa. Tal sistema ha sido identificado en las hepáticas *Marchantia* spp. y *Lunularia* spp., en el hongo *Cyathus striatus*, en los musgos *Mnium ciliare*, *Dawsonia superba* y *Tetraphis* sp., en el líquen *Cladonia pyxidata*, así como en las angiospermas *Chrysozanthus* sp., *Mitella* sp., *Portulaca grandiflora*, y *P. oleracea*, entre otras. (Brodie, 1957).

La mayoría de los trabajos sobre dispersión abordan el problema en plantas superiores y a pesar de su

importancia, son pocos los autores que han contribuido a su entendimiento en las criptógamas. Ingold (1939, 1959, 1965), Buller (1942), Gregory (1945, 1951), Brodie (1951, 1952, 1957), Gregory y Stedman (1953), Gregory, Guthrie y Bunce (1959); Gregory, Longhurst y Sreeramulu (1961), Savile (1979), Reynolds (1980) y Delgadillo y Pérez-Bandín (1982), entre otros, han tratado algunos aspectos de los mecanismos de la dispersión en hepáticas, hongos, licopodios y musgos. Por su parte, Lazarenko (1958), Crum (1972), Iwatsuki (1972), Delgadillo (1975), van Zanten y Pócs (1981) han discutido la importancia de la dispersión en la distribución a gran distancia de las briofitas.

Buller (1942), fue el primero en discutir la información sobre las "copas de salpicado" (splash-cups); su trabajo fue ilustrado con el caso del hongo *Cyathus striatus* ("nido de pájaro"), y de algunas hepáticas y musgos. Posteriormente, Brodie (1951, 1952, 1957) amplió esta información al describir más detalladamente el mecanismo de operación de las "copas de salpicado", desde musgos y hepáticas hasta angiospermas, sin olvidar a los hongos y líquenes, basándose en los apuntes de Buller.

Brodie (1951) dice que experimentalmente los peridios de *C. striatus*, que contienen a las basidiosporas, pueden ser lanzados hasta 4 m en *C. stercorarius* esta distancia llega a ser hasta de 2 m, después de haberles

dejado caer gotas de agua desde una altura aproximada de 2.7 m. En el caso de *Marchantia polymorpha*, Brodie (1951) explica que se acepta que las yemas o propágulos pueden ser arrastradas de la copa por la lluvia, pero hasta entonces no se había comprobado que estas funcionaran como "copas de salpicado". No obstante, durante sus experimentos Brodie (1951) pudo demostrar que las yemas pueden ser lanzadas hasta 60 cm del conceptáculo por acción de las gotas de agua; asimismo, también observó el fenómeno en *Lunularia cruciata* en el cual las yemas fueron disparadas a esa misma distancia.

Las observaciones en hepáticas y en varios grupos taxonómicos permitieron a Brodie (1957) caracterizar a las "copas de salpicado" de la siguiente manera: su forma es cónica con una abertura de 5 a 8 mm de diámetro y base truncada; sus lados forman un ángulo de 60 - 70° con respecto a la horizontal; el diámetro de la copa es de 5-8 mm; madura en posición vertical y los cuerpos reproductores tienen forma lenticular. La forma y comportamiento de las copas varían poco de un grupo taxonómico a otro. Los experimentos de Savile (1953) con *Chrysoplenium americanum* y *Mitella* sp. mostraron que sus frutos pueden lanzar semillas hasta distancias de 30, 40 y aún 75 cm de la estructura parental.

Recientemente, Clayton-Greene y colaboradores (1977) demostraron que los anterozoides de *Dawsonia superba* pueden diseminarse por gotas de lluvia a distancias entre 1.5 y 2 m de la planta madre; esta distancia podía llegar hasta los 2.3 m con gotas de 4.8 mm de diámetro al dejarlas caer de 3.3 m de alto. La distancia de diseminación se incrementaba con el aumento en el tamaño y en la distancia de caída de la gota. Debido al tamaño de los anterozoides, la identificación de las distancias de diseminación se hizo por mecanismos indirectos, como el utilizado por Reynolds (1980). Este autor determinó los porcentajes de gametóforos femeninos fertilizados de *Mnium ciliare* con respecto a la distancia a la que se encuentran las plantas masculinas. En sus observaciones de campo, el 56% de los gametóforos femeninos con esporofitos se presentaba entre 0-1 cm de distancia del gametóforo masculino y decrecía al 12% cuando los femeninos estaban entre 5 y 6 cm del masculino.

En el experimento de Reynolds (1980) el número de gotas rociadas decrecía rápidamente con el aumento de la distancia de la copa, aunque una cantidad significativa llegaba a mayores distancias. Este autor no pudo contar el número de gotas salpicadas a menos de 2 cm de la copa ya que había sobrepoblación; la mayor distancia que observó fue a 49.6 cm. Sin embargo, Reynolds aclaró que la gota utilizada (de aproximadamente 3 mm de diámetro) solamente alcanzó un 40% de la velocidad terminal -la velocidad máxima de caída-

por haberse dejado caer desde 50 cm de altura; como en la naturaleza las gotas caen de mayores alturas, es de esperarse que los gametos pueden ser diseminados a distancias mayores.

Algunos hongos parásitos como *Phytophthora parasitica* y *Hemileia vastatrix* utilizan el mecanismo de copas de salpicado para llegar a sus huéspedes (Bock, 1962; Kuske y Benson, 1983); sin embargo, se desconoce la máxima distancia a la que pueden llegar las esporas, pero se ha observado que la mayor incidencia de los parásitos es durante las lluvias. Cuando las posibilidades de diseminación son óptimas.

Es evidente que la distancia de diseminación de las diásporas depende, entre otras cosas, del tamaño de la gota que cae sobre la copa y de su velocidad terminal. Savile y Hayhoe (1978), basándose en los estudios de Laws (1941) y de Gunn y Kinzer (1947), derivaron una ecuación para calcular la velocidad de caída de una gota de agua a partir de una distancia dada. Según Savile y Hayhoe (1978) una gota de 4mm de diámetro alcanza el 91% de la velocidad terminal después de haber recorrido 8 m de distancia. Por otra parte, si se considera el momentum (masa X velocidad terminal) de diferentes gotas de agua, se puede comparar el tamaño de la gota con el potencial de dispersión; una gota de 4 mm, después de haber caído 0.5 m ha alcanzado casi el doble del momentum de una gota de 2.5 mm que ha llegado a la velocidad

terminal, lo que implica que la primera es una dispersora más eficiente que la segunda. Savile y Hayhoe (1978) piensan que los géneros que presentan este tipo de dispersión están parcialmente limitados a zonas boscosas o arbustivas porque pueden haber evolucionado en sitios donde dependen de la efectividad de las gotas de agua que caen, incluso del dosel del bosque.

En el presente trabajo se estudia experimentalmente el sistema de diseminación de yemas de *Marchantia polymorpha* por medio de gotas de agua con el objeto de entender sus implicaciones biológicas. Por un lado se reconoce que las yemas tienen un valor adaptativo para la colonización de ambientes cercanos a los organismos parentales; la formación y expulsión de yemas hacia sitios donde las condiciones son similares incrementa las probabilidades de establecimiento efectivo. No obstante, esta misma situación debe influir sobre las características genéticas de la población y repercute, a largo plazo, sobre el comportamiento evolutivo de la misma.

Por otra parte, es necesario hacer notar que este mecanismo de dispersión no se contrapone con el que se lleva a cabo por medio de esporas. La producción regular de yemas y su dispersión a distancias cortas parece complementarse con la de las esporas, que puede efectuarse a gran distancia. De llevar a cabo una dispersión efectiva, las posibilidades

de explotación del ambiente inmediato y las probabilidades de ampliación del área de distribución se ven optimizadas en *M. polymorpha*. Por las mismas razones, cuando menos en teoría, se podría esperar que esta especie tuviera una distribución mundial muy amplia y sus poblaciones locales fueran abundantes en número de individuos, si los otros factores ambientales son favorables. Estos aspectos serán discutidos en el presente trabajo como parte del análisis de la distribución de esta hépatica.

MATERIAL Y METODO

Con el fin de medir la distancia de diseminación de las yemas de *Marchantia polymorpha*, se recolectaron plantas vivas en los invernaderos del Jardín Botánico Exterior del Instituto de Biología, U.N.A.M. Se seleccionaron ejemplares con conceptáculos maduros cuyo eje vertical fuera completamente perpendicular al talo (fig. 1). Las muestras se trasladaron al laboratorio donde se les colocó en una charola de plástico con tierra negra previamente humedecida; se pusieron bajo luz indirecta a temperatura ambiente, bajo condiciones de laboratorio hasta que se utilizaron en el experimento. Los ejemplares fueron regados diariamente con agua corriente hasta humedecer completamente la tierra. Se remitió un ejemplar de respaldo a la colección de briofitas del Herbario Nacional (MEXU, Equihua #56).

