



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**REVISIÓN ANATÓMICA Y MORFOLÓGICA DE
ANTHOCEROTOPHYTA DEL CENTRO DE MÉXICO**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIOLOGA

P R E S E N T A:

ARIADNA IBARRA MORALES



**TUTORA:
M. EN C. MARÍA EUGENIA MUÑÍZ DÍAZ DE
LEÓN
2012**



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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 esta 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.

Hoja de Datos del Jurado

1. Datos de la alumna:

Ibarra Morales Ariadna

(55)47557882

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Biología

304547492

2. Datos de la tutora:

M. en C. María Eugenia Muñiz Díaz de León

3. Datos del sinodal 1:

Dra. Aurora Zlotnik Espinosa

4. Datos del sinodal 2:

M. en C. Jaime Jiménez Ramírez

5. Datos del sinodal 3:

Dra. Susana Valencia Ávalos

6. Datos del sinodal 4:

M. en C. Aniceto Casimiro Mendoza Ruiz

7. Datos del trabajo escrito:

Revisión anatómica y morfológica de Anthocerotophyta del centro de México.

59 p.

2012

ÍNDICE

	Página
I. Introducción	4
Características de Anthocerotophyta.....	5
Historia taxonómica del grupo.....	11
Diversidad	19
II. Antecedentes.....	21
III. Objetivos.....	22
Objetivos particulares.....	22
IV. Zona de estudio.....	23
V. Método.....	23
VI. Resultados	28
Clave para las especies del centro de México.....	28
Género <i>Anthoceros</i> L.....	29
<i>Anthoceros lamellatus</i> Steph.....	29
<i>Anthoceros tristanianus</i> Villarreal, Engel & Vána	32
Género <i>Nothoceros</i> (Schust.) Hasegawa.....	36
<i>Nothoceros aenigmaticus</i> (Schust.) Villarreal & McFarland....	36
Género <i>Notothylas</i> Sull. ex A. Gray.....	38
<i>Notothylas orbicularis</i> (Schwein) Sull.....	38
Género <i>Phaeoceros</i> Prosk.....	41
<i>Phaeoceros carolinianus</i> (Michx.) Prosk.....	41
<i>Phaeoceros laevis</i> (L.) Prosk.....	45
<i>Phaeoceros tenuis</i> (Spruce) Hässel.....	48
VII. Discusión	51
VIII. Conclusiones.....	53
IX. Literatura citada.....	54

I. Introducción

Los antocerotes (división Anthocerotophyta) constituyen una de las divisiones más pequeñas de plantas, contiene entre 200 a 250 especies en todo el mundo, un número pequeño si se le compara con el de los musgos, con alrededor de 11000-13000 especies, y las hepáticas que incluyen entre 7000-9000 especies (Villarreal *et al.*, 2010b). A pesar del número tan reducido de especies, los antocerotes representan un grupo clave en la evolución de las plantas pues se ha planteado que son el grupo hermano de las traqueofitas (Qiu *et al.*, 2006); en consecuencia, los antocerotes serían el primer candidato en el que se debe estudiar la conversión evolutiva de un ciclo de vida con gametofito dominante a esporofito dominante; los misterios de esta transformación radical, aunque difíciles de identificar, deben estar escondidos en algún lugar de la diversidad estructural que es diagnóstica para este pequeño y peculiar grupo de plantas (Villarreal *et al.*, 2010b).

A pesar de su importancia evolutiva, Anthocerotophyta es una división muy poco explorada; el grupo no ha sido revisado con detalle taxonómicamente a nivel global, hay pocas floras bien documentadas y no existen estudios filogenéticos disponibles a nivel de especie, ni de población. Según Villarreal *et al.* (2010b), la mayor diversidad de este grupo se concentra en los trópicos y subtrópicos de todo el mundo.

México representa un lugar ideal para el estudio de los antocerotes, pues presenta una gran variedad de climas; desde tropicales en el sur y templados a fríos en el norte, que son además afectados por la distribución de las regiones montañosas y el resto del relieve tan accidentado que caracteriza al país, generando infinidad de microclimas en distintas regiones.

Para México solo se encuentran registros aislados entre algunos esfuerzos por reunir la diversidad del grupo en la región. Se han elaborado listas de especies para Norteamérica (Stotler & Crandall-Stotler, 2005; Austin, 1875; Schuster, 1992), que solo cubren parcialmente el norte de México; pero el centro y el sur han sido muy poco explorados, y la escasa información disponible se encuentra dispersa en decenas de artículos. Aún así, el registro de especies y géneros recolectados de forma aislada demuestra que México tiene gran potencial para el tratamiento del grupo; prueba de esto es que géneros tan poco estudiados como *Leiosporoceros* (Villarreal & Renzaglia, 2006) y *Sphaerosporoceros* (Hässel de Menéndez, 1988) se han recolectado en el país.

Además, los registros de diversidad actual probablemente solo reflejan las áreas accesibles o que han sido exploradas por briólogos y no la verdadera distribución y diversidad del grupo. A través de los años han existido muy pocos investigadores con experiencia en la biología de los antocerotes, por lo que México permanece poco explorado para el grupo, las recolectas en el país son escasas y aún más la información del grupo derivada de ellas.

La anatomía del esporofito y del gametofito también están pobremente documentadas ya que la mayoría de los estudios actuales han acentuado el análisis en las características morfológicas macroscópicas y en la ornamentación de las esporas, por lo que no está claro si la anatomía varía entre especies y/o con diferentes condiciones ambientales. Investigaciones comparativas de tales

características a través de la diversidad de antocerotes pueden ser determinantes para definir las relaciones taxonómicas, y además proveerán de datos necesarios para aclarar la evolución de los caracteres dentro de los antocerotes y entre plantas terrestres primitivas (Cargill *et al.*, 2005).

Gran cantidad de especies de antocerotes han sido descritas sin suficientes estudios de material en vivo; de hecho, muchos autores parecen haberse familiarizado tan solo con ejemplares de herbario, tales ejemplares son notoriamente insatisfactorios para estudiar las características del talo gametofítico. El resultado ha sido una gran cantidad de sinónimos y especies descritas de forma inadecuada (Proskauer, 1948).

Es por esto que la división debería ser revisada morfológica y anatómicamente, de forma que no se limite a la identificación de especies a partir de la ornamentación de las esporas y que sea una contribución a la distribución del grupo dentro del país. De esta forma, este estudio presenta un análisis que reúne y compara características anatómicas y morfológicas tanto de gametofito como del esporofito a partir de poblaciones de Anthocerotophyta recolectadas en el centro de México, permitiendo identificar así las características útiles en la delimitación de los taxones. Resultando en una contribución al conocimiento de la diversidad y distribución del grupo en el centro del país.

Características de Anthocerotophyta

Este grupo se caracteriza por tener un gametofito taloide simple que carece de diferenciación, excepto cuando se presentan extensas cavidades esquizogénicas de mucílago en especies de *Anthoceros* (Fig. 1 A) y algunas especies de *Dendroceros* (Renzaglia & Vaughn, 2000); en éste último también se presenta una distintiva costa central y alas monostromáticas (Schuster, 1992) (Fig. 1 B).

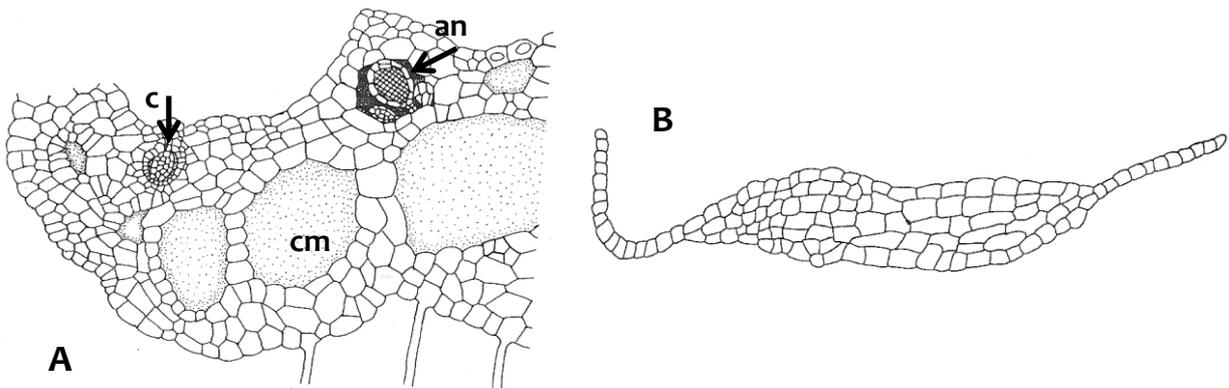


Fig. 1. Corte transversal de talos gametofíticos de Anthocerotophyta. A. *Anthoceros punctatus*. Sección transversal del talo; cm = cavidades mucilaginosas, c = cigoto, an = cámara anteridial. B. *Dendroceros* sp. Talo con costa central pluriestratificada y alas unistratosas (Tomado de Renzaglia, 1978).

Presenta también asociación de cianobacterias *Nostoc* internas (Fig. 2F), que se establecen vía apical a través de poros ventrales (Renzaglia, 1978) formados por dos células que se asemejan a células guarda que rodean la abertura, la cual una vez formada, carece de la habilidad de abrirse y cerrarse (Renzaglia & Vaughn, 2000) (Fig. 2E). Algunos autores (Schuster, 1992) los consideran homólogos a los estomas del esporofito, pero otros (Renzaglia & Vaughn, 2000) consideran esta

interpretación inadecuada debido a la localización y función de los mismos. Además de Anthocerotophyta, el único gametofito que alberga una bacteria fijadora de nitrógeno es el de las hepáticas pertenecientes al orden Blasiales, pero en estas plantas, a diferencia de los antocerotes, el desarrollo homoplástico de las colonias *Nostoc* es externo al talo (Villarreal et al., 2010b).

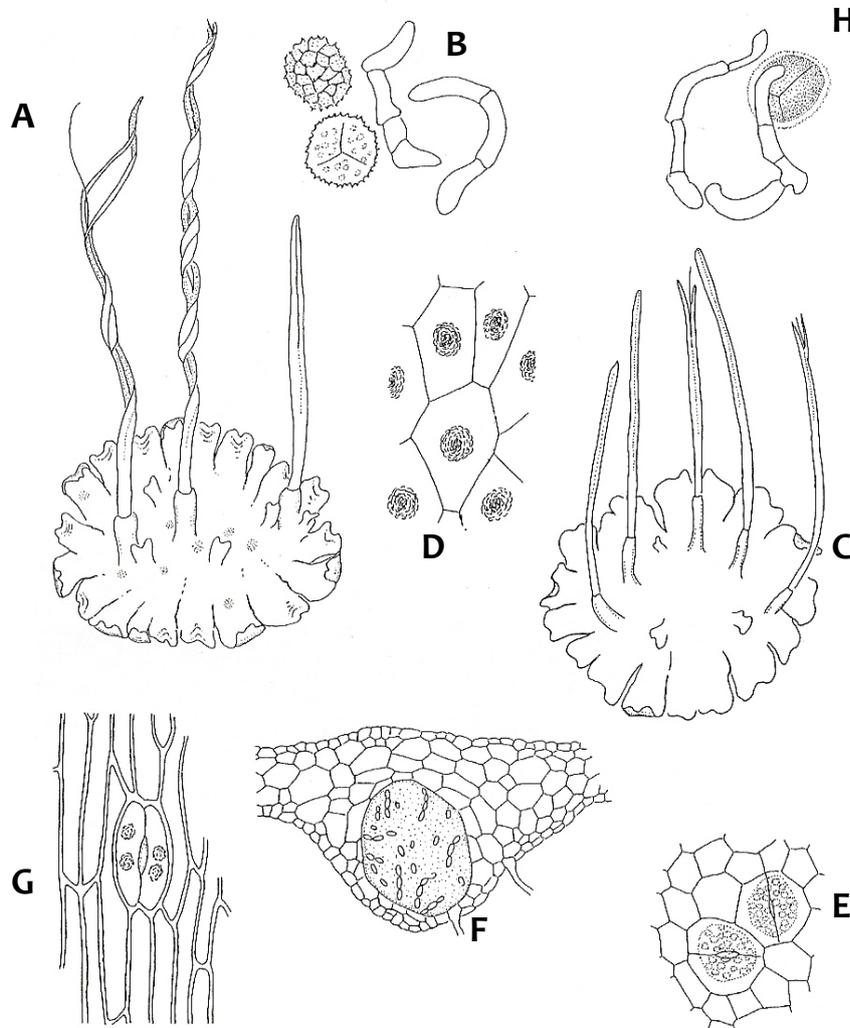


Fig. 2. A-B. *Anthoceros punctatus* A. Hábito. B. Esporas y pseudoeláteres. **C-H. *Phaeoceros laevis***. C. Hábito. D. Células de la epidermis superior, mostrando cloroplastos. E. Poros ventrales en la epidermis inferior que permiten el paso de *Nostoc* a las cavidades ventrales. F. Sección transversal del talo mostrando una colonia *Nostoc*. G. Estoma en la pared de la cápsula del esporofito. H. Esporas y pseudoeláteres (Tomado de Crum, 1991).

Las células del gametofito generalmente poseen un solo cloroplasto (**Fig. 2 D**) (excepto algunos géneros como *Megaceros* o *Nothoceros* donde se pueden presentar dos o más), que frecuentemente tiene un pirenoide incluido (Schofield, 1985). A diferencia del esporofito, donde por lo general solo las células del tejido asimilativo son fotosintéticas, en el gametofito todas las células del gametofito poseen cloroplastos (Villarreal et al., 2010b).

En cuanto a gametangios, tanto los arquegonios (**Fig. 3 A**) como los anteridios (**Fig. 3 B, C, D**) se encuentran inmersos dentro del talo, sin embargo, los primeros son considerados de origen exógeno pues se desarrollan a partir de células superficiales para finalmente hundirse en el tejido del talo (Renzaglia &

Vaughn, 2000), mientras que los anteridios son considerados de origen endógeno (Schuster, 1992), pues se originan a partir de células subepidérmicas para finalmente localizarse dentro de las cámaras internas del talo (Renzaglia & Vaughn, 2000).

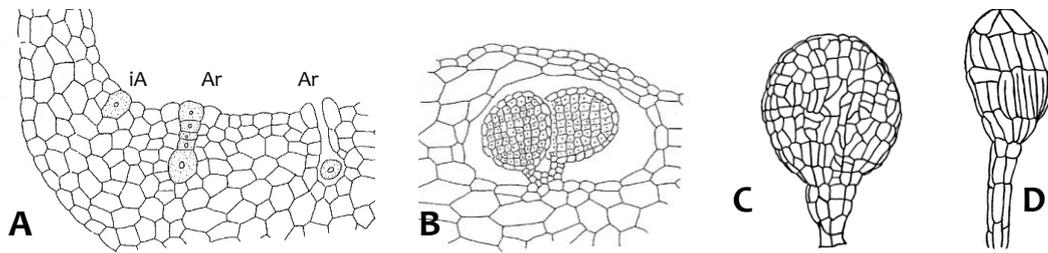


Fig. 3. Estructuras reproductoras de Anthocerotophyta. **A.** Porción del talo en sección transversal, mostrando un inicio de arquegonio (iA) y dos arquegonios en diferentes etapas (Ar). **B.** Sección transversal de cámara anteridial. **C.** Anteridio maduro de *Phaeoceros laevis*. **D.** Anteridio maduro de *Anthoceros punctatus* (A y B tomadas de Crum, 1991; C y D tomadas de Proskauer, 1951).

Proskauer (1951) describió dos tipos de anteridios que diferencian a los géneros *Anthoceros* y *Phaeoceros*: *Anthoceros* se caracteriza por poseer anteridios cuyas paredes están formadas únicamente por cuatro filas de células (**Fig. 3D**), mientras que *Phaeoceros* posee una pared formada por células con arreglo irregular (**Fig. 3C**). Los anteridios se desarrollan en cámaras cerradas y son expuestos al medio externo hasta que el primer anteridio de la cámara anteridial alcanza la madurez, lo que causa que el techo de la cámara se rompa (Renzaglia, 1978). El número de anteridios por cámara anteridial tiende a variar por género, mientras que los arquegonios en general parecen presentar una anatomía uniforme en todos los géneros (cinco células del canal del cuello se encuentran en la mayoría) salvo en *Notothylas*, en donde no se han observado más de tres (Renzaglia, 1978).

El talo gametofítico de los antocerotes, bajo condiciones de estrés determinado, es capaz de formar estructuras de perennación denominadas tubérculos (**Fig. 4**). Proskauer (1948) caracterizó tres tipos de tubérculos en las plantas pertenecientes a *Phaeoceros laevis* s. l., que en condiciones de poca iluminación, presentan una marcada respuesta fototrópica al desarrollar generalmente delgados lóbulos a partir de los márgenes del talo; él señala que observaciones del material de campo o cultivado de esta especie, generalmente revelará algunas de estas estructuras y en ocasiones éstos serán muy abundantes; en particular en las regiones más viejas del talo durante el invierno. Éstos, que son los tipos más comunes de tubérculos, se desarrollan como regiones hinchadas y densas detrás de uno o más de los puntos de crecimiento que persisten en los márgenes del talo (**Fig. 4A**). Conforme el tejido del talo gametofítico va pereciendo a lo largo de la temporada, los tubérculos quedan aislados. Ocasionalmente se dividen mientras aún están en conexión con el talo parental. Los tubérculos en la superficie ventral del talo (**Fig. 4B**), que serían una forma distinta a los marginales (o laterales) antes descritos, se producen con menor frecuencia. En raras ocasiones, una tercera forma se puede encontrar; ésta consiste en una gran hinchazón del tejido del talo justo detrás del margen frontal, y ésta puede llegar a ser tan ancha como todo el lóbulo (**Fig. 4C**). Existen formas intermedias de tubérculos que podrían coincidir con más de un tipo de los descritos por Proskauer.

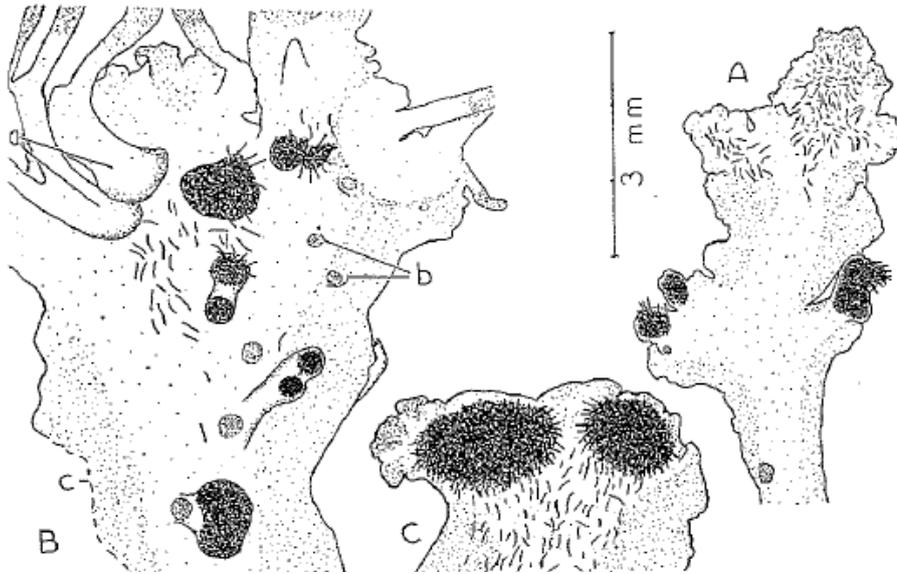


Fig. 4. Tubérculos de *Phaeoceros laevis* s. l.. **A.** Tubérculos laterales. **B.** Tubérculos ventrales. a) talos angostos ventrales, probablemente resultado de la germinación de tubérculos; b) colonias *Nostoc*; c) talo marginal decadente. **C.** Tubérculos subterminales. Todas las plantas portaban arquegonios. Vista de la superficie ventral (Tomada de Proskauer, 1948).

Aunque el gametofito por sí solo es suficiente para distinguir a los antocerotes de otras plantas, es el esporofito el que es verdaderamente excepcional. El esporofito, que por lo general es cilíndrico, verde y alargado, se proyecta dorsalmente, salvo en *Notothylas*, donde es más pequeño y crece adpreso al talo (Renzaglia, 1978) y que es el resultado de la fecundación de la oosfera y del posterior desarrollo del cigoto. La primera división del cigoto es longitudinal y el endotecio del embrión da lugar a la columela central en el esporofito, cuando ésta existe (Renzaglia, 1978). Esto es diferente a la mayoría de los musgos y de las hepáticas en las que el cigoto sufre una primera división transversal y el endotecio da lugar al tejido esporógeno (salvo en *Sphagnum*) (Renzaglia & Vaughn, 2000). El anfitecio, por su parte, se divide para formar el tejido esporógeno y la pared de la cápsula. El crecimiento del tejido gametofítico que rodea al cigoto ocurre conforme el embrión se desarrolla, dicho crecimiento forma un involucro protector que en la mayoría de los taxones se rompe con la continua maduración del esporofito (con excepción de algunas especies de *Notothylas* en las que el esporofito nunca se alarga lo suficiente como para romper y sobresalir del involucro (Renzaglia, 1978)); este involucro permanece como un cilindro que rodea la base del esporofito (Renzaglia & Vaughn, 2000).

El esporofito maduro tiene forma de aguja o cuerno (**Fig. 2A y 2C**), a lo que debe el nombre la división (“ceros”= cuerno). Está conformado en su mayor parte por una región portadora de esporas que está embebida en el talo del gametofito a través de un pie bulboso. Entre la base de la cápsula y por arriba del pie del esporofito hay un meristemo intercalar único entre las embriofitas que permite el continuo crecimiento de cápsula y, consecuentemente, una continua producción de esporas y pseudoeláteres rodeando a la columela (Cargill et al., 2005).

En ningún otro grupo en las embriofitas la extensión de cada esporofito involucra un crecimiento basipétalo continuo, presumiblemente indeterminado, de un solo esporangio alargado; todas las etapas de desarrollo de las esporas, desde

células indiferenciadas, células madre de la espora pre-meióticas o meióticas, hasta esporas en niveles secuenciales de madurez pueden ser encontradas en un solo esporangio de Anthocerotophyta (Villarreal et al., 2010b), esta constante producción de esporas aseguraría la dispersión durante la temporada de crecimiento mientras el gametofito persista. Esta forma de desarrollo del esporofito no tiene contraparte en otros grupos de plantas (Shaw & Renzaglia, 2004).

Aunque la división parece ser relativamente uniforme, las relaciones internas entre los taxones incluidos son controversiales. Los caracteres morfológicos y anatómicos que se utilizan para distinguir a los distintos taxones dentro de Anthocerotophyta han resultado muy conflictivos al producir hipótesis filogenéticas y marcar los límites de las especies, lo que podría indicar que algunas de las características utilizadas en los estudios taxonómicos no son apropiadas para la reconstrucción filogenética (Cargill et al., 2005). Esto podría deberse, en parte, a que la mayoría de las especies no se han estudiado detalladamente a nivel morfológico y anatómico, así como no se ha evaluado la variación de caracteres que podría resultar de poblaciones sometidas a condiciones ambientales distintas.

Varios caracteres estructurales tienen el potencial de ser filogenéticamente informativos, por ejemplo los cloroplastos, las esporas (**Fig. 2B y 2H**), los pseudoeláteres, la columela, entre otros. La forma del cloroplasto y el número de éste por célula ha sido un factor clave en la circunscripción de los géneros de antocerotes, así como la ausencia o presencia de un pirenoide (múltiples cloroplastos que carecen de pirenoide son diagnósticos del género *Megaceros*, pero este tipo de cloroplastos también se presentan en algunas especies de *Notothylas*, *Folioceros*, *Anthoceros*, *Nothoceros* y *Phaeomegaceros*); la forma de las subunidades del pirenoide y la existencia o localización de las inclusiones del pirenoide son características informativas del cloroplasto (un pirenoide esférico hecho de subunidades irregulares con inclusiones electro-opacas no es típica de los antocerotes pero es universal en *Dendroceros*). Como ya se mencionó, el androecio endógeno también ofrece caracteres informativos, incluyendo el número de anteridios por androecio, que puede ser uno por cavidad en *Megaceros*, *Dendroceros* y *Phaeomegaceros* o numerosos en *Anthoceros*; y el arreglo de las células de la pared de los anteridios, en filas en *Anthoceros* e irregular en *Phaeoceros*, que engloba y protege el desarrollo de las células espermáticas (Cargill et al., 2005). La condición sexual (monoecia o diecia) es un carácter que también ha sido considerado para separar taxones; lo que en algún momento fuera considerado como *Anthoceros laevis* L. en sentido laxo (Schuster, 1992), fue separado en dos taxones: *Phaeoceros laevis* (L.) Prosk. (dioico) y *Phaeoceros carolinianus* (Michx.) Prosk. (monoico); según Hässel de Menéndez (1987), la ornamentación de las esporas de estas dos especies también es un carácter válido para separar estos dos taxones.

