



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**SISTEMÁTICA**

**ESTUDIO MORFO-ANATÓMICO DE LAS ESPECIES DE *SELAGINELLA* DEL  
CENTRO DE LA FAJA VOLCÁNICA TRANSMEXICANA (FVT)**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**ANA BELÉN ADAME GONZÁLEZ**

**TUTOR(A) PRINCIPAL DE TESIS: DRA. SUSANA VALENCIA ÁVALOS  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM**

**COMITÉ TUTOR: DRA. SONIA VÁZQUEZ SANTANA  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM**

**M. EN C. ANICETO CASIMIRO MENDOZA RUIZ  
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**MÉXICO, D.F.**

**NOVIEMBRE, 2014**



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.



# **UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**SISTEMÁTICA**

**ESTUDIO MORFO-ANATÓMICO DE LAS ESPECIES DE *SELAGINELLA* DEL  
CENTRO DE LA FAJA VOLCÁNICA TRANSMEXICANA (FVT)**

## **TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**ANA BELÉN ADAME GONZÁLEZ**

**TUTOR(A) PRINCIPAL DE TESIS: DRA. SUSANA VALENCIA ÁVALOS  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM**

**COMITÉ TUTOR: DRA. SONIA VÁZQUEZ SANTANA  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM**

**M. EN C. ANICETO CASIMIRO MENDOZA RUIZ  
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**MÉXICO, D.F.**

**NOVIEMBRE, 2014**



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AVENIDA DE  
MEXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
FACULTAD DE CIENCIAS  
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

OFICIO FCIE/DEP/568/14

ASUNTO: Oficio de Jurado

**Dr. Isidro Ávila Martínez**  
**Director General de Administración Escolar, UNAM**  
**Presente**

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **16 de junio de 2014** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Sistemática** del (la) alumno (a) **ADAME GONZÁLEZ ANA BELÉN** con número de cuenta **302061983** con la tesis titulada **"Estudio morfo-anatómico de las especies de *Selaginella* del centro de la Faja Volcánica Transmexicana (FVT)"**, realizada bajo la dirección del (la) **DRA. SUSANA VALENCIA AVALOS:**

Presidente: DRA. MARTHA JUANA MARTÍNEZ GORDILLO  
Vocal: DRA. AURORA ZLOTNIK ESPINOSA  
Secretario: DRA. SONIA VÁZQUEZ SANTANA  
Suplente: M. EN C. FELIPE ERNESTO VELÁZQUEZ MONTES  
Suplente: M. EN C. ANICETO CASIMIRO MENDOZA RUIZ

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

**Atentamente**  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"  
Cd. Universitaria, D.F., a 16 de octubre de 2014

*M. del Coro Arizmendi*  
Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga  
Coordinadora del Programa



MCAA/MJFM/ASR/grf\*

Estudio morfo-anatómico de las especies de *Selaginella* del centro de la Faja Volcánica Trasmexicana (FVT).

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM por permitirme continuar con mi formación profesional.

Al CONACYT por el apoyo económico otorgado al número de CVU/Becario: 412850/262615

A la Dra. Susana Valencia Ávalos por la oportunidad de dirigirme en este proyecto.

A la Dra. Sonia Vázquez Santana por aceptar el papel de comité tutor, por sus sugerencias y comentarios siempre enriquecedores para la mejora y término de este proyecto.

Al M. en C. Aniceto Mendoza Ruiz por haber aceptado formar parte de mi comité tutorial, agradezco sus siempre atinadas sugerencias y comentarios para lograr este proyecto.

A la M. en B. y Técnica Académica María Eugenia Muñiz Díaz de León por permitir la realización de este proyecto en las instalaciones del Taller de Plantas I y II y por el apoyo otorgado durante la elaboración del mismo.

Agradecimientos a título personal.

A mi familia por su paciencia infinita y apoyo incondicional: a mis papas Lidia y Rodolfo, por ser mi fuerza; A mis hermanos: Carlos, Ara, Mari, Paulo y Dulce, por ser mi ejemplo; a mis cuñados: Ana y Germán, por estar al pendiente, y a mis sobrinos: Osvaldo y Mariana por ser vida.

A mi tutora Susana Valencia Ávalos, por recibirme y brindarme su confianza, por apoyarme académica y personalmente, gracias por su eterna paciencia y comprensión.

A mi mentora y amiga Maru, por transmitirme su pasión por las selaginelas, la botánica, la anatomía y la docencia. Gracias por haberme recibido en su laboratorio y por la orientación académica, pero sobre todo gracias por su amistad, por escucharme, aconsejarme, apoyarme, regañarme y acompañarme en este camino.

Al quinteto y al club de...: Adri, Ale, Felipe y Ross por su amistad incondicional, por sus consejos, por los momentos divertidos y los no tantos, gracias por haber llegado un día y permanecer hasta ahora, los quiero.

A mis amigos y compañeros que me ayudaron en las colectas de campo: Felipe Eslava, Emmanuel Martinez, Saddam Morales y Alejandro Monroy.

A Joseline, Claudia, Rocio, Mari, Diana, Susana y Cesar Lucio por brindarme su amistad.

A la Dra. Sonia Vázquez Santana por sus comentarios y apoyo durante el desarrollo de los tutorales.

Al M. en C. Aniceto Mendoza Ruiz por sus recomendaciones, apoyo y llamadas de atención en los tutorales.

A la Dra. Martha Juana Martinez Gordillo por revisar este escrito y por sus valiosas correcciones.

A la Dra. Aurora Zlotnik Espinosa por la revisión de este manuscrito, sus valiosas opiniones para mejorarlo y por sus palabras de aliento.

Al M. en C. Felipe Ernesto Velázquez Montes por sus valiosos y enriquecedores comentarios para mejorar el trabajo, así como por la discusión e intercambio de ideas acerca del mismo.

A la M. en C. Ma. Berenit Mendoza Garfias, Técnico Académico responsable del Laboratorio de Microscopia Electrónica del Instituto de Biología, por su ayuda en la obtención de microfotografías.

Estudio morfo-anatómico de las especies de *Selaginella* del centro de la Faja Volcánica Trasmexicana (FVT).

A la M. en F. P. Ana Isabel Bieler Antolín, Técnica Académica de Microcine en la Facultad de Ciencias por la obtención de fotomicrografías.

## *Dedicado*

*Con todo mi amor a mis papas Lidia y Rodolfo sin ustedes no habría conseguido nada de lo que hasta hoy he logrado.*

*A mis hermanos Carlos, Ara, Mari, Paulo y Dulce, en mí hay algo de cada uno de ustedes.*

*A mis adorados sobrinos Osvaldo y Mariana, los amo.*



## Contenido

I. Resumen.....	10
II. Abstract.....	11
III. Introducción.....	12
IV. Objetivos .....	19
V. Antecedentes.....	20
V. Área de estudio.....	24
VII. Materiales y métodos .....	25
VII. Resultados .....	29
VIII.- Discusión .....	101
IX.- Conclusiones. ....	119
X.- Literatura citada. ....	120

**Índice de tablas.**

Tabla 1. Clasificaciones de <i>Selaginella</i> y sus equivalencias entre ellas (Tomado de Korall <i>et al.</i> , 1999). .....	13
Tabla 2. Localidades de recolección de las diferentes especies de <i>Selaginella</i> . .....	26
Tabla 3. Cuadro comparativo de la morfología de las hojas de especies isófilas de <i>Selaginella</i> .....	33
Tabla 4. Cuadro comparativo de la morfología de las hojas de especies anisófilas de <i>Selaginella</i> ..	36
Tabla 5. Resumen de los caracteres de la anatomía foliar de las hojas vegetativas de especies isófilas. ....	92
Tabla 6. Resumen de los caracteres de la anatomía foliar de las hojas esporófilas de especies isófilas. ....	94
Tabla 7. Resumen de los caracteres de las estructuras reproductoras de las especies isófilas.....	96
Tabla 8. Resumen de los caracteres de la anatomía foliar de las hojas de especies anisófilas.....	98
Tabla 9. Resumen de los caracteres de las estructuras reproductoras de las especies anisófilas. ...	100

## Índice de figuras.

Figura 1. Cladograma que muestra las relaciones entre especies de <i>Selaginella</i> (Tomado de Korall y Kenrick, 2002).	15
Figura 2. Morfología de las hojas vegetativas de especies isófilas de <i>Selaginella</i> .	32
Figura 3. Morfología de las esporófilas de especies isófilas de <i>Selaginella</i> .	32
Figura 4. Morfología de las hojas vegetativas y esporófilas de las especies anisófilas de <i>Selaginella</i> .	35
Figura 5. <i>S. arsenei</i> . Hoja vegetativa	39
Figura 6 <i>S. arsenei</i> . Hoja vegetativa.	40
Figura 7. <i>S. arsenei</i> . Estróbilo y distribución de los esporangios.	41
Figura 8. <i>S. arsenei</i> . Megasporas y microsporas.	42
Figura 9. <i>S. bigelovii</i> .	44
Figura 10. <i>S. bigelovii</i> .	45
Figura 11. <i>S. bigelovii</i> . Esporófila.	46
Figura 12. <i>S. bigelovii</i> . Esporófila	47
Figura 13. <i>S. bigelovii</i> . Estróbilo y distribución de los esporangios.	48
Figura 14. <i>S. bigelovii</i> . Megasporas y microsporas.	49
Figura 15. <i>S. extensa</i> . Hoja vegetativa.	50
Figura 16. <i>S. extensa</i> . Hoja vegetativa.	51
Figura 17. <i>S. extensa</i> . Esporófila	52
Figura 18. <i>S. extensa</i> . Estróbilo y distribución de los esporangios.	53
Figura 19. <i>S. extensa</i> . Megasporas y microsporas.	54
Figura 20. <i>S. peruviana</i> . Hoja vegetativa	55
Figura 21. <i>S. peruviana</i> . Hoja vegetativa.	56
Figura 22. <i>S. peruviana</i> . Esporófila.	57