Se escogieron los conceptáculos maduros de mayor tamaño porque eran los que se deterioraban menos con el impacto de la gota que los más pequeños y porque eran más manejables; además, se utilizaron aquellas copas cuyas yemas llegaran al borde superior de las paredes del conceptáculo. Si las yemas sobrepasaban la altura de las paredes, se rasaba con una navaja la columna de propágulos al nivel de éstas

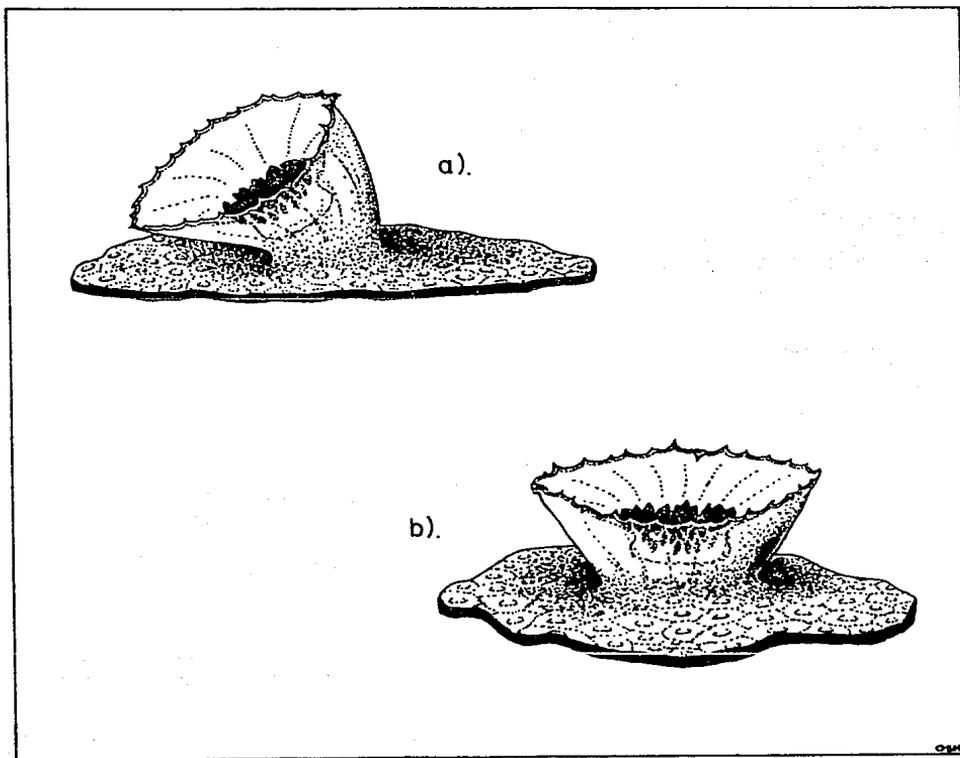


Fig. 1. Dos posibles variantes de la forma de crecimiento de *Marchantia polymorpha*. a) El talo crece sobre una superficie vertical; b) Talo sobre substrato horizontal.

para que las yemas que se liberaran fueran únicamente las que se encontraran dentro de los límites de la copa.

En el laboratorio, se colocó un gotero sostenido por unas pinzas en un soporte universal (fig. 2). Para fijar la posición desde donde habría de caer la gota, se utilizó una plomada con un hilo de 2.00 m de largo, que partía del gotero y que era retirado en el momento de dejar caer la gota.

A dos metros directamente por debajo de la boca del gotero se colocó en cada prueba, una hoja de papel (de trazo, marca "Pipasa") de 1.63 X 1.00 m, de color blanco y de buenas propiedades de absorción. Sobre esta hoja, en una de las orillas más largas (fig.2) se fijó, con un alfiler un conceptáculo, con las especificaciones antes señaladas. Dentro de la copa se puso una gota de azul de metileno y se tino el agua del gotero con ese mismo colorante; se utilizó un tinte con el fin de poder detectar las gotas que fueran salpicadas lejos del conceptáculo. Se dejaron caer 3 gotas en cada copa y se hicieron lecturas de los resultados de la diseminación artificial. Sobre el papel se marcaron los siguientes datos: Con un círculo el lugar en el que cayeron gotas con yema(s) y, si era necesario, el número de yemas (NY); con una línea se señaló el límite máximo de avance de cada gota sin yema.

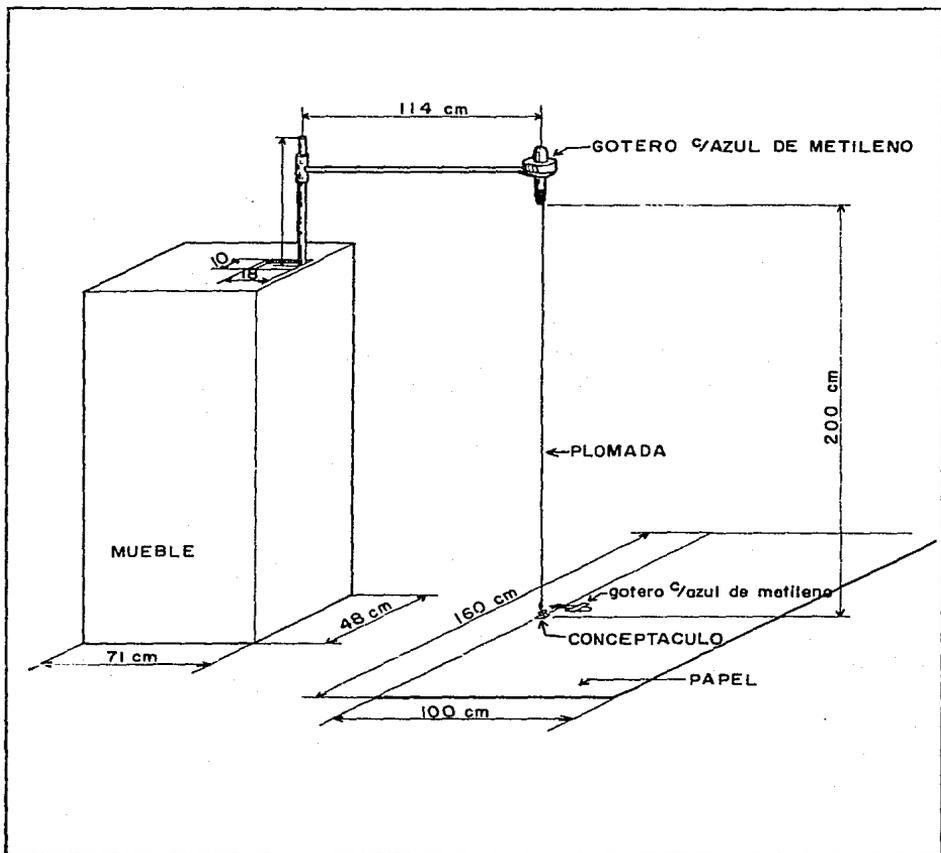


Fig. 2. Disposición de materiales utilizados en el experimento de diseminación de yemas en *Narchantia polymorpha*.

La altura de 2 metros de caída de la gota se utilizó porque era práctica para trabajar dentro del laboratorio y porque la gota alcanzaba un 62.5% de su velocidad terminal. No se dejaron caer más de tres gotas para que el papel la absorbiera sin dañarse y sin que flotaran los propágulos muy lejos de la zona de expulsión; aún así, se formaba un círculo azul de aproximadamente 3 cm de diámetro alrededor del conceptáculo.

Se repitió el experimento en 50 ocasiones con el mismo número de copias; en cada caso se delimitó el círculo que quedaba marcado al caer las gotas, de 3 cm de diámetro; a partir de éste se midieron las distancias a las que habían sido despedidas las yemas o las gotitas, considerando al papel como la mitad de un círculo. Los resultados experimentales se anotaron por separado tomando en consideración los siguientes datos: Número de prueba, diseminación potencial (DP), diseminación real (DR) y número de yemas (NY). La DP se definió como la distancia que alcanzan las gotas que no llevan yemas, pero que potencialmente pueden transportarlas, mientras que la DR es el transporte efectivo de un propágulo.

Para determinar el tamaño de la gota de agua se procedió a medir el peso de 40 gotas formadas con el agua y el gotero empleados durante el experimento. En cada una de 20 cajitas de papel encerado, previamente pesada, se colocó una

gota de agua. El peso de la gota se obtuvo por diferencia. Cada caja fue utilizada 2 veces, secándola totalmente para eliminar la primera gota.

A continuación se calculó el promedio del peso de las 40 gotas y, para estimar su radio, se consideró que se trataba de una esfera, por lo que se despejó r de la fórmula para calcular el volumen de una esfera:

$$V = 4/3\pi r^3$$

$$r = [V(4/3\pi)^{-1}]^{1/3}$$

Se supuso que el volumen de la gota era igual a su peso, esto es, 1 g = 1 ml, y se substituyó el valor promedio del peso por el volumen; el resultado se multiplicó por dos para obtener el diámetro de la gota promedio, es decir $d=4.74$ mm.