La anatomía del esporofito de los antocerotes también ha generado varios caracteres informativos. Existen variaciones graduales entre los esporofitos de los distintos géneros, como puede ser visto en las cantidades relativas de tejido estéril en comparación del tejido fértil. *Notothylas*, en un extremo, posee una muy pequeña (hasta ausente) columela y una extensa zona esporógena (de dos a tres capas, al igual que en *Phaeomegaceros* (Cargill et al., 2005)). *Phaeoceros*, en una posición intermedia, muestra una columela conformada generalmente de 16 células en sección transversal, una capa de tejido asimilativo de cuatro o cinco células, y una

pequeña capa esporógena. *Megaceros*, en el otro extremo, tiene una columela de hasta cuarenta células en sección transversal, una pared de muchas capas, y una masiva región esporógena (Renzaglia, 1978). Además, los estomas están presentes en *Leiosporoceros*, *Anthoceros*, *Folioceros*, y *Phaeoceros*; y ausentes en *Megaceros*, *Dendroceros*, *Nothoceros* y *Notothylas* (Cargill et al., 2005).

Las esporas y pseudoeláteres también han sido estructuras clave para delimitar géneros y especies dentro de los antocerotes (Proskauer, 1951; Renzaglia, 1978). El color de las esporas fue una de las bases de Proskauer (1951) sobre la que dividió *Anthoceros s. l.* en dos grupos, *Anthoceros* (esporas negras) y *Phaeoceros* (esporas amarillas). Sin embargo, también se pueden presentar esporas amarillas en *Phaeomegaceros*, algunos miembros de *Notothylas* y el monotípico *Leiosporoceros*. Las paredes de las esporas carentes de color apoyan la afinidad entre *Megaceros*, *Dendroceros* y *Nothoceros* (Cargill et al., 2005).

Los patrones de ornamentación de las esporas definen a las especies y en menor grado a los géneros; por ejemplo, la posesión de un cíngulo o faja ecuatorial en las esporas de *Notothylas* y *Phaeoceros*. (Hässel de Menéndez, 1988) (Fig. 5). Los pseudoeláteres, que se ha propuesto juegan un papel importante en la nutrición temprana de las esporas en desarrollo y posteriormente en su dispersión, están engrosados en espiral en *Megaceros*, *Nothoceros* y *Dendroceros* pero lisos en todos los demás géneros (Fig. 5 F), excepto en *Notothylas* que tiene engrosamientos inconspicuos en espiral e irregulares. Las paredes equitativamente engrosadas de los pseudoeláteres han sido utilizadas para circunscribir géneros tales como *Folioceros* y *Leiosporoceros*; así como la longitud de los mismos y el número de células que los componen (Cargill et al., 2005).

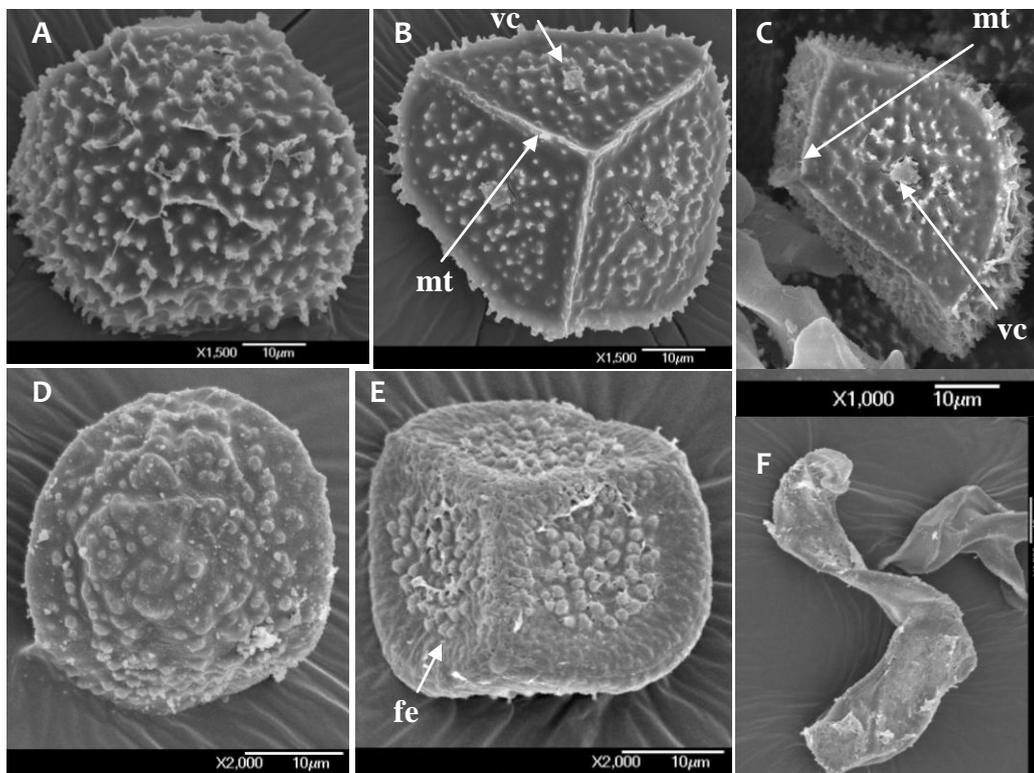


Fig. 5. Esporas de Anthocerotophyta. **A-C** *Anthoceros tristanianus*. **A.** Cara distal mostrando ornamentación espinosa. **B.** Cara proximal con marca trilete (mt) y verrugas centrales (vc). **C.** Cara triangular con verruga central (vc) y marca trilete (mt). **D-F** *Phaeoceros tenuis*. **D.** Cara distal con ornamentación verrugosa. **E.** Cara proximal con cíngulo ecuatorial (fe). **F.** Pseudoeláter.

Es tal la importancia que le han asignado algunos autores (Hässel de Menéndez, 1988, 1989, 1990) a la escultura, tamaño y ornamentación de las esporas y pseudoeláteres, que la mayoría de las pocas claves disponibles de *Phaeoceros*, *Anthoceros* y *Folioceros* para América (Hässel de Menéndez, 1989 y 1990) describen exclusivamente estos caracteres y se basan principalmente en imágenes de cara proximal y distal en microscopía electrónica de barrido (MEB) de las esporas de cada taxón. Así como también, Hässel de Menéndez (1988), en su propuesta de una nueva clasificación de Anthocerotophyta, asignó mucho peso a los caracteres de las esporas y pseudoeláteres que se han mencionado con anterioridad, como son el tamaño, la forma de la tétrada, qué tan visible es la marca trilete y la forma de germinación de las mismas (endosporica e intracapsular en *Dendroceros*, *Anthoceros* desarrolla un tubo germinal, mientras que en *Phaeoceros* y *Notothylas* la exina se abre por la marca trilete y se desarrolla un talo globular); que le han servido de base en la separación principalmente de géneros en su esquema clasificatorio.

Esto ha dejado de lado los estudios morfológicos y anatómicos del esporofito y gametofito, que están pobremente documentados, dejando dudas de si la anatomía varía entre especies y/o con diferentes condiciones ambientales.

Historia taxonómica del grupo

En la historia de estos géneros, el género *Anthoceros* L. fue el primero en ser discutido por Merrett en 1667 bajo la frase descriptiva *Lichen capillaceus ex plurimis capillamentis nigricantibus constans* (= *Anthoceros punctatus*); en 1718 Dillenius describió ejemplares que ahora se circunscriben en *Phaeoceros laevis* (L.) Prosk. y los incluyó bajo el “género” *Lichen*; este mismo autor, en 1724, transfirió las plantas tipo-*Anthoceros punctatus* al “género” *Lichenastrum*. Micheli en 1729 nombró el género *Anthoceros* e incluyó en él tanto a *Anthoceros laevis* (= *Phaeoceros laevis*) y *Anthoceros minor* (= *A. punctatus*). Dillenius en 1741 amplió el concepto de *Anthoceros* al incluir dos especies de hepáticas, a las que nombró *Anthoceros angustifolia*, *flore brevi* (= *Riccia canaliculata* Hoffm.) y *Anthoceros folio*, *tenuísimo multifido* (= *Riccardia multifida* (L.) S. F. Gray) (En Renzaglia, 1978).

Basándose principalmente en los trabajos anteriores de Micheli y Dillenius, Linnaeus, en su *Species Plantarum* en 1753, aceptó que el género *Anthoceros* contenía tres especies: *A. punctatus* L., *A. laevis* L. y *A. multifidus* L. (= *Riccardia multifida* (L.) A. Gray que fue posteriormente removida de los antocerotes) (En Renzaglia, 1978). Proskauer (1948) designó la primera especie de Linnaeus, *A. punctatus*, como el lectotipo para el género *Anthoceros*.

Fue cerca de 100 años después que el género *Notothylas* Sull. ex A. Gray, reconocido por su reducido esporofito, fue correctamente ubicado dentro de los antocerotes por Sullivant en 1845. Sin embargo, plantas del tipo de *Notothylas* ya habían sido descritas desde 1821 por Schweinitz y colocadas en el género *Targionia*, como *T. orbicularis* Schwein. En 1822, él las segregó a un nivel genérico, al que nombró *Carpobolus*. Sullivant en 1845 estableció el nombre válido, *Notothylas* (tipificado como *N. orbicularis* (Schwein.) Sull.), y rechazó el nombre *Carpobolus* ya que era un homónimo de un género de hongos. Sullivant colocó *Notothylas* en una posición entre *Riccia* y *Anthoceros* (En Renzaglia, 1978).

El año siguiente, Nees von Esenbeck nombró el género *Dendroceros*, un miembro epífita de antocerotes. *Dendroceros*, con su línea media bien definida y sus

alas laterales monoestromáticas, difiere considerablemente en caracteres vegetativos de *Anthoceros*. *Dendroceros* esta formado por plantas pequeñas que crecen sobre la corteza de los árboles o epífitas, que constan de un delicado talo en forma de listón, y esporas multicelulares que germinan dentro de la cápsula (Hasegawa, 1980); sin embargo, no hubo dudas en ningún momento con respecto a la relación cercana entre estos dos géneros. *Dendroceros crispus* (Swartz) Nees sirve como el tipo para el género (En Renzaglia, 1978).

Los primeros estudios morfológicos de Anthocerotophyta datan de 1851, cuando Hofmeister describió la estructura y el desarrollo del gametofito y esporofito de *Phaeoceros laevis* y *Anthoceros punctatus*. Él erróneamente estableció que el crecimiento del esporofito era debido a una sola célula apical. Leitgeb, en 1879, corrigió esta observación y trabajó en la diferenciación del esporofito, la germinación de esporas, y el desarrollo del talo gametofito y gametangios en *Anthoceros*, *Dendroceros* y *Notothylas*. Él incorrectamente describió un origen secundario para la columela de *Notothylas*. Esta característica y el crecimiento limitado del esporofito en el género llevo a Leitgeb a idear el hecho de que *Notothylas* representaba un eslabón entre *Anthoceros* y miembros de Jungermanniales. Leitgeb, así como Janczewski en 1872, mostraron que el desarrollo de los arquegonios de los antocerotes era similar al de las hepáticas. Trabajos posteriores de Janczewski en 1872 revelaron la verdadera naturaleza de las colonias Nostoc que previamente habían sido descritas por Hofmeister como gemas (En Renzaglia, 1978).

En contraste con los descubrimientos de Leitgeb en 1879, Mottier en 1894 y Lang en 1907, mostraron que la diferenciación de la columela en *Notothylas* era idéntica a aquella en *Anthoceros*; es decir, la columela es primaria en origen, desarrollándose a partir del endotecio e independientemente del tejido esporógeno. La postulada afinidad cercana entre *Notothylas* y *Anthoceros* se fortaleció. Lang concluyó que no hay relaciones naturales entre los antocerotes y las hepáticas (En Renzaglia, 1978).

En 1907, Campbell definió *Megaceros*, basado en sus múltiples cloroplastos, la ausencia de pirenoides en contraste con el único y gran cloroplasto por célula con pirenoide asociado típico de la mayoría de los demás antocerotes, pseudoeláteres espiralados, esporas verdes, y la ausencia de estomas (Cargill et al., 2005). Dos caracteres genéricos de *Megaceros*, los pseudoeláteres espiralados y la falta de estomas, son también caracteres críticos de *Dendroceros*. La distinción entre estos dos géneros está bien establecida debido a las características vegetativas y el número de cloroplastos. El lectotipo seleccionado por Proskauer para el género es *Megaceros tjibodensis* Campb. (Renzaglia, 1978). Todos los investigadores concuerdan en que el grupo (de los antocerotes) es lo suficientemente único para ser considerado un orden distinto, los Anthocerotales. Campbell elevó el grupo a nivel de clase en 1908, como había sido sugerido por Gayet en 1897 y Howe en 1899. (En Renzaglia, 1978)

En el siglo XX, los antocerotes progresaron de haber sido incluidos dentro de las hepáticas a ser elevados a una división aparte. El número de géneros se incrementó de los relativamente estables cuatro: *Anthoceros*, *Dendroceros*, *Megaceros* y *Notothylas*, hasta doce géneros: *Anthoceros*, *Dendroceros*, *Megaceros*, *Notothylas*, *Mesoceros*, *Phaeoceros*, *Folioceros*, *Leiosporoceros*, *Sphaerosporoceros*,

Hattorioceros, *Aspiromitus* y *Nothoceros*. Stephani (1917), en *Species Hepaticarum*, publicó descripciones de las hepáticas del mundo (incluyendo los antocerotes), que resultaron en confusión no solo a nivel de especie sino también a nivel genérico. Proskauer (1951) ha puntualizado que el trabajo de Stephani para esa época ya no era confiable. Con respecto a los antocerotes, Stephani (1917) reconoció los cuatro géneros establecidos, pero nombró un nuevo género, *Aspiromitus*. Éste tenía una combinación heterogénea de especies con esporas amarillas y negras tal como lo era *Anthoceros* en ese momento. El único carácter que aparentemente lo distinguía era la posesión de pseudoeláteres largos ("*elateres longi*") que lo separaba de *Anthoceros*, caracterizado por el autor por ausencia de pseudoeláteres ("*elateres nullis*"). Las consecuencias de un género definido tan pobremente han sido confusiones continuas entre los taxónomos.

No fue hasta el extraordinario trabajo de Proskauer, en 1951, que se hicieron avances significativos en las revisiones taxonómicas y nomenclaturales de los antocerotes. Mientras que muchos de sus estudios detallados se concentraron en *Anthoceros* y *Phaeoceros*, su trabajo fue un instrumento para brindarle estabilidad taxonómica al grupo. Él combinó un análisis cuidadoso de ejemplares de herbario de un amplio rango geográfico con observaciones de poblaciones vivas, tanto *in situ* como cultivadas. Él contribuyó con estudios comparativos sobre el número cromosómico, dehiscencia, fotoperiodicidad, distribución de sexos y requerimientos reproductivos. Su amplia visión del grupo resultó en una segregación de *Anthoceros* s. l. en dos elementos: *Anthoceros* y *Phaeoceros*. *Anthoceros* s. s. fue definido por la presencia de cavidades esquizogénicas dentro del talo; la pared del anteridio compuesta de cuatro filas de células y esporas café oscuro o negro. Designó a *Anthoceros husnoti* (= *A. punctatus*) como el tipo. *Phaeoceros*, en cambio, fue definido por la ausencia de cavidades esquizogénicas; el arreglo irregular de las células de la pared del anteridio y esporas amarillas. El tipo designado para el nuevo género fue *Phaeoceros laevis*. Proskauer (1951) clasificó estas características diagnósticas en aquellas de mayor importancia (las cavidades esquizogénicas) y aquellas de importancia secundaria (el arreglo de las células de la pared del anteridio y el color de las esporas).

Proskauer, así como otros, no reconocieron la elevación de rango propuesta por Cambell y consideraron a estas plantas tan solo como un orden de las Hepaticae (Hepatopsida). Bold, en 1973, trató a los antocerotes como una clase distinta en la división Hepatophyta, que él llamó Anthocerotopsida. Él sugirió que el grupo poseía suficientes caracteres únicos para garantizar su elevación a nivel de división. Stotler y Crandall-Stotler, en 1977, separaron los musgos, hepáticas y antocerotes en tres divisiones distintas: Bryophyta, Hepatophyta y Anthocerotophyta (En Renzaglia, 1978).

En la actualidad, ambos géneros son bien reconocidos, sin embargo, la nomenclatura aún permanece controversial. Sabiendo el valor de los patrones superficiales en las esporas, Proskauer propuso divisiones infragenéricas dentro del género *Anthoceros* nombrándolas el "grupo fusiforme" y el "grupo punctatus". Esto fue tomado posteriormente por Grolle, que formalizó su rango a nivel de sección, con sección *Fusifformes* y sección *Anthoceros*, respectivamente (Cargill et al. 2005).

En las últimas décadas, estudios regionales de los antocerotes (Bharadwaj, 1972; Cargill & Fuhrer, 2008; Hasegawa, 1980, 1995; Hässel de Menéndez 1989, 1990) han resultado en la re-evaluación de caracteres genéricos y en el subsecuente nombramiento de varios géneros nuevos y taxones infragenéricos. En 1971, mientras estudiaba los antocerotes en el sur de Asia, Bharadwaj (1971) reconoció otro elemento distinto dentro de *Anthoceros* s. l., que se caracteriza por pseudoelateres con paredes uniformemente engrosadas; y de esta forma, elevó cinco especies de *Anthoceros* al nuevo taxón, que él nombró *Folioceros* debido a la apariencia como de hoja pinnada del talo, tipificado por *Folioceros assamicus* Bharad. De menor importancia, Bharadwaj (1971) también notó diferencias en la ornamentación de las esporas, que era espinosa, o baculada, contrastando con las esporas “reticuladas o reticuloideas” de *Anthoceros* s. s. El uso de caracteres de las esporas también fue aplicado en el género *Phaeoceros*. Él notó tres formas: 1) el tipo espinoso, ejemplificado por el grupo *P. laevis* (L.) Prosk.; 2) el tipo monticulado, ejemplificado por *P. himalayensis* Kashyap y 3) el tipo foveolar ejemplificado por *P. skottsbergii* (Steph.) S. W. Arnell (Cargill et al., 2005).

Posteriormente, y como un avance de su trabajo en hepáticas, Schuster (1992) nombró dos nuevos subgéneros, *Apoceros* y *Nothoceros* para el género *Dendroceros* y *Megaceros*, respectivamente.

En 1986, Hässel de Menéndez nombró *Leiosporoceros* basada en las pequeñas esporas ovoides arregladas en tétradas isobilaterales y pseudoelateres de pared engrosada, ubicando el nuevo género en su propia familia, *Leiosporocerotaceae*. Sus estudios por varios años de antocerotes en Sudamérica culminaron en el primer análisis cladístico del grupo basado en caracteres morfológicos (Hässel de Menéndez, 1988). Los resultados fueron controversiales, con el reconocimiento de cuatro órdenes, dos con un solo género (*Leiosporocerotales* para *Leiosporoceros* y *Foliocerotales* para *Folioceros*) basados en caracteres de las esporas y los pseudoelateres. También encontró una relación cercana entre *Phaeoceros* y el tradicionalmente aislado *Notothylias* basada en caracteres compartidos como esporas amarillas con un cíngulo, patrón de germinación y morfología de las esporas; uniéndolos en la familia *Notothyladaceae*. De manera similar, nombró el género *Sphaerosporoceros*, un taxón muy relacionado con *Anthocreos* s. s., basándose en la posesión de esporas grandes, casi esféricas, sin una marca trilete distinguible y la mezcla de células estériles con esporas maduras. Mientras su clasificación resultó polémica, el establecimiento del significado de los caracteres de las esporas, y su contribución a las limitaciones genéricas y supragenéricas dentro de los antocerotes aún son importantes (**Tabla 1**).

En paralelo con el trabajo de Hässel de Menéndez en el hemisferio occidental, estudios realizados por varios briólogos en el hemisferio oriental contribuyeron y expandieron nuestro entendimiento de los conceptos genéricos dentro de los antocerotes. En India, Udar y Singh, en 1981 y Singh, en 2002, se concentraron en el género *Notothylias*, mientras que Asthana y Srivastava, en 1991, revisaron todos los taxones conocidos de antocerotes. La circunscripción de taxones dentro de su región abarcó un amplio espectro de caracteres incluyendo la estructura de los cloroplastos, presencia de estructuras reproductivas asexuales, condición sexual, estructura del involucre, paredes de la cápsula, paredes celulares

Tabla 1. Clasificaciones recientes de Anthocerotophyta.

Schuster (1987)	Hasegawa (1994)	Stotler & Crandall-Stotler (2005)	Duff et al. (2007)
Marchantiophyta Anthocerotae Howe Anthocerotales Anthocerotaceae Anthocerotidae <i>Aspiromitus</i> <i>Anthoceros</i> Notothyladoideae <i>Notothylas</i> Dendrocerotoideae <i>Dendroceros</i> <i>Megaeros</i>	Anthocerotophyta Anthocerotopsida Anthocerotales Anthocerotaceae Anthocerotidae Dumort. <i>Anthoceros</i> Subgénero <i>Anthoceros</i> Subgénero <i>Folioceros</i> <i>Phaeoceros</i> <i>Leiosporoceros</i> <i>Hattorioceros</i> Hasegawa Notothyladaeae (Milde) Müll. <i>Notothylas</i> Dendrocerotoideae Schuster <i>Dendroceros</i> Subgénero <i>Dendroceros</i> Subgénero <i>Apoceros</i> Schuster <i>Megaeros</i> <i>Nothoceros</i> (Schuster) Hasegawa	Anthocerotophyta Anthocerotopsida Anthocerotales Anthocerotaceae <i>Anthoceros</i> <i>Sphaerosporoceros</i> <i>Folioceros</i> Notothyladales Hyvönen & Piippo Notothyladaeae Notothyladoideae Grolle <i>Notothylas</i> Phaeocerotoideae Hässel <i>Phaeoceros</i> <i>Hattorioceros</i> <i>Mesoceros</i> Piippo Dendrocerotaceae Dendrocerotoideae <i>Dendroceros</i> Megacerotoideae Stotl. & Crand.-Stotl. <i>Megaeros</i> <i>Nothoceros</i> Leiosporocerotopsida Stotl. & Crand.-Stotl. Leiosporocerotales Leiosporocerotaceae <i>Leiosporoceros</i>	Anthocerotophyta Anthocerotopsida Anthocerotidae Anthocerotales Anthocerotaceae <i>Anthoceros</i> <i>Sphaerosporoceros</i> <i>Folioceros</i> Notothylatidae Duff et al. Notothyladales Notothyladaeae <i>Notothylas</i> <i>Phaeoceros</i> <i>Hattorioceros</i> <i>Mesoceros</i> Dendrocerotidae Duff et al. Dendrocerotales Hässel emend. Duff et al. Dendrocerotaceae Dendrocerotoideae <i>Nothoceros</i> <i>Dendroceros</i> <i>Megaeros</i> Phaeomegacerotidae Duff et al. <i>Phaeomegaceros</i> Duff et al. Phymatocerales Duff et al. Phymatocerotaceae Duff et al. <i>Phymatoceros</i> Stotler et al. emend. Duff et al. Leiosporocerotopsida Leiosporocerotales Leiosporocerotaceae <i>Leiosporoceros</i>
Hässel de Menéndez (1988) Anthocerotophyta Rothm. ex Stotler & Crand.-Stotler Anthocerotopsida Jancz. ex Stotl. & Crand.-Stotl. Anthocerotales Limpr. in Cohn Anthocerotaceae Dumort. <i>Anthoceros</i> L. <i>Sphaerosporoceros</i> Hässel Notothyladaeae (Milde) Müll. Notothyladoideae Grolle <i>Notothylas</i> Sull. ex A. Gray Phaeocerotoideae Hässel <i>Phaeoceros</i> Prosk. Foliocerotales Hässel Foliocerotaceae Hässel <i>Folioceros</i> Bharadwaj Leiosporocerotales Hässel Leiosporocerotaceae Hässel <i>Leiosporoceros</i> Hässel Dendrocerotales Hässel Dendrocerotaceae (Milde) Hässel <i>Dendroceros</i> Nees <i>Megaeros</i> Campbell			

y columela, morfología de los pseudoeláteres y forma del esporodermo tanto en microscopía de luz como a través de microscopía electrónica de barrido. *Notothydas* fue separado en dos subgéneros, subgénero *Notothydas* y subgénero *Notothyloides* basado en la presencia o ausencia de la columela de acuerdo con el trabajo de Milde en 1859 (Cargill *et al.*, 2005).

Mientras trabajaba la flora briofítica de Papua Nueva Guinea, Piippo, en 1993 nombró *Mesoceros*, un género caracterizado por la combinación única de esporas como las de *Anthoceros* y un talo como el de *Phaeoceros*. El descubrimiento de este nuevo género inspiró un segundo análisis cladístico de los antocerotes a nivel genérico basado en características morfológicas. Su análisis unió los previamente no relacionados *Folioceros* y *Leiosporoceros* en el mismo clado basado en caracteres de color, grosor de pared y ápices agudos de los pseudoeláteres y apoyó la bien reconocida y cercana relación entre *Megaceros* y *Dendroceros* (Cargill *et al.*, 2005).

El cuidadoso y detallado trabajo de Hasegawa (1980) en Japón y en el Sureste de Asia también contribuyó considerablemente a un mayor entendimiento, culminando en un tercer análisis cladístico del grupo. Con base en la morfología, junto con caracteres ultraestructurales y bioquímicos, Hasegawa elevó su recién descrito *Phaeoceros* subgénero *Hattorioceros* y el *Megaceros* subgénero *Nothoceros* de Schuster a un estatus genérico basado en la inusual ornamentación de las esporas y un hábito de crecimiento similar al de *Dendroceros*, respectivamente (**Tabla 1**). De nuevo la cercana relación entre *Megaceros* y *Dendroceros* fue confirmada (Cargill *et al.*, 2005).