Figura 23. <i>S. peruviana</i> . Esporófila.....	58
Figura 24. <i>S. peruviana</i> . Estróbilo y distribución de los esporangios.....	59
Figura 25. <i>S. peruviana</i> : Megasporas y microsporas.....	60
Figura 26. <i>S. rupincola</i> . Hoja vegetativa.....	62
Figura 27. <i>S. rupincola</i> . Hoja vegetativa.....	63
Figura 28.- <i>S. rupincola</i> . Esporófila.....	64
Figura 29. <i>S. rupincola</i> . Estróbilo y distribución de los esporangios. ....	65
Figura 30. <i>S. rupincola</i> . Megasporas y microsporas .....	66
Figura 31. <i>S. sellowii</i> . Hoja vegetativa.....	67
Figura 32. <i>S. sellowii</i> . Esporófila.....	69
Figura 33. <i>S. sellowii</i> . Esporófila.....	70
Figura 34. <i>S. sellowii</i> . Estróbilo y distribución de los esporangios.....	71
Figura 35. <i>S. sellowii</i> . Microsporas.....	71
Figura 36. <i>S. wrightii</i> . Hoja vegetativa.....	73
Figura 37. <i>S. wrightii</i> . Hoja vegetativa .....	74
Figura 38. <i>S. wrightii</i> . Esporófila.....	76
Figura 39. <i>S. wrightii</i> . Esporófila.....	77
Figura 40. <i>S. wrightii</i> . Megasporas y microsporas.....	78
Figura 41. <i>S. nothohybrida</i> . Hoja lateral .....	79
Figura 42. <i>S. nothohybrida</i> . Hoja media .....	80
Figura 43. <i>S. nothohybrida</i> . Esporófila .....	82
Figura 44. <i>S. nothohybrida</i> . Estróbilo y distribución de los esporangios .....	83
Figura 45. <i>S. nothohybrida</i> : Megasporas y microsporas.....	84
Figura 46. <i>Selaginella</i> sp. ( <i>S. aff. pallescens</i> ). Hoja lateral.....	85
Figura 47. <i>Selaginella</i> sp. ( <i>S. aff. pallescens</i> ). Sección transversal de la hoja lateral.....	86

Figura 48. <i>Selaginella</i> sp. ( <i>S. aff. pallescens</i> ). Hoja media. ....	87
Figura 49. <i>Selaginella</i> sp. ( <i>S. aff. pallescens</i> ). Hoja media. ....	88
Figura 50. <i>Selaginella</i> sp. ( <i>S. aff. pallescens</i> ). Esporófila.....	89
Figura 51. <i>Selaginella</i> sp. Estróbilo y distribución de los esporangios.....	90
Figura 52. <i>Selaginella</i> sp. ( <i>S. aff. pallescens</i> ). Megasporas y microsporas.....	91

## I. Resumen

El género *Selaginella* cuenta con aproximadamente 750 especies en todo el mundo. Es un género ampliamente distribuido en las zonas templadas y húmedas, pero también se pueden encontrar en zonas áridas y frías de las regiones tropicales y subtropicales del mundo. En general se pueden reconocer dos grandes grupos dentro del género: las especies con hojas isófilas, comunes en regiones áridas, y las especies con hojas anisófilas que se localizan principalmente en regiones húmedas. México cuenta 80 especies de *Selaginella*, 59 con hojas anisófilas y 21 con hojas isófilas. A pesar de la gran diversidad de especies de *Selaginella* en nuestro país, los estudios florísticos y taxonómicos son escasos y aún más los estudios morfológicos y anatómicos. En este trabajo se describe la morfología y anatomía de las hojas vegetativas y esporófilas de nueve especies de *Selaginella*, siete de tipo isófilo y dos anisófilas de la región central del Eje Volcánico Trasmexicano (FVT), y algunos de los caracteres de las estructuras reproductoras como la ornamentación de las megasporas y microsporas y la distribución de los esporangios sobre el estróbilo, esto con el fin de contribuir al conocimiento de las especies estudiadas. Aquí se describe por primera vez la anatomía de las hojas vegetativas de *S. arsenei*, *S. extensa*, *S. wrightii*, *S. bigelovii* y *S. nothohybrida*, así como la anatomía de las esporófilas de las nueve especies estudiadas. También se reporta por primera vez la presencia de ceras epicuticulares (delgadas películas, cortezas o en pliegues) en el género. Se consideran caracteres diagnósticos para el grupo de las selaginellas de tipo isófilo (subgénero *Tetragonostachys*) a los estomas distribuidos sólo en la superficie abaxial sobre la región media, dos bandas de papilas laterales a la región media, presencia de dos bandas de esclerénquima laterales al haz vascular o hipodermis. Finalmente los caracteres morfoanatómicos descritos se analizan como posibles adaptaciones al estrés hídrico.

## II. Abstract

*Selaginella* genus has about 750 species worldwide. It is widely distributed genus in temperate and humid areas, but can also be found in arid and cold areas of tropical and subtropical regions. In general, two major groups are recognized within the genus: the isophyllous species, which are mostly of dry regions; and anisophyllous species that are mainly located in humid regions. Eighty species of *Selaginella* occur in Mexico, 59 anisophyllous species and 21 isophyllous species. Despite the great diversity of *Selaginella* species in our country, floristic and taxonomic studies are scarce and further morphological and anatomical studies. In this study, the morphology and anatomy of the vegetative leaves and sporophylls of nine species of *Selaginella*, seven isophyllous and two anisophyllous of the central region of Faja Volcánica Trasmexicana( FVT ) is described, and some characters of the reproductive structures as megaspores and microspores morphology and sporangial distribution, with the main purpose of contribute to the knowledge of the species studied. Here for the first time described the anatomy of the vegetative leaves of *S. arsenei*, *S. extensa*, *S. wrightii*, *S. bigelovii* y *S. nothohybrida* and the anatomy of the sporophylls of the nine species studied. Also reported for the first time in the genus, the presence of epicuticular waxes (thin films, bark or folds). Stomata distributed only on the abaxial surface of the middle region, two papillae side bands of the middle region, presence of two sclerenchyma lateral bands or hypodermis are considered diagnostic features for the group of isophyllous species (subg. *Tetragonostachys*). Finally morpho-anatomic characters are analyzed as possible adaptations to drought stress.

### III. Introducción

La familia Selaginellaceae Reichb., cuenta con un solo género, *Selaginella* P. Beauv. y aproximadamente 750 especies en todo el mundo. Las plantas de este género son hierbas terrestres, epipétricas o raramente epífitas; crecen postradas, rastreras, decumbentes, erectas u ocasionalmente péndulas. Presentan tallos con ramificación pseudodicotómica y hojas micrófilas, que caracterizan a los miembros actuales de la división Lycopodiophyta. Las micrófilas de *Selaginella* presentan un pequeño apéndice llamado lígula en la base de la superficie adaxial. De los tallos emerge, a nivel de las ramificaciones, un órgano áfilo llamado rizóforo con geotropismo positivo (como las raíces) y que porta raíces dicotómicas hacia el extremo, pero con discontinuidad en el patrón de crecimiento apical, parecido al de algunos tallos que presentan ramificación dicotómica (Banks, 2009). Son heterosporicas, con microsporas y megasporas que se originan en micro y megasporangios respectivamente, conformando a los estróbilos ubicados en el ápice de las ramas terminales (Mickel y Smith, 2004).

*Selaginella* es un género ampliamente distribuido en zonas templadas y húmedas, así como en zonas áridas y frías de las regiones tropicales y subtropicales del mundo (Mickel y Smith, 2004). En general se pueden reconocer dos grandes grupos dentro del género: las especies con hojas isófilas, comunes en regiones áridas y las especies con hojas anisófilas, las cuales representan la mayor diversidad del grupo, y se localizan principalmente en regiones más húmedas.

Históricamente, el género *Selaginella* ha sido organizado en pequeños subgéneros basado en estados de caracteres morfológicos. Spring (1850) clasificó a las especies en dos grupos: *Homeophyllum* y *Heterophyllum* con base en el carácter isófilo o anisófilo de las especies. Hieronymus (1901) siguió la misma clasificación de Spring. Posteriormente Walton y Alston (1938) sugirieron una clasificación basada en el tamaño y hábito de crecimiento, definiendo cuatro subgéneros: *Euselaginella*, *Stachygynandrum*, *Homostachys* y *Heterostachys*. Finalmente Jermy (1986), reconoce cinco subgéneros: *Selaginella*, *Ericetorum*, *Tetragonostachys*, *Stachygynandrum* y *Heterostachys*. De éstos, *Selaginella*,



*Ericetorum* y *Tetragonostachys* incluyen sólo especies isófilas, mientras que *Stachygynandrum* y *Heterostachys* están conformados únicamente por especies anisófilas (Tabla 1).