La velocidad de caída de la gota se calculó con base en la ecuación derivada por Saville y Hayhoe (1977):

$$V = (\alpha/\beta)^{1/2} \tan h [\cos h^{-1} \exp \beta S] J,$$

$$\text{donde } \alpha = g(\sigma - \rho) / \sigma, \quad \beta = 3\rho c / 4d\sigma$$

V = velocidad de la gota, en centímetros por segundo (cm/seg); d = diámetro de la gota en centímetros (cm); ρ = densidad del aire en gramos por centímetro cúbico (g/cm³); σ es la densidad del agua en g/cm³;

c = coeficiente de arrastre; g = la aceleración debida a la gravedad en centímetros por segundo al cuadrado (cm/seg^2), y S = distancia viajada en cm.

Según la ecuación de Savile y Hayhoe la velocidad alcanzada por las gotas utilizadas durante el experimento fue de aproximadamente $V=6.52$ m/seg; esto representa un 62.51% de la velocidad terminal de una gota de ese tamaño, la cual adquiere un momentum de 453.99 mg/(m/seg).

RESULTADOS

El cuadro 1 presenta una síntesis de los resultados por prueba. Se incluyen los valores máximo y mínimo para la diseminación potencial (DP) y para la diseminación real (DR) de cada prueba. En las dos columnas siguientes se presentan los promedios respectivos para DP y DR (DP/n y DR/n); en las últimas tres columnas se indica el número de eventos (# ev) individuales en cada prueba para los dos tipos de diseminación, así como la suma de ambos; al final de las columnas respectivas se muestra el valor promedio para las distancias máximas y mínimas de DP y DR, así como de DP/n, DR/n y el total de los diferentes números de eventos.

Por otra parte presentamos un cuadro sintético (cuadro 2), en el que se indican las distancias máximas y mínimas alcanzadas en la diseminación potencial y en la real; además se presentan los promedios de los valores del cuadro 1.

Las distancias DP y DR máximas observadas a lo largo de todo el experimento fueron de 121.4 cm, en la prueba 29 y de 120.8 cm en la prueba 1, respectivamente (cuadro 1). La máxima diseminación real registrada en el presente trabajo representa un poco menos del doble de la distancia

Cuadro 1. Resumen de los datos obtenidos en cada prueba, Diseminación Potencial (DP) y Real (DR), con los valores máximo (max) y mínimo (min) para cada caso. Los promedios de DP y DR están indicados por DP/n y DR/n respectivamente. Se indica el número de eventos (# ev) de DP y DR de cada prueba y su total.

PRUEBA	DP (cm)		DR (cm)		DP/n	DR/n	DP # ev	DR # ev	# ev Total
	max	min	max	min					
1	58.7	1.9	120.8	6.8	18.2	58.6	69	40	109
2	54.5	1.9	85.8	2	14.7	29.3	45	23	68
3	46.5	1.9	78.8	2	14	42.2	92	14	106
4	38.4	1.8	111.1	2	11.6	32.4	62	42	104
5	69.3	2	88.7	1.6	17.6	37.2	78	13	91
6	80.5	1.8	71.3	2.7	16.4	37.7	58	4	62
7	46	1.6	116.6	1.7	8.6	45.5	41	23	64
8	47.4	1.7	110	4.2	13.3	44.7	85	25	110
9	68.6	1.7	85.7	4.7	20.8	41.3	94	20	114
10	82.5	1.9	74.3	3.7	13.5	41.1	65	14	79
11	62.9	2	77.9	8.8	14.1	33.2	75	11	86
12	84.4	1.8	69.8	2.7	15.7	28.2	98	12	110
13	85.6	2.1	64.5	1.9	11.8	25.5	53	8	61
14	81.6	1.9	75.2	1.6	23.2	18.9	96	26	122
15	64.3	2.1	80.5	1.6	12.3	35.8	59	20	79
16	100.5	2.1	107.9	1.8	22.5	35	106	25	131
17	80.2	1.6	79.1	3.1	22	37.5	84	14	98
18	86.8	1.8	69.5	1.8	11	29.2	90	21	111
19	86.4	1.8	98.9	1.6	24.5	36.3	183	32	215
20	71.6	1.6	113.4	4.2	21.4	45.1	95	21	116
21	99.1	1.6	62.9	4.2	17.4	34.6	67	14	81
22	75.5	1.7	91.3	1.6	21.8	38.7	115	28	143
23	99.6	1.9	84.4	5.1	18.8	35.2	100	17	117
24	78.6	1.6	95.5	5.4	14.3	50.7	76	4	80
25	79.4	1.6	53.9	1.6	21.9	11.7	66	19	85

--continua cuadro 1--

--continuacion cuadro 1--

PRUEBA	DP (cm)		DR (cm)		DP/n	DR/n	DP	DR	# ev
	max	min	max	min					
26	80.6	1.7	109.2	16.3	19.9	53.4	112	12	124
27	69.1	1.9	93.4	1.6	18.4	15.1	123	44	167
28	93.6	1.6	88.7	1.6	16	24.3	82	17	99
29	121.4	1.6	109.8	1.9	22.5	38.4	99	37	136
30	98.5	1.6	69	4.4	26	33.9	232	18	250
31	76.9	1.6	72.8	3.9	19.2	25.3	114	11	125
32	31.9	1.7	67.3	1.7	7.9	22.2	69	65	134
33	81.9	2.1	101.4	1.6	18.9	24.9	178	67	245
34	76.8	1.9	106.4	2.2	12.7	29.8	61	15	76
35	82.2	1.8	99.4	1.6	23.9	30.3	162	30	192
36	66.7	2.1	96.9	3.7	14.9	59.2	125	28	153
37	57.2	1.7	76	2.3	15.7	33	45	19	64
38	61.7	1.6	113	1.6	20.2	28.8	171	20	191
39	48.9	1.8	73.9	4.7	6.5	24.7	43	13	56
40	65.1	1.8	55.8	2.5	14.1	21.7	75	9	84
41	83.7	1.6	103.8	1.6	16.1	33.8	79	33	112
42	63.4	1.8	111.6	11.5	16.9	46.1	90	40	138
43	67.8	1.6	88.9	1.8	13.3	43.9	55	17	72
44	107.1	2	96	1.6	24.6	29	144	18	162
45	101.3	2.2	88.8	1.6	15.5	24.3	119	60	179
46	33.6	1.6	90.9	1.9	7.3	44.3	71	27	98
47	32.3	1.7	120.2	2.4	7.9	58.7	109	13	122
48	67.6	1.7	85.6	2	19.9	24.8	149	46	195
49	82.8	1.7	78.6	1.6	16.2	24.3	105	74	179
50	93.9	1.7	90.7	1.8	16.8	21.9	78	42	120
Promed	73.50	1.79	89.12	3.156	16.65	34.43			
Total:							4750	1265	6015

Cuadro 2. Resumen del cuadro 1. Se presentan los valores máximos (max) y mínimos (min) de diseminación, los promedios para cada uno (prom) y la sumatoria de los eventos para cada caso.

	DP (cm)		DR (cm)		DP/n	DR/n	DP	DR	# ev
	max	min	max	min	# ev	# ev	# ev	# ev	Total
Prom:	73.8	1.79	89.12	3.154	16.65	34.43	4740	1265	6015
					Total:				

observada por Brodie (1951); dicho autor registró un máximo de 66 cm de diseminación de yemas; sin embargo, en dicho trabajo Brodie no indica la altura a la que dejó caer su gota de agua ni el tamaño de la misma.

Debemos señalar, por otra parte, que los resultados que se presentan en los cuadros 1 y 2 sólo representan la mitad teórica del total de los eventos de diseminación. La cuenta de eventos de diseminación únicamente incluyó la mitad de la circunferencia.

La fig. 3 muestra la frecuencia de gotas (FGD) según los intervalos para cada tipo de diseminación, mientras que la fig. 4 presenta la suma de ambos, proporcionando así la diseminación total por distancias. Dado que el primer intervalo se dispara mucho con respecto a los demás, se optó por presentarlo desglosado en intervalos de un centímetro, como se muestra en las fig. 5 y 6. Haciendo esto comprobamos que ambos tipos de diseminación siempre decrecen paulatinamente conforme aumenta la distancia a partir del conceptáculo, sin embargo, después de los 100 cm el número de gotas sin yemas decae mucho más rápidamente que el de gotas con yemas; este mismo comportamiento se observó en los trabajos de Reynolds (1980) en musgos y de Levin y Kerster (1974), en fanerógamas.