En 2005, un nuevo género fue segregado de *Phaeoceros*. Al estudiar el tipo de *Anthoceros bulbuculosus* Brot. en Portugal y poblaciones vivas del mismo en Portugal y California, EUA, R. E. Stotler, W. T. Doyle & B. J. Crandall-Stotler (2005) decidieron nombrar el género *Phymatoceros* (**Tabla 1**) que difiere de *Phaeoceros* en la estructura del plástido, el color de las esporas, la producción de un solo anteridio por cámara anteridial, entre otros.

Los últimos cinco años, gracias a las ventajas y la implementación de las herramientas de la sistemática molecular, se ha aclarado parcialmente la filogenia y clasificación de los antocerotes. Los primeros estudios por Stech *et al.*, en 2002 y Duff *et al.*, en 2004, reportaron filogenias basadas en secuencias de las regiones *trnL-trnF* y *rbcL* del genoma del cloroplasto, respectivamente (Goffinet & Shaw, 2009). Aunque limitadas en los taxones analizados, estos estudios revelaron nuevas relaciones entre los taxones de antocerotes. Duff *et al.* (2007) reportaron una filogenia molecular más completa utilizando tres genes, uno del genoma nuclear, uno del mitocondrial y uno de plástido, y hasta 62 muestras de antocerotes, incluyendo 12 de los 15 géneros y un tercio de las especies reconocidas en dicho estudio.

Varios aspectos principales de las relaciones de los antocerotes están bien sustentados tanto por estas filogenias moleculares así como a través de análisis morfológicos y ultraestructurales detallados. Los aspectos destacados son: (1) hay distancia genética significativa entre tres linajes de antocerotes: *Leiosporoceros*, *Anthoceros* s. l., y el resto de los antocerotes; (2) los taxones anteriormente reconocidos como pertenecientes a *Phaeoceros* son polifiléticos y consecuentemente, tres nuevos géneros fueron segregados de este género: *Phymatoceros*, *Paraphymatoceros* y *Phaeomegaceros*; (3) las especies americanas de

Megaceros más *Nothoceros* forman un clado monofilético hermano del *Megaceros* paleotropical y de *Dendroceros*, lo que sugiere un nuevo estatus genérico de esta alianza *Nothoceros/Megaceros* americanos; y (4) *Phaeoceros* s. s. y *Notothyas* son taxones hermanos (Goffinet & Shaw, 2009).

Hasta ahora, se han descrito 15 géneros para la división Anthocerotophyta (modificado de Villarreal et al., 2010b):

1. ***Leiosporoceros***. 1 especie, *L. dussi* (Steph.) Hässel. Distribución neotropical. El talo gametofítico es típicamente sólido; los poros ventrales están ausentes en tejidos infectados por *Nostoc*, presentes en plantas jóvenes no infectadas. Las colonias *Nostoc* están orientadas en bandas longitudinales dentro de canales esquizogénicos llenos de mucílago, un cloroplasto por célula. Pirenoide ausente. Anteridios numerosos (hasta 70 por cámara), las células de la pared arregladas en filas. Cápsula con estomas. Tejido esporógeno masivo (6-9 capas). Tétradas de esporas bilaterales. Esporas amarillas, pequeñas, ovoides, casi lisas. Pseudoeláteres largos, usualmente unicelulares, de pared engrosada.
2. ***Anthoceros***. 83 especies. Distribución cosmopolita, principalmente tropical. Talo gametofítico e involucro con cavidades esquizogénicas llenas de mucílago. 1 (-4) cloroplasto(s) por célula. Pirenoide presente o con un área libre de almidón. Anteridios numerosos (4-45) por cámara con las células de la pared arregladas en filas. Cápsulas con estomas. Esporas gris oscuro, café oscuro a negro con una marca trilete definida; ornamentación espinosa, punctada, baculada, lamelada o dentada. Pseudoeláteres cortos, de pared delgada.
3. ***Aspiromitus***. 53 especies. Distribución cosmopolita, principalmente tropical. Talo gametofítico e involucro con cavidades esquizogénicas llenas de mucílago, raramente sólido. Involucros solitarios y cilíndricos. Cápsula larga, generalmente portando estomas. Pseudoeláteres largos, simples, septados, del color de las esporas. Esporas pardas a marrón, ornamentación muy variable.
4. ***Folioceros***. 17 especies. Distribución principalmente pantropical a subtemplado. Talo gametofítico e involucro con cavidades esquizogénicas que contienen mucílago. 1 (hasta 2) cloroplasto(s) por célula. El pirenoide puede estar ausente o presente. Anteridios numerosos (hasta 60) por cámara con las células de la pared arregladas en filas. Cápsulas con estomas (excepto en *Folioceros incurvus* (Steph.) D. C. Bhardwaj). Esporas gris oscuro, café oscuro a negro sin una marca trilete definida; ornamentación espinosa, baculada, dentada, verrugosa o lamelada. Pseudoeláteres largos, con una pared extremadamente engrosada.
5. ***Sphaerosporoceros***. 2 especies (*S. adscendens* Hässel y *S. granulatus* Hässel). Se distribuyen en América tropical. El talo gametofítico y el involucro contienen cavidades esquizogénicas llenas de mucílago. 1 (-2) cloroplasto(s) por célula. Pirenoide presente. Cápsula con estomas. Esporas café oscuras a negras con una marca trilete reducida; ornamentación connado-cristada con crestas a espinas cortas. Pseudoeláteres con células ovoides cortas a cilíndricas, de pared delgada.

6. **Notothylias.** 1845. 21 especies. Distribución principalmente tropical a templada. La mayoría de las especies se encuentran en el subcontinente India. Talo gametofítico sólido. 1 (-3) cloroplasto(s) por célula. Pirenoide presente o ausente. 2-4 (-6) anteridios por cámara usualmente con un arreglo irregular de las células de la pared. Esporofitos cortos, adpresos al talo, casi totalmente o totalmente cubiertos por el involucro. Estomas ausentes. Tejido esporógeno masivo (2-5 capas). Suturas elaboradas, rudimentarias o ausentes. Columela presente o ausente. Esporas amarillas a negras con un cíngulo ecuatorial. Pseudoeláteres ausentes a cortos a subcuadrados con engrosamientos.
7. **Phaeoceros.** 41 especies. Distribución cosmopolita, principalmente tropical. Talo gametofítico sólido. Tubérculos marginales o ventrales cortos presentes o ausentes. 1 (-2) cloroplasto(s) por célula. Pirenoide presente o ausente. (1-) 2 - 6 (-8) anteridios por cámara con un arreglo irregular de las células de la pared. Estomas presentes. Esporas amarillas a cafés cuando están completamente maduras, con un cíngulo ecuatorial. Ornamentación variada; espinosa, verrugosa, irregular. Pseudoeláteres cortos a largos, de pared delgada.
8. **Paraphymatoceros.** 1 especie (*P. diadematus* Hässel). Se distribuye en Chile. Talo gametofítico sólido, usualmente angosto. Tubérculos marginales abundantes. 1 (-2) cloroplasto(s) por célula. Pirenoide ausente. 2-5 anteridios por cámara con un arreglo irregular de las células de la pared. Estomas presentes. Esporas amarillas a negras-cafés cuando están completamente maduras, con un cíngulo ecuatorial. Ornamentación de protuberancias redondeadas en la cara distal con una depresión proximal. Pseudoeláteres cortos.
9. **Hattorioceros.** 1 especie (*H. striatisporus* Hasegawa). Se distribuye en Fiji y los Himalayas. Talo gametofítico sólido. La morfología del cloroplasto y las características de los anteridios se desconocen. Estomas presentes. Esporas amarillas (usualmente de menos de 20 μm) sin una marca triradiada, variables en forma, generalmente ovoides. Ornamentación superficial profundamente canaliculada-estriada. Pseudoeláteres cortos, con engrosamientos desiguales de la pared.
10. **Mesoceros.** 2 especies (*M. mesophoros* Piippo y *M. porcatus* Piippo). Se distribuye en China. Talo gametofítico sólido. Morfología de los cloroplastos desconocida. 2-3 anteridios por cámara con un arreglo irregular de las células de la pared. Esporas café oscuras papiladas a conadas con bordes reticulados. Pseudoeláteres cortos, de paredes delgadas.
11. **Phymatoceros.** 2 especies (*P. bulbiculosus* Stotler et al. y *P. phymatodes* Duff et al.). Talo gametofítico sólido. Tubérculos ventrales largos. 1 (-2) cloroplasto(s) por célula. Pirenoide presente o ausente. 1-3 (-4) anteridios por cámara con un arreglo irregular de las células de la pared. Estomas presentes. Esporas amarillas a cafés cuando están totalmente maduras, con un cíngulo ecuatorial. Ornamentación finamente vermiculada con una protuberancia distal. Pseudoeláteres cortos, de pared delgada.
12. **Dendroceros.** 43 especies. Distribución principalmente tropical y subtemplada. Epífita y epifítica. Talo gametofítico sólido (subg. *Dendroceros*)

- o con cavidades esquizogénicas que contienen mucílago (subg. *Apoceros*). Talo gametofítico con una línea media conspicua y alas perforadas. Colonias globosas ventrales y dorsales de *Nostoc*. 1 cloroplasto por célula. Pirenoide conspicuo con incrustaciones esféricas. 1 (-2) anteridio(s) por cámara con células de la pared en arreglo irregular. Estomas ausentes. Esporas multicelulares debido a la germinación endospórica, incoloras a amarillo pálido, pareciendo verdes debido a los cloroplastos. Ornamentación papilosa a cortamente tuberculada. Pseudoeláteres largos con engrosamientos helicoidales.
13. **Megaceros**. 8 especies. Distribución paleotropical a subtemplada. Talo gametofítico sólido en rosetas. De 1 a 8 (-12) cloroplastos por célula. Pirenoide ausente. 1 (-2) anteridio(s) por cámara con un arreglo irregular de las células de la pared. Estomas ausentes. Esporas incoloras a amarillo pálido, pareciendo verdes debido a los cloroplastos. Ornamentación verrugosa a tuberculada. Pseudoeláteres largos con engrosamientos helicoidales.
 14. **Nothoceros**. 7 especies. Se distribuye en Sudamérica, Norteamérica y Nueva Zelanda. Talo gametofítico sólido, en una roseta o con una conspicua línea media y alas imperforadas. De 1-2 (-8) cloroplastos por célula. Pirenoide ausente, presente o con un área libre de almidón. 1 (-2) anteridio(s) por cámara con un arreglo irregular de las células de la pared. Estomas ausentes. Esporas incoloras a amarillo pálido, pareciendo verdes debido a los cloroplastos. Ornamentación verrugosa a tuberculada similar a la mayoría de las especies de *Megaceros*. Pseudoeláteres largos con engrosamientos helicoidales.
 15. **Phaeomegaceros**. 7 especies. Distribución pantropical a subtemplada. Talo gametofítico sólido y grande. Tubérculos generalmente ausentes, aunque en ocasiones cortos y ventrales. De 1-2 cloroplastos por célula. Pirenoide ausente. 1 (-8) anteridio(s) por cámara con un arreglo irregular de las células de la pared. Estomas presentes. Esporas amarillas a cafés cuando están completamente maduras, con un cíngulo ecuatorial. Ornamentación finamente vermiculada con hoyuelos distales. Pseudoeláteres cortos a alongados, de pared delgada a engrosados desigualmente.

Hasta ahora, la posición de la división Anthocerotophyta con respecto del resto de las briofitas (Marchantiophyta y Bryophyta) y al del resto de las plantas vasculares permanece controversial; la solución de este problema tan debatido podría ser esencial para entender el origen y la evolución temprana de las plantas terrestres. Sin embargo, las filogenias moleculares (Duff *et al.*, 2007; Qiu *et al.*, 2006) más recientes proponen a las hepáticas como el grupo hermano de todas las plantas terrestres y a los antocerotes como el grupo hermano de las plantas vasculares (**Fig. 6**). Estos resultados remarcan el papel que jugaron estos grupos en dos de los mayores eventos en la evolución de las plantas: la transición del agua a la tierra y el cambio de un ciclo de vida con generación gametofítica haploide dominante en briofitas a un ciclo de vida con generación esporofítica diploide dominante en plantas vasculares. Qiu *et al.* (2006) señalan también que consideran que los resultados moleculares obtenidos para antocerotes son respaldados por numerosos

caracteres morfológicos y fisiológicos que habían sido excluidos de otros análisis cladísticos.

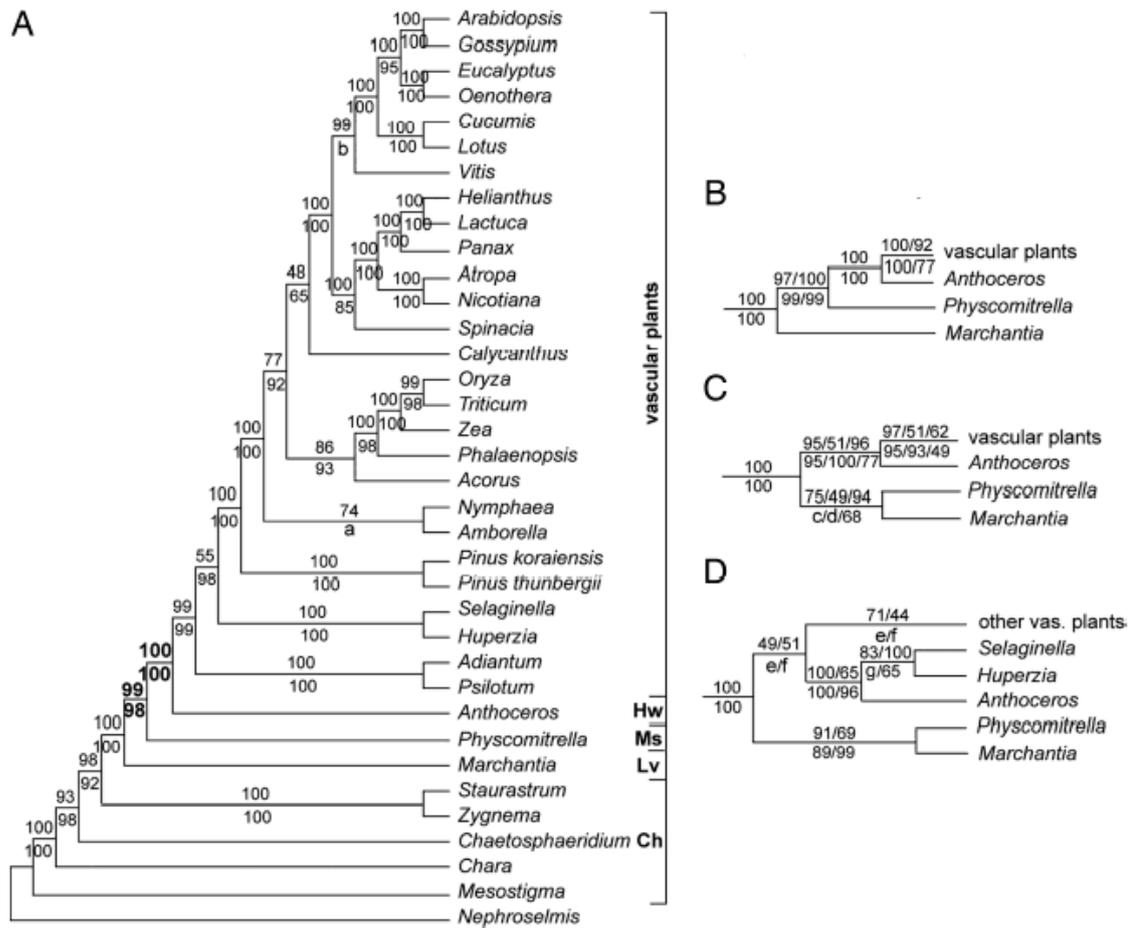


Fig. 6. Reconstrucción filogenética de antocerotes basada en una supermatriz multigénica y una matriz de secuencias genómicas del cloroplasto, donde los antocerotes (Hw) aparecen en todos los casos como grupo hermano de las plantas vasculares (vascular plants). Ms: musgos, Lv: hepáticas (Modificado de Qiu *et al.* (2006)).

Diversidad

Dado el bajo número de especies documentado, es sorprendente que la diversidad global de antocerotes sea tan poco conocida. Es difícil obtener suficientes muestras de áreas remotas alrededor del mundo que puedan representar la diversidad conocida, especialmente para *Anthoceros*, *Folioceros* y *Notothylas*. Sin embargo, algunos datos y patrones relacionados con la evolución y centros de diversidad de los antocerotes han emergido al combinar estudios moleculares y morfológicos (Villarreal *et al.*, 2010b):

- El monoespecífico *Leiosporoceros*, de distribución Neotropical, fue identificado como el antocerote que divergió más temprano.
- *Megaceros s. l.* resultó ser parafilético y ha sido redefinido como un taxón que está restringido a los trópicos del Viejo Mundo y está más relacionado a *Dendroceros*.

- *Nothoceros* fue segregado de *Megaceros* s. l., y está restringido al continente americano, con la excepción de *N. giganteus* de Nueva Zelanda, que probablemente se dispersó de las Américas.

Asimismo, existen algunas floras tropicales de antocerotes de regiones limitadas, tales como las de los Paleotrópicos, con estudios provenientes de India, África y Japón (Bharadwaj, 1972; Hasegawa, 1995). La biodiversidad de ciertos géneros en regiones específicas también es conocida, por ejemplo *Notothylas* en India/Nepal, *Dendroceros* en Asia (Hasegawa, 1980), secciones de *Phaeoceros*/*Anthoceros* en América (Hässel de Menéndez, 1989 y 1990) y Australia (Cargill & Fuhrer, 2008). Pero no existe ningún tratamiento moderno para todos los géneros de los Neotrópicos, África tropical, o China.

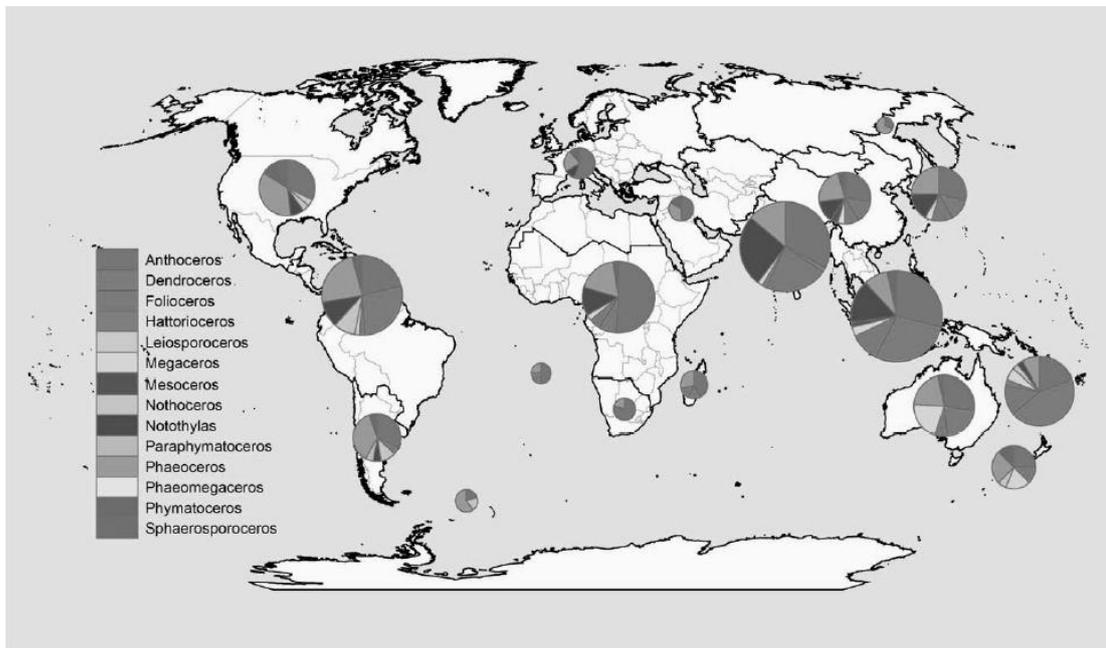


Fig. 7. Distribución y diversidad de géneros y especies de antocerotes de diferentes géneros a través de regiones del mundo. El tamaño de los diagramas de pastel representa el número total de especies en el área (Tomada de Villarreal et al., 2010b).

De acuerdo con Villarreal et al. (2010b), los trópicos albergan la mayor diversidad conocida de especies de antocerotes por unidad de área, particularmente el subcontinente India, Asia tropical y los Neotrópicos (**Fig. 7**). India es el centro de endemismo (y quizás diversificación) para *Notothylas* y *Folioceros*. Esta diversidad actual indudablemente refleja áreas accesibles o exploradas por briólogos y no la verdadera distribución y diversidad del grupo. A través de los años han existido muy pocos investigadores con experiencia en la biología de los antocerotes. India ha sido un centro de interés y estudios del grupo, por lo que no es de extrañar la riqueza de diversidad reportada para el país. Por supuesto, el número de especies en un género también puede reflejar la filosofía taxonómica y las características utilizadas por los taxónomos para circunscribir las especies. Por ejemplo, *Anthoceros* fue el primer antocerote descrito y las especies de este género están bien representadas en todo el mundo; sin embargo, con un estudio más cuidadoso, es probable que muchos de estos taxones se transfieran a otros géneros si una revisión moderna del género se llevara a cabo.

Un caso contrastante de inflación en el número de especies debido a variaciones morfológicas mínimas se presenta en el género *Dendroceros*. De las 43 especies descritas de *Dendroceros*, 13 especies han sido descritas para América tropical, y con base en material tipo examinado y recolectas en el campo, Villarreal *et al.* (2010b) consideran que hay tan solo 3 ó 4 especies (y no 13) que están ampliamente distribuidas en los Neotrópicos. Conforme se incluyan más taxones en las filogenias moleculares, el número de especies alrededor del mundo cambiará del estimado que actualmente estiva entre 200 y 250 especies.

II. Antecedentes

Los estudios de Anthocerotophyta en América, aunque escasos, han resultado en el descubrimiento de una gran cantidad de taxones, algunos de estos tan relevantes como el género *Leiosporoceros*, el que actualmente es considerado el grupo más divergente dentro de la división (Duff *et al.*, 2007). La mayor parte de estos estudios, llevados a cabo por Hässel de Menéndez (1988, 1989 y 1990) se concentraron en estudiar la ornamentación de las esporas de *Phaeoceros* y *Anthoceros* del continente americano, pero con mayor énfasis en Sudamérica. Schuster (1992) y Austin (1875) trabajaron el grupo en Norteamérica; principalmente en Canadá y Estados Unidos; pero las descripciones morfológicas y anatómicas solo se concentran en ciertos taxones, y la mayoría de la diversidad esta representada tan solo en listados de especies. Para América, en conjunto, se han reportado 7 géneros y 41 especies (**Tabla 2**). Stotler & Crandall-Stotler (2005) realizaron un listado de la división en Norteamérica e incluyeron el norte de México, sus reportes consideran 6 especies de *Anthoceros*, 1 de *Nothoceros*, 2 de *Notothyas* y 7 de *Phaeoceros* (**Tabla 2**).

III. Objetivo

- Contribuir al conocimiento de los antocerotes mexicanos.

Objetivos particulares

- Conocer las especies de antocerotes presentes en el centro de México (Hidalgo, Morelos y el Distrito Federal).
- Caracterizar anatómica y morfológicamente los géneros y las especies de Anthocerotophyta encontradas en el centro de México.

IV. Zona de estudio

Se realizaron recolectas en 10 localidades distribuidas en los estados de Hidalgo, Morelos y el Distrito Federal (**Fig. 8, Tabla 3**). En cada localidad el material vivo se recolectó con una espátula y se depositó en recipientes rígidos de plástico con tapa para su traslado al laboratorio y su posterior análisis. En cada localidad se tomaron datos como: fecha, colector, coordenadas geográficas, altitud, tipo de vegetación.

Tabla 2. Diversidad de Anthocerotophyta reportada para América, Norteamérica y el norte de México.