**Tabla 1.** Clasificaciones de *Selaginella* y sus equivalencias entre ellas (Tomado de Korall *et al.*, 1999).

Hieronymous 1901	Walton and Alston 1938	Jermy 1986
Selaginella	↔ Selaginella	↔ Selaginella
Homeophyllum	→ Euselaginella	
Cylindrostachyae	→ Selaginella	→ Selaginella
Tetragonostachyae	→ Pygmaea	→ Ericetorum
	→ Uliginosa	
	→ Rupestris	→ Tetragonostachys
Heterophyllum	→ Stachygynandrum	→ Stachygynandrum
Pleiomacrosporangiatae	Decumbentes	
Monostelicae	Ascendentes	
Pleiostelicae	Sarmentosae	
Oligomacrosporangiatae	Caulescentes	
Continuae	Circinatae	
Articulatae	Articulatae	
	→ Homostachys	
	→ Heterostachys	→ Heterostachys

De acuerdo con los resultados del análisis cladístico basado en las secuencias del gen *rbcL*, Korall *et al.* (1999), propusieron el subgénero *Selaginella* como el grupo hermano del clado “rizofórico”, este último integrado por todas las demás especies de *Selaginella*. Esta propuesta muestra al subgénero *Selaginella* (grupo no representado en México) como el clado basal del género, así como la monofilia de cada uno de los subgéneros. Sin embargo, no se apoya una relación cercana entre todas las especies isófilas, como se ha hipotetizado en muchas clasificaciones, y en su lugar se respalda que este carácter surgió varias veces de manera independiente a partir de una condición anisófila, ya que las especies isófilas están presentes tanto en el subgénero *Selaginella* como en *Tetragonostachys* y *Ericetorum*.

En un estudio posterior, en el que se incluyen 62 especies y las secuencias del gen *rbcL*, Korall y Kenrick (2002), proporcionaron una mayor evidencia de la monofilia de los subgéneros *Selaginella* y *Tetragonostachys* y establecieron el estado polifilético de los subgéneros *Stachygynandrum*, *Heterostachys* y *Ericetorum* (Figura 1). En un tercer estudio Korall y Kenrick (2004) corroboran la propuesta de su estudio de 2002, pero en esta ocasión con base en el análisis de secuencias de la región de ADN ribosomal-nuclear 26S.

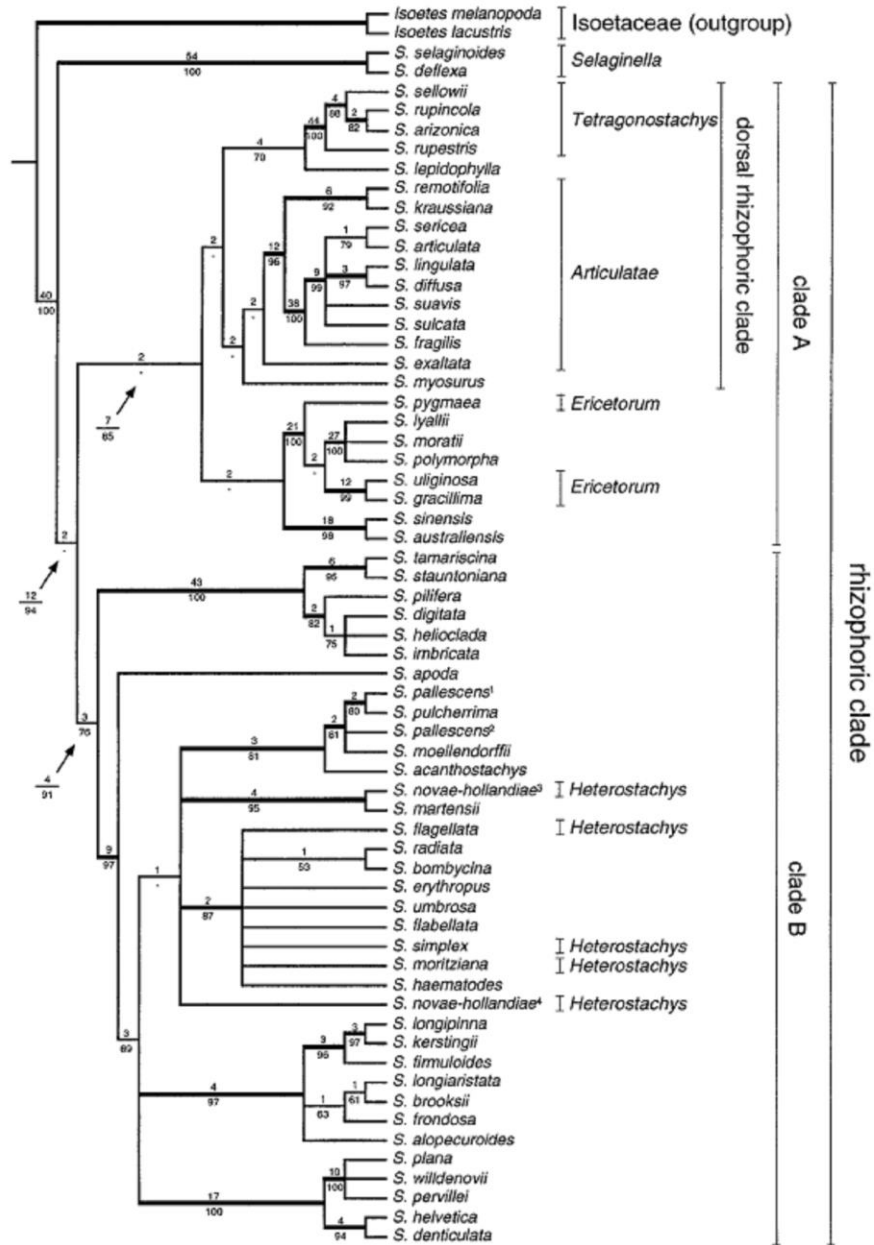


Figura 1. Cladograma que muestra las relaciones entre especies de *Selaginella* (Tomado de Korall y Kenrick, 2002).

## El género *Selaginella* en México

El género *Selaginella* tiene amplia distribución en México; Mickel y Smith (2004), reportan para el país 80 especies, de las cuales 59 presentan hojas anisófilas y 21 hojas isófilas. En cuanto a diversidad por estados, Oaxaca cuenta con 47 especies (Tejero-Diez y Mickel, 2011), le siguen Chiapas y Veracruz con 34 y 28 especies, respectivamente. Para Guerrero Lorea-Hernández y Velázquez (1998) citan 24; para otros estados el número es muy bajo como Guanajuato y Zacatecas con cinco especies cada uno, Baja California con cuatro; Baja California Sur con tres, Aguascalientes, Distrito Federal y Yucatán con dos especies y Tlaxcala con una. Sin embargo, la mayoría de los estados carecen de un inventario específico para este género e incluso hay estados para los que no se tienen datos de la presencia de *Selaginella* como Campeche y Quintana Roo.

Las especies mexicanas de hojas isófilas forman parte del grupo *Tetragonostachys* (Korall *et al.*, 1999; Korall y Kenrick, 2002, 2004). México y el suroeste de Estados Unidos, conforman el principal centro de diversidad de estas especies (Mickel y Smith, 2004). De las aproximadamente 50 especies isófilas reportadas para el mundo (Korall y Kenrick, 2002), 21 se distribuyen en México: *S. arizonica* Maxon, *S. arsenei* Weath., *S. asprella* Maxon, *S. basipilosa* Valdespino, *S. bigelovii* Underw., *S. carnerosana* T. Reeves, *S. cinerascens* A.A. Eaton, *S. eremophila* Maxon, *S. extensa* Underw., *S. landii* Greenm. & N. Pfeiff, *S. macrathera* Weath., *S. mutica* D. C. Eaton ex Underw., *S. parishii* Underw., *S. peruviana* (Milde) Hieron., *S. rupicola* Underw., *S. sartorii* Hieron, *S. sellowii* Hieron., *S. steyermarkii* Alston, *S. underwoodii* Hieron., *S. viridissima* Weath. y *S. wrightii* Hieron (Mickel y Smith, 2004).

En México también están presentes siete especies del grupo “articulado” (serie *Articulatae*), propuesto como grupo hermano del subgénero *Tetragonostachys* (Korall *et al.*, 1999) y originalmente considerado como *Stachygynandrum* en la nomenclatura de Jermy (1986). Todas las especies de este grupo son anisófilas y comprenden a: *Selaginella eurynota* A. Braun, *S. marginata* (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Spring, *S. schizobasis* Baker,

*S. sertata* Spring, *S. silvestris* Aspl., *S. stellata* Spring y *S. tarda* Mickel & Beitel (Mickel y Smith, 2004).