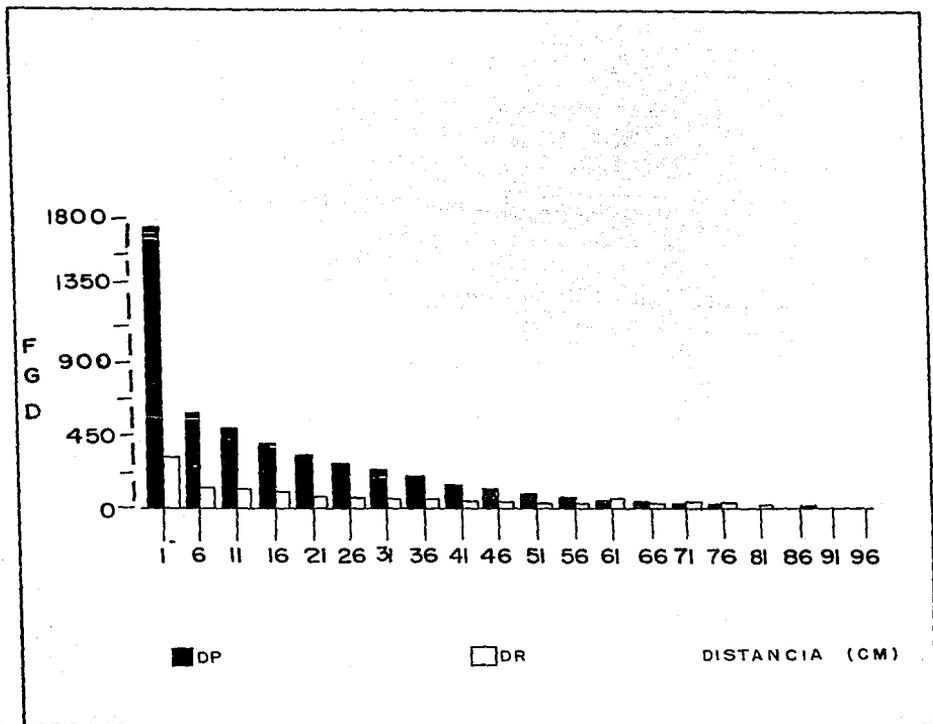


Fig. 3. Se muestran las frecuencias de gotas diseminadas (FGD) para la Diseminación Potencial (DP) y Real (DR) en *Marchantia polymorpha*, expresada en intervalos de 5 cm.

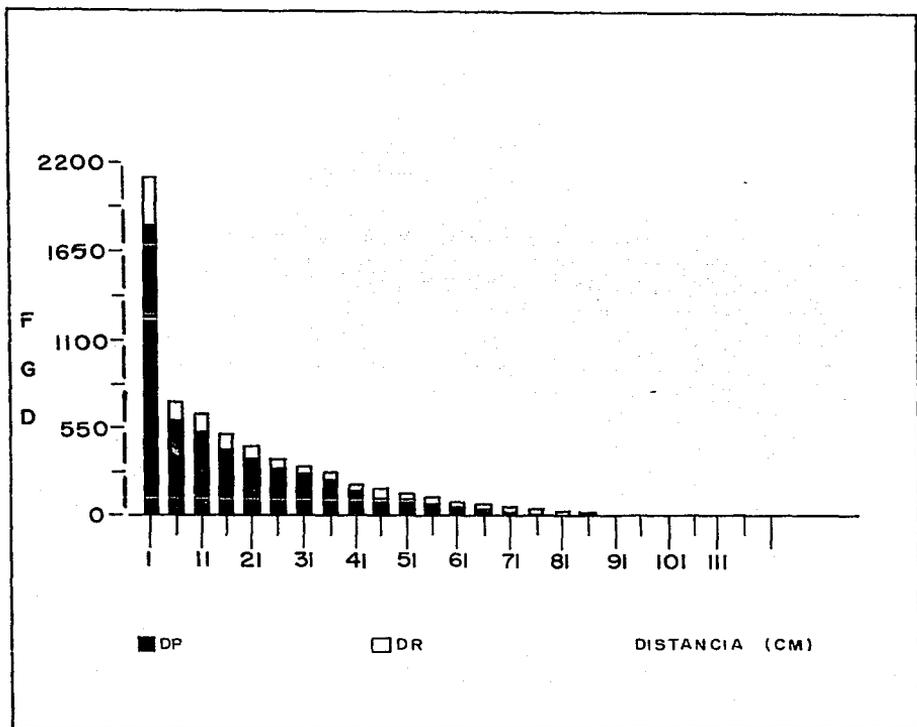


Fig. 4. Diseminación total (DP + DR) en *Marchantia polymorpha* expresada en intervalos de 5 cm.

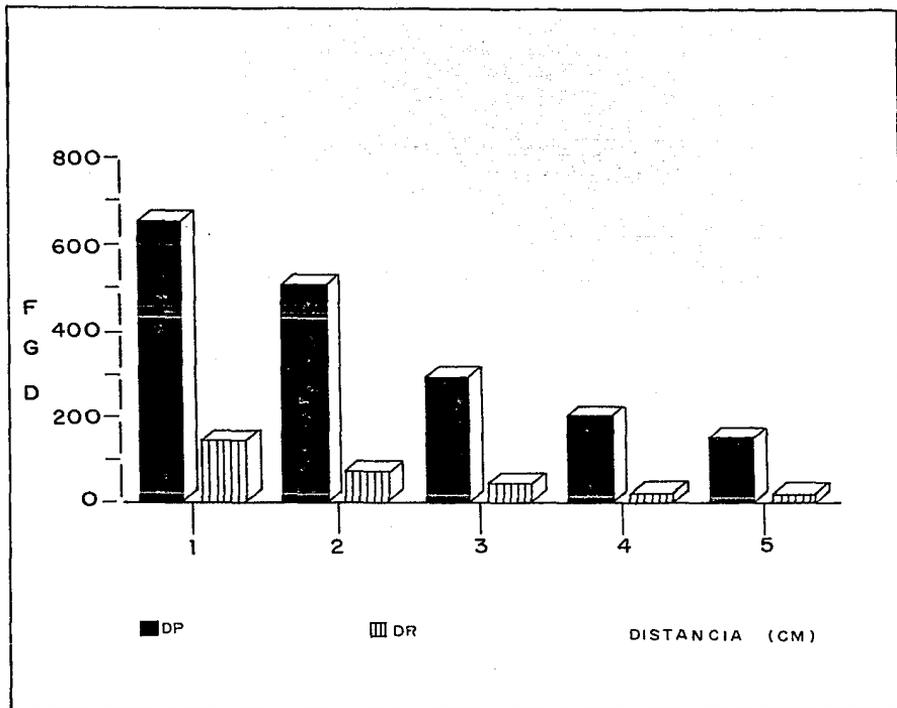


Fig. 5. Frecuencia de gotas diseminadas (FGD) para DP y DR en los primeros 5 cm a partir del conceptáculo de *Marchantia polymorpha* expresadas en intervalos de 1 cm.

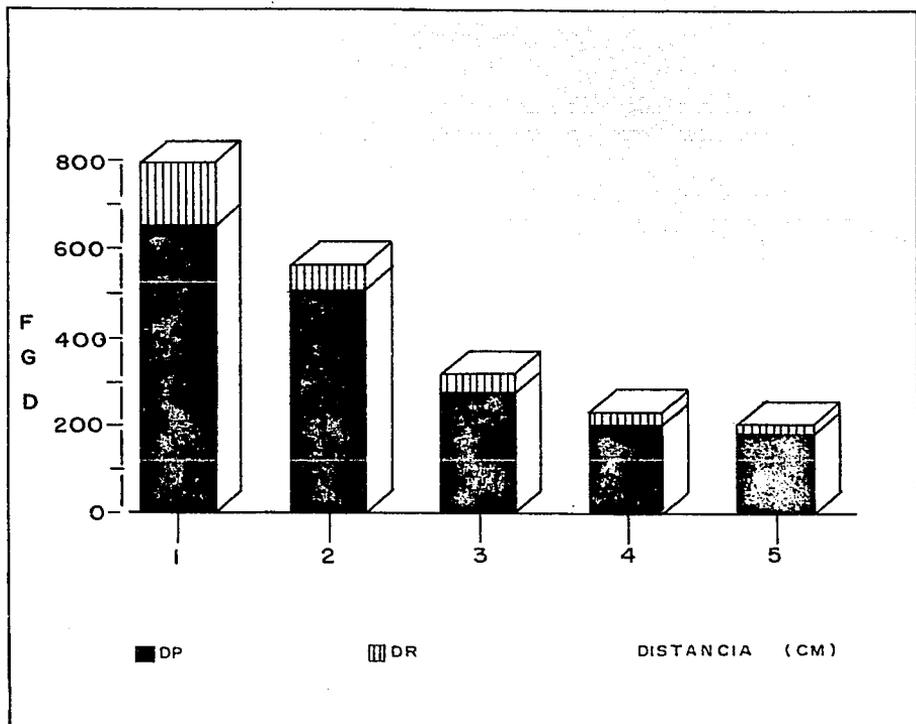


Fig. 6. Diseminación total (DP + DR) en los primeros 5 cm a partir del conceptáculo de *Marchantia polyborpha* expresada en intervalos de 1 cm.