Géneros	Especies	América	Norteamérica (Canadá, EUA y parte de México)		
		Hässel (1989, 1990)	Schuster (1992)	Austin (1875)	Stotler & Crand- Stot (2005)
Anthoceros	<i>A. agrestis</i>		X		X
	<i>A. cavernosus</i>	X			
	<i>A. fusiformis</i>	X		X	X
	<i>A. hispidus</i>	X			
	<i>A. lamellatus</i>	X	X		X
	<i>A. macounii</i>	X	X		X
	<i>A. orizabensis</i>	X			
	<i>A. patagonicus</i>	X			
	<i>A. peruvianus</i>	X			
	<i>A. punctatus</i>		X	X	X
	<i>A. scariosus</i>	X	X		X
	<i>A. simulans</i>	X		X	
	<i>A. tuberculatus</i>	X			
	<i>A. venosus</i>	X			
<i>Folioceros</i>	<i>F. apiahynus</i>	X			
<i>Leiosporoceros</i>	<i>L. dussi</i>	X	X		
<i>Nothoceros</i>	<i>N. aenigmaticus</i>				X
Notothylas	<i>N. breutelii</i>		X		X
	<i>N. orbicularis</i>		X	X	X
Phaeoceros	<i>P. austroandinus</i>	X			
	<i>P. brevicapsulus</i>	X	X		
	<i>P. bulbiculosus</i>	X	X		X
	<i>P. carolinianus</i>	X	X	X	X
	<i>P. chiloensis</i>	X			
	<i>P. donnellii</i>		X		X
	<i>P. fimbriatus</i>	X	X		
	<i>P. flexivalvis</i>	X	X		
	<i>P. gualaquizanus</i>	X			
	<i>P. hallii</i>	X	X	X	X
	<i>P. huebschmannii</i>	X			
	<i>P. laevis</i>		X	X	
	<i>P. microsporus</i>	X	X		
	<i>P. mohrii</i>	X	X		X
	<i>P. oreganus</i>	X	X	X	X
	<i>P. pearsonii</i>	X	X		X
	<i>P. pichinchensis</i>	X			
	<i>P. skottsbergii</i>	X			
	<i>P. squamuligerus</i>	X			
	<i>P. tenuis</i>	X	X		
<i>P. wrightii</i>	X	X			
<i>Sphaerosporoceros</i>	<i>S. adscendens</i>		X	X	

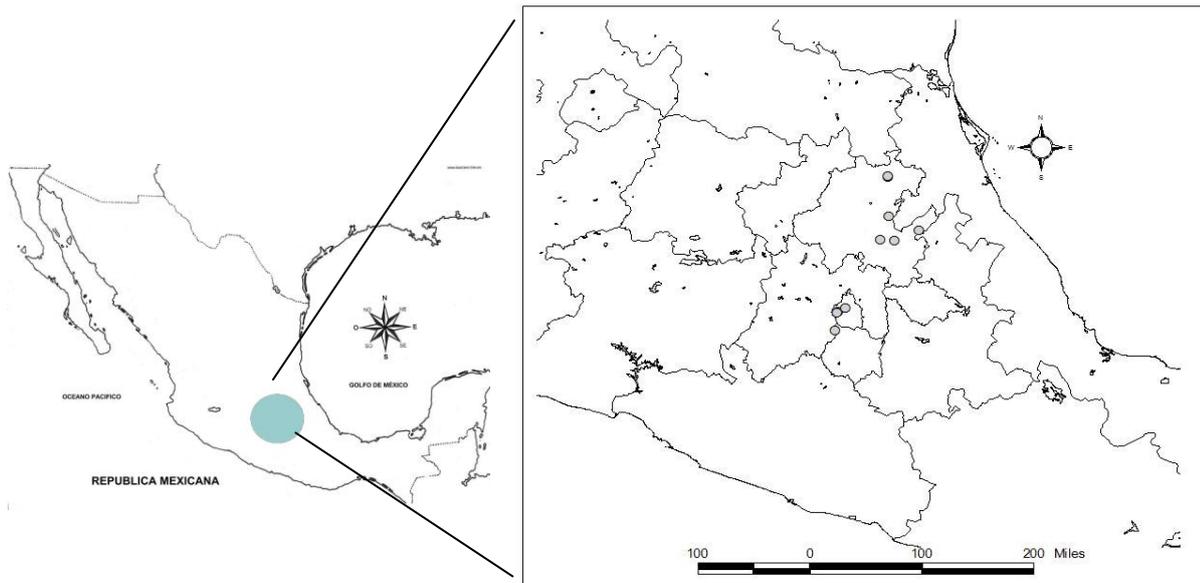


Fig. 8. Localidades muestreadas en el centro México.

Tabla 3. Localidades muestreadas.

Entidad	Localidad	Coordenadas		Altitud	Tipo de Vegetación	Fecha de recolecta
		Latitud	Longitud			
Hidalgo	La Virgen (Tlanchinol)	21° 02' 3.9" N	98° 37' 57.5" O	2081	Bosque mesófilo de montaña	Abril y Noviembre de 2010; Abril de 2011
	Zacualtipan	20° 31' 02" N	98° 37' 36" O	2040	Bosque de Quercus	Noviembre de 2010, Abril de 2011
	Lontla	21° 02' 53.5" N	98° 37' 52" O	2100	Bosque mesófilo de montaña	Noviembre de 2010, Abril de 2011
	Tenango de Doria	20° 20' 40" N	98° 13' 41" O	1655	Bosque mesófilo de montaña	Noviembre de 2010
	Parque Nacional El Chico	20° 12' 57.6" N	98° 44' 9.6" O	2270	Bosque de coníferas	Abril de 2011
	San Miguel Regla	20° 12' 42" N	98° 33' 20" O	2120	Bosque de Quercus	Noviembre de 2010
Morelos	Lagunas de Zempoala	19° 02' 42" N	99° 19' 03" O	2826	Bosque de Abies	Febrero de 2011
Distrito Federal	3er Dínamo	19° 16' 48.7" N	99° 16' 40.6" O	2800	Bosque de Abies	Febrero y Septiembre de 2010
	4to Dínamo	19° 16' 01.5" N	99° 17' 46" O	3110	Bosque de Abies	Septiembre de 2010
	Ciudad Universitaria	19° 19' 33.7" N	99° 10' 35.4" O	2279	Matorral Xerófilo	Septiembre y Octubre de 2010

V. Método

Trabajo de campo (Fig. 9)

- a) Se determinaron las localidades para la recolección.
- b) Se colectó el material vivo en recipientes plásticos. Se realizaron recolectas en dos estados del centro de México (Hidalgo y Morelos) y en el Distrito Federal.
- c) Durante las recolectas se anotaron los siguientes datos en el campo: fecha, localidad, coordenadas, altitud, tipo de vegetación y colector. Asimismo se documentó fotográficamente cada recolecta

Trabajo de laboratorio (Fig. 9). El material vivo recolectado se limpio cuidadosamente, retirando sustrato y organismos asociados; posteriormente se procedió a:

- Una parte de la muestra (cuando fue suficiente), se colocó en sobres blancos pequeños, que eran sellados y etiquetados con los datos de la recolecta; esto para tener un respaldo de la misma en el herbario, así como también la obtención de esporas para la observación de su morfología en el microscopio electrónico de barrido (MEB).
- Para observar la morfología externa e interna, se elaboraron preparaciones frescas; para lo cual se tomaron los ejemplares vivos y, colocándolos en un portaobjetos, se les añadió un par de gotas de agua, tras lo cual se colocó el cubreobjetos y se procedió a realizar la técnica de squash. Se observó y tomó registro de las siguientes características utilizando un microscopio estereoscópico:
 - Condición sexual
 - Color de los individuos
 - Morfometría de esporofito y gametofito (como largo y ancho de esporofito y gametofito)
 - Colonias Nostoc
 - Características de gametangios (como número de anteridios por cámara anteridial, distribución de cámaras anteridiales en el talo del gametofito)
 - Número de cloroplastos por célula y presencia/ausencia de pirenoide,
 - Características de las esporas (tamaño, color y ornamentación visible)
 - Características de los pseudoeláteres (color, engrosamiento de la pared, número de células)
 - Características de la columela (color y consistencia)
 - Presencia de estomas en cápsula
 - Presencia de poros ventrales
 - Tipo de dehiscencia de la cápsula
 - Presencia y tipo de tubérculos
- Observación de la anatomía y morfología utilizando:
 - a) Técnica histológica
 - Fijado: Una vez registradas las características en fresco de las estructuras gametofíticas y esporofíticas, el material se fijó en una

solución de FAA (Formol, ácido acético, alcohol y agua destilada) en frascos de vidrio.

- Enjuague: Los ejemplares fijados en FAA se enjuagaron con agua y fueron seleccionados bajo el microscopio estereoscopio para proceder a la deshidratación, inclusión y realización de cortes anatómicos de las estructuras de interés.
- Deshidratación: Se procedió a deshidratar las muestras seleccionadas con alcoholes graduales de 30%, 50%, 70%, 85%, 96%, realizando el cambio de alcoholes cada dos horas; alcohol absoluto (100%) durante media hora, etanol 1:1 xilol por 15 minutos; xilol (100%) por otros 15 minutos, xilol 2:1 parafina por 12 horas, xilol 1:1 parafina por 12 horas, xilol 1:2 parafina por 12 horas. Las muestras finalmente se mantuvieron en paraplast (parafina pura y polímeros plásticos) por una semana como mínimo.
- Inclusión y montaje: Se realizó la inclusión de las muestras en paraplast (parafina pura y polímeros plásticos) dentro de cajas independientes de papel, se marcó la orientación y posición de la muestra en cada caso y se observó que se colocaran muestras de la misma muestra en distintas orientaciones para obtener cortes longitudinales y transversales tanto de gametofito como de esporofito. Los cubos de parafina fueron montados sobre moldes de madera.
- Corte en micrótopo: Los cortes se realizaron utilizando un micrótopo semiautomático marca Leica; con un grosor de entre 6 y 8 μm . Los cortes se colocaron sobre portaobjetos y se dejaron secar.
- Desparafinado: Los portaobjetos fueron introducidos en la estufa a una temperatura de 60°C por aproximadamente 40 min.
- Tinción: Los cortes se introdujeron en un tren de alcoholes sucesivos por 7 min: 1)xilol puro, 2)xilol puro, 3)xilol-etanol, 4)etanol 100%, 5)etanol 96%. Esto con la intención de que los cortes tuvieran la misma polaridad que el colorante. Por último, se quedaron en safranina durante al menos 24 horas.
- Enjuague: Se enjuagó cada corte con abundante agua destilada para retirar el exceso de safranina.
- Deshidratación: Se diferenció y deshidrató simultáneamente cada corte con una solución de etanol al 96% más ácido pícrico; después, se lavó con etanol al 96% más amoniaco, el cual detiene la acción del ácido pícrico; por último se lavó con alcohol absoluto para terminar la deshidratación.
- Aclarado: Se adicionó al corte un par de gotas de verde rápido para contrastar, se lavó con aceite de clavo más xilol para quitar el exceso del colorante, y por último se agregó xilol para aclarar la muestra (todos estos pasos no duraron más de cinco segundos cada uno para evitar desteñir el corte).
- Montaje: Se montó cada corte en resina sintética, colocando cuidadosamente el cubreobjetos. Se secaron las preparaciones al aire libre.

- Limpieza y etiquetado: Una vez secas, se retiró el exceso de resina, se limpió cada preparación con alcohol al 70% y se etiquetaron.
- b) Con la finalidad de observar la micromorfología y obtener micrografías de alta resolución se utilizó la técnica de microscopía de barrido (MEB).
 - El material se fijó en una solución de FAA.
 - Se deshidrató en alcoholes graduales de 30%, 50%, 70%, 85% y 96% por hora y media en cada alcohol, para finalmente quedar en alcohol de 100%, donde permanecieron desde 24 hrs hasta una semana.
 - Las muestras fueron tratadas por un desecador de punto crítico (Baltec CPD-030).
 - Se montó cada muestra desecada en un portamuestras para microscopio de barrido, colocando primero la cinta adhesiva y cuidando la orientación de las muestras.
 - El material se cubrió con oro por una ionizadora Denton Vacuum DESK-II.
 - Las observaciones se hicieron en un microscopio electrónico de barrido Jeol JSM 5310LV; tomando micrografías de cada una de las estructuras analizadas.

Trabajo de gabinete (Fig. 9)

- a) Registro de datos obtenidos: Se registró la información obtenida a partir de la elaboración de preparaciones permanentes y las observaciones en MEB. Se analizaron las siguientes estructuras:
 - Talo gametofítico (grosor, colonias *Nostoc*, estructuras reproductoras).
 - Involucro (grosor, cavidades esquizogénicas).
 - Células del pie y placenta (tamaño y disposición de las células que los conforman).
 - Cápsula del esporofito (número de capas de la pared de la cápsula, tejido asimilativo, tejido esporógeno y grosor de la columela).
 - Tamaño y ornamentación de las esporas y los pseudoeláteres.
- b) Determinación y descripción de especies: Con los datos morfológicos y anatómicos se procedió a realizar la determinación de las especies con base en las claves de Hässel de Menéndez (1989, 1990) de esporas de *Anthoceros*, *Folioceros* y *Phaeoceros*, así como con la clave de Schuster (1992). Las descripciones de los géneros se basaron en Villarreal et. al. (2010b), Proskauer (1951) y Schuster (1992). Las descripciones de las especies se elaboraron de acuerdo con los datos obtenidos de las recolectas para el centro de México, utilizando la nomenclatura de Renzaglia (1978), Cargill y Fuhrer (2008) y Hässel de Menéndez (1989, 1990).
- c) Análisis de los resultados obtenidos. Se elaboró una clave para todas las especies recolectadas en el centro de México durante el presente trabajo y se realizó una comparación anatómica y morfológica de caracteres, ya fuese entre géneros, especies, así como también poblaciones de la misma especie.

VI. Resultados

En las localidades muestreadas del centro de México se encontraron 7 especies de Anthocerotophyta; Stotler & Crandall-Stotler (2005) reportaron 16 especies para Norteamérica y el norte de México, de las cuales en el presente trabajo se encontraron cuatro y se presentan tres registros nuevos. Las especies recolectadas en el centro de México pertenecen a 4 géneros (**Tabla 4**), del total de siete géneros reportados para América (Hässel de Menéndez, 1989 y 1990; Schuster, 1992; Austin, 1875; Stotler & Crandall-Stotler, 2005). La mayoría de las especies (3) pertenecen al género *Phaeoceros* (**Tabla 6**), dos especies pertenecientes al género *Anthoceros* (**Tabla 5**) y una especie de los géneros *Nothoceros* y *Notothylas* respectivamente.

Tabla 4. Especies recolectadas para el centro de México por género.

Género	Especies
<i>Anthoceros</i>	<i>A. lamellatus</i> Steph.
	<i>A. tristanianus</i> Villarreal, Engel & Vána
<i>Nothoceros</i>	<i>N. aenigmaticus</i> (Schust.) Villarreal & McFarland
<i>Notothylas</i>	<i>N. orbicularis</i> (Schwein.) Sull.
<i>Phaeoceros</i>	<i>P. carolinianus</i> (Michx.) Proskauer
	<i>P. laevis</i> (L.) Proskauer
	<i>P. tenuis</i> (Spruce) Hässel de Menéndez

Clave para las especies de Anthocerotophyta del centro de México

1. Un cloroplasto por célula en el gametofito..... 2
1. Más de un cloroplasto por célula en el gametofito.....*Nothoceros aenigmaticus*
2. Esporofitos erectos y cilíndricos.....3
2. Esporofitos adpresos al gametofito.....*Notothylas orbicularis*
3. Esporas café oscuro o negro..... 4 (*Anthoceros*)
3. Esporas amarillas..... 5 (*Phaeoceros*)
4. Talo con abundantes lamelas dorsales, cloroplasto con pirenoide asociado, esporas con espinas bífidas en cara distal y lisas en cara proximal.....*A. lamellatus*
4. Talo con escasas lamelas, cloroplasto sin pirenoide, esporas con espinas en cara distal y cara proximal con una verruga central en cada triángulo*A. tristanianus*
5. Plantas dioicas.....*P. laevis*
5. Plantas monoicas..... 6
6. Esporas con ornamentación en la cara distal verrugosa.....*P. tenuis*
6. Esporas con ornamentación en la cara distal espinosa, cara proximal con un grupo de verrugas centrales en las áreas triangulares.....*P. carolinianus*

Anthoceros L., Sp. Pl., ed. 1, 2:11379. 1753 emend Prosk. Bull. Torrey Bot. Club. 78: 347. 1951. Lectotipo: *Anthoceros punctatus* L. (Proskauer, Annals of Botany, Vol. XII, 47: 240. 1948).

Gametofito con grandes **cavidades esquizogénicas**, llenas de mucílago o de gases. 1(-4) **cloroplastos** por célula (en las poblaciones del centro de México solo se observó un cloroplasto por célula). **Pirenoide** presente o con un área libre de almidón. **Anteridios** numerosos (desde 4 a 45) por cámara. Pared del anteridio compuesta por cuatro filas de células que se establecen desde una etapa temprana del desarrollo. **Poros ventrales** presentes y cámaras con potencial de albergar **colonias Nostoc**. **Tubérculos** para perennar ausentes (sólo se han observado en *A. fusiformis* y *A. tuberculatus*). La **placenta** delimitada claramente, células superficiales del pie con tendencia a formar una capa como en empalizada.

Esporofito con meristemo intercalar persistente. **Columela** presente. Epidermis del esporofito con **estomas**. Dehiscencia, por lo general, a través de dos líneas longitudinales; pero puede presentarse una sola línea longitudinal o en algunos casos, no presentar dehiscencia. **Pseudoeláteres** cortos y de paredes delgadas y sin engrosamientos regulares en espiral. **Esporas** de color pardo, grisáceo o negro con una definida marca trilete, ornamentación espinosa, baculada o lamelada.

Existen 83 especies descritas para el género, el cual presenta una distribución cosmopolita, principalmente tropical.

Anthoceros lamellatus Steph., Spec. Hep. 5: 1000. 1916. Figura 10. Holotipo: Brasil, Río de Janeiro, Arechavaleta, ded. Winter, Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Geneve (G), G00061304.

Sinónimos: *Aspiromitus appalachianus* Schust., *Aspiromitus lamellatus* (Steph.) Schuster.

Plantas monoicas. **Talo gametofítico** verde claro, traslúcido, márgenes crenados y con numerosas lamelas dorsales, estriaciones dorsales ausentes, apariencia delicada, de 8-20.7 mm de largo y 3-15.5 mm de ancho. Un **cloroplasto** por célula con **pirenoide** central asociado. **Colonias Nostoc** no sobresalientes dorsal ni ventralmente. Con numerosas **cavidades esquizogénicas** llenas de mucílago de hasta 460 x 610 µm; entre una y tres capas de cavidades de mucílago en el talo en corte transversal; regiones sólidas del mismo escasas, presentes principalmente cerca de la región del pie y cerca de las colonias *Nostoc*, en donde se forman de dos a tres capas de células; en las regiones más sólidas pueden llegar a existir hasta 14 células en corte transversal del gametofito. No se observaron **poros ventrales**. **Rizoides** sin ramificaciones. No se observó la presencia de **tubérculos**. **Cámaras anteridiales** dispersas irregularmente en el gametofito, de 0.1-0.35 mm de diámetro, con hasta once **anteridios** por cámara, de coloración parda. No se observó ningún **arquegonio**. **Involucro** cilíndrico y erecto, con abundantes lamelas, de 3.5 a 15 mm de longitud, con una constricción en el ápice que se torna parda y que puede abarcar hasta la mitad de la longitud del involucro. En sección transversal de una a dos capas de cavidades esquizogénicas llenas de mucílago hacia la parte externa del

involucro de hasta 276.9 x 615.4 μm ; hacia el interior del mismo el talo es más sólido, de 5-7 células de grosor.

Pie del esporofito con placenta densa muy angosta, células no penetran el tejido del gametofito. Hacia el interior, la placenta es seguida por una capa de células como en empalizada hacia el interior del pie. Cada gametofito presentó hasta 4 esporofitos. **Cápsula del esporofito** erecta, de 40-50 mm de longitud y de 307-638 μm de grueso, dehiscente por dos líneas longitudinales, con abundantes **estomas** solitarios (no pareados) en la epidermis de la cápsula. **Epidermis** de la cápsula conformada por una sola capa de células poco engrosadas de forma rectangular muy alargada. En sección transversal, **tejido asimilativo** (con abundantes cloroplastos) de 5 a 6 células de grosor de paredes delgadas. **Columela** rígida y parda en la madurez, de 16 células de grosor en corte transversal. **Tejido esporógeno** formado por una sola capa de células. **Pseudoeláteres** maduros de coloración parda, con paredes engrosadas, de 58-76 μm de largo, compuestos de 1-3 células; rodean a las esporas a lo largo de la cápsula. **Esporas** pardas oscuras a negras en la madurez, de 33-39 μm de diámetro. Cara distal con espinas bífidas de 1-3 μm de longitud, distribuidas irregularmente, ornamentación baja lisa. Cara proximal totalmente lisa, con marca trilete nítida, aristas definidas que alcanzan los bordes.

Distribución y ecología

La especie se ha recolectado en Brasil y Estados Unidos de América, Schuster (1992) expande la distribución del taxón a México y las Antillas. Es una especie de amplia distribución, principalmente tropical, aunque no se encontraron reportes de la misma en otro continente.

Para el presente trabajo se colectó únicamente en dos localidades del estado de Hidalgo (La Virgen y Zacualtipán), en zonas con vegetación de bosque de *Abies* y bosque de *Quercus* perturbados, cerca de cuerpos de agua o drenajes, por arriba de los 2000 m.s.n.m. Se encontró asociada a *Phaeoceros carolinianus*, *P. tenuis*, hepáticas talosas y foliosas. Las poblaciones de *A. lamellatus* recolectadas en Hidalgo eran considerablemente más abundantes que el resto de las especies encontradas en las mismas localidades durante la temporada de lluvias.

Afinidades y diferenciación

Esta especie se distingue claramente, según Schuster (1992), por poseer un talo muy crispado, con lamelas dorsales masivas; lo cual resultó válido para las poblaciones estudiadas; sin embargo, Stotler y Crandall-Stotler (2005) señalan que *A. lamellatus* puede llegar a ser vegetativamente similar a *A. scariosus* y *A. agrestis*, por lo que se distingue de éstos por la ornamentación de sus esporas, y en particular, por presentar una cara proximal lisa o casi lisa.

Ejemplares examinados– **MEXICO. Hidalgo:** Tlanchinol, La Virgen, sobre una pared a la orilla de la carretera, 21° 02' 3.9" N, 98° 37' 57.5" O, A. Ibarra-Morales #1 (FCME); Zacualtipán, sobre una pared a la orilla de la carretera. 20° 31' 02" N, 98° 37' 36" O, Ariadna Ibarra-Morales #2 (FCME).

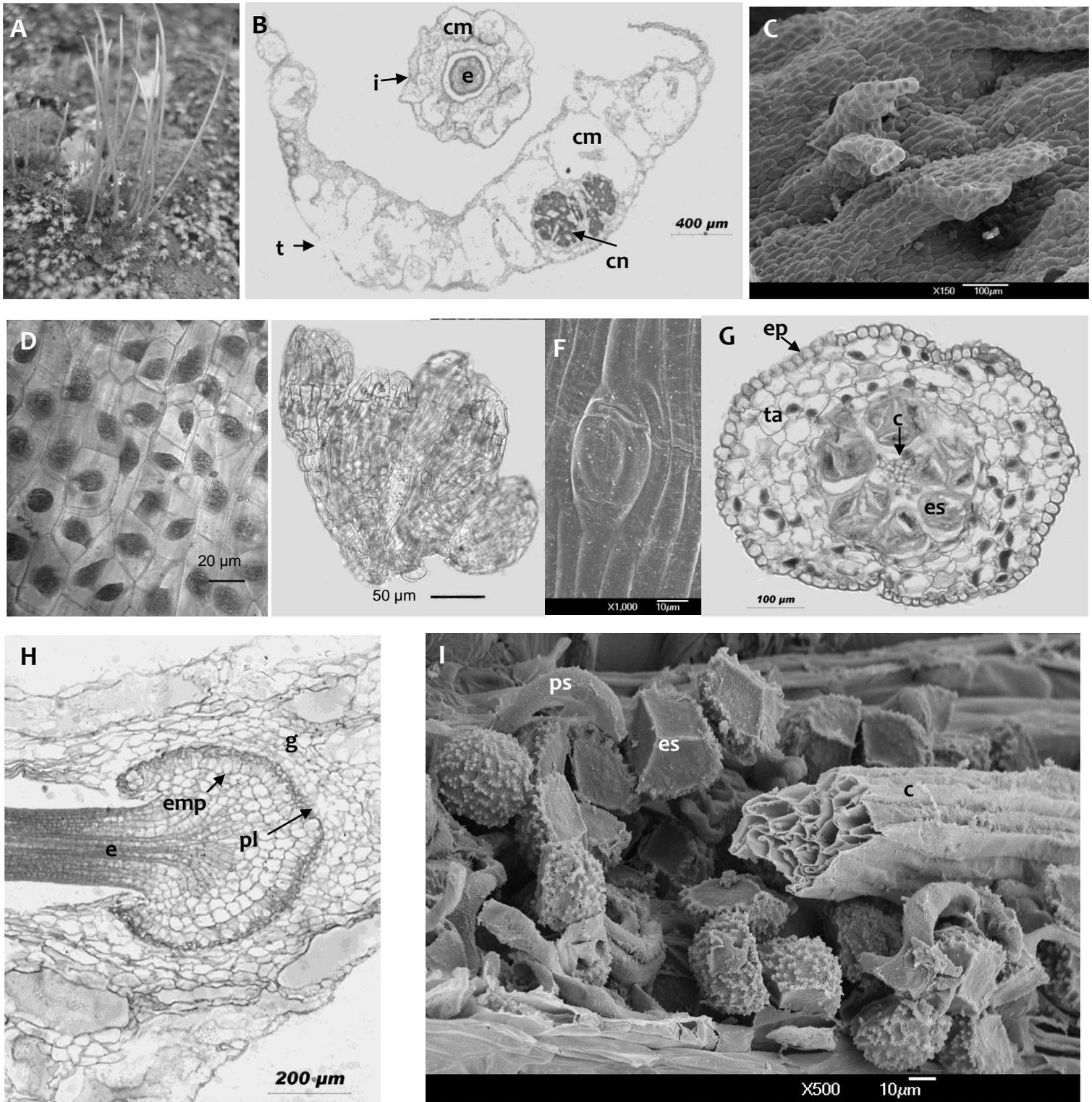


Fig. 10. *Anthoceros lamellatus* Steph. **A.** Hábito en La Virgen, Hidalgo. **B.** Corte transversal de talo gametofítico (t) con colonia *Nostoc* interna (cn) e involucre (i) rodeando al esporofito basal (e), ambos con cavidades mucilaginosas (cm). **C.** Lamelas dorsales en el gametofito. **D.** Cloroplastos con pirenóide central en las células de la epidermis dorsal. **E.** Anteridios. **F.** Estoma solitario en la pared de la cápsula del esporofito. **G.** Corte transversal del esporofito con una capa de epidermis (ep), seguida por el tejido asimilativo (ta), esporas (es) inmaduras y al interior la columela (c). **H.** Pie del esporofito (e) con una capa de células como en empalizada (emp) y placenta (pl) muy angosta, rodeada por tejido sólido del gametofito (g). **I.** Columela (c) de 16 células de grosor, esporas (es) y pseudoeláteres (ps) dentro de la cápsula del esporofito.