De las 52 especies restantes, 38 se ubican dentro del subgénero *Stachygyandrum* (*sensu* Jermy, 1986), el cual es el clado más rico del género. El subgénero *Stachygyandrum* comprende especies que tienen hábito arrosetado con tallos fasciculados y fuertemente imbricados y hojas anisófilas con consistencia relativamente delgada y distribuidas en cuatro series, sus hojas medias son relativamente cortas y extendidas, mientras que las hojas laterales son más largas (Jermy, 1986). Este grupo incluye, *S. convoluta* (Arn.) Spring, *S. gypsophila* A. R. Sm. & T. Reeves, *S. lepidophylla* (Hook & Grev.) Spring (plantas de la resurrección), *S. nothohybrida* Valdespino, *S. novoleonensis* Hieron., *S. pilifera* A. Braun y *S. ribae* Valdespino. Otro grupo relacionado, que también tiene hojas imbricadas, pero no forman rosetas incluye a *S. acutifolia* (Stolze) Valdespino, *S. harrissi* Underw & Hieron., *S. pallescens* (C. Presl) Spring, *S. polyptera* Valdespino y *S. pulcherrima* Liebm. (Mickel y Smith, 2004).

El Grupo *Heterostachys*, también reconocido con la categoría de subgénero por Valdespino (1995), incluye plantas que se caracterizan por su tendencia a crecer postradas, presentar ramificaciones de tipo flageliforme (tallos filiformes, estoloníferos, cerca de las bases de los tallos principales), hojas muy delgadas y sus esporófilas dimórficas (Mickel y Smith, 2004). En México se distribuyen 14 especies de este grupo: *S. bernoullii* Hieron., *S. finitima* Mickel & Beitel, *S. flagellata* Spring, *S. lineolata* Mickel & Beitel, *S. minima* Spring, *S. mixteca* Mickel & Beitel, *S. moritziana* Spring, *S. popayanensis* Hieron., *S. porphyrospora* A. Braun, *S. prolifera* Valdespino, *S. simplex* Baker, *S. stenophylla* A. Braun, *S. tenella* P. Beauv y *S. tuberosa* McAlpin & Lellinger.

De acuerdo con Mickel y Smith (2004), en México no se encuentran representantes de los subgéneros *Selaginella* y *Ericetorum*.

A pesar de que el país cuenta con una gran diversidad de especies del género *Selaginella*, los estudios florísticos y taxonómicos son escasos y más aún los estudios

morfológicos y anatómicos. Esto toma mayor relevancia debido a que las especies de *Selaginella* son muy similares morfológicamente y esta similitud ha generado un problema persistente en la sistemática del grupo, tanto en la identificación de especies como en sus relaciones filogenéticas (Dahlen, 1988; Mickel y Smith, 2004; Korall y Taylor, 2006).

Ante este panorama y considerando que varios autores han destacado la importancia de contar con estudios anatómicos para la resolución de problemas taxonómicos, tales como identificación de especies y establecimiento de relaciones filogenéticas (Buck y Lucansky, 1976; Dahlen, 1988; Korall y Taylor, 2006), es necesario contar con estudios que permitan ampliar el conocimiento del género *Selaginella*. Con el fin de aportar datos que ayuden a contribuir en la delimitación taxonómica de las especies, se presenta el estudio morfoanatómico comparativo de *Selaginella arsenei*, *S. bigelovii*, *S. extensa*, *S. nothohybrida*, *S. peruviana*, *S. rupincola*, *S. sellowii*, *S. wrightii* y *Selaginella* sp. (*Selaginella* aff. *pallescens*).

## IV. Objetivos

### Objetivo general

Contribuir al conocimiento morfológico y anatómico de nueve especies del género *Selaginella* del Centro de México, con énfasis en especies isófilas.

### Objetivos particulares

Conocer la anatomía y morfología de las hojas vegetativas y esporófilas de *Selaginella arsenei*, *S. bigelovii*, *S. extensa*, *S. nothohybrida*, *S. peruviana*, *S. rupincola*, *S. sellowii*, *S. wrightii* y *Selaginella* sp. (aff. *S. pallescens*).

Conocer la morfología y estructura de los estróbilos de las especies de *Selaginella* seleccionadas.

Conocer la morfología y escultura de las microsporas y megasporas de las especies en cuestión.

Evaluar el valor taxonómico de los caracteres morfológicos y anatómicos explorados en las especies de *Selaginella* estudiadas.

Determinar las características morfológicas y anatómicas distintivas entre las especies de *Selaginella* estudiadas.

Analizar la posible relación de los caracteres morfológicos y anatómicos explorados de las especies de *Selaginella* con su hábito de crecimiento.

## V. Antecedentes

La principal importancia de *Selaginella* es evolutiva; al ser éste el género más diverso de uno de los únicos dos linajes sobrevivientes de plantas vasculares, cuyos ancestros se remontan al Carbonífero, lo muestran como un género exitoso con una tendencia hacia la especiación; una muestra de ello es la presencia del género en diversos ambientes, desde el xerofítico hasta el hidrófilo, además al ser el linaje hermano del clado de las eufilofitas, su estudio y los resultados de éstos, pueden revelar aspectos que permitan entender la evolución de varios caracteres dentro de las embriofitas (Banks *et al.*, 2011). No obstante lo anterior y la complicada taxonomía que caracteriza a muchas de las especies de *Selaginella*, es un grupo que ha recibido relativamente poca atención, tanto taxonómica como anatómica, lo cual en parte es debido a la poca importancia pragmática y ecológica que sus especies presentan. Los principales estudios a nivel mundial que se han realizado para conocer más sobre la anatomía y morfología de las especies se describen a continuación.

El estudio anatómico más antiguo encontrado para el género, lo realizó Harvey- Gibson de 1893 a 1902 y lo publicó en de una serie de artículos que describen la anatomía del tallo, hoja, lígula y raíz.

Años más tarde Uphof (1920), presentó la descripción anatómica de varias especies de *Selaginella* que viven en ambientes xerófilos (anisófilas e isófilas) recolectadas en diferentes partes del mundo. También describió el hábitat, así como características morfológicas del tallo y hojas. Entre las especies estudiadas por Uphof, que están reportadas para México, se encuentran *S. rupincola*, *S. mildei* (= *S. sellowi*), *S. saccharata* (= *S. delicatissima* Linden ex A. Braun), *S. sanguinolenta* (= *S. delicatissima*), *S. lepidophylla*, *S. pilifera*, *S. convoluta*, *S. cuspidata* (*S. pallescens*), *S. pringlei* (= *S. pilifera*) y *S. longispicata* (*S. convoluta*).

Posteriormente Tryon (1949) realizó un estudio en donde describe el tamaño, ornamentación y color de las esporas de 33 especies de *Selaginella* de Norte América y Norte de México, de entre ellas, *S. rupincola*, *S. coryi* (= *S. viridissima*), *S. bigelovii*, *S.*



*underwoodii*, *S. mutica*, *S. cinerascens*, *S. asprella*, *S. wrightii*, *S. sheldoni* (= *S. peruviana*), *S. arizonica*, *S. eremophila*, *S. apoda*, *S. lepidophylla* y *S. pilifera* están reportadas para el país.

Hellwig (1969), estudió la micromorfología de las esporas de las selaginelas heterófilas de México y América Central. Él observó caracteres tales como el color y la ornamentación de las microsporas y la ornamentación y el tamaño de las megasporas. En su artículo, Hellwing señala que las esporas de *Selaginella* tienen un valor taxonómico importante y muestra que ciertas características de las esporas pueden ser útiles en la definición de grupos de especies. En su estudio incluyó a *S. cladorrhizans* (= *S. tenella*), *S. estrellensis* (= *S. martensii*), *S. galeottii* (= *S. stellata*), *S. hoffmannii*, *S. huehuetenangensis*, *S. illecebrosa*, *S. intacta* (= *S. lingulata*), *S. lepidophylla*, *S. marginata*, *S. martensii*, *S. microdendron* (= *S. pallescens*), *S. minima*, *S. novoleonensis*, *S. oaxacana*, *S. pallescens*, *S. porphyrospora*, *S. pulcherrima*, *S. reflexa*, *S. revoluta* (= *S. hirtifolia*), *S. schaffneri*, *S. schiedeana*, *S. schizobasis*, *S. sertata*, *S. silvestris*, *S. stenophylla* y *S. tarapotensis* (= *S. flexuosa*) con registros para México.

Márquez (1970), en su tesis de licenciatura analizó los problemas referentes a la forma y estructura de dos especies de *Selaginella*, en su trabajo quedan consignados, caracteres detallados de la morfología y anatomía de *S. galeottii* (= *S. stellata*) y *S. lepidophylla*, así como su forma de vida y reproducción.

Buck y Lucansky (1976), describieron la anatomía y la morfología de *S. ludoviciana* A. Braun y la compararon con *S. apoda* (L.) Spring en un intento por resolver el estatus taxonómico de cada taxón. En su análisis consideraron varios caracteres tales como: hábito, número de hojas, largo y ancho de las hojas, la proporción entre ambas medidas, largo del ápice de las hojas, borde de las hojas, patrones celulares epidérmicos, distribución estomática y estructura del xilema y del floema. Con base en la comparación de estas características, ellos determinaron que *S. ludoviciana* y *S. apoda* son especies diferentes. Ésta se encuentra reportada para México.