El comportamiento de las diseminaciones potencial y real, presentada en las fig. 3 a 7, indican que la mayoría de las gotas de agua son rociadas directamente alrededor de la copa, es decir, en los primeros cinco centímetros (primer intervalo en las fig. 3 y 4; primer punto en la fig. 7); sin embargo, las gotas que transportan propágulos alcanzan, en promedio, distancias mayores que las de diseminación potencial (fig. 8). En nuestros resultados suponemos que pudo haber pérdida de información de DP ya que a pesar del colorante las gotas muy pequeñas son difíciles de detectar cuando están alejadas del conceptáculo.

En términos de la diseminación real la fig. 7 relaciona el promedio de yemas (\overline{NY}) con respecto a intervalos de distancia determinados (densidad media); dicha figura muestra que la densidad media de yemas presenta el mismo comportamiento de las fig. 3 a 6. Sin embargo, en esta gráfica la curva se vuelve asintótica a 0 propágulos más lentamente; a partir de los 90 cm. Este comportamiento, presente en todos nuestros tipos de diseminación, es similar al conocido como decaimiento exponencial.

Con el fin de desarrollar una fórmula que nos permitiera predecir el número de yemas que alcancen distancias determinadas (fig. 9), si se realizan experimentos con condiciones similares a las del presente, se realizó un ajuste por mínimos cuadrados basándose en el comportamiento

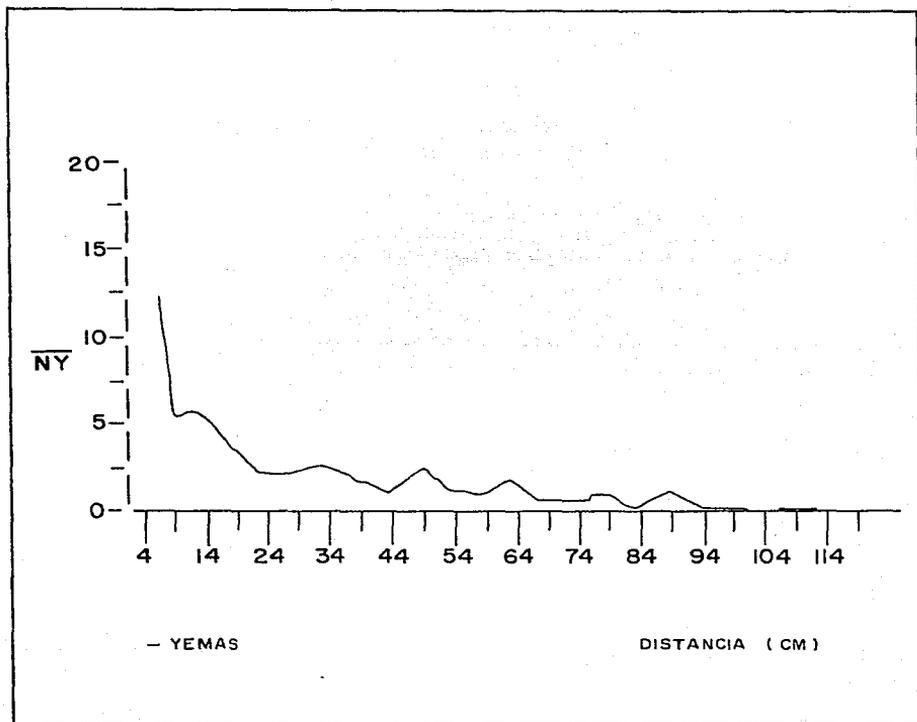


Fig. 7. Diseminación media de yemas. Se calculó el promedio (\overline{NY}) para cada intervalo dividiendo el número total de yemas a distancias determinadas entre el número de pruebas.

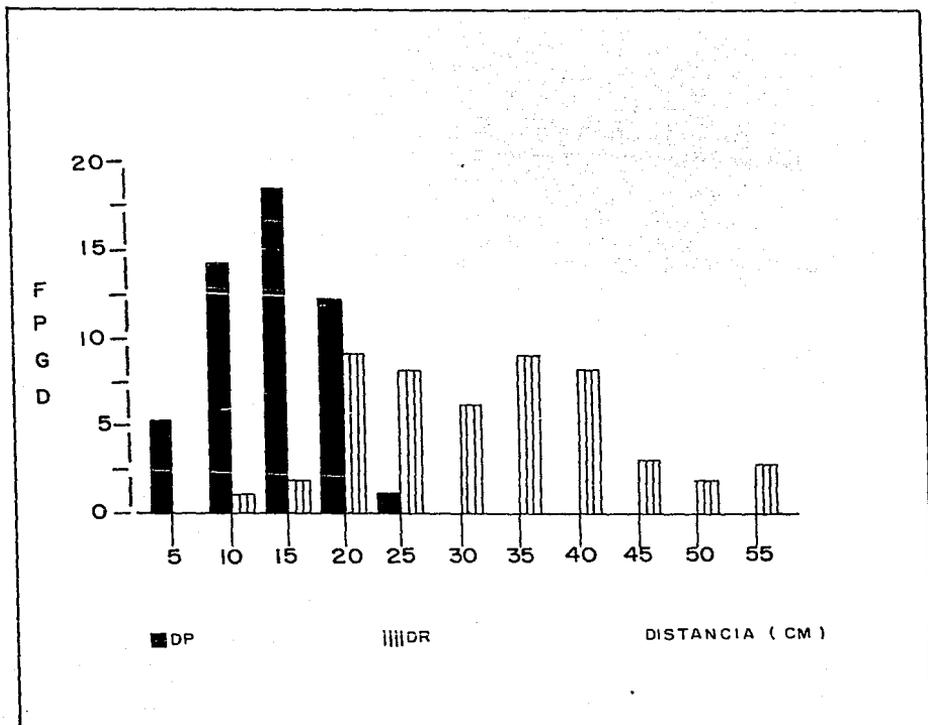


Fig. 8. Frecuencia de los promedios de las distancias de gotas diseminadas (FPGD) para DP y DR por prueba.

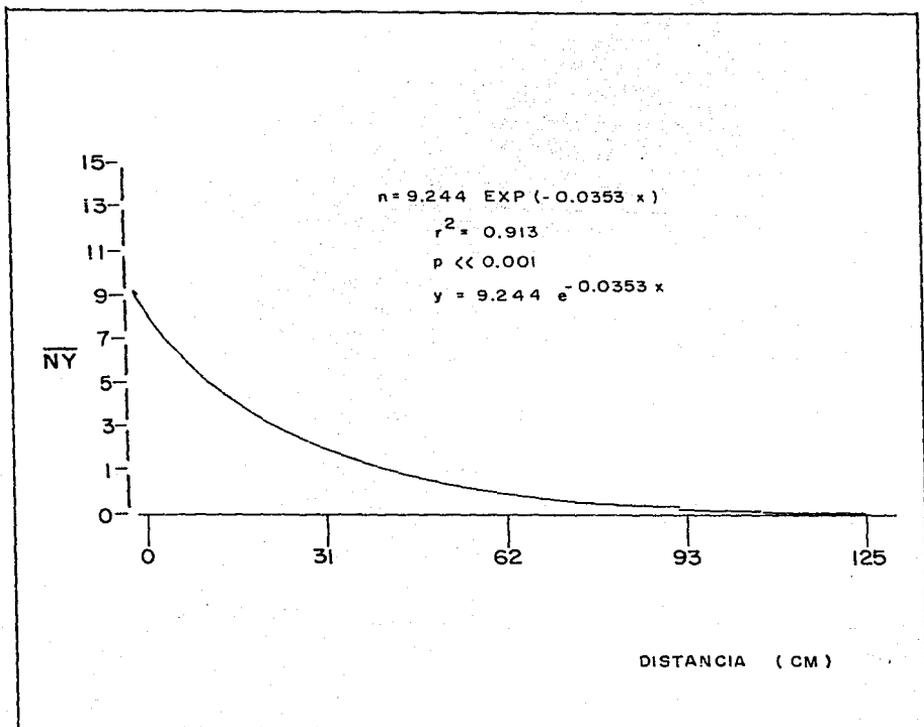


Fig. 9. Curva teórica que muestra la diseminación
 media de las yemas con respecto a la
 distancia.

de la diseminación media de las yemas (fig. 7). Primero se calculó el número total de yemas y este se dividió entre las veces que se repitió el experimento o número de pruebas (columna A del cuadro 3), por otra parte se calcularon los valores esperados (columna B del cuadro 3) y los valores de residuo (columna C del cuadro 3), esto es la resta entre las columnas A - B. El ajuste resultó satisfactorio ($r^2=0.91$, $P \ll 0.001$ y $F = 4.27$). La ecuación obtenida de esta manera es:

$$y = 9.244 e^{-0.036x}$$

donde y es el porcentaje de yemas esperadas en una distancia determinada y x es la distancia.

Cuadro 3. Muestra los valores promedio del número de yemas observadas (A), a intervalos de distancia de 5 cm, esperadas (B) y de residuo (C), utilizados para el ajuste por mínimos cuadrados.