***Anthoceros tristanianus* Villarreal, Engel & Vána sp nov (en prensa, com pers.).** Figuras 11 y 12. Holotipo: Tristan da Cunha, Edinburgh, Gremmen 2005-To28 (herb. Vána).

Plantas monoicas. **Talo gametofítico** verde oscuro, márgenes crenados y con estriaciones en la región dorsal, lamelas dorsales escasas, apariencia robusta, de 8-20.3 mm de largo y de 4-16.2 mm de ancho. Un solo **cloroplasto** por célula sin **pirenoide** asociado. **Colonias Nostoc** sobresalen ventralmente. Numerosas **cavidades esquizogénicas** llenas de mucílago de hasta 415 x 650 µm; de 1-3 capas de cavidades esquizogénicas mucilaginosas en sección transversal; regiones sólidas del talo más abundantes que en *A. lamellatus*, principalmente en la región central y de cámaras anteridiales, con hasta 6 células en corte transversal. **Poros ventrales** formados por dos células asociadas y cavidad. **Rizoides** sin ramificaciones. No se observó la presencia de **tubérculos**. **Cámaras anteridiales** dispersas irregularmente en el gametofito, de 0.13-0.44 mm de diámetro; cada una con 5-9 **anteridios** de color naranja a pardo. No se observaron **arquegonios** en el material recolectado. **Involucro** cilíndrico y erecto, con lamelas escasas o ausentes, de 2.7-3.3 mm de longitud; se constriñe en la región apical la cual se torna más oscura que el resto del involucro, ésta región puede llegar a abarcar hasta un tercio del total de la longitud del involucro. En corte transversal presenta pequeñas cavidades mucilaginosas que van de 40-100 x 70-205 µm en la región media del mismo, y tiene un grosor de 3-5 células en las regiones más sólidas.

Pie del esporofito con placenta densa angosta pero un poco mayor a la de *A. lamellatus*. Células como en empalizada no evidentes. Cada gametofito presentó hasta 9 esporofitos. **Cápsula del esporofito** erecta, de 6-32.3 mm de longitud y de 310-640 µm de grueso, dehiscencia a través de dos líneas longitudinales y con abundantes **estomas** solitarios en la epidermis de la cápsula. **Epidermis** de la cápsula conformada por una sola capa de células de paredes muy engrosadas de forma rectangular muy alargada. En corte transversal, **tejido asimilativo** de 4 a 6 células de grosor, de paredes delgadas. **Columela** rígida y parda en la madurez, de 16 células de grosor en sección transversal. Una sola capa de **tejido esporógeno**. **Pseudoeláteres** maduros pardos a casi negros, compuestos de una a tres células con paredes muy engrosadas, y de formas variables, de 89-97 µm de longitud; rodean a las esporas a lo largo de la cápsula. **Esporas** pardas a negras, de 54-57 µm de diámetro. Cara distal con espinas solitarias o que confluyen, de (1-) 2 (-4) µm de longitud, en ocasiones las espinas pueden ser bífidas, distribuidas irregularmente, ornamentación baja lisa. Cara proximal con ornamentación baja lisa entre papilas uni o bifurcadas, de máximo 1 µm de altura. Marca trilete nítida pero angosta, aristas definidas que alcanzan los bordes, con escasas verrugas diminutas en los bordes de algunas regiones. En el centro de cada área triangular se presenta una verruga.

Distribución y ecología

La especie fue descrita recientemente para Tristan da Cunha, donde se estableció que la distribución de la misma era endémica.

Sin embargo, en el centro de México se colectó en el Distrito Federal (3er Dínamo, Magdalena Contreras) y en Morelos (Lagunas de Zempoala, Huitzilac), en

zonas con vegetación de bosque de coníferas, cerca de riachuelos u otros cuerpos de agua, a una altitud de aproximadamente 2800 m.s.n.m. Se encontró asociado a *Nothoceros aenigmaticus* y *Phaeoceros carolinianus*.

Afinidades y diferenciación

Solo existen dos especies de *Anthoceros* con verrugas centrales en las caras triangulares de la superficie proximal de las esporas: *Anthoceros tristanianus* y *Anthoceros tuberculatus* Lehm. & Lindenb. *A. tuberculatus* es dioico y tiene tubérculos marginales en los talos, el cloroplasto tiene un pirenoide central asociado y las esporas son más pequeñas (33-35 μm de diámetro) comparadas con las de *A. tristanianus* (54-57 μm), además, la ornamentación de las esporas de *A. tuberculatus* presenta crestas irregulares sinuosas o lamelas y la de *A. tristanianus* es espínosa en la superficie distal.

Ejemplares examinados– MÉXICO. Distrito Federal: Magdalena Contreras, 3er Dínamo, sobre una pared a la orilla de la carretera, 19° 16' 48.7" N, 99° 16' 40.6" O, Ariadna Ibarra-Morales #3 (FCME). **Morelos:** Huitzilac, Lagunas de Zempoala, a lo largo de un riachuelo, 19° 02' 42" N, 99° 19' 03" O, Ariadna Ibarra-Morales #4 (FCME).

Esta especie ha sido recientemente descrita para un grupo de islas volcánicas (Tristan da Cunha) como endémica. Estas islas están localizadas al sur en el Océano Atlántico, entre el sur de África y Sudamérica, y son considerados como los archipiélagos menos poblados del mundo.

El nuevo reporte para México expande considerablemente la distribución conocida de la especie por miles de kilómetros, y aunque existen diferencias entre las poblaciones utilizadas en la descripción original y las recolectas mexicanas, se ha establecido que los caracteres morfológicos que comparten son suficientes para colocar a las poblaciones mexicanas dentro de *A. tristanianus*.

La principal diferencia con los ejemplares de Tristan da Cunha es la longitud de la cápsula del esporofito, que llega a medir hasta 32 mm en las poblaciones mexicanas, pero en la descripción original los autores señalan que las cápsulas miden hasta 12 mm, generalmente menos, y aún resaltan dentro de los caracteres que definen a la especie los esporofitos cortos

Las poblaciones muestreadas varían en la dimensión del talo gametofítico. La población de Los Dínamos es más pequeña, de 8.2-13 mm de largo y e 4-8.8 mm de ancho; mientras que la población de las Lagunas de Zempoala es un poco más grande, de 10.5-20.3 mm de largo y de 9.1-16.2 mm de ancho.

Tabla 5. Lista de caracteres distintivos de dos especies mexicanas de *Anthoceros*.

Especies de <i>Anthoceros</i>	Tamaño de las plantas	Pirenoide	Colonias Nostoc	Lamelas dorsales	Condición sexual	Largo del esporofito	Esporas
<i>A. lamellatus</i>	Hasta 15.5 x 20.7 mm	Presente	Embebidas en el talo, sin sobresalir	Muy abundantes	Monoico	40 - 50 mm	Negras, cara proximal lisa. 33-39 μm
<i>A. tristanianus</i>	Hasta 16.2 x 20.3 mm	Ausente	Embebidas en el talo, sobresalen ventralmente	Escasas	Monoico	6 - 32.3 mm	Negras, cara proximal con verruga central en áreas triangulares. 54-57 μm

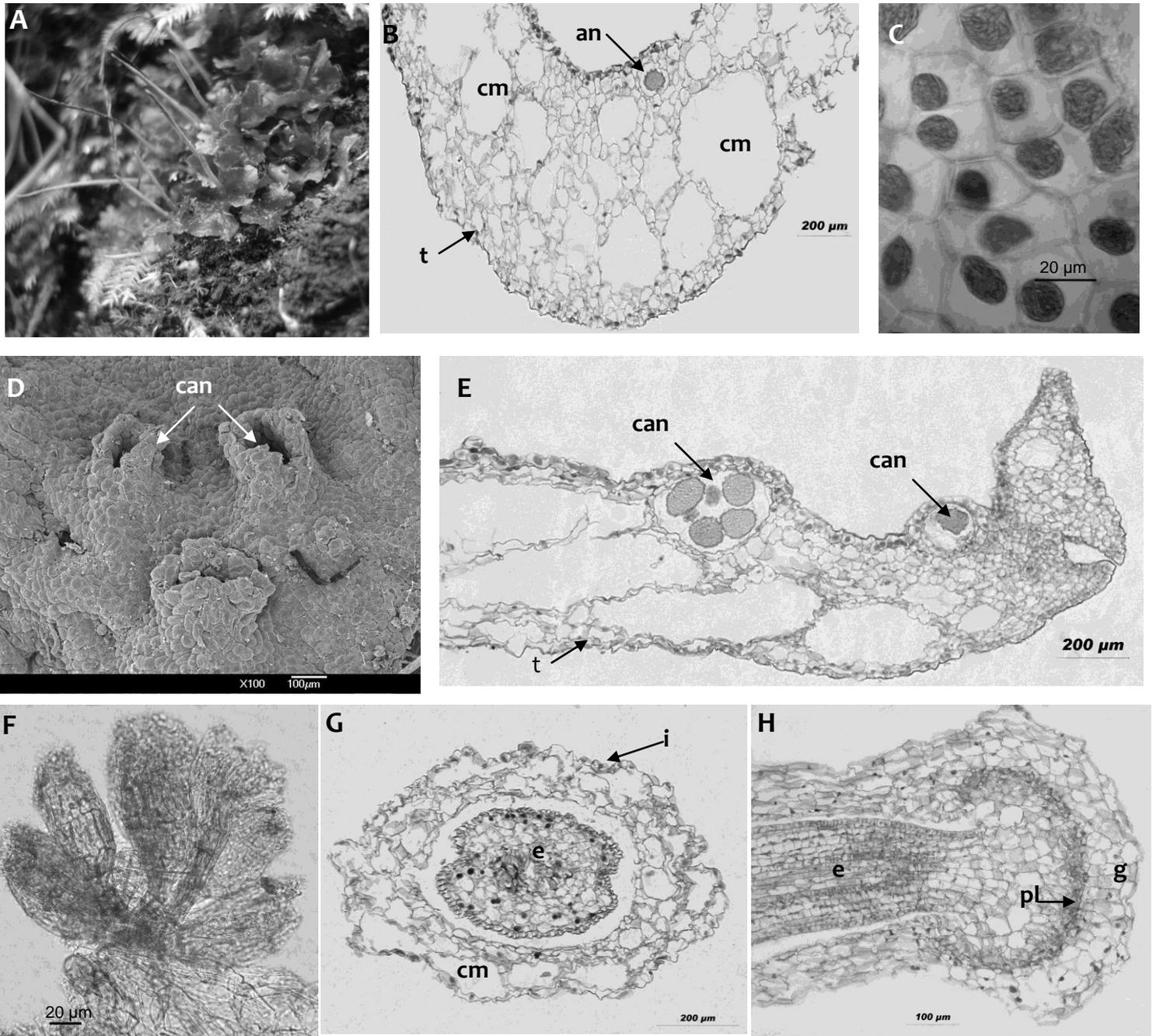


Fig. 11. Gametofito y pie del esporofito de *Anthoceros tristanianus*. **A.** Hábito en Lagunas de Zempoala, Morelos. **B.** Corte transversal de talo gametofítico (t) con cavidades mucilaginosas (cm) y un anteridio inmaduro (an). **C.** Células epidérmicas dorsales con un cloroplasto por célula sin pirenoide asociado. **D.** Cámaras anteridiales (can) abiertas sobre la superficie dorsal del gametofito. **E.** Corte transversal de talo gametofítico (t) con dos cámaras anteridiales (can). **F.** Anteridios. **G.** Involucro (i) con cavidades mucilaginosas (cm), rodeando al esporofito basal (e). **H.** Pie del esporofito (e), con una placenta muy angosta (pl) en contacto con el gametofito (g).

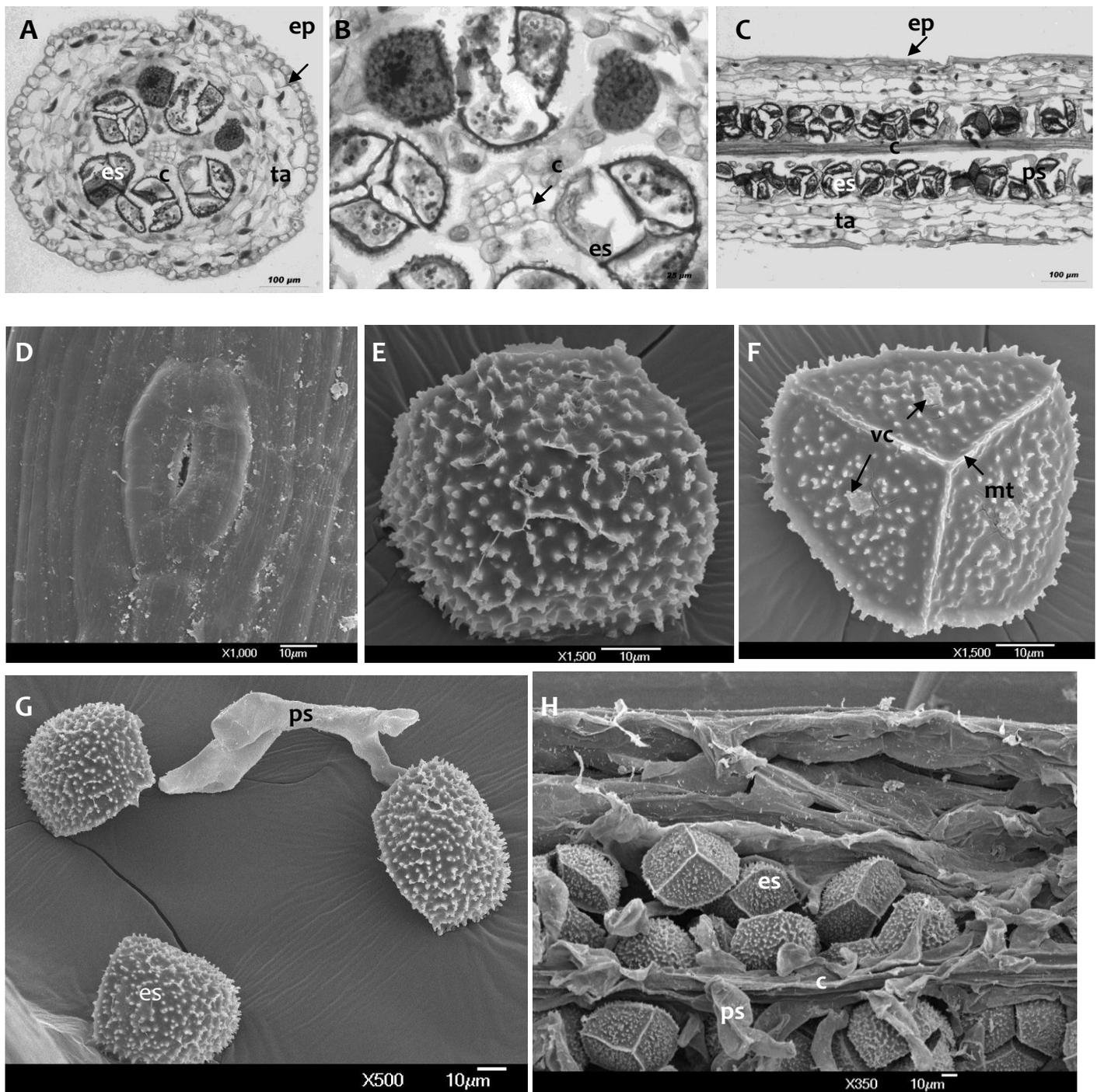


Fig. 12. Esporofito de *Anthoceros tristanianus*. **A.** Corte transversal con una capa de epidermis (ep), tejido asimilativo (ta), esporas (es) en tétrada y una columela (c) central. **B.** Corte transversal con tétradas de esporas (es) rodeando a la columela (c) de 16 células. **C.** Corte longitudinal de cápsula con epidermis (ep), tejido asimilativo (ta), esporas (es), pseudoeláteres (ps) y la columela (c) central. **D.** Estoma solitario en la epidermis de la cápsula. **E-F.** Esporas. **E.** Cara distal espinosa. **F.** Cara proximal con marca trilete (mt) nítida y verrugas centrales (vc) en las áreas triangulares. **G.** Tres esporas (es) mostrando la cara distal y un pseudoeláter (ps). **H.** Esporas (es), pseudoeláteres (ps) y columela (c) dentro de la cápsula.

Nothoceros (Schuster) Hasegawa. Phytologia 63(3): 200. 1988. Tipo: *Megaceros endiviaefolius* (Mont.) Stephani. Tomado de Villarreal et al. (2010b).

Gametofito sin **cavidades esquizogénicas**, en una roseta o con una conspicua línea media y alas imperforadas. 1-2 (-8) **cloroplastos** por célula. **Pirenoide** ausente, presente o con un área libre de almidón. 1 (-2) **anteridio** por cámara. Pared del anteridio con arreglo irregular. **Poros ventrales** presentes y cámaras con potencial de albergar **colonias Nostoc**.

Esporofito con meristemo intercalar persistente. **Columela** presente. **Estomas** ausentes en la epidermis del esporofito. **Pseudoeláteres** largos con engrosamientos helicoidales. **Esporas** incoloras a amarillo pálido, pareciendo verdes debido a los cloroplastos; ornamentación verrugosa a tuberculada similar a la mayoría de las especies de *Megaceros*.

En la actualidad el género contiene 7 especies. Se distribuye en América Austral, EUA y Nueva Zelanda.

Nothoceros aenigmaticus (R. M. Schust.) J. C. Villarreal & McFarland, The Bryologist 113(1): 109. 2010. Figura 13. Tipo: Carolina del Norte: Joyce Kilmer Forest, Joyce Kilmer-Slickrock Wilderness, Graham Co (RMS 87-1451).

Basónimo – *Megaceros aenigmaticus* R. M. Schust., Hepat. Antoc. N. Amer. 6:830.1992.

Talo gametofítico verde oscuro, márgenes irregulares, sin estriaciones ni lamelas dorsales, coriáceo, de hasta 45 mm de largo y 19 mm de ancho, gran cantidad de ramificaciones dicotómicas, **colonias Nostoc** sobresalen ventralmente. Sin **cavidades esquizogénicas**, con hasta 4 células de grosor, células mucilaginosas presentes en el borde del talo. **Poros ventrales** presentes y muy abundantes, formados por dos células que rodean un orificio central. **Rizoides** con numerosas ramificaciones en el ápice. No se observó la presencia de **tubérculos**, **esporofitos**, **arquegonios** ni **cámaras anteridiales**.

Distribución

Schuster (1992) la reporta para Carolina del Norte, EUA.

En el centro de México se colectó en el estado de Morelos, en una sola localidad (Lagunas de Zempoala), con vegetación de bosque de coníferas y a lo largo de un riachuelo, a altitudes de aproximadamente 2800 m.s.n.m. Se encontró asociada a *Anthoceros tristanianus* y *P. carolinianus*.

Afinidades y diferenciación

Los fenotipos con márgenes lisos o casi lisos pueden ser confundidos con plantas estériles de *Phaeoceros laevis* o *P. carolinianus*, que pueden llegar a ocupar nichos semejantes. Difieren de éstas y del resto de los miembros de

Anthocerotophyta en la región en que poseen múltiples cloroplastos por célula. Una de sus características contrastantes es, además, que es unisexual.

Ejemplares examinados – MÉXICO. Morelos: Huitzilac, Lagunas de Zempoala, sobre una pared a la orilla de un riachuelo, 19° 02' 42" N, 99° 19' 03" O, Ariadna Ibarra-Morales #5 (FCME).

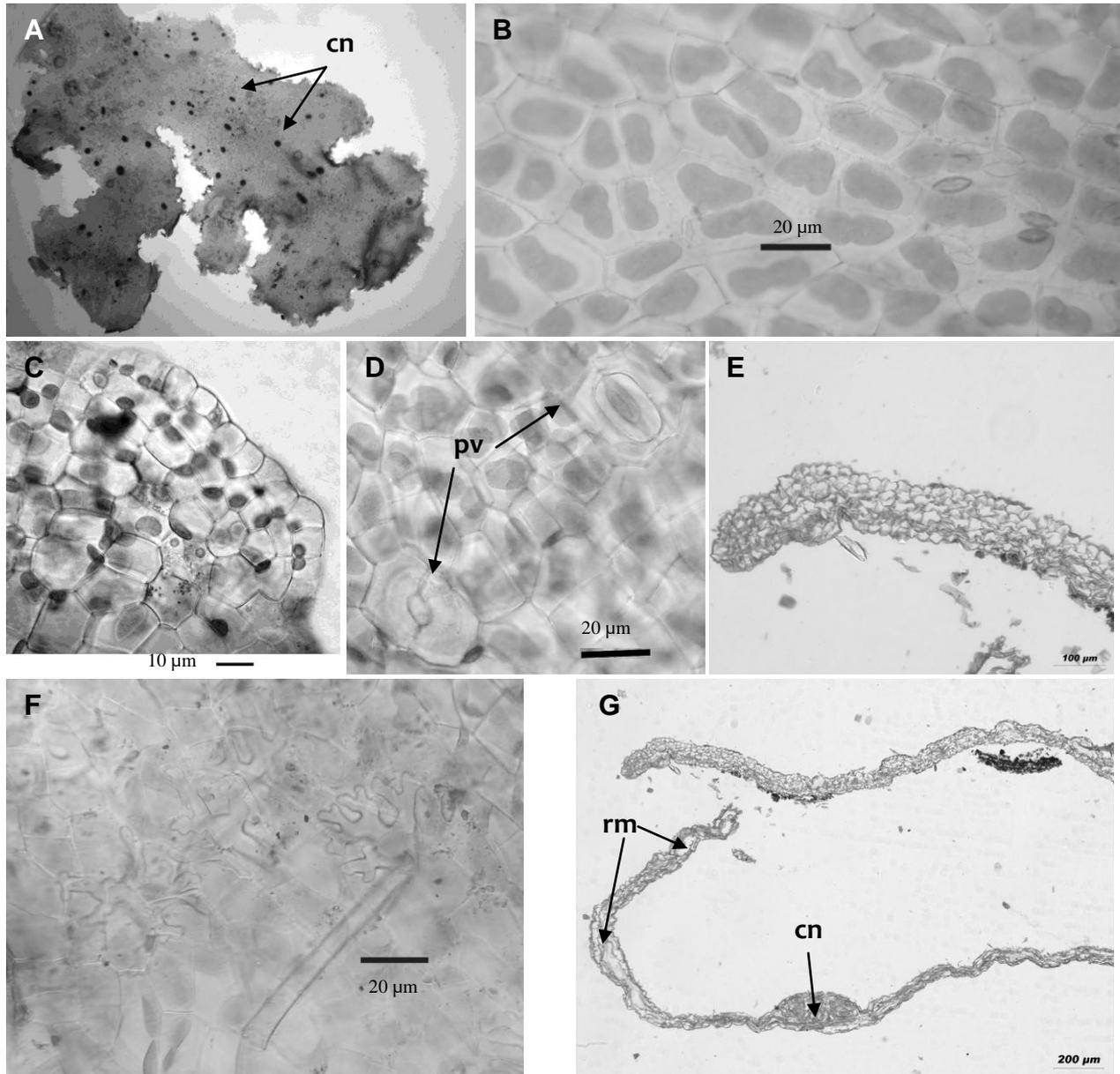


Fig. 13. *Nothoceros aenigmaticus*. **A.** Talo estéril con bordes crenados y numerosas colonias *Nostoc* (cn). **B.** Epidermis dorsal del talo gametofítico con dos cloroplastos por célula. **C.** Margen del talo gametofítico en vista dorsal. **D.** Dos poros ventrales (pv) en la epidermis ventral del talo gametofítico. **E.** Corte transversal del margen del talo gametofítico. **F.** Rizoides ramificados en vista dorsal. **G.** Corte transversal de talo con colonia *Nostoc* (cn) y regiones con células mucilaginosas (rm) en el borde del talo.

La colocación de esta especie dentro del género *Nothoceros* está basada en las más recientes filogenias moleculares; sin embargo, la especie no cumple con todas las características originales que definen el género, como es la presencia de

una línea media y alas imperforadas, sino más bien, corresponde morfológicamente con las características que definen el género *Megaceros*, en el que fue originalmente descrita (Schuster, 1992); ya que posee un talo aplanado con bordes dentados; además, la pared de la cápsula posee un grosor de 5-6 capas (en *Nothoceros* por lo general posee 16 capas) y una columela de 16 células (en *Nothoceros* ésta es masiva).