Fraile y Riba (1981), analizaron la distribución esporangial de 16 especies de *Selaginella* una del subgénero *Selaginella* (*S. extensa*, anteriormente considerada dentro de este subgénero, actualmente se encuentra dentro del subgénero *Tetragonostachys*) y 15 del subgénero *Stachygynandrum*. Ellos determinaron cuatro patrones básicos: a) estróbilos con un megasporangio basal; b) estróbilos con dos hileras verticales de megasporangios y dos hileras verticales de microsporangios; c) estróbilos con microsporangios y megasporangios entremezclados, con predominio de los primeros y d) estróbilos totalmente microsporangios. De sus observaciones destacan la gran variabilidad que pueden llegar a presentar una misma especie, por lo que el patrón de distribución puede no ser el mismo siempre.

De la Sota y Morbelli (1981) realizaron un detallado análisis de la distribución de los esporangios de *S. peruviana* y *S. sellowii*. Para ambas especies establecieron tres tipos básicos de distribución esporangial en los estróbilos (basal, baso-lateral y lateral), aunque también describen variantes de estos tres patrones. Debido a la gran variabilidad encontrada en estas dos especies, de la Sota y Morbelli concluyen que el uso del arreglo esporangial como herramienta taxonómica no es válido para estas especies.

Dahlen (1988), examinó caracteres morfológicos y anatómicos para 11 especies de *Selaginella* que se encuentran en Hong Kong. Los caracteres que utilizó en su estudio fueron: tamaño y forma de la hoja, patrones celulares epidérmicos, estructura del mesofilo, forma de la lígula, patrones de organización de los tejidos observados en cortes transversales del tallo, forma de la esporófila, forma del microsporangio, distribución de los esporangios y ornamentación de las esporas. En dicho trabajo Dahlen concluye que las especies de *Selaginella* pueden distinguirse de manera consistente por un amplio rango de caracteres tanto morfológicos como anatómicos. Asimismo, menciona que los diferentes caracteres pueden relacionar especies cercanas.

Stafford (1991), publicó dos claves de identificación de especies basado en la descripción de microsporas y de megasporas para cuatro especies de *Selaginella*: *S. kraussiana*, *S. selaginoides*, *S. helvetica* y *S. apoda*.

Tryon y Lugardon (1991), examinaron 67 especies de *Selaginella* y establecieron que los patrones observados son generalmente congruentes con los subgéneros *Selaginella*, *Ericetorum* y *Tetragonostachys* reconocidos por Jermy (1986).

Morbelli (1995), realizó contribuciones al estudio de las paredes de las megasporas de especies del género *Selaginella*. En su trabajo describe la ultraestructura y subestructura de la pared de la megaspora. En él se encuentran especies que crecen en México como *S. convoluta*, *S. marginata*, *S. peruviana* y *S. sellowii*.

Alemón-Medina (1999), en su tesis de licenciatura, determinó el tipo de estomas y el índice estomático de tres especies de *Selaginella*. *S. galeotii*, *S. rhizophota* y *S. sertata* y analizaron las implicaciones taxonómicas, ecológicas y fisiológicas de estos caracteres. En sus resultados, Alemón-Medina reporta estomas de tipo anomocítico para estas tres especies.

Korall y Taylor (2006), estudiaron la micromorfología de megasporas de 52 especies de *Selaginella* a través de observaciones en microscopía electrónica de barrido. Los caracteres que se describen en este estudio son diámetro máximo y mínimo de la espora en vista proximal y distal; largo relativo de la lesura/diámetro de la espora, micromorfología de la superficie, incluyendo la presencia/ausencia de curvatura o zona, densidad del retículo, en caso de presentarse; máximo y mínimo de alto y ancho del muro y color de la espora. Este estudio muestra que hay un intervalo de características morfológicas en las megasporas de *Selaginella*, y que algunos caracteres definen claramente grupos monofiléticos, mientras que otros caracteres son homoplásicos. Su estudio también incluye algunas especies registradas para México, entre ellas: *S. apoda*, *S. arizonica*, *S. flagellata*, *S. lepidophylla*, *S. martensii*, *S. moritziana*, *S. pallescens*, *S. peruviana*, *S. pulcherrima* y *S. simplex*.

Schulz *et al.* (2010), realizaron un extenso estudio sobre la morfología, anatomía y ciclo de vida de *S. apoda*. Ellos proponen a esta especie como modelo de estudio debido a las varias ventajas que tiene como su ciclo de vida corto, genoma secuenciado, además de ser

corto y presentar poca variación, tasa de crecimiento rápida, gran producción de esporangios y esporas, comercialmente disponible y cultivadas en muchos jardines botánicos.

Recientemente Singh *et al.* (2014) hicieron un análisis morfológico comparativo de los estróbilos para doce especies de *Selaginella* presentes en la India. En su trabajo destacan la importancia taxonómica de la posición y tipo de estróbilo, así como características morfológicas de las esporófilas, tales como largo, margen, color, forma de la esporófila, y arreglo de los mega y microsporangios.

## V. Área de estudio

Las entidades de la República Mexicana (Distrito Federal, Estado de México, Hidalgo, Morelos, Puebla, Tlaxcala y norte de Guerrero), en donde se realizaron las recolectas de las especies del género *Selaginella* incluidas en este trabajo, se ubican principalmente en el centro de la región fisiográfica de la Faja Volcánica Transmexicana (FVT), se localiza entre los 17°30' y los 20°25' de latitud norte y los 96°20' y 105° 20' de longitud oeste y se trata de un conjunto de cordilleras y volcanes de diferentes edades alineados sobre una franja que cruza el territorio mexicano de oeste (Cabo Corrientes, Nayarit) a este (Sierra de Chiconquiaco, Veracruz) (Espinosa y Ocegueda, 2007). En el occidente los volcanes que destacan son el Ceboruco (Nayarit), el Nevado y el Volcán de Colima (Jalisco-Michoacán), y el Pico de Tancítaro (Michoacán). En el centro se encuentran los volcanes que rodean el Valle de México, desde el Nevado de Toluca (Estado de México) pasando por el cinturón Ajusco-Chichinautzin y termina en la Sierra Nevada (volcanes Iztaccíhuatl, Popocatepetl y Tláloc); en el sur de este sector se deriva la Sierra de Taxco. En el oriente están los volcanes Malinche y el Pico de Orizaba (Espinosa y Ocegueda, 2007).

La FVT tiene un régimen climático moderadamente diverso, prevaleciendo los climas Aw (subhúmedos) en la mitad suroccidental y los BS (semisecos o semiáridos) en la mitad nororiental. La temperatura anual dominante en la mitad suroccidental oscila entre 10° y

20° C, mientras que en la occidental es de 15° a 30° C; en ambas la temporada de lluvia ocurre en el verano (Ferrusquía-Villafranca, 2007). En esta región fisiográfica están presentes casi todos los tipos de vegetación, aunque predominan los bosques de coníferas (31%) y de encinos (28%). El resto del área está compuesto por pastizales, matorrales subalpinos, bosques mesófilos (en áreas de cañadas), vegetación ribereña y tierras urbanas y de cultivo. La presencia de vegetación de climas áridos (matorrales xerófilos) y subhúmedos (selvas bajas caducifolias) se debe en ocasiones a la presencia de derrames lávicos, en los cuales no se retiene la humedad de las lluvia, y en otros casos debido al efecto de sombra orográfica, sobre todo en las zona de contacto con las provincias vecinas (cuenca del Balsas y Altiplano del Norte) (Espinosa y Ocegueda, 2007).

## VII. Materiales y métodos

### Trabajo de gabinete

Se realizó una revisión de los ejemplares en los herbarios MEXU, ENCB y FCME para hacer una lista preliminar de las especies de *Selaginella* que se encuentran en el área de estudio, así como para establecer los posibles lugares de recolección. También se revisó la literatura y en particular el trabajo de Mickel y Smith (2004) para complementar y depurar la lista obtenida en la revisión de herbario.

### Especies del género *Selaginella* incluidas en este trabajo.

De la lista preliminar obtenida se seleccionaron para su estudio siete especies con hojas isófilas: *Selaginella arsenei*, *S. bigelowii*, *S. extensa*, *S. peruviana*, *S. rupincola*, *S. sellowii*, *S. wrightii*, así como dos especies de hojas anisófilas, *S. nothohybrida*, *Selaginella* sp. (aff. *S. pallescens*) que representan a cada uno de los subgéneros establecidos por Jermy (1986), presentes en México.

Se determinaron los lugares de recolección de acuerdo con la lista obtenida y los datos de herbario. Las recolectas se realizaron en los estados de México, Guerrero, Hidalgo,

Morelos, Puebla, Tlaxcala y Distrito Federal, delimitando así el área de estudio al centro de la Faja Volcánica Transmexicana (Tabla 2).