Dist. (cm)	A	B	C
4	12.32	8.026	4.294
9	5.5	6.728	-1.23
14	5.7	5.699	.001
19	4.28	4.727	-.447
24	2.56	3.962	-1.40
29	2.22	3.321	-1.10
34	2.56	2.784	-.224
39	1.82	2.334	-.514
44	1.18	1.956	-.776
49	2.74	1.64	1.1
54	1.34	1.374	-.034
59	1.22	1.152	.068
64	1.96	.966	.99
69	.92	.809	.111
74	.84	.678	.162
79	.98	.569	.411
84	.44	.477	-.037
89	1.14	.4	.74
94	.34	.335	.005
99	.28	.281	-.001
104	.12	.235	-.115
109	.16	.197	-.037
114	.12	.165	-.045
119	.1	.139	-.039

DISCUSION

Longton y Schuster (1983) dicen que la capacidad de las poblaciones vegetales para mantenerse asexualmente parece haber sido crucial para la sobrevivencia bajo condiciones climáticas adversas cuando sus individuos no podían formar gametos. Por su parte Khanna (1964) menciona que la ubicuidad de la reproducción vegetativa en hepáticas y musgos, asegura su adaptación inmediata.

La hepática *Marchantia polymorpha* presenta tres tipos de reproducción: por esporas, por fragmentación y por yemas. La reproducción sexual es comparativamente infrecuente, ya que para que una población se reproduzca sexualmente es necesario que esporas de ambos sexos se establezcan una cerca de la otra, de tal manera que con la formación de colonias clonales los dos sexos, eventualmente, entran en contacto (cf. Schuster, 1983). Como consecuencia de este tipo de reproducción se forman esporofitos y meiosporas

La reproducción asexual por fragmentación, según Parihar (1967) se caracteriza porque, a medida que se forman nuevas células en el ápice de las ramas, las de la región posterior van muriendo; cuando este proceso alcanza una dicotomía las ramas se separan formando plantas independientes. Las plantas desarrolladas por este medio se

establecen alrededor de la colonia madre y tienden a separarse tan pronto como las plantas más viejas van muriendo. Con este sistema la colonia mantiene ocupada la zona ya colonizada y la extiende poco a poco.

Bold, Alexopoulos y Delevoryas (1980) explican que la reproducción por gemación implica la producción de conceptáculos en la superficie dorsal del talo de la planta; cada copa produce continuamente estructuras lenticulares diminutas (menores a los 0.5 mm, Watson, 1978): las yemas o propágulos. Cada yema está adherida al fondo del conceptáculo por un pedicelo corto, el cual se rompe al hincharse las sustancias gelatinosas que son secretadas por las células de la base de la copa cuando esta es inundada con agua.

Los resultados del presente trabajo permiten comprobar que las yemas de *Marchantia polymorpha*, además de ser liberadas por la acción del agua, también pueden ser lanzadas de manera efectiva fuera de la copa. Aunque hay diferencias de comportamiento entre la diseminación potencial (DP) y la diseminación real (DR), las distancias máximas son similares, hasta 121.4 cm y 120.8 cm, respectivamente (cuadro 2). En las figs. 3 a 7 se muestra que las yemas se distribuyen de manera inversamente proporcional al logaritmo de la distancia; es decir, alrededor del punto de origen las yemas (DR) y las gotas salpicadas (DP),

aparecen en frecuencias altas y progresivamente se reducen en número conforme aumenta la distancia, lo que matemáticamente se conoce como un decaimiento de tipo exponencial. Los propágulos diseminados por este mecanismo siguen un comportamiento similar al que se ha observado en esporas, polen y semillas de plantas de otros grupos taxonómicos (Reynolds, 1980; Levin, 1981; Levin y Kerster, 1974; Wilson y Janzen, 1972). Esto sugiere que el presente tipo de diseminación proporciona a la planta los medios necesarios para mantenerla en el hábitat ya colonizado (la DP alcanza un promedio de 15 cm y la DR 35 cm de distancia de la copa; fig. 8), lo cual coincide con lo que se sabe de plantas superiores en donde los mecanismos vegetativos de reproducción juegan un papel importante en el mantenimiento de una población en su hábitat (Abrahamson, 1980). Al mismo tiempo, la diseminación a partir de copas le permite a la planta extenderse a áreas nuevas; una vez que una gota de agua libera a un propágulo de la copa, este puede ser levantado por una ráfaga de viento o arrastrado por una corriente de agua. Si sobreviven al efecto desecante del viento o a la acción abrasiva de partículas en el suelo, después de haber sido transportadas por corrientes de agua, las yemas pueden germinar y establecerse.

Young y Kläy (1971), sugieren que la dispersión de yemas de *M. polymorpha* por medio del viento es factible; ellos encontraron un ejemplar de esta especie en un cráter

formado en 1969 en la isla Decepción (en la provincia Antártica de Chile); la distancia más cercana en la que habita esta especie es de 1000 km al norte de la isla. Sin embargo no descartan la posibilidad de que los propágulos de una planta ya existente ahí hayan estado congelados y, en el momento de la formación del cráter, se hayan descongelado y germinado. Como no existen datos precisos que nos indiquen la longevidad de las yemas después de dejar la copa, se sugiere la realización de experimentos posteriores en los que se someta a los propágulos a flotación, escarificación, desecación, calor o frío, por tiempos determinados, para después ponerlos en medios de cultivo adecuados y comprobar su potencial de germinación.

Con el presente experimento fue posible observar la factibilidad de transportación de las yemas de *M. polymorpha* por gotas de agua. Los datos demuestran que esta especie efectivamente posee un sistema de diseminación por copas de salpicado tal como lo había sugerido Brodie (1951). Sin embargo, en este trabajo no se pueden proporcionar datos de las variaciones de distancia de diseminación para las yemas cuando el conceptáculo recibe gotas que han alcanzado la velocidad terminal o se acercan a esta, como en condiciones naturales. Con el propósito de observar estas variaciones se sugiere que se efectúen experimentos complementarios en los que se aumente la altura utilizada en este trabajo. Las variaciones en la distancia de caída y en

el tamaño de las gotas de agua permitirían comprobar si hay aumento en la distancia de diseminación de las yemas como sucede en otros grupos taxonómicos (Clayton-Greene, Green y Staples, 1977; Reynolds 1980) y realizar cálculos de las distancias máximas que puedan alcanzar las yemas cuando la velocidad de caída de la gota de agua es la terminal.

La forma discoidal de las yemas (fig. 10) parece haber evolucionado para permitir el desplazamiento horizontal de la yema en cualquier dirección; sus bordes afilados disminuyen la turbulencia hacia la periferia y su cuerpo aplanado favorece la flotación (fig. 11) en el agua o en el viento. Por otra parte, como la diseminación no se efectúa directamente en el aire, no se descarta la posibilidad de que una yema incorporada en una gota de agua alcance distancias considerables utilizándola como vehículo; Savile (1979) sugiere que en las semillas de *Nitella trifida*, la tensión superficial tenderá a empujar a la gota a una trayectoria más baja tan pronto como deje la copa (fig. 12) lo cual la llevará a acercarse a un ángulo de 45° que es el óptimo para que un proyectil alcance la máxima distancia.

Suponemos que por las características de tamaño del conceptáculo, por la disposición vertical de las yemas dentro de éste (fig. 13) y por la característica de tener talo rastrero, es poco probable que los propágulos logren ser levantados de la copa por el viento; además, el

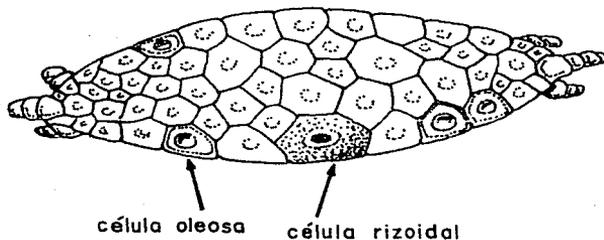
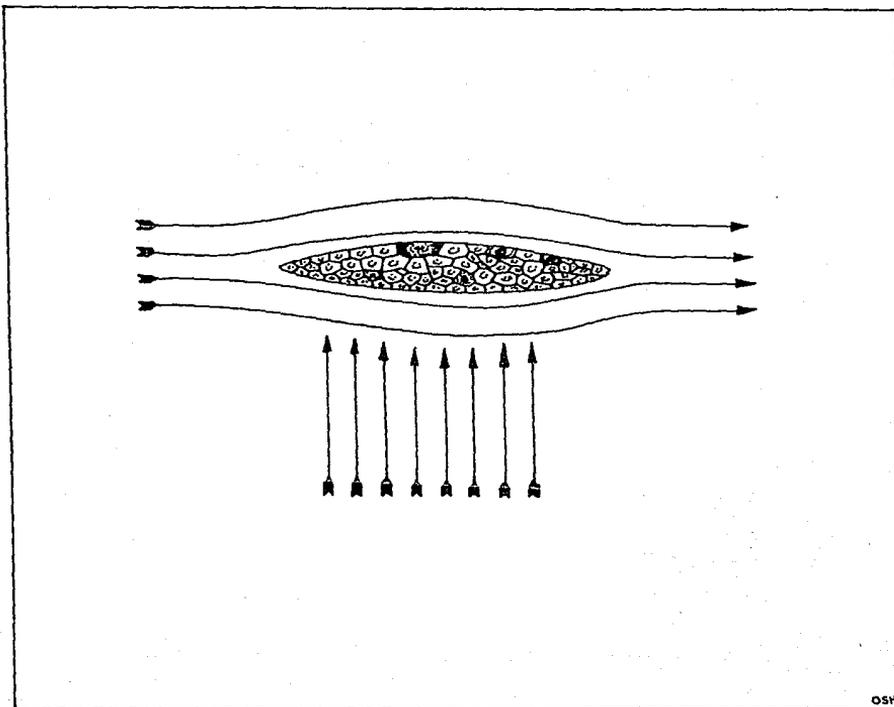


Fig. 10. Sección transversal de una yema de *Marchantia polymorpha* que muestra su convexidad. Modificado de Parihar (1967).