Esta especie fue descrita por Schuster (1992) a partir de una población femenina que solo poseía arquegonios, las diferentes recolectas que examinó carecían de esporofitos y no pudo encontrar plantas masculinas ni anteridios o cámaras anteridiales vacías en los ejemplares, por lo que la describió como dioica. Actualmente, se conocen plantas femeninas con esporofitos; así como plantas masculinas en Sudamérica, separadas geográficamente de las primeras (Renzaglia & McFarland, 1999), por lo que se han descrito algunos aspectos de la anatomía y la morfología del esporofito. Sin embargo, las poblaciones recolectadas durante la realización del presente trabajo carecían de arquegonios, esporofitos y anteridios, por lo que el sexo al que pertenecían no pudo determinarse.

Notothylas Sull. ex A. Gray. Amer. J. Sci. Arts 51: 74. 1846. Tipo: *N. orbicularis* (Schweinitz) Sull. (= *Targionia orbicularis* Schweinitz).

Gametofito sin grandes **cavidades esquizogénicas**. Todas las especies descritas hasta el momento son monoicas. 1 (-3) **cloroplastos** por célula (Sólo se observó un cloroplasto por célula en las poblaciones del centro de México). **Pirenoide** presente o ausente. De dos a seis **anteridios** por cámara. Pared de los anteridios arreglada irregularmente (no en cuatro filas).

Esporofitos cortos, 1-4 mm de longitud, cilíndricos-fusiformes, indehiscentes o con dehiscencia imperfecta o irregular a lo largo de una a dos líneas. La epidermis del esporofito consiste de una capa irregular de células oblongas cuyas paredes externas y radiales están por lo general muy engrosadas y presentan una coloración amarilla a café; **estomas** ausentes. En los derivados del arqueporio, se forman filas alternas de células madre de la espóra con filas de células madre de pseudoeláteres. **Tejido esporógeno** masivo (2-5 capas). **Columela** reducida, vestigial o prácticamente ausente. **Pseudoeláteres** ausentes a cortos a sub-cuadrados con engrosamientos, por lo general conformados por una sola célula. **Esporas** de color amarillo traslúcido, pardo, hasta negro; con un cíngulo ecuatorial.

Se han descrito 21 especies de este género; su distribución es principalmente tropical a templada y la mayoría de las especies se encuentran en el subcontinente India.

***Notothylias orbicularis* (Schwein.) Sull. Amer. J. Sci. Arts 1: 75. 1846. Fig. 14.** Holotipo: EUA; Carolina del Norte, condado de Forsyth, Salem. Schweinitz L.D. von. S. n. Philadelphia Herbarium (PH 3638) (designado por Proskauer).

Basónimo – *Targionia orbicularis*. Schweinitz
Sinónimos: *Notothylias fertilis* Milde.

Plantas monoicas. **Talo gametofítico** verde oscuro, con márgenes crenados, sin estriaciones ni lamelas dorsales, de apariencia robusta, de 2.5-8.7 mm de ancho y de 3.5-9.8 mm de longitud. Un solo **cloroplasto** por célula con **pirenoide** central asociado. **Colonias Nostoc** sobresalen ventralmente. Escasas y diminutas **cavidades mucilaginosas** en sección transversal, de hasta 39 x 100 µm; una sola capa de cavidades esquizogénicas; regiones sólidas del talo muy abundantes, de 5 a 7 células de grosor. No se observaron **poros ventrales**. **Rizoides** sin ramificaciones. No se observó la presencia de **tubérculos**. Solo se encontraron **cámaras anteridiales** vacías, dispersas irregularmente en el gametofito, de 0.1-0.27 mm de diámetro, el número de **anteridios** por cámara así como el arreglo de la pared de los mismos no pudo determinarse. Tampoco se observaron **arquegonios** en los ejemplares recolectados. **Involucro** adpreso al gametofito, cilíndrico curvado, con abundantes lamelas, de 0.9-2.4 mm de longitud; sin constricciones apicales. En sección transversal, de 1 a 5 células de grosor. No se observaron cavidades esquizogénicas y/o mucilaginosas en el involucro.

Pie del esporofito reducido, con placenta densa muy abundante, células haustoriales invaden gran cantidad del tejido gametofítico. Hasta 13 esporofitos por gametofito **Cápsula del esporofito** adpresa al gametofito, de 0.9-2.4 mm de longitud. Dehiscencia por una sola línea longitudinal o indehiscentes, cubierta totalmente por el involucro. **Epidermis** de la cápsula sin **estomas**, con células rectangulares verdes o amarillentas, de paredes excesivamente engrosadas, encontrándose las más engrosadas en la parte apical del esporofito y en la región basal del mismo las de menor engrosamiento (en algunos casos sin engrosamiento en la región basal). Dos líneas longitudinales de dehiscencia formadas por células de coloración rojiza muy intensa, y con los mismos engrosamientos que sus similares verdes. En sección transversal, **tejido asimilativo** de 1 a 3 capas de células de paredes delgadas. **Columela** central evidente en la base del esporofito, con 16 células de grosor, escasa o ausente en regiones intermedias y apicales del esporofito. **Tejido esporógeno** masivo, entre dos y tres capas de tétradas en sección transversal. **Pseudoeláteres** isodiamétricos e incoloros, o con apariencia verdosa por la presencia del cloroplasto, conformados de una sola célula; en corte transversal aparecen en filas rodeando las tétradas de las esporas, y en corte longitudinal se disponen en trabéculas en la región basal del esporofito, donde van en filas desde las columela hasta el tejido asimilativo. Cuando la columela desaparece, a un tercio de la base del esporofito, las trabéculas de pseudoeláteres se vuelven difusas pero conservan cierto arreglo en filas hasta casi desaparecer en la región apical. **Esporas** amarillas pálido, de 32-36 µm de diámetro; caras distal y proximal lisas.

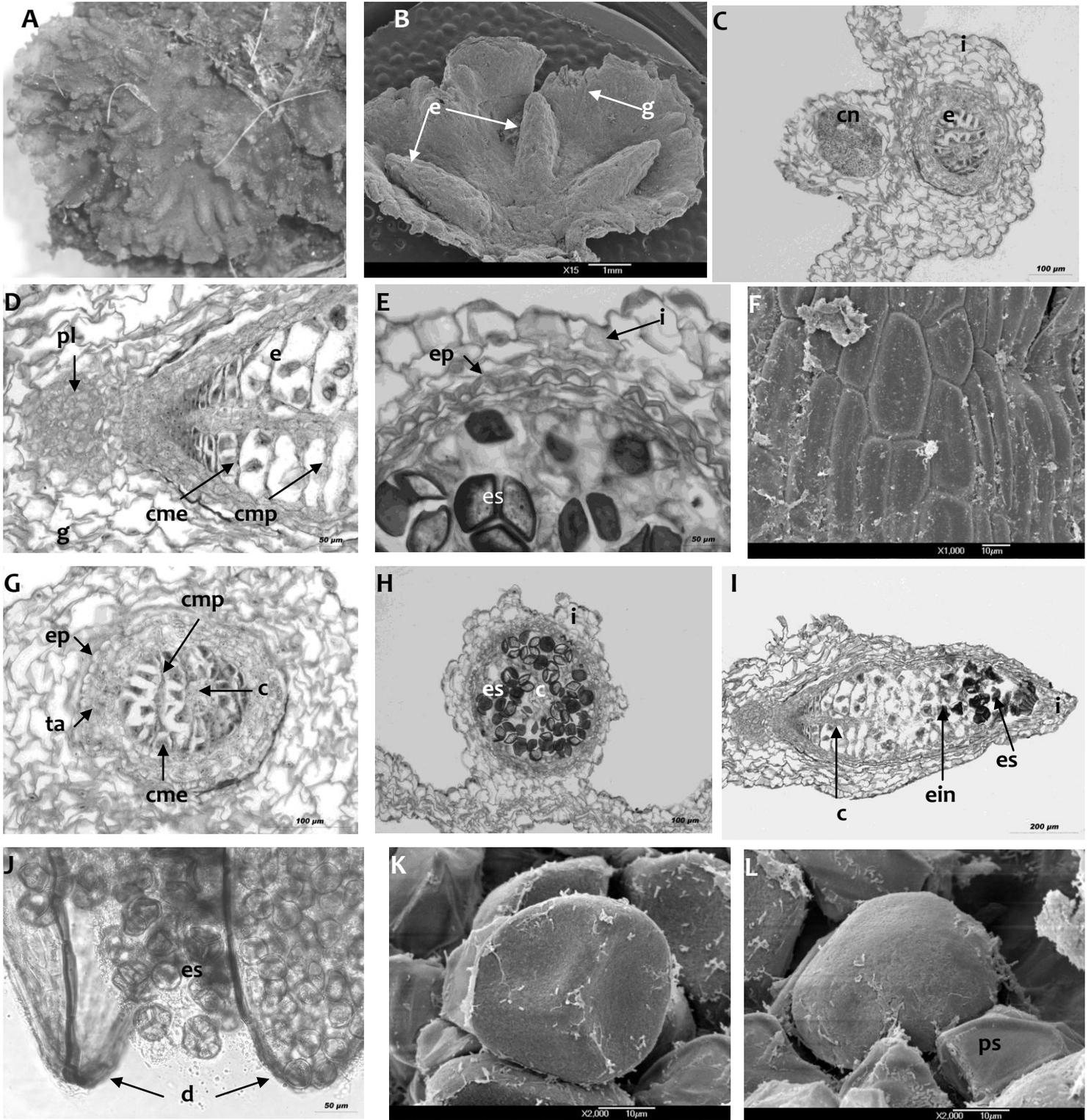


Fig. 14. *Notothylas orbicularis*. **A.** Hábito en Ciudad Universitaria, DF. **B.** Planta con gametofito taloso (g) y esporofitos (e) adpresos al talo. **C.** Corte transversal de talo gametofito en la región media con una colonia *Nostoc* (cn) en la región ventral y un esporofito basal (e) en la región dorsal, cubierto por un involucre (i). **D.** Pie del esporofito reducido pero con región abundante de placenta (pl) rodeada por gametofito (g), en la región basal del esporofito (e) se aprecian las células madre de las esporas (cme) y las células madre de los pseudoeláteres (cmp) dispuestas en trabéculas. **E.** Corte transversal del esporofito, rodeado por el involucre (i), la epidermis (ep) de paredes engrosadas y tétradas de esporas (es). **F.** Epidermis del esporofito con paredes muy engrosadas, sin estomas. **G.** Corte transversal de una región basal del esporofito con epidermis (ep), tejido asimilativo (ta), células madre de las esporas (cme), células madre de los pseudoeláteres (cmp) y una columela (c) central. **H.** Corte transversal de esporofito en una región media con esporas (es), pseudoeláteres (ps) y una columela (c) reducida, rodeados por un involucre (i). **I.** Corte longitudinal de esporofito con columela (c), esporas inmaduras (ein), esporas maduras (es) e involucre (i). **J.** Región apical del esporofito con dos líneas de dehiscencia (d) y esporas (es). **K-L.** Esporas. **K.** Cara proximal lisa con marca trilete. **L.** Cara distal lisa, a su lado un pseudoeláter (ps).

Distribución

De amplia distribución. En Europa es reportado por Müller en Alemania, Checoslovaquia y Austria. Aparentemente ausente en las Islas Británicas, Escandinavia, Francia y la Península Ibérica. También en África tropical y Japón. En Norteamérica solo se encuentra en los estados del este y el sur de Canadá.

En el centro de México se colectó únicamente en el Distrito Federal (4to Dínamo y Ciudad Universitaria), en zonas muy perturbadas con vegetación de bosque de *Abies* y en jardines urbanos de matorral xerófilo, por arriba de los 2000 m.s.n.m. Se encontró siempre asociado a *Phaeoceros laevis*.

Afinidades y diferenciación

La otra especie del género reportada para la región, *N. breutellii*, posee esporas negras, mientras que las de *N. orbicularis* son amarillas. Una especie muy similar, *N. javanica*, ha sido reportada recientemente en Panamá; vegetativamente ambas especies pueden ser muy similares por lo que es necesario observar los caracteres esporofíticos para separarlas, *N. javanica* carece de líneas de dehiscencia diferenciadas y de pseudoeláteres, los cuales están presentes en *N. orbicularis*.

Ejemplares examinados– MÉXICO. Distrito Federal: Magdalena Contreras, 4to Dínamo, a orilla de la vereda, 19° 16' 01.5" N, 99° 17' 46" O, Ariadna Ibarra-Morales #6 (FCME). Coyoacán, Ciudad Universitaria, en un jardín junto al Centro de Ciencias de la Atmósfera, 19° 19' 33.7" N, 99° 10' 35.4" O, Ariadna Ibarra Morales #7 (FCME).

Los esporofitos no se encontraron dehiscentes en ningún momento en la población de Ciudad Universitaria, que desapareció una vez terminó la época de lluvias (a mediados de noviembre), mientras que los recolectados en Los Dínamos se abrían en la parte media a través de una sola línea longitudinal.

***Phaeoceros* Proskauer. Bull. Torrey Bot. Club. 78: 347. 1951.** Tipo: *Phaeoceros* (*Anthoceros*) *laevis* (L.)

Gametofito sin grandes **cavidades esquizogénicas**, pueden existir pequeños espacios intercelulares entre los ángulos de las células internas del talo, pero nunca se encuentran llenos de mucílago. 1 (-2) **cloroplastos** por célula (Sólo se observó un cloroplasto en las poblaciones del centro de México). **Pirenoide** presente o ausente. De (1-) 2-6 (-8) **anteridios** por cámara. Pared del anteridio compuesta de muchas células, sin estar claramente arregladas en cuatro filas; ésta puede asemejarse a la que presenta el género *Anthoceros* en etapas tempranas del desarrollo, pero las divisiones posteriores en la pared presentan mucho menor regularidad y son mucho más abundantes que en *Anthoceros*. **Poros ventrales** presentes y cámaras con potencial de albergar **colonias Nostoc**. **Tubérculos** marginales o ventrales cortos presentes o ausentes. Las células de la **placenta** tienden a volverse haustorios y penetran más profundamente entre las células del gametofito que en *Anthoceros*.

Esporofito con meristemo intercalar persistente. **Columela** presente. Epidermis del esporofito con **estomas**. La dehiscencia, por lo general, se da a través de dos líneas longitudinales; pero puede presentarse una sola línea longitudinal o en algunos casos, no presentar dehiscencia. **Pseudoeláteres** cortos a largos, de paredes delgadas, sin engrosamientos regulares en espiral. **Esporas** amarillo translúcido a café claro cuando están completamente maduras, presentan un cíngulo ecuatorial; ornamentación de las mismas espinosa a verrugosa.

Se han descrito 41 especies de éste género en el mundo, su distribución es cosmopolita, principalmente tropical.

***Phaeoceros carolinianus* (Michx.) Prosk. Bull. Torrey Bot. Club. 78: 347. 1951. Figs. 15 y 16.** Holótipo: EUA, Carolina inferiori, herb. Camus, herb. Richard (PC).

Basónimo – *Anthoceros carolinianus* Michx., Flora Bor.-Amer. 2: 280.1803.

Sinónimos: *Anthoceros laciniatus* Schwein, *Anthoceros donnellii* Aust., *Anthoceros planus* Steph., *Aspiromitus allionii* Steph., *Anthoceros kuntzeanus* Steph., *Anthoceros cubanus* Steph., *Anthoceros arsenii* Steph., *Anthoceros parvus* Steph., *Anthoceros kuhlmannii* Herz.

Plantas monoicas, **talo gametofítico** verde oscuro, formas muy variables desde laminares planas hasta crenadas o muy lobuladas, sin estriaciones ni lamelas dorsales, apariencia robusta, de 4.5 -24 mm de largo y de 3-15 mm de ancho. Un **cloroplasto** por célula con un **pirenoide** central asociado. **Colonias Nostoc** sobresalen ventralmente (salvo en la población de Lontla, donde sobresalen ventral y dorsalmente). Sin **cavidades esquizogénicas**, con hasta 13 células de grosor en sección transversal. No se observaron **poros ventrales** en ninguna de las poblaciones examinadas. **Rizoides** sin ramificaciones. **Tubérculos** presentes en la población de La Virgen (Tlanchinol, Hidalgo), ventrales y péndulos. **Cámaras anteridiales** dispersas irregularmente en el gametofito, de 0.08 – 0.82 mm de diámetro; 1-4 (- 8) **anteridios** amarillo-anaranjados por cámara anteridial. Se observó un **arquegonio** maduro con canal mucilaginoso formado en los ejemplares examinados. **Involucro** cilíndrico y erecto, sin lamelas, de 0.75 a 7 mm de longitud, con una constricción en el ápice que puede abarcar desde una tercera parte hasta la mitad de la totalidad del mismo. En sección transvesal, de 5 a 6 capas de células de grosor, no se observaron cavidades ni células mucilaginosas dentro de éste.

Pie del esporofito con placenta densa abundante, gran cantidad de células haustoriales penetran el tejido gametofítico, no se observó región de células como en empalizada. Hasta 6 esporofitos por gametofito. **Cápsula del esporofito** erecta, de 1.9 - 32 mm de longitud, dos líneas longitudinales de dehiscencia, **estomas** solitarios abundantes en la epidermis. **Epidermis** de la cápsula formada por 1-2 capas de células alargadas y rectangulares en forma, con paredes engrosadas. En corte transversal, **tejido asimilativo** de tres a cuatro capas de células de paredes delgadas. **Columela** parda y rígida, de 16 células en corte transversal. Una sola capa de **tejido esporógeno**. **Pseudoeláteres** maduros pardos, de hasta 90 µm de largo, compuestos desde una hasta seis células y de formas muy variables; rodean a las

esporas a lo largo de la cápsula. **Esporas** amarillas, de 37 -45 µm de diámetro; cara distal con espinas que van de 1-2 µm de longitud, y el relieve más bajo es liso. Cara proximal con verrugas centrales en los triángulos del área proximal, ornamentación baja; marca trilete nítida pero angosta, rodeada por verrugas diminutas en los bordes, aristas definidas que alcanzan los bordes.

Distibución

Según Schuster (1992), esta especie es conocida de muchas regiones templadas del mundo, desde Islandia, Norteamérica de este a oeste, México, las Antillas, hacia el sur hasta Perú, Chile, Brasil, pero aparentemente no en Argentina; también se distribuye en Europa (desde Suecia y Dinamarca hasta España, Rumania, el Cáucaso), hasta Asia (el norte de la India, Assam, China, Corea y Japón), las Filipinas, Java, Sumatra, Fiji, Australia, Nueva Zelanda y Hawaii. También en África (Camerún, Tanganyika, Congo, Sudáfrica y muchas otras regiones) y Madagascar. En Norteamérica, es una especie muy abundante.

En el centro de México se colectó en el Distrito Federal (3er Dínamo) y en Hidalgo (Tenango de Doria, San Miguel Regla, Lontla, La Virgen, Zacualtipán y El Chico), es la especie más abundante del género, Schuster (1992) la describe como cosmopolita. Se colectó en zonas con vegetación de bosque de *Abies*, bosque de pino-encino, bosque de *Quercus* y zonas perturbadas y ruderales, en altitudes superiores a 2000 m.s.n.m. Se encontró asociado a *Anthoceros tristanianus*, *Anthoceros lamellatus* y *Phaeoceros tenuis*.

Afinidades y diferenciación

Puede llegar a confundirse con plantas de *P. laevis* o *P. tenuis*, sin embargo, la condición sexual monoica la diferencia de la primera y la ornamentación de las esporas la separa claramente de la segunda. Además, por lo general las plantas de *P. carolinianus* suelen ser de mayores dimensiones que las de *P. laevis* o *P. tenuis*.

Ejemplares examinados– MÉXICO. Distrito Federal: Magdalena Contreras, 3er Dínamo, sobre una pared a la orilla de la carretera, 19° 16' 48.7" N, 99° 16' 40.6", Ariadna Ibarra-Morales # 8 (FCME). **Hidalgo:** Tenango de Doria, 20° 20' 40" N, 98° 13' 41" O, Ariadna Ibarra Morales # 14 (FCME). San Miguel Regla, 20° 12' 42" N, 98° 33' 20" O, Ariadna Ibarra Morales # 15 (FCME). Lontla, 21° 04' 35" N, 98° 37' 21" O, Ariadna Ibarra Morales # 16 (FCME). Tlanchinol, La Virgen, sobre una pared a la orilla de la carretera, 21° 02' 3.9" N, 98° 37' 57.5" O, Ariadna Ibarra Morales #9 (FCME). Zacualtipán, sobre una pared a la orilla de la carretera, 20° 31' 02" N, 98° 37' 36" O, Ariadna Ibarra Morales #10 (FCME). Parque Nacional El Chico, 20° 12' 57.6 " N, 98° 44' 9.6" O, Ariadna Ibarra Morales #11 (FCME).

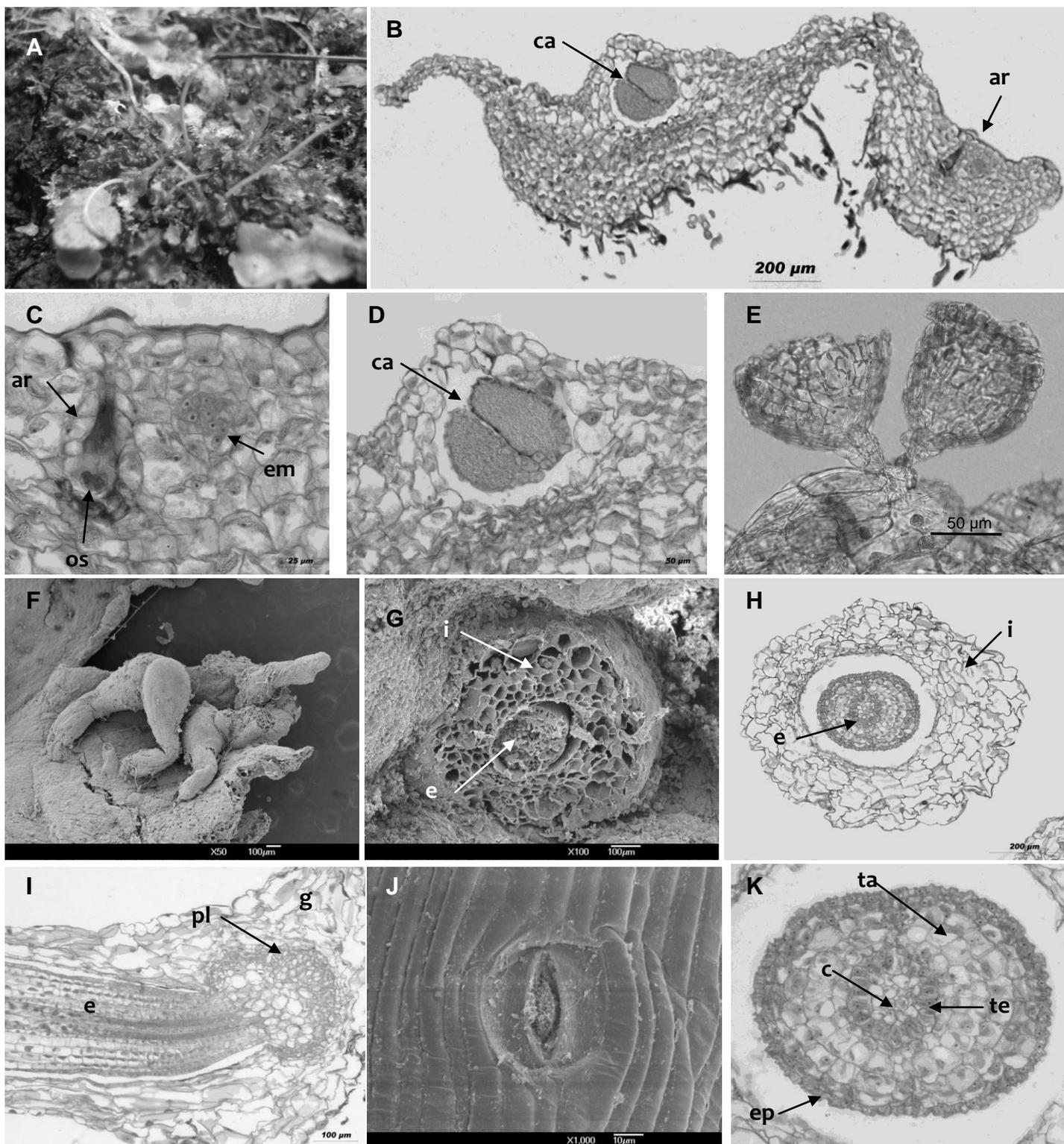


Fig. 15. *Phaeoceros carolinianus*. **A.** Hábito en La Virgen (Tlanchinol, Hidalgo). **B.** Corte transversal de talo gametofítico con una cámara anterodial inmadura (ca) y un arqueonio (ar). **C.** Corte transversal de talo gametofito con arqueonio maduro (ar), compuesto de un canal mucilaginoso y la oosfera (os) en el fondo, a su lado un embrión (em) temprano. **D.** Cámara anterodial inmadura (ca) con dos anteridios. **E.** Dos anteridios de pared irregular. **F.** Tubérculos ventrales péndulos. **G.** Involucro (i) rodeando al esporofito (e) en la región basal de la cápsula. **H.** Corte transversal de involucro (i) que rodea al esporofito (e). **I.** Corte longitudinal del pie del esporofito (e) con una placenta masiva (pl) que penetra el gametofito (g). **J.** Estoma solitario en la epidermis de la cápsula. **K.** Corte transversal de esporofito con epidermis (ep), tejido asimilativo (ta), tejido esporógeno (te) y columela (c).