### Trabajo de campo

Se realizaron varios viajes de recolección a localidades previamente seleccionadas para la obtención del material botánico (Tabla 2). En cada lugar se colectaron al menos tres individuos fértiles por especie. Parte del material se procesó de acuerdo con la técnica descrita por Lot y Chiang (1986) para los ejemplares de herbario que sirven de respaldo a este trabajo. Las etiquetas incluyen datos como el municipio, la localidad, coordenadas, altitud, tipo de vegetación, colector y fecha (Tabla 2).

Otra parte del material se fijó en FAA (formol, ácido acético, alcohol etílico) para su posterior procesamiento y análisis en el laboratorio.

**Tabla 2. Localidades de recolección de las diferentes especies de *Selaginella*.**

Especie	Localidad	Vegetación,
<i>Selaginella arsenei</i>	Laguna de Tecocomulco, Hidalgo.	Bosque de <i>Juniperus</i> y vegetación acuática
	Paso de León, Hidalgo	Matorral xerófilo
<i>S. bigelovii</i>	La Estancia, Buenavista de Cuellar, Guerrero.	Bosque de pino-encino
<i>S. extensa</i>	Lontla, Hidalgo.	Bosque mesófilo de montaña
	Molango, Hidalgo.	Bosque mesófilo de montaña
<i>S. nothohybrida</i>	Copalillo, Guerrero.	Bosque tropical caducifolio,
<i>S. peruviana</i>	El Carmen, Tlaxcala.	Matorral xerófilo,
	Las derrumbadas, Puebla.	Matorral xerófilo,
	El Ocotal, Puebla	Bosque de Pino,
<i>S. rupincola</i>	El Chico, Hidalgo.	Bosque de Coníferas,

	Paso de León, Hidalgo.	Matorral xerófilo
<i>S. sellowii</i>	Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, Distrito Federal.	Matorral xerófilo,
<i>S. wrightii</i>	Coxcatlan, Guerrero.	Bosque tropical caducifolio
<i>Selaginella</i> sp ( <i>S. aff. pallescens</i> )	Buenavista de Cuéllar, Guerrero.	Bosque tropical caducifolio, 1134

### Trabajo de laboratorio

Los ejemplares recolectados se identificaron utilizando las claves y descripciones de Mickel y Smith (2004) y se cotejaron con material de herbario. Una vez procesados se depositaron en el herbario de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México (FCME).

**Aclarado de muestras.** Del material fijado en FAA se tomó un fragmento de cada ejemplar para aclarar tanto hojas como estróbilos. Las muestras se enjuagaron con agua corriente y se colocaron en un vaso de precipitado con hidróxido de sodio al 5%, dicha solución se calentó hasta que tomaron un tono oscuro, posteriormente se enjuagaron con agua corriente y se colocaron en cloro comercial al 50% hasta que se tornaron blanquecinas, a continuación se lavaron con agua corriente. Después, las muestras se deshidrataron en etanoles graduales de 50%, 70%, 85% y 96%, dejando por un tiempo de 30 minutos en cada uno, posteriormente se tiñó con verde rápido etanólico durante un minuto, enseguida se lavó el excedente con etanol al 96% y 100%. Finalmente fueron colocadas en xilol por 5 minutos y se montaron en portaobjetos con resina sintética. En el caso de los estróbilos, no fueron teñidos.

**Microscopía Electrónica de Barrido (MEB).** Para cada especie se tomaron muestras de hojas vegetativas y esporófilas del material fijado en FAA. Posteriormente se deshidrataron en una serie etanólica desde 30% hasta 100%. Se secaron a punto crítico con CO<sub>2</sub> y se montaron en porta muestras de aluminio sobre cinta de carbón adhesiva. Se recubrieron con oro en una ionizadora QUORUM Q15OR ES con una capa de 20 mA de grosor durante 2

minutos. Finalmente se observaron al microscopio electrónico de barrido Marca Hitachi, Modelo SU1510 a un voltaje de 15 kw.

También se tomaron muestras de las microsporas y megasporas, de los ejemplares herborizados y se siguió el procedimiento descrito anteriormente desde el punto en donde se montaron en porta muestras. Se tomaron fotomicrografías para cada especie de ambas esporas.

**Cortes histológicos.** Del material fijado en FAA se tomaron hojas vegetativas y esporófilas, las cuales se deshidrataron en una serie gradual de etanoles por 30 minutos (30%, 50% 70%, 85%, 96% y 100%), se trataron con xilol y se incluyeron en paraplast a 58-60 °C. Posteriormente se obtuvieron secciones transversales de 8 µm de grosor con un micrótopo semiautomático de rotación marca Leica RM2165, se desparafinaron, después se tiñeron mediante la técnica safranina-verde rápido en metilcelosolve y se montaron en portaobjetos con resina sintética para su posterior observación.



## VII. Resultados

En esta sección primero se presentan los resultados generales para las nueve especies y posteriormente se describen cada una de ellas. Algunas de las figuras se citan en las generalidades, pero la mayoría solo se muestran en las descripciones de cada especie.

### Morfoanatomía de las hojas de *Selaginella*

#### Hojas de las especies de *Selaginella* isófilas

Las hojas vegetativas de las siete especies isófilas estudiadas son lanceoladas y con simetría bilateral, lo que a simple vista o en observaciones al microscopio estereoscópico las muestra similares, sin embargo, en este estudio se encontraron diferencias en el ápice de las hojas, ya que puede ser cortamente aristado como *S. arsenei* y *S. peruviana* o largamente aristado como en *S. sellowii*, *S. wrightii* y *S. bigelowii*, o acuminado (*S. extensa*); así como la base que puede ser peltada y pubescente como en *S. bigelowii*, trunca y glabra como en *S. arsenei* y *S. extensa*, decurrente y glabra como en *S. peruviana* y *S. sellowii* o decurrente y pubescente como en *S. wrightii* y el margen que según la especie puede ser de cortamente ciliado a dentado como en *S. extensa* y *S. peruviana*, de largamente ciliado a dentado en *S. sellowii* y *S. arsenei* o de largamente ciliado a cortamente ciliado como en *S. wrightii* y *S. bigelowii*. De igual forma, las papilas arregladas en dos hileras orientadas longitudinalmente a los costados de la vena media en la superficie abaxial se encuentran en las hojas de todas las especies isófilas estudiadas, y sólo *S. wrightii* presenta papilas en la superficie adaxial. Asimismo hay diferencias en la superficie de ambas caras, que puede ser glabra o conservar algunos tricomas, dependiendo de la especie (Fig. 2, Tabla 3).

La superficie adaxial de las hojas vegetativas es homogénea, todas las células epidérmicas son alargadas, los extremos de las mismas son diagonales, las paredes anticlinales lisas o ligeramente sinuosas y solo *S. wrightii* presenta papilas sobre la superficie. La superficie abaxial presenta estomas anomocíticos concentrados en la parte central de la lámina, orientados longitudinalmente y distribuidos en series de entre 6, 5 o 4 en la base y de 3, 2 a 1 hacia el ápice. También es notoria la presencia de ceras

epicuticulares en forma de película, cortezas o tubulares. La parte media está flanqueada por células epidérmicas alargadas con paredes anticlinales ligeramente sinuosas y con papilas. Bordeando a las células papilosas, se presentan una serie de células alargadas de paredes anticlinales lisas. Las células del borde son alargadas y más angostas que las anteriores, con paredes anticlinales lisas y de éstas emergen los tricomas unicelulares cónicos y rectos, con la base algo ensanchada y el ápice agudo, sus paredes son delgadas y lisas.

En sección transversal, las hojas vegetativas presentan epidermis con cutícula lisa. En los cortes realizados en la parte media de las hojas, la epidermis muestra paredes mayormente engrosadas respecto a las que se observan en los cortes realizados de la región basal; en la superficie abaxial, las células epidérmicas relacionadas con el esclerénquima del mesofilo, son papiladas. En el mesofilo se observa hacia la superficie adaxial parénquima laxo, hacia la superficie abaxial se distinguen dos regiones de esclerénquima laterales a la vena media que se extienden hasta quedar en contacto con la epidermis.

Las esporófilas estudiadas son homogéneas, todas son ovadas a anchamente ovadas y con simetría bilateral, con la base lobada y glabra; solamente el ápice muestra variación y puede ser cortamente aristado como *S. arsenei*, aristado como *S. bigelowii* y acuminado como *S. extensa*, *S. peruviana*, *S. sellowii* y *S. wrightii* y lo mismo que el margen que puede ser dentado en *S. arsenei* y *S. extensa*, de cortamente ciliado a dentando en *S. peruviana* y *S. sellowii* y cortamente ciliado en *S. wrightii* y *S. bigelowii* (Fig. 3, Tabla 3).

La superficie adaxial de las esporófilas es homogénea, las células epidérmicas son alargadas con los extremos generalmente diagonales, con paredes anticlinales lisas o sinuosas y algunas pueden tener una superficie papilosa como *S. sellowii* y *S. wrightii*. En la superficie abaxial se observan estomas anomocíticos concentrados en la parte central de la lámina, orientados longitudinalmente, distribuidos en series de 6, 5 o 4 en la base y de 3, 2 y 1 hacia el ápice. Presentan ceras epicuticulares en forma de película, cortezas o pliegues. La parte media de la hoja está flanqueada longitudinalmente por células epidérmicas alargadas con paredes anticlinales ligeramente sinuosas, a esta región le sigue

otra de células epidérmicas alargadas con paredes anticlinales ligeramente sinuosas y papilosas; bordeando a estas células, se encuentran células alargadas de paredes anticlinales lisas, de las cuales emergen los tricomas unicelulares, cónicos, rectos y de paredes delgadas.