OSA

Fig. 11. La forma discoidal de la pema favorece su flotación, mientras que los bordes afilados ofrecen menos resistencia al viento o al agua provocando menos turbulencia.

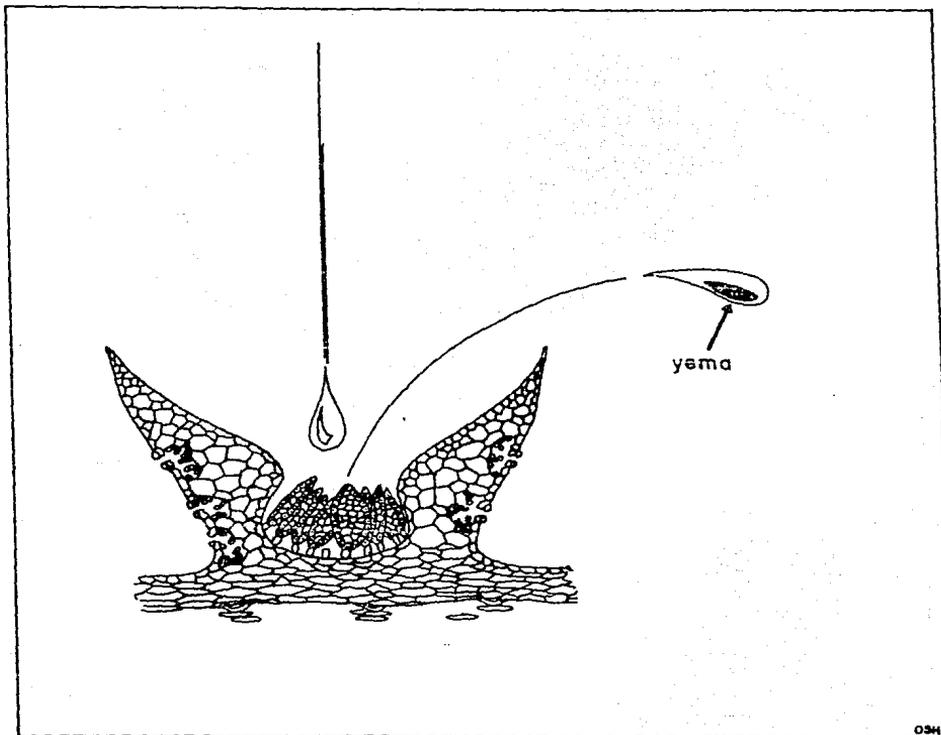


Fig. 12. Una yema incorporada en una gota de agua puede ser transportada más lejos que cuando se mueve sola en el aire.

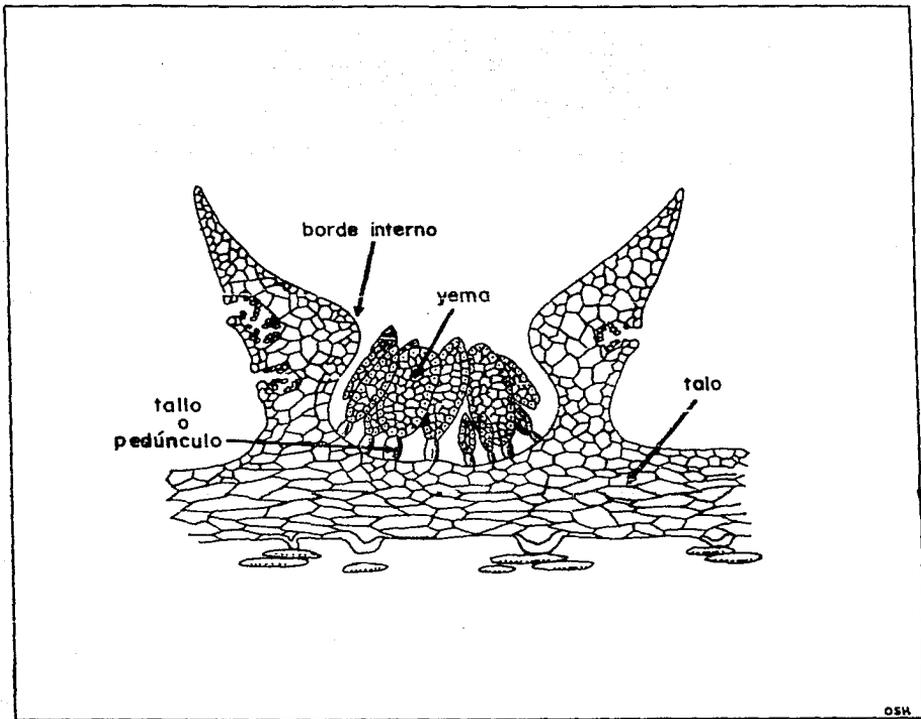


Fig. 13. Las yemas están sostenidas verticalmente a la base del conceptáculo por un pequeño pedicelo.

conceptáculo segrega un mucilago que sostiene a las yemas hasta que hay agua que lo disuelve (Perihar, 1967). Desde luego, las yemas son más pesadas que las esporas de la misma planta y no pueden ser expulsadas fácilmente por corrientes de aire. La presencia de una capa de aire quieto sobre la superficie de los substratos donde se desarrollan las briofitas (Gregory, 1952; Ingold, 1959) puede impedir que el viento participe efectivamente en procesos de disseminación de estructuras de reproducción y, de hecho, puede hacer que muchas partículas se precipiten al suelo. Algunas observaciones de campo mostraron que hay ocasiones en que las yemas forman una congregación que sale del conceptáculo conforme se producen más yemas en su interior; en este caso los propágulos permanecen agregados y se desprenden de la copa hasta que la gravedad actúa sobre ellos haciendo que caigan con frecuencia sobre el talo parental.

La forma de copa facilita la dispersión porque es una estructura abierta que, gracias al ángulo de sus paredes (60 - 70°), ayuda a que los propágulos sean lanzados, sin encontrar como obstáculo al propio conceptáculo que los produce. La copa de *M. polymorpha* además, facilita la disseminación de yemas alrededor de la planta madre, en círculos concéntricos, mientras que *Lunularia cruciata* con su media copa abierta hacia afuera del talo, lanza sus yemas en una misma dirección (Buller citado por Brodie, 1951). Para comprobar si la estructura en forma de copa presenta las

características óptimas para la diseminación de las yemas sería conveniente comparar su comportamiento con el de modelos de conceptáculos del mismo tamaño pero de diferentes formas (cilíndricas, aplanadas, etc.).

La diseminación por copas de salpicado juega un papel muy importante en el ciclo de vida de la planta ya que le permite sobrevivir sin que sea necesaria una fusión de gametos para la formación de cuerpos reproductivos. Al mismo tiempo, la expansión clonal incrementa las probabilidades de entrecruzamiento entre poblaciones locales a través del contacto con individuos de otro sexo; con ello se favorece la variación genética de la población y se incrementa su capacidad evolutiva.

El sistema de diseminación de yemas por copas de salpicado se complementa con la función biológica de las esporas; estas últimas, dada su forma esférica y su tamaño reducido, han evolucionado como cuerpos reproductivos que tienen la capacidad de flotar en el aire durante más tiempo que la forma lenticular de la yema. Por esta razón las esporas logran alcanzar distancias significativamente mayores que las yemas. El mecanismo de diseminación por copas de salpicado favorece la explotación inmediata del ambiente, dada la velocidad con que se presenta en el ciclo de vida de la planta (Durin, 1979) y la rápida germinación de las yemas (Tarón, 1958), mientras que la reproducción por

esporas favorece la invasión de ambientes aún no explotados. Genéticamente, las yemas contienen la misma información que el organismo parental, pero las esporas son el resultado de recombinación genética y puede afectar la adaptación de las poblaciones a ambientes nuevos. La presencia de los dos mecanismos complementarios implica que *N. polymorpha* puede ser localmente abundante y de amplia distribución geográfica.