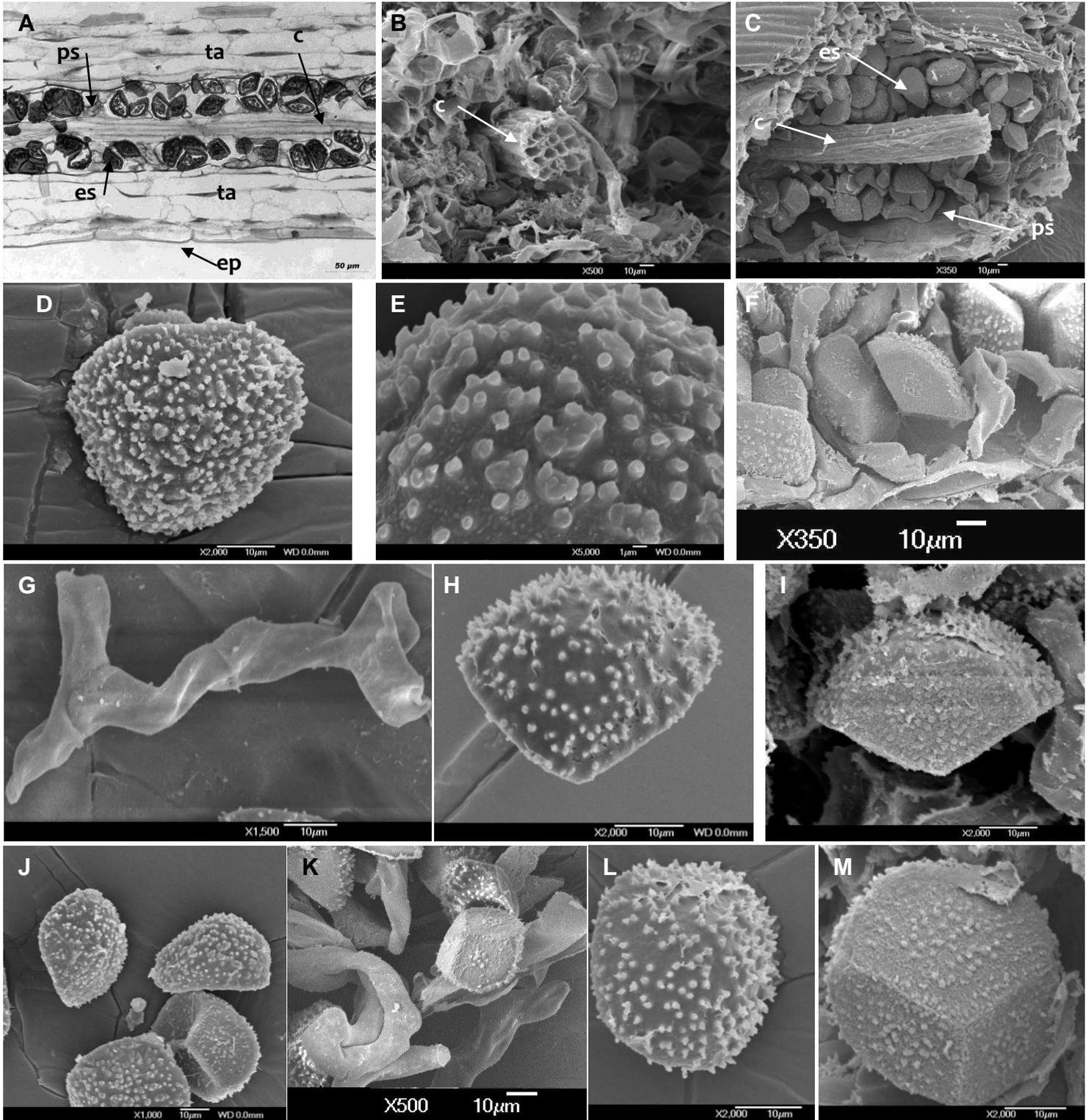


Fig. 16. *Phaeoceros carolinianus*. **A.** Corte longitudinal del esporofito con epidermis (ep), tejido asimilativo (ta), esporas (es), pseudoeláteres (ps) y columela (c). **B.** Columela (c) de 16 células. **C.** Columela (c) rodeada por esporas (es) y pseudoeláteres (ps) dentro de la cápsula. **D-M.** Esporas y pseudoeláteres. **D.** Cara distal espinosa (población de San Miguel Regla, Hidalgo). **E.** Espinas solitarias o bifidas en la cara distal. **F.** Esporas (es) y pseudoeláteres (población de Zacualtipan, Hidalgo). **G.** Pseudoeláter de 3 células (población de La Virgen, Molango). **H.** Cara distal Espinosa (población de Lontla, Hidalgo). **I.** Área triangular con verrugas circulares centrales (población de Tenango de Doria). **J.** Esporas (población de San Miguel Regla) **K.** Esporas y pseudoeláteres (población de Lontla, Hidalgo) **L.** Cara distal espinosa (población de La Virgen, Molango). **M.** Cara distal con verrugas circulares centrales en las áreas triangulares (población de Tenango de Doria)

***Phaeoceros laevis* (L.) Prosk. Figs. 17 y 18.** Tipo: Un ejemplar en el Linnean herbarium (No.1272.2) es considerado por Proskauer como el ejemplar tipo (Proskauer, 1948); no describe la localidad, aunque se presume Europea de origen (Schuster, 1992)

Basónimo – *Anthoceros laevis* Linnaeus.

Plantas dioicas. **Talo gametofítico** verde claro, cóncavo y con frecuentes ramificaciones dicotómicas, sin lamelas ni estriaciones dorsales, apariencia robusta; talo femenino de (3-) 5-6.5 (-8) mm de largo y (1.5-) 1.9-6 mm de ancho; talo masculino de (2-) 4.5-7.5 (-10) mm de largo y 2-4.5 (-7) mm de ancho. Un **cloroplasto** por célula con **pirenoide** asociado. **Colonias Nostoc** sobresalen ventralmente. Numerosas **cavidades esquizogénicas**, principalmente sobre los lóbulos laterales; una sola capa de cavidades en sección transversal; regiones sólidas principalmente en el centro, de 8-12 células en corte transversal. Se observaron escasos **poros ventrales**. **Rizoides** sin ramificaciones. **Tubérculos** marginales presentes, de 0.11 hasta 0.23 mm de longitud. **Cámaras anteridiales** de 0.2-0.7 mm de diámetro, con 1 a 2 (hasta 4) **anteridios** por cámara, de color amarillo-anaranjados. Maduran en secuencia, las filas de gametofito más viejo primero y las más jóvenes al final. No se observaron **arquegonios** en las plantas femeninas. **Involucro** cilíndrico y erecto, sin lamelas, de 1.5-3 (-3.5) mm de longitud, sin constricciones en la región apical. En corte transversal, hasta 10 células de grosor, sin cavidades mucilaginosas.

Pie del esporofito con una amplia placenta, las células del pie penetran como haustorios en el interior del talo del gametofito. Hasta 4 esporofitos por gametofito. **Cápsula del esporofito** erecta, de (7-) 9-16 mm de longitud; dos líneas longitudinales de dehiscencia, **estomas** solitarios presentes y abundantes sobre la epidermis. **Epidermis** de la cápsula formada por una sola capa de células rectangulares alargadas, de paredes no engrosadas. En corte transversal, **tejido asimilativo** de 3 a 5 capas de células. **Columela** hialina y rígida, 16 células en corte transversal. Una sola capa de **tejido esporógeno**. **Pseudoeláteres** maduros pardos, de paredes engrosadas, de 86-99 μm de longitud, conformados por 1-3 células; rodean a las esporas a lo largo de la cápsula. **Esporas** amarillo brillante, de 28-35 μm de diámetro. Cara distal con espinas de 2-3 μm de longitud, ornamentación baja reticulada. Cara proximal con verrugas de hasta 1.5 μm de diámetro, distribuidas homogéneamente en áreas triangulares; marca trilete angosta y rodeada por numerosas y diminutas verrugas de hasta 0.8 μm de diámetro, alcanzando las aristas; ornamentación baja reticulada.

Distribución y ecología

Proskauer (1948) estableció que esta especie estaba confinada a las regiones de Europa del Mediterráneo-Atlántico (España y Portugal) y del norte hasta el sur de Gran Bretaña; sin embargo, en el trabajo de Proskauer (1948) hay reportes cuestionables de Yunnan, posiblemente Perú y Chile. Por su parte, Schuster (1992) la reporta para Florida, EUA.

En el centro de México se colectó únicamente en do localidades del Distrito Federal (Ciudad Universitaria y 4to Dínamo), en zonas muy perturbadas con vegetación de bosque de pino-encino y en matorral xerófilo en el sur de la ciudad, en altitudes superiores a 2000 m.s.n.m. Se encontró siempre asociado a *Notothylias orbicularis*.

Afinidades y diferenciación

Puede llegar a confundirse con plantas de *P. carolinianus* o *P. tenuis*, sin embargo, la condición sexual dioica la diferencia de la primera y la ornamentación de las esporas la separa claramente de la segunda. Además, por lo general las plantas de *P. laevis* suelen ser de menores dimensiones que las de *P. carolinianus*.

Ejemplares examinados– MÉXICO. Distrito Federal: Magdalena Contreras, 4to Dínamo, a una orilla de la vereda, 19° 16' 01.5" N, 99° 17' 46" O, Ariadna Ibarra Morales #12 (FCME); Coyoacán, Ciudad Universitaria, en un jardín junto al Centro de Ciencias de la Atmósfera, 19° 19' 33.7" N, 99° 10' 35.4" O, Ariadna Ibarra Morales #13 (FCME).

La mayor parte de la población de Los Dínamos presenta tubérculos marginales que miden desde 0.11 hasta 0.23 mm de longitud, mientras que en la población de Ciudad Universitaria no se observó la presencia de los mismos.

Ambas poblaciones, a pesar de haber sido recolectadas en época de lluvias y dentro del mismo estado, presentaron diferencias considerables que van más allá de la presencia de tubérculos, mientras que los tamaños del talo en plantas femeninas y masculinas permanecieron constantes, el tamaño de las cámaras anteridiales y los anteridios maduros eran muy variables. Las cámaras anteridiales de la población de Ciudad Universitaria miden (0.2-) 0.4-0.7 mm de diámetro y sus anteridios, que se percibían a simple vista, miden 0.1 a 0.25 mm de diámetro, habiendo de 1 a 2 (rara vez hasta 4) anteridios por cámara anteridial; mientras que la población de Los Dínamos presentaba cámaras anteridiales y anteridios que eran difíciles de observar a simple vista, las primeras midieron 0.2-0.35 (-0.45) mm de diámetro y los últimos de 0.07-0.1 mm de diámetro.

***Phaeoceros tenuis* (Spruce) Hässel, Veröff. Geobot. Inst. Rübel Zürich 91:303. 1986. Figs. 19 y 20.** Holotipo: Paraguay, L'Assomption sur les beges des ruisseaux Balansa 3703, 9.1878 (G).

Basónimo – *Anthoceros tenuis* Spruce, Rev. Bryol. Lichenol. 15(3): 35.1888.

Sinónimos: *Anthoceros pringlei* Steph., *Anthoceros costatus* Steph., *Aspiromitus pringlei* (Steph.) Steph.

Plantas monoicas. **Talo gametofítico** amarillo-verdoso a verde pálido traslúcido, sin lamelas ni estriaciones dorsales, apariencia delicada, de 3 - 7.1 (-8.7) mm de largo y de 2.1-4.8 (-6.8) mm de ancho. Un solo **cloroplasto** por célula con **pirenoide** central asociado. **Colonias Nostoc** sobresalen ventralmente. Sin **cavidades esquizogénicas**. En sección transversal, de 4-5 células de grosor. No se observaron **poros ventrales**. **Rizoides** sin ramificaciones. **Tubérculos** presentes de dos tipos: diminutos tubérculos ventrales péndulos, con una región densa en el ápice; y tubérculos submarginales casi tan anchos como los lóbulos, que se aprecian como una región de tejido más densa y oscura, con una gran cantidad de rizoides ventral-

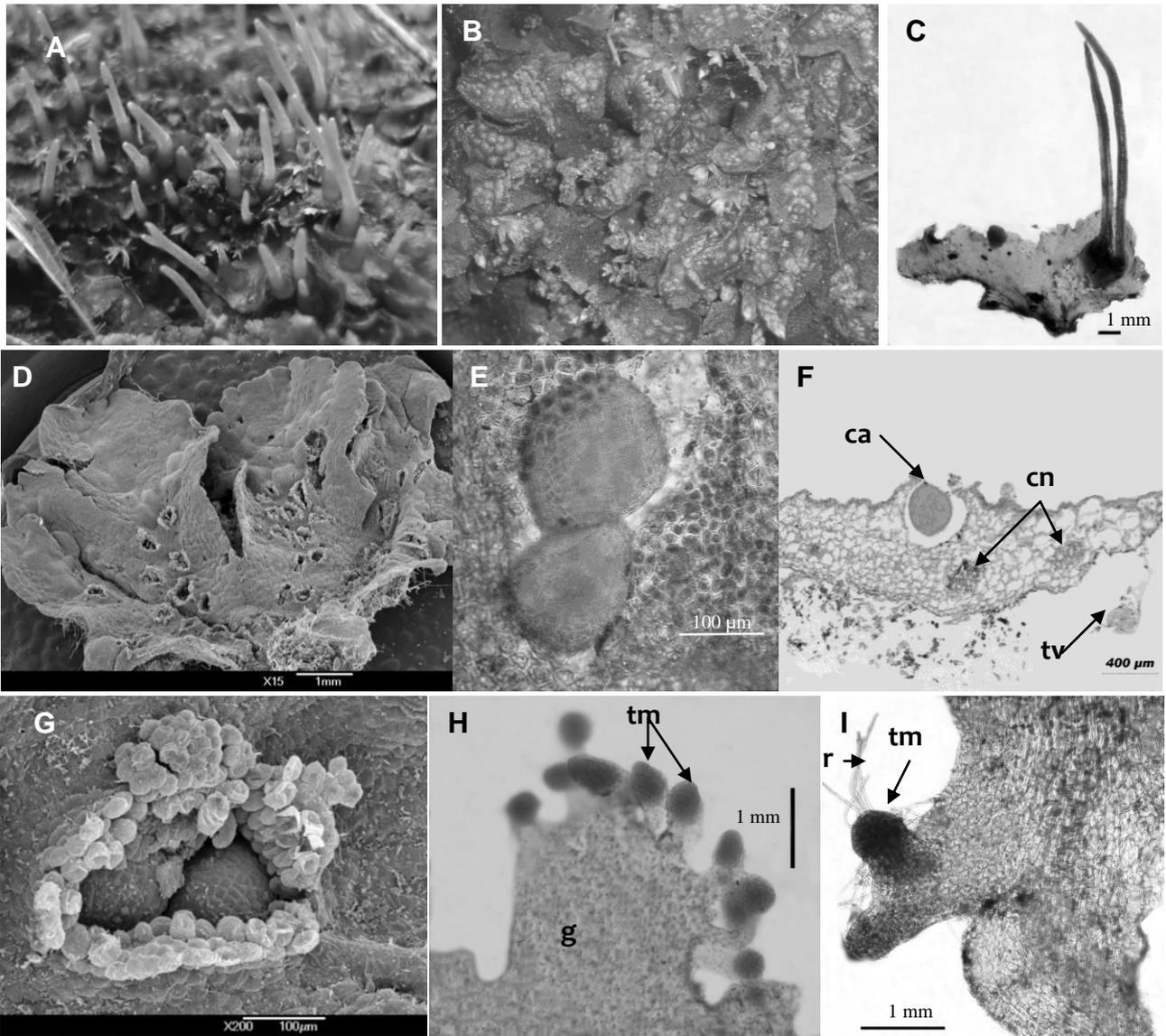


Fig. 17. *Phaeoceros laevis*. **A.** Hábito de las plantas femeninas. **B.** Hábito de las plantas masculinas. **C.** Planta femenina. **D.** Planta masculina. **E.** Cámara anteriorial con dos anteridios de pared irregular. **F.** Corte transversal de planta masculina con una cámara anteriorial (ca), colonias Nostoc (cn) y un tubérculo ventral (tv). **G.** Cámara anteriorial con dos anteridios de pared irregular. **H.** Tubérculos marginales (tm) sobresalen del talo gametofítico (g). **I.** Acercamiento de tubérculo marginal (tm) con rizoides (r).

-es. **Cámaras anterioriales** escasas, dispersas irregularmente sobre el talo, de 0.1-0.5 mm de diámetro; entre 1 y 4 **anteridios** anaranjados o pardos por cámara anteriorial. No se observaron **arquegonios**, Involucro cilíndrico y erecto, sin lamelas, de (0.45-) 1.3-2.9 (-4.1) mm de largo, con una constricción apical de coloración parda, de hasta una cuarta parte del total de la longitud del involucro. En sección transversal. **Involucro** de 4-6 células de grosor; sin cavidades esquizogénicas ni lamelas.

Pie del esporofito con una amplia placenta, las células del pie penetran como haustorios en el interior del talo del gametofito. Hasta 4 esporofitos por gametofito. **Cápsula del esporofito** erecta, de 6.5-15 mm de largo, con dos líneas longitudinales de dehiscencia. **Estomas** presentes en la epidermis de la cápsula, solitarios o con mayor frecuencia pareados. **Epidermis** de la cápsula formada por una sola capa de células rectangulares y alargadas, sin engrosamiento en las paredes. En sección transversal, **tejido asimilativo** de 2-4 capas de células de pared-

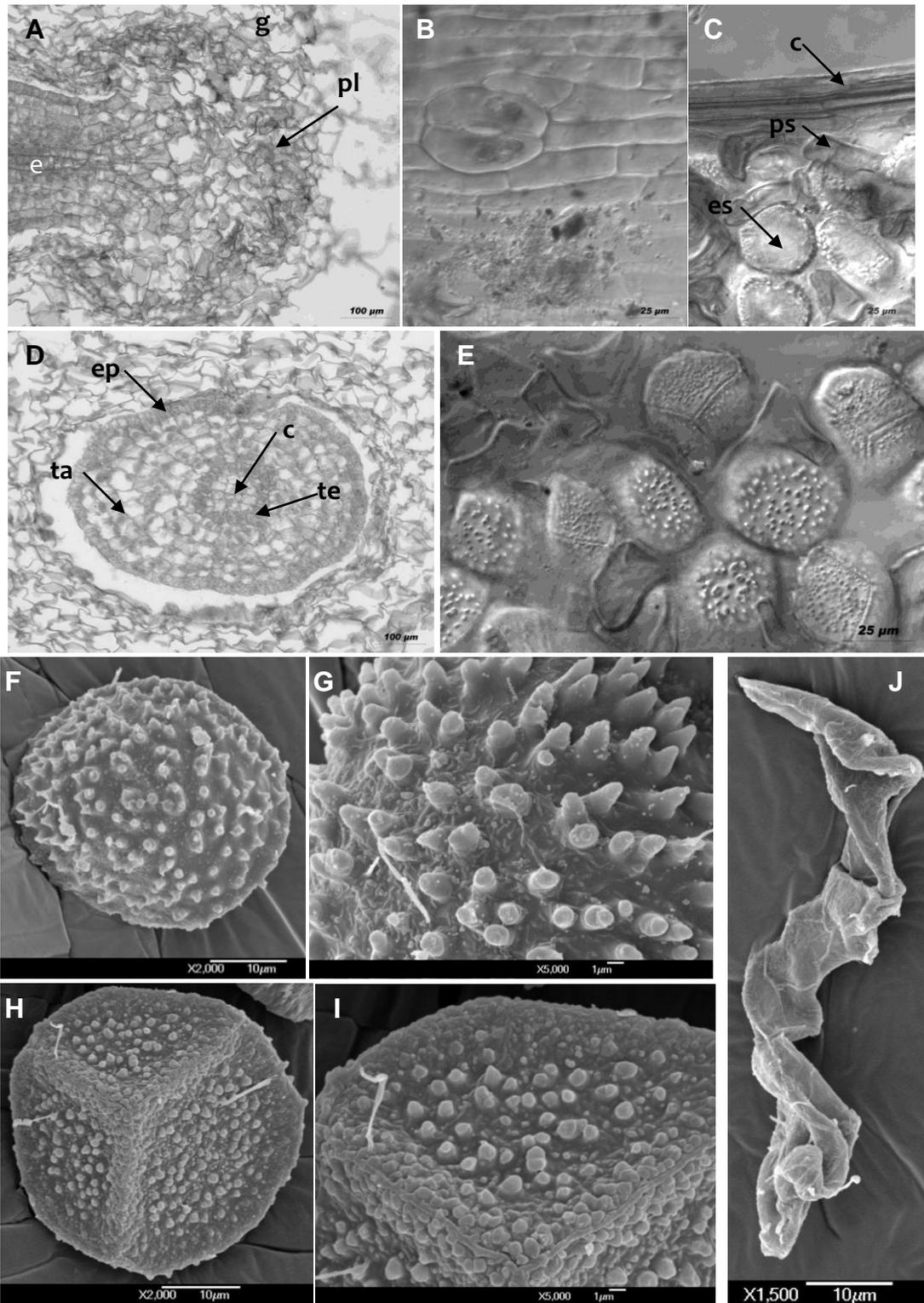


Fig. 18. *Phaeoceros laevis*. **A.** Pie del esporofito (e) con una placenta (pl) cuyas células haustoriales invaden gran cantidad de tejido del talo gametofítico (g). **B.** Estoma solitario de la pared de la cápsula del esporofito. **C.** Columela (c), esporas (es) y pseudoeláteres (ps). **D.** Corte transversal de esporofito con epidermis (ep), tejido asimilativo (ta), tejido esporógeno (te) y columela (c) de 16 células. **E.** Esporas y pseudoeláteres. **F-I.** Esporas. **F.** Cara distal esinosa. **G.** Acercamiento de las espinas cónicas en la cara distal. **H.** Cara proximal con marca trilete evidente y verrugas de contorno circular en las áreas triangulares. **I.** Acercamiento de una cara triangular con verrugas de contorno circular sobre relieve bajo. **J.** Pseudoelater.

-es delgadas. **Columela** de 4-6 células en sección transversal, rígida y parda cerca del ápice del esporofito. Una sola capa de **tejido esporógeno**. **Pseudoeláteres** pardos en la madurez, de paredes engrosadas, constituidos por 1 a 3 células, de 72 a 81 μm de longitud y presentan variación en las formas y ramificaciones; rodean a las esporas a lo largo de la cápsula. **Esporas** amarillas, de 30-34 μm de diámetro. Cara distal verrugosa, verrugas de contorno irregular, aisladas o agrupadas concrecentes en la base, distribuidas irregularmente excepto sobre el cíngulo, cada una de las verrugas de 1-2 μm de diámetro y 1 μm de alto, cíngulo de 1 a 3 μm de ancho. Cara proximal con marca trilete enmarcada por un margo denso y finamente verrugoso; áreas triangulares cubiertas densamente por verrugas aisladas de contorno circular bien definido de menor diámetro que las distales pero mayores que las del margo.

Distribución

Hässel de Menéndez (1989) la reporta para Paraguay, Perú y México (Amecameca).

En el centro de México se colectó únicamente en una localidad en el estado de Hidalgo (Zacualtipán), en una zona con vegetación de bosque de pino-encino muy perturbada, ruderal. Una de las especies de distribución más restringida. Crece asociada a *P. carolinianus*.

Afinidades y diferenciación

Puede llegar a confundirse con plantas de *P. laevis* o *P. carolinianus*, sin embargo, la condición sexual monoica la diferencia de la primera y la ornamentación de las esporas la separa claramente de la segunda. Además, por lo general las plantas de *P. tenuis* suelen ser de menores dimensiones que las de *P. carolinianus*.

Ejemplares examinados– MÉXICO. Hidalgo: Zacualtipán, sobre una pared a la orilla de la carretera, 20° 31' 02" N, 98° 37' 36" O, Ariadna Ibarra Morales # 17 (FCME).

Esta especie solo se colectó en Zacualtipán, Hidalgo, exclusivamente durante la época de lluvias, a simple vista no se puede diferenciar de *P. carolinianus*, con el que se encuentra asociado en dicha localidad; el tamaño, la forma y coloración del talo son similares, así como también el largo del esporofito, una característica que llama la atención, pues por lo general el resto de las poblaciones recolectadas de *P. carolinianus* eran considerablemente más grandes, tanto a nivel de gametofito como de esporofito. Es por esto que es necesario examinar a detalle las esporas así como las características anatómicas, como pueden ser el número de células que conforman la columela, la cantidad de tejido asimilativo en la cápsula, así como el grosor del talo gametofítico, que en este caso resultaron críticas para diferenciar éstas especies.