En sección transversal, la epidermis presenta cutícula lisa, en la parte media de las hojas la epidermis muestra paredes más engrosadas con respecto a la de las células epidérmicas de la base de las mismas hojas; en la superficie abaxial, las células epidérmicas relacionadas con el esclerénquima del mesofilo son papiladas. En el mesofilo se observa parénquima laxo hacia la superficie adaxial y hacia la superficie abaxial dos regiones de esclerénquima laterales a la vena media.

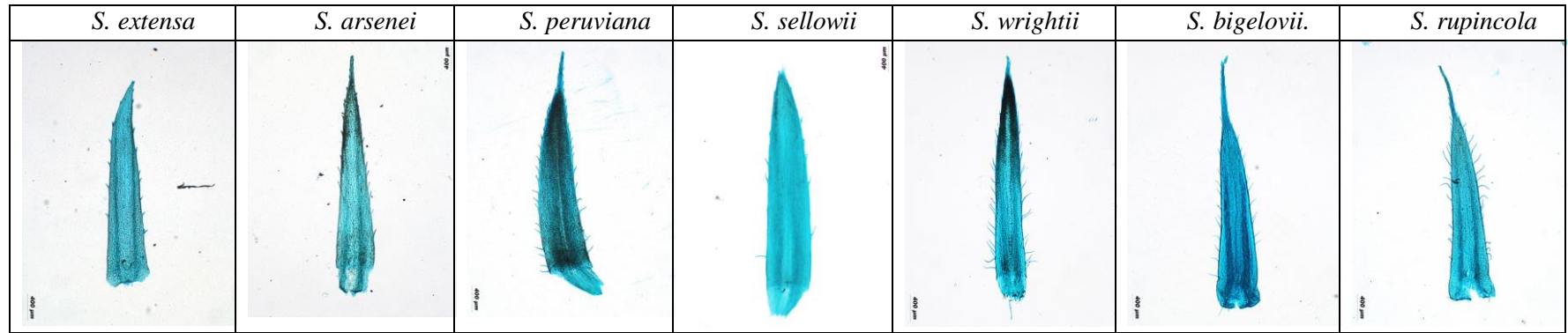


Figura 2. Morfología de las hojas vegetativas de especies isófilas de *Selaginella*.

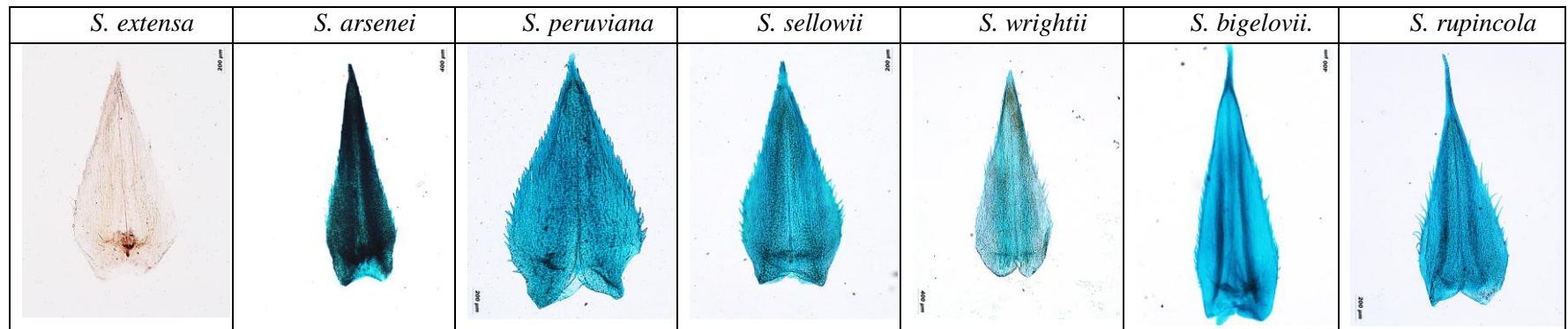


Figura 3. Morfología de las esporófilas de especies isófilas de *Selaginella*.

**Tabla 3. Cuadro comparativo de la morfología de las hojas de especies isófilas de *Selaginella***

Hojas vegetativas						Especie	Esporófilas					
Tamaño L/W (mm)	Proporción (mm)	Ápice	Base	Superficie	Margen		Tamaño L/W	Proporción (mm)	Ápice	Base	Superficie	Margen
2.16/0.3	7.2	A <sub>S</sub>	T	G	C <sub>L</sub> -E	<i>S. arsenei</i>	2.22/0.65	3.4	A <sub>S</sub>	F	G	E
3.24/0.6	5.4	A <sub>L</sub>	P	Pc	C <sub>L</sub> -C <sub>S</sub>	<i>S. bigelowii</i>	2.3/0.82	2.73	A <sub>L</sub>	F	G	C <sub>S</sub>
1.92/0.31	6.19	B	T	G	C <sub>S</sub> -E	<i>S. extensa</i>	---	---	B	F	G	E
2.75/0.48	5.72	A <sub>S</sub>	D	G	C <sub>S</sub> -E	<i>S. peruviana</i>	1.7/0.82	2.07	B	F	G	C <sub>S</sub> -E
3.09/0.46	6.69	A <sub>L</sub>	T	Pc	C <sub>L</sub> -C <sub>S</sub>	<i>S. rupicola</i>	2.05/0.7	2.92	A <sub>L</sub>	F	G	C <sub>L</sub> -C <sub>S</sub>
2.43/0.6	4.05	A <sub>L</sub>	D	G	C <sub>L</sub> -E	<i>S. sellowii</i>	1.6/0.67	2.3	B	F	G	C <sub>S</sub> -E
3.25/0.41	7.92	A <sub>L</sub>	D	G	C <sub>L</sub> -C <sub>S</sub>	<i>S. wrightii</i>	2.24/0.83	2.69	B	F	G	C <sub>S</sub>

A = aristado; B = acuminado; C = ciliado; D = decurrente; E = dentado; F = lobado; G = glabro; P = peltado; Pc = pubescente; T = trunca; L = largo; S = corto.

### **Hojas de las especies de *Selaginella* anisófilas**

Las hojas laterales de las dos especies de *Selaginella* con anisofilia analizadas son asimétricas, ovadas, con el ápice cortamente aristado, la base de cordada a auriculada, el margen es largamente ciliado en la parte media basal y dentado en la parte media apical en *S. nothohybrida* y en *Selaginella* sp. (*S. aff. pallescens*) es largamente ciliado a cortamente ciliado. Las hojas medias son asimétricas y ovadas, el ápice es cortamente aristado, la base es cordada y el margen largamente ciliado hacia la base y cortamente ciliado hacia el ápice en *S. nothohybrida*. *Selaginella* sp. (*S. aff. pallescens*) presenta una arista corta, base cordada, margen de largamente ciliado en la parte media basal y dentado en la parte media apical (Fig. 4, Tabla 4).

En sección transversal las hojas vegetativas muestran a la epidermis de la superficie adaxial con cutícula lisa, los estomas están distribuidos en la parte media; el mesofilo es bifacial con parénquima en empalizada hacia el haz y parénquima esponjoso hacia el envés. La epidermis de la superficie abaxial con cutícula lisa, las células epidérmicas tienen paredes delgadas y los estomas están distribuidos por toda la superficie.

Las esporófilas de las especies anisófilas tienen simetría bilateral, en *S. nothohybrida* son ovadas, con el margen corta a largamente ciliado y el ápice acuminado, y en *Selaginella* sp. (*S. aff. pallescens*) son ovadas con la base redondeada, el margen dentado a largamente ciliado y el ápice largamente aristado (Fig. 4, Tabla 4).

Las esporófilas en sección transversal presentan epidermis en ambas superficies con paredes delgadas y mesofilo con parénquima esponjoso.