Bischler (1984) considera que *N. polymorpha* es una especie cosmopolita aunque no es conocida en las Antillas Menores y en la parte oriental del trópico Sudamericano; se le ha encontrado desde el nivel del mar hasta los 4000 metros, incluso existe un espécimen recolectado a los 4700 msnm en el subtropico Sudamericano. En función de estos datos, podemos sugerir que la distribución tan amplia de *N. polymorpha* es debida, cuando menos en parte, a sus sistemas de reproducción y diseminación exitosos. La reproducción asexual se presenta en colonias muy jóvenes (dentro del primer año de vida y principios del segundo) During, (1979); su efectividad se incrementa por ciertas características intrínsecas de la yema como son la presencia de cloroplastos, almidón y cuerpos de grasa, así como un rizoides que le dan la capacidad de germinar en tiempos menores a una semana (Tarón, 1958). During (1979) considera que la reproducción sexual es factible después del segundo año de vida.

Se ha observado que *M. polymorpha* es una especie que tiende a aparecer temprano en las sucesiones secundarias (During 1979) y que es de las primeras especies que ocupan zonas que han sido incendiadas (Graff, 1936). Por otra parte, se ha encontrado a *M. polymorpha* asociada con sitios alterados por el hombre y muy frecuentemente se comporta como una "mala hierba" en invernaderos y en otros sitios donde crece profusamente; las plantas son capaces de dispersarse por esporas y por yemas y seguramente han ampliado su distribución por intervención del hombre; una situación similar se puede atribuir a *Lunularia cruciata* (Longton y Schuster, 1983). Por lo anterior, During (1979) sugiere que *M. polymorpha* caería en una estrategia de vida de tipo colonizadora ya que su longevidad es corta, tiene un esfuerzo reproductivo alto, la primera reproducción sexual es casi inmediata (después del segundo año de vida), presenta esporas pequeñas (menos de 20 μm), pero las yemas o propágulos vegetativos son bastante más grandes, y el crecimiento de la planta es de tipo taloide.

Dadas las características biológicas de *M. polymorpha* puede ser una especie importante en la formación de suelos y en la prevención de erosión de áreas que han sido dañadas por la acción de fenómenos naturales tales como los incendios o por la acción directa del hombre. Su rápido crecimiento a partir de yemas la hacen una planta fácil de cultivar para su utilización en los casos mencionados anteriormente.

BIBLIOGRAFIA

- ABRAHAMSON, G.W. 1980. Demography and vegetative reproduction. Pp. 89-107. In: O. T. Solbrig (Ed.), Demography and evolution in plant populations. Alden Press. Oxford.
- BISCHLER, H. 1984. *Marchantia* L. the new world species. Bryophyt. Bibl. 26: 1-228.
- BOCK, K. R. 1962. Dispersal of uredospores of *Hamulaia vastatrix* under field conditions. Trans. Br. Mycol. Soc. 45: 63-74.
- BOLD, H. C., C. ALEXOPOULOS y T. DELEVORYAS. 1980. Morphology of plants and fungi. Harper & Row, Publ. New York.
- BRODIE, H. J. 1951. The splash-cup mechanism in plants. Canad. Jour. Bot. 29: 224-234.
- 1952. Nature's splash guns. Nat. Hist. 61:403-407.
- 1957. Raindrops as plant dispersal agents. Proc. Indiana Acad. Sci. 66: 65-73.
- y P. H. GREGORY. 1953. The action of wind in the dispersal of spores from cup-shaped plant structures. Canad. Jour. Bot. 31: 402-410.
- BULLER, A. H. 1942. The Splash-Cups of the Bird's-Nest Fungi, Liverworts and Mosses. Trans. Roy. Soc. Canada III 36:159.
- CLAYTON-GREENE, K. A., T. G. A. GREEN y B. STAPLES. 1977. Studies of *Dawsonia superba* L. Antherozoid

- dispersal. Bryologist 80: 439-444.
- CRUM, H. 1972. The geographic origins of the mosses of North America's eastern deciduous forest. Jour. Hattori Bot. Lab. 35: 269-298.
- DELGADILLO M., C. 1975. Taxonomic revision of *Aloina*, *Aloinella*, and *Crossidium* (Musci). Bryologist 78: 245-303.
- y E. PEREZ-BANDIN. 1982. Spore liberation in mosses. I. Problems and perspectives of wind tunnel experiments. Criptogamie, Bryol. Lichénol. 3: 39-49.
- DURING, H. J. 1979. Life strategies of bryophytes: a preliminary review. Lindbergia 5: 2-18.
- GRAFF, P. W. 1936. Invasion by *Marchantia polymorpha* following forest fires. Bull. Torrey Bot. Club 63: 67-74.
- GREGORY, P. H. 1945. The dispersion of air-borne spores. Trans. Brit. Mycol. Soc. 28: 26-72.
- , 1951. Deposition of air-borne *Lycopodium* spores on cylinders. Ann. Appl. Biol. 38: 357-376.
- , 1952. Fungus spores. Trans. Brit. Mycol. Soc. 35: 1-18.
- y O. J. STEDMAN. 1953. Deposition of air-borne *Lycopodium* spores on plane surfaces. Ann. Appl. Biol. 40: 651-674.
- , E. J. GUTHRIE y M. E. BUNCE. 1959. Experiments on splash dispersal of fungus spores. Jour. Gen. Microbiol. 20: 328-354.
- , T. J. LONGHURST y T. SREERAMULU. 1961. Dispersion and deposition of air-borne *Lycopodium* and *Sanadarma* spores. Ann. Appl. Biol. 49: 645-658.

- GUNN, R. y G. D. KINZER. 1949. The terminal velocity for water droplets in air. Jour. Meteorol. 6: 243-248.
- INGOLD, C. T. 1939. Spore discharge in land plants. Clarendon Press, Oxford.
- , 1959. Peristome teeth and spore discharge in mosses. Trans. Bot. Soc. Edinburgh 38: 76-88.
- , 1965. Spore liberation. Clarendon Press, Oxford.
- IWATZUKI, Z. 1972. Geographical isolation and speciation of bryophytes in some islands of Eastern Asia. Jour. Hattori Bot. Lab. 35: 126-141.
- KHANNA, K. R. 1964. Differential evolutionary activity in bryophytes. Evolution 18: 652-570.
- KUSKE, C. R. y D. M. BENSON. 1983. Survival and splash dispersal of *Phytophthora parasitica*, causing dieback of *Rhododendron*. Phytopathology. 73: 1188-1191.
- LAWS, G. J. 1941. Measurement of fall velocity of waterdrops and raindrops. Trans Amer. Geophys. Union 22: 709-721.
- LAZARENKO, A. S. 1958. Remote transportation of spores and its significance for the formation of moss ranges. Revue Bryol. Lichenol. 30: 468.
- LEVIN, A. D. 1981. Dispersal versus gene flow in plants. Ann. Missouri Bot. Gard. 68: 233-253.
- y H. W. KERSTER. 1974. Gene flow in seed plants. Evolutionary Biology 7: 139-220.
- LONGTON, R. E. y R. M. SCHUSTER. 1983. Phytogeography of the bryophyta. Pp. - 396 - 462. In: R. M. Schuster (Ed.), New manual of Bryology. Vol. I. Hattori Bot. Lab. Nichinan.

- PARIHAR, N. S. 1947. An introduction to embryophyta. Bryophyta. Vol. I. Central Book Depot. Allahabad.
- PIJL, VAN-DER, L. 1972. Principles of dispersal in higher plants. Springer-Verlag. Berlin.
- REYNOLDS, D. N. 1980. Gamete dispersal in *Mniun ciliare*. Bryologist 83: 73-77.
- SAVILE, D. B. O. 1953. Splash-cup dispersal mechanism in *Chrysosplenium* and *Mitella*. Science 117: 250-251.
- , 1979. Dispersal by falling water drops in Saxifragaceae. Davidsonia 10: 65-69.
- y H. N. HAYMOE. 1978. The potential effect of drop size on efficiency of splash-cup and springboard dispersal devices. Canad. Jour. Bot. 56: 127-128.
- SCHUSTER, R. M. 1983. Phytogeography of the bryophyta. Pp. 463 - 626. In: R. M. Schuster. (Ed.), New manual of bryology. Vol. I. Hattori Bot. Lab. Nichinan.
- TAREN, N. 1958. Factors regulating the initial development of gemmae in *Marchantia polymorpha*. Bryologist 61: 191-204.
- WATSON, V. E. 1978. The structure and life of bryophytes. Hutchinson & Co. London.
- WILSON, D. E. y D. H. JANZEN. 1972. Predation on *Scheelea* palm seeds by bruchid beetles: seed density and distance from the parent palm. Ecology 53: 954-959.
- YOUNG, S. B. y J. R. KLAY. 1971. Bryophytes in the 1969 crater of Deception Island, Antarctica: an apparent case of rapid long-distance dispersal. Ohio Jour. Sci. 71:358-362.
- ZANTEN, B. O. VAN y T. POCS. 1981. Distribution and dispersal of bryophytes. Adv. Bryol. 1: 479-482.