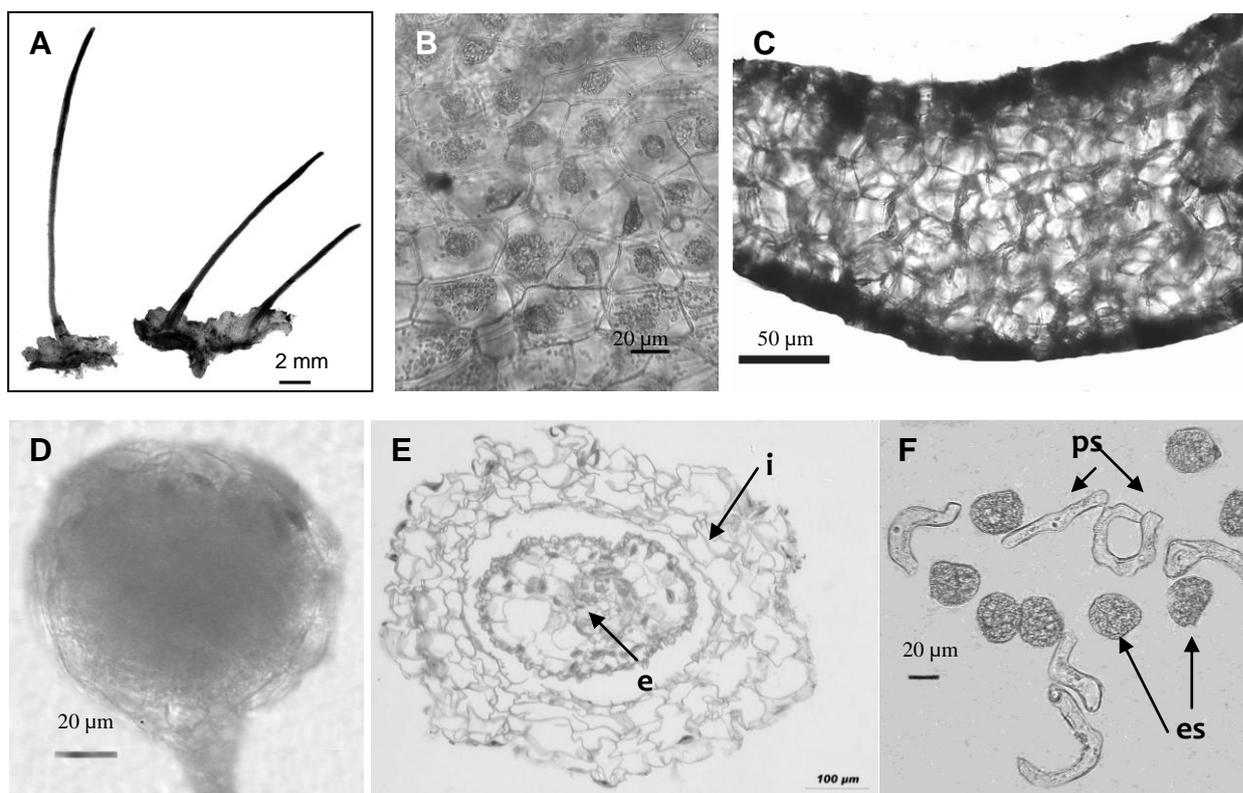


Fig. 19. *Phaeoceros tenuis*. **A.** Plantas. **B.** Células de la epidermis dorsal con un cloroplasto con pirenoide asociado por célula. **C.** Corte transversal de talo. **D.** Anteridio. **E.** Corte transversal de involucro (i) que rodea al esporofito (e) basal. **F.** Esporas (es) y pseudoeláteres (ps).

Tabla 6. Lista de caracteres distintivos de tres especies mexicanas de *Phaeoceros*.

Especies de <i>Phaeoceros</i>	Tamaño del gametofito	Tubérculos	Condición sexual	Estomas	Largo del esporofito	Grosor de la columela	Tamaño esporas	Ornamentación esporas
<i>P. laevis</i>	Hasta 7 x 10 mm	Presentes, marginales	Dioico	Presentes, solitarios	Hasta 16 mm	16 células	28 - 35 µm	Distal: espinosa, Proximal: verrugosa
<i>P. carolinianus</i>	Hasta 15 x 24 mm	Presentes, ventrales	Monoico	Presentes, solitarios	Hasta 32 mm	16 células	37 - 45 µm	Distal: espinosa, Proximal: verrugas centrales en áreas triangulares
<i>P. tenuis</i>	Hasta 5 x 10 mm	Presentes, ventrales y submarginales	Monoico	Presentes, pareados	Hasta 15 mm	2-8 células	30 - 34 µm	Distal: verrugosa, Proximal: verrugosa

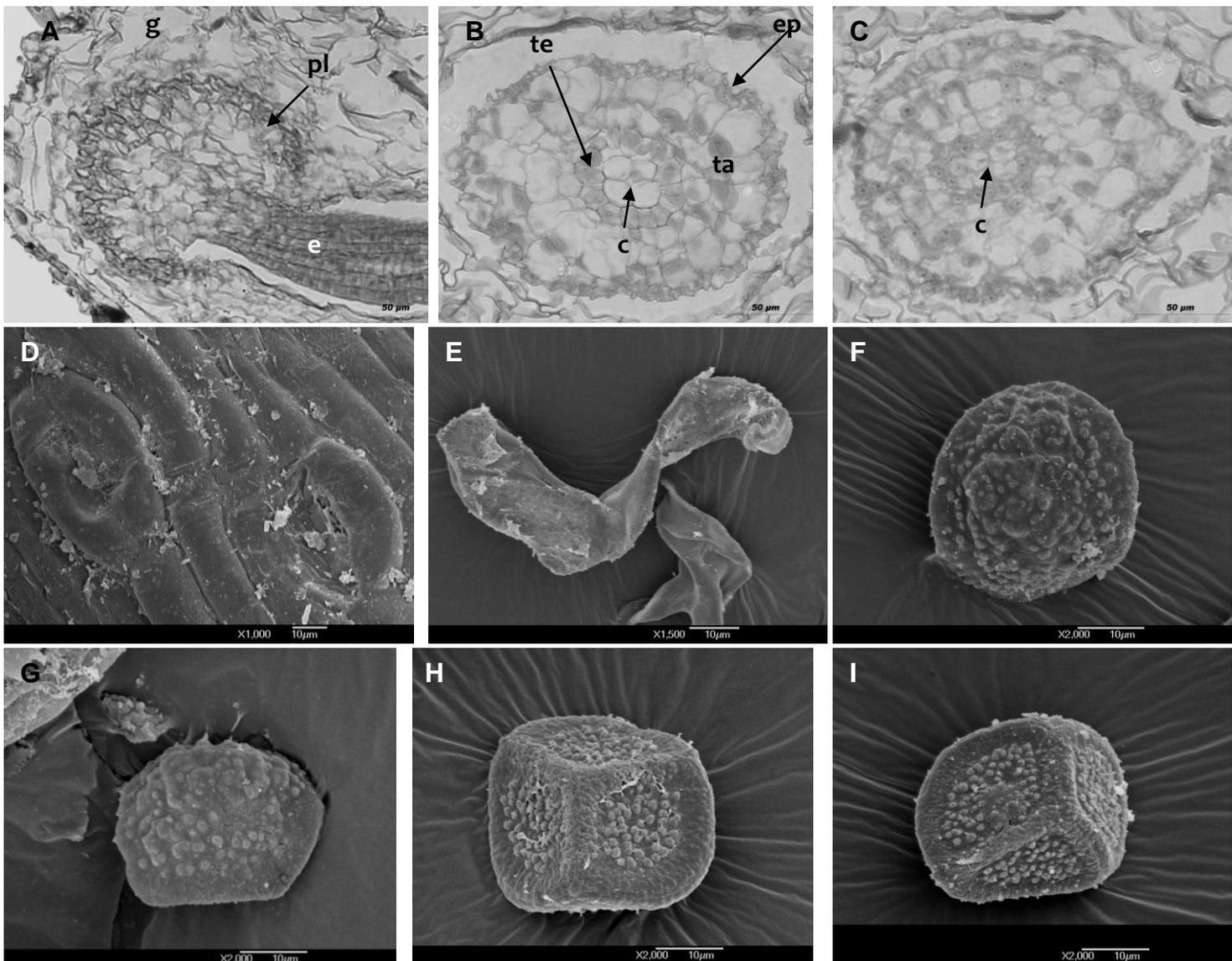


Fig. 20. *Phaeoceros tenuis*. **A.** Pie del esporofito (e) con una placenta (pl) que invade las células del gametofito (g). **B.** Corte transversal de esporofito con epidermis (ep), tejido asimilativo (ta), tejido esporógeno (te) y una columela (c) de 4 células de grosor. **C.** Corte transversal de esporofito con una columela (c) de 6 células de grosor. **D.** Estomas pareados en la pared de la cápsula del esporofito. **E.** Pseudolater. **F-G.** Cara distal verrugosa. **H-I** Cara proximal verrugosa con marca trilete cubierta por numerosas verrugas .

VII. Discusión

La proporción de especies por género recolectadas concuerdan con la diversidad por región que reporta Villarreal *et. al.* (2010b), donde la mayor parte de de la diversidad de antocerotes en Norteamérica está conformada por *Phaeoceros*, seguida por *Anthoceros*, mientras que *Notothylias* y *Nothoceros* tienen una diversidad mas limitada en la región (Fig. 6).

Entre los taxa de *Phaeoceros* (Tabla 6), *P. carolinianus* y *P. laevis* son especies de amplia distribución; mientras que *P. tenuis* es un taxón menos común; sin embargo, parece distribuirse desde Sudamérica hasta México, y aunque en la revisión más reciente de las especies norteamericanas de Stotler & Crandall-Stotler (2005) no está incluida, Hässel de Menéndez, en su clave de esporas de *Phaeoceros*

señala que *Anthoceros pringlei* Steph. (sinónimo de *Phaeoceros tenuis*) proviene de Amecameca, México.

De las especies del género *Anthoceros* (**Tabla 5**), *A. lamellatus* es una especie de amplia distribución en los trópicos. Stotler y Crandall-Stotler (2005) la reportan para Norteamérica y el norte de México. *A. tristanianus*, por su parte, es una especie recientemente descubierta y descrita para Tristan da Cunha; sin embargo, existen reportes no publicados (com. pers. Villarreal, 2010) de su presencia en varios países de Sudamérica (Venezuela, Perú y Costa Rica).

En cuanto a la única especie de *Nothoceros*, *N. aenigmaticus*, su distribución parece limitarse a Norteamérica. Por su parte, *Notothydas orbicularis* es de muy amplia distribución por lo que su presencia en el centro de México no es de extrañarse.

La información disponible del grupo es escasa y en algunos casos de muy difícil acceso; las publicaciones recientes se limitan a filogenias moleculares y listados de diversidad en distintas regiones, por lo que los trabajos anatómicos y morfológicos que describen caracteres específicos de los taxones son escasos, y más aún, resultó un desafío identificar las características que definen a la división, pues cada autor utiliza distintos y en ocasiones contrastantes caracteres.

Además, las clasificaciones han cambiado radicalmente en los últimos años (**Tabla 1**), esto ha resultado en el surgimiento de nuevos taxones y la redelimitación de otros, a los que aún no se ha definido con claridad morfológica y anatómicamente, pues estas nuevas divisiones han surgido exclusivamente de filogenias moleculares.

Este es el caso, por ejemplo, de *Nothoceros aenigmaticus*; que originalmente fue descrito por Schuster en 1992 con base en poblaciones de Carolina del Norte, EUA. Fue justamente Schuster el que ya en su publicación *Hepaticae y Anthocerotae de Norteamérica Vol. VI* (1992) incluía dos subgéneros dentro de *Megaceros*: *Megaceros* y *Nothoceros*; uno para los taxones con talo muy ramificado, con los márgenes enteros, o finamente dentados o ciliados (subg. *Megaceros*) y uno para los taxones con una línea media o costa en forma de listón y alas o apéndices laterales, lobulados, uniestratificados y a menudo perforados (subg. *Nothoceros*). Sin embargo, él no colocó su recién descrita especie dentro del subgénero *Nothoceros*, sino en el subgénero *Megaceros*.

Duff *et al.* (2007), notaron que algunas especies de *Megaceros* se encontraban mucho más cercanas a las especies que contiene *Nothoceros*, lo que llevó a una posterior separación del grupo basada exclusivamente en estos resultados moleculares, que aunque parecen bien sustentados al haberse incluido en el estudio secuencias de cloroplasto, mitocondria y núcleo, dejan por completo de lado la importancia y el peso que debería otorgarse equitativamente a la anatomía y la morfología.

Según Villarreal *et al.* (2010a), en su Delineación filogenética de *Nothoceros* y *Megaceros* (Dendrocerotaceae), la falta de los caracteres tradicionales (o nuestra interpretación de ellos) que apoyen los linajes recién delimitados no implica que estos linajes carezcan de apomorfías; de hecho, la incongruencia entre los taxones basados en morfología y las hipótesis filogenéticas para estos taxones, deberían ser vistos como un impulso a explorar el espacio morfológico en la búsqueda de innovaciones.

La recolección de ejemplares se vio limitada por la temporada de lluvias, la mayoría de las poblaciones muestreadas desaparecieron cuando terminaron las lluvias; aunque en las localidades donde existía un cuerpo de agua presente durante todo el año, las poblaciones permanecieron perennes. Esto parece claro para la localidad del 3er Dínamo en el Distrito Federal, donde *Anthoceros tristanianus* y *Phaeoceros carolinianus* se presentaron todo el año, sin embargo, parece que las proporciones de las poblaciones varían en abundancia a lo largo de las temporadas, siendo a principio del año más abundante la población de *P. carolinianus*, mientras que en época de lluvias (de agosto a noviembre) *A. tristanianus*. Lo mismo parece suceder en La Virgen (Tlanchinol, Hidalgo); donde la población de *Anthoceros lamellatus* es mucho más abundante en época de lluvias y *Phaeoceros carolinianus* más abundante en época de secas.

En cuanto a *Phaeoceros laevis* y *Notothylas orbicularis*, tanto las poblaciones de Ciudad Universitaria como de los Dínamos en el Distrito Federal aparecieron de Septiembre a Noviembre de 2010, para después desvanecerse el resto del año. Estas dos especies, que solo se recolectaron en dos localidades en el Distrito Federal, siempre se encontraron asociadas. La población muestreada de *Phaeoceros tenuis* en Zacualtipán, Hidalgo, también resultó ser efímera. En cuanto a las poblaciones de *Phaeoceros carolinianus*, recolectadas en Hidalgo, su distribución y abundancia posiblemente estuvo ligada a la humedad disponible en el ambiente.

La identificación de las especies se vio obstaculizada porque no existen claves a nivel de especie de toda la división, sólo se contaba con claves de las especies americanas de los géneros *Phaeoceros* (algunas de las cuales han sido trasladadas a otros géneros), *Anthoceros* y *Folioceros*, basadas exclusivamente en la morfología y ornamentación de las esporas. Para el género *Notothylas*, que se ha estudiado principalmente en India, al no encontrarse tal cual una clave disponible de especies, se debió investigar las especies reportadas para América, así como las características que las definen, para poder decidir el nombre específico. *Nothoceros aenigmaticus* se identificó con base en la clave de Schuster (1992), que incluye un reducido número de taxones pero los describe extensivamente.

Sin embargo, en el caso de la identificación a nivel de esporas, fue necesario revisar las descripciones originales de los taxones para conocer las características anatómicas y morfológicas de cada especie; así como otros trabajos que incluyeran descripciones; pues como ya lo mencionaban Crandall-Stotler *et al.* (2008), basados en sus resultados al estudiar a *Phaeoceros hallii* y *Phaeoceros pearsonii*, los caracteres de las esporas por sí mismos no son siempre indicadores confiables de la identidad de un taxón, una conclusión parecida a la que ya habían llegado Schuster (1992) y en particular Proskauer (1957) para el complejo de *P. laevis*.

Anthoceros lamellatus, como ya se mencionó, fue identificado a partir de una clave que se basaba exclusivamente en la ornamentación proximal y distal de las esporas, así como en algunas características de los pseudoeláteres, ninguna otra característica anatómica o morfológica se incluía. En la descripción original de Stephani (1917) en su *Species Hepaticarum* 5, *A. lamellatus* era descrito como un taxón dioico; sin embargo, Hässel de Menéndez, en la clave de esporas, mencionaba que *Aspiromitus appalachianus* Schust. era un sinónimo de la especie; Schuster describe esta especie como monoica, lo que coincide con las poblaciones descritas en este estudio. J. C. Villarreal (com. pers., 2010), aseguró que el tipo original

nombrado por Stephani era monoico. La salud mental de Stephani para la época en que redactó dicha obra ya ha sido cuestionada, pero resulta preocupante que la descripción original posea un error tan grave, que además dificulta la correcta identificación del taxón.

El complejo de especies *Phaeoceros laevis-carolinianus* resultó desafiante. Este complejo, como es considerado por muchos en la actualidad (Duff *et al.*, 2007), ha traído una gran cantidad de controversias a lo largo de la historia; y aún en la actualidad y con las técnicas moleculares disponibles el problema continua, si estas especies (*P. carolinianus*, *P. laevis*, *P. mohrii*, *P. microsporus*, *P. oregonus*) representan buenos grupos taxonómicos o si representan especies más grandes con una gran cantidad de variantes morfológicas requerirá más exploración de su morfología, así como de caracteres genéticos y ultraestructurales que sean adecuados para resolver las relaciones interespecíficas turbias. Para Schuster (1992), todas las formas de este complejo pertenecían a una misma especie, solo existían ciertos extremos entre los que encontrábamos todo tipo de formas intermedias, por lo que él consideró a todo el complejo como *P. laevis*, aunque separó dos variaciones: *laevis* y *carolinianus*. Para Hässel de Menéndez (1989), cada una de las especies que podría comprender este complejo se diferenciaban claramente por la ornamentación de las esporas. Para este trabajo se consideró la perspectiva de Hässel de Menéndez, así como la de muchos autores en la actualidad (Cargill & Fuhrer, 2008) y se trató a *P. laevis* y *P. carolinianus* como especies distintas y no como variaciones de una misma especie. Los resultados de este trabajo muestran que en las poblaciones estudiadas del centro de México, estas dos especies se diferencian por algo más que solo la condición sexual, pues las esporas de *P. laevis* (65-68 μm) son considerablemente más grandes que las de *P. carolinianus* (37-45 μm); así como también varía el tamaño del gametofito y la longitud del esporofito. Sin embargo, todas las poblaciones aquí tratadas de *P. carolinianus* muestran un continuo morfológico y anatómico, que se presenta también en la ornamentación de las esporas, y fue este continuo de caracteres interpoblacionales lo que contribuyó a determinar a todas esas poblaciones como *P. carolinianus*.

VII. Conclusiones

Se encontraron 4 géneros entre las poblaciones muestreadas de la región, lo que demuestra que México es un país con un gran potencial para el estudio de antocerotes, así como es posible que exista una diversidad de especies mucho mayor de la que se ha reportado previamente en estudios como el de Stotler y Crandall-Stotler (2005); pues tan solo en este estudio, se han encontrado 3 nuevos reportes para el país de un total de 7 especies recolectadas; entre los que destaca una especie que está en proceso de publicación (*Anthoceros tristanianus*), que se ha reportado en Tristan da Cunha y los resultados obtenidos en el presente trabajo amplían considerablemente la distribución de la especie. La mayoría de los taxones descritos en este estudio presenta una distribución muy amplia a nivel global, lo que podría significar que la división representa relictos de una radiación temprana, una línea terminal que se ha adaptado a distintos nichos ecológicos.

El análisis de la anatomía y morfología de los ejemplares examinados reveló características útiles para la diferenciación de géneros y especies, entre los primeros

resultó fundamental examinar el color de las esporas, así como la ornamentación de las mismas, el tipo de anteridios y el número de estos por cámara anteridial, el número de cloroplastos por célula, así como la presencia/ausencia de pirenoide en el cloroplasto de cada célula; los estomas en la epidermis de la cápsula, así como los engrosamientos en las células que conforman esta epidermis son importantes; aunque los caracteres a considerar dependen del nivel de identificación que se quiera alcanzar así como de el taxón específico del que se trate. La columela es una característica muy estable en las especies de *Phaeoceros* y *Anthoceros*, sin embargo, *P. tenuis* mostró una variación considerable en el número de células que la componen, mucho menor a la cantidad presente en el resto de las especies examinadas. El color de la columela no parece ser un carácter a considerar, pues su color varía de acuerdo con la madurez.

Estos caracteres anatómicos y morfológicos ayudan a diferenciar las especies, sin embargo, es importante que el planteamiento sistemático del grupo tome un consenso entre las nuevas filogenias moleculares y las características antes mencionadas. Estudios morfológicos, anatómicos, ultraestructurales y de desarrollo detallados son muy necesarios para resolver las controversias entre los taxones del grupo, establecer relaciones, definir caracteres filogenéticamente informativos y marcar los límites de las especies (como en el caso del complejo *Phaeoceros laevis-carolinianus*). Esto podría contribuir también a fortalecer las hipótesis filogenéticas moleculares recientes, que carecen de soporte morfológico y anatómico.

IX. Literatura citada

- Austin, C. F. 1875. Notes on the Anthocerotaceae of North America, with descriptions of several new species. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 6 (4): 25-29.
- Bharadwaj, D. C. 1971. On *Folioceros*, a new genus of Anthocerotales. *Geophytology*, 1(1):6-15.
- Bharadwaj, D. C. 1972. On some Asian and African species of *Folioceros* Bharadwaj. *Geophytology*, 2(1): 74-89.
- Cargill, D. C., K. S. Renzaglia, J. C. Villarreal & R. J. Duff. 2005. Generic Concepts within hornworts: historical review, contemporary insights and future directions. *Australian Systematic Botany* 18: 7-16.
- Cargill, D. C. & B. A. Fuhrer. 2008. Chapter twenty: Taxonomic studies of the Australian Anthocerotophyta II: The genus *Phaeoceros*. *Fieldiana Botany* 47: 239-253.
- Crum, H. 1991. Liverworts and hornworts of Southern Michigan. The University of Michigan Herbarium. EUA. Pp. 105-228.
- 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(2): 214-243.
- Hasegawa, J. 1980. Taxonomical studies on Asian Anthocerotae. II. Some Asian species of *Dendroceros*. *Journ. Hattori Bot. Lab.* 47: 287-309.
- Hasegawa, J. 1995. Four tropical species of Anthocerotae newly found in continental Africa. *Fragm. Flor. Geobot.* 40(1): 113-122.

- Hässel de Menéndez, G. G. 1987. *Phaeoceros laevis* (L.) Prosk. and *P. carolinianus* (Michx.) Prosk., their spores. *Journ. Hattori Bot. Lab.* 62: 281-288.
- Hässel de Menéndez, G. G. 1988. A proposal for a new classification of the genera within the Anthocerotophyta. *Journ. Hattori Bot. Lab.* 64: 71-86.
- Hässel de Menéndez, G. G. 1989. Las especies de *Phaeoceros* (Anthocerotophyta) de América del Norte, Sud y Central; la ornamentación de sus esporas y taxonomía. *Candollea* 44 (2): 715-739.
- Hässel de Menéndez, G. G. 1990. Las especies de *Anthoceros* y *Folioceros* (Anthocerotophyta) de América del Norte, Sud y Central; la ornamentación de sus esporas y taxonomía. *Candollea* 45 (1): 201-220.
- Proskauer, J. 1948. Studies on Anthocerotales I. *Annals of Botany* 12(47): 237-265.
- Proskauer, J. 1951. Studies on Anthocerotales. III. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 78 (4):331-349.
- Proskauer, J. 1957. Studies on Anthocerotales. V. Phytomorphology 7 (2): 113-135.
- Qiu, Y., 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. Crandall-Stotler, R. J. Duff, M. Stech, W. Frey, D. Quandt y C. C. Davis. 2006. The deepest divergences in land plants inferred from phylogenomic evidence. *Proceedings of the Natural Academy of Sciences* 103 (42): 15511-15516.
- Renzaglia, K. S. 1978. A comparative morphology and developmental anatomy of the Anthocerotophyta. *Journ. Hattori Bot. Lab.* 44: 31-90.
- Renzaglia, K. S. & K. D. McFarland. 1999. Antheridial plants of *Megaceros aenigmaticus* in the Southern Appalachians: anatomy, ultrastructure and population distribution. *Haussknechtia Beiheft* 9 : 307-316.
- Renzaglia, K. S. & K. C. Vaughn. 2000. Anatomy, development and classification of hornworts. Pp. 1-20. In: Shaw, J. *Bryophyte Biology*. Cambridge University Press.
- Schofield, W. B. 1985. *Introduction to bryology*. Macmillan. Pp. 244-257.
- Schuster, R. M. 1992. *The Hepaticae and Anthocerotae of North America, Vol. VI*. Field Museum of Natural History, Chicago.
- Shaw, J. & K. Renzaglia. 2004. Phylogeny and diversification of bryophytes. *American Journal of Botany* 91(10): 1557-1581.
- Stephani, F. 1917. *Species Hepaticarum*. Vol. 5. Geneva. Págs. 944-1022.
- Stotler, R. E. & B. Crandall-Stotler. 2005. A revised classification of the Anthocerotophyta and a checklist of the hornworts of North America, North of Mexico. *The Bryologist* 108(1): 16-26.
- Stotler, R. E., W. T. Doyle & B. J. Crandall-Stotler. 2005. *Phymatoceros* Stotler, W. T. Doyle & Crand.-Stotl. Gen. Nov. (Anthocerotophyta). *Phytologia* 87(2): 113-116.
- Villarreal, J. C. & K. S. Renzaglia. 2006. Structure and development of *Nostoc* strands in *Leiosporoceros dussii* (Anthocerotophyta): A novel symbiosis in land plants. *American Journal of Botany* 93(5): 693-705.

Villarreal, J. C., B. Goffinet, R. J. Duff & D. C. Cargill. 2010a. Phylogenetic delineation of *Nothoceros* and *Megaceros* (Dendrocerotaceae). *The Bryologist* 113(1): 106-113.

Villarreal, J. C., D. C. Cargill, A. Hagborg, L. Söderström & K. S. Renzaglia. 2010b. A synthesis of hornwort diversity: Patterns, causes and future work. *Phytotaxa* 9: 150-166.