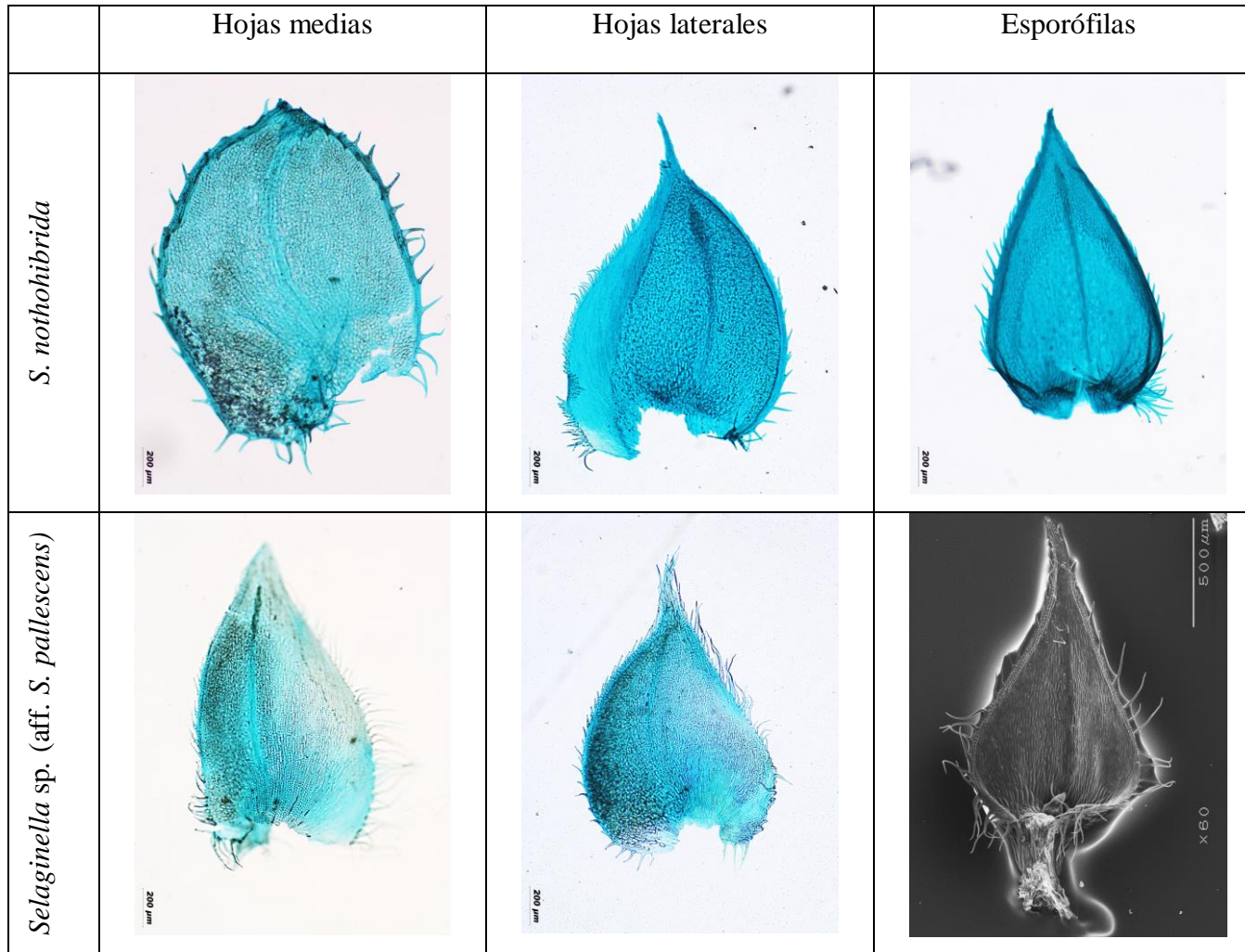


Figura 4. Morfología de las hojas vegetativas y esporófilas de las especies anisófilas de *Selaginella*.

**Tabla 4. Cuadro comparativo de la morfología de las hojas de especies anisófilas de *Selaginella*.**

Especie	Hojas laterales						Hojas medias						Esporófilas					
	Proporción x(L)/ x(A)	Simetría	Forma	Base	Ápice	Margen	Proporción x(L)/ x(A)	Simetría	Forma	Base	Ápice	Margen	Proporción x(L)/ x(A)	Simetría	Forma	Base	Ápice	Margen
<i>S. nothohybrida</i>	1.6	Z	O	J	A	C <sub>L</sub> /E	1.5	Z	O	J	A-A <sub>L</sub>	C <sub>s</sub>	1.6	B	O	R	A	C <sub>L</sub> -C <sub>s</sub>
<i>Selaginella</i> sp.	1.14	Z	O	J	A	C/E	1.55	Z	O	J	A <sub>L</sub>	C	---	B	O	R	A <sub>L</sub>	C <sub>L</sub> -E

**A = acuminado; B = Bilateral; C = ciliado; E = dentado; O = ovado; J = cordado; Z = asimétrico L = largo; S = corto.**



## Distribución de los esporangios en los estróbilos.

Los estróbilos aclarados muestran cuatro patrones de distribución de los esporangios: 1) megasporangios en la base y microsporangios distales como en *S. arsenei* (Fig. 7), *S. peruviana* (Fig. 24), *S. sellowii* (Fig. 34) y *S. wrightii*, 2) distribuidos en dos hileras de megasporangios y dos de microsporangios a lo largo de todo el estróbilo como en *S. bigelowii* (Fig. 13), *S. nothohybrida* (Fig. 44) y *S. rupincola* (Fig. 29). 3) en secciones alternas de varios megasporangios (cuatro por hilera) y varios microsporangios por hilera como en *S. extensa* (Fig. 18), 4) megasporangios en dos hileras y microsporangios en dos hileras y en el ápice de las hileras megasporangiadas como en *Selaginella* sp. (*S. aff. pallescens*) (Fig. 51).

## Morfología de esporas

Se encontraron tres tipos o patrones generales de ornamentación en las megasporas: reticulada, granulada y rugulada. Las megasporas con la superficie reticulada se encuentran en *S. arsenei* (Figs. 8a-b) y *S. peruviana* (Figs. 25 a-b) con lúmenes y muros granulados en ambas caras, proximal y distal, o pueden presentar una ornamentación rugulada formadas por elementos granulares compactos como en *S. extensa* (Figs. 19a-b) y *S. wrightii* (Fig. 40a-b), o puede ser granulada como en *S. bigelowii* (Figs. 14a y 14b), *S. rupincola* (Figs. 30a y 30b) y *S. nothohybrida* (Fig. 45a-b) o granulada en la superficie proximal y reticulada en la superficie distal como en *Selaginella* sp. (*S. aff. pallescens*) (Figs. 52a-b).

Las microsporas mostraron dos tipos generales: granulada y rugulada. En la superficie proximal se puede presentar, una ornamentación granulada como en *S. arsenei* (Fig. 8c), *S. sellowii* (Fig. 35a), *S. wrightii* (Fig. 40c), *S. bigelowii* (Fig. 14c), *S. rupincola* (Fig. 30c), *Selaginella* sp. (Fig. 52c) y *S. nothohybrida* (Fig. 45c), o una ornamentación rugulada como en *S. extensa* (Fig. 19c) y *S. peruviana* (Fig. 25c), mientras que en la superficie distal se puede presentar una ornamentación ligeramente granulada y perforada como en *S. arsenei* (Fig. 8d), *S. bigelowii* (Fig. 14d) y *S. rupincola* (Fig. 30d) o una superficie rugulada como *S. extensa* (Fig. 19d), *S. sellowii* (Fig. 35b), *S. peruviana* (Fig.

25d), *S. wrightii* (Fig. 40d) y *Selaginella* sp. o una superficie verrugada como en *S. nothohybrida* (Fig. 45d).

## **Descripciones morfoanatómicas de las especies de *Selaginella* estudiadas**

### **SELAGINELAS CON ISOFILIA**

**1.- *Selaginella arsenei*** Weath., J. Arnold Arbor. 25: 417 (t. 2, fig. 8). 1944. Tipo: México. Querétaro. Querétaro, *Arsène 10641*; (US; IT: GH).

**Hojas vegetativas. Lámina** de 1.95-(2.16)-2.4 x 0.3 mm, lanceolada, de simetría bilateral; **ápice** aristado, arista hialina-blanquecina de 0.36-(0.40)-0.50 mm, **base** truncada, adnada al tallo, glabra (Fig. 5a); **margen** denticulado a cortamente ciliado (Fig. 6a); **superficie adaxial** homogénea, glabra, células epidérmicas con paredes anticlinales lisas, alargadas, con extremos diagonales (Fig. 5b); **superficie abaxial** glabra, con estomas anomocíticos, concentrados en la parte central de la lámina, orientados longitudinalmente, distribuidos en series de 5 o 4 en la base y 1 hacia el ápice (Figs. 5c y 6b); parte media flanqueada por células epidérmicas alargadas con paredes anticlinales ligeramente sinuosas y con ceras epicuticulares en finas películas; a esta región le sigue otra de células alargadas con paredes anticlinales ligeramente sinuosas y presencia de papilas (Fig. 5d); las células papilosas se extienden hasta el margen a partir de la región media de la hoja hacia el ápice; de la parte media de la hoja hacia la base, bordeando a las células papilosas, células alargadas de paredes anticlinales lisas; células del borde alargadas y angostas con paredes anticlinales lisas y de las cuales salen tricomas ciliados unicelulares, cónicos, rectos, de paredes delgadas y lisas (Fig. 6a). **Sección transversal** (Fig. 6c). Epidermis de la **superficie adaxial** con cutícula lisa, células epidérmicas con paredes engrosadas; **mesofilo**: hacia la cara adaxial, parénquima esponjoso; hacia la superficie abaxial dos regiones de esclerénquima laterales por debajo de la epidermis, conformado por 3-4 capas de células (Fig. 6f); haz rodeado por células parenquimáticas (Fig. 6d); epidermis de la **superficie abaxial** con cutícula lisa, células epidérmicas con paredes engrosadas; las células

epidérmicas adyacentes a la región del esclerénquima son papilosas. Región estomática hundida formando un canal (Fig. 6e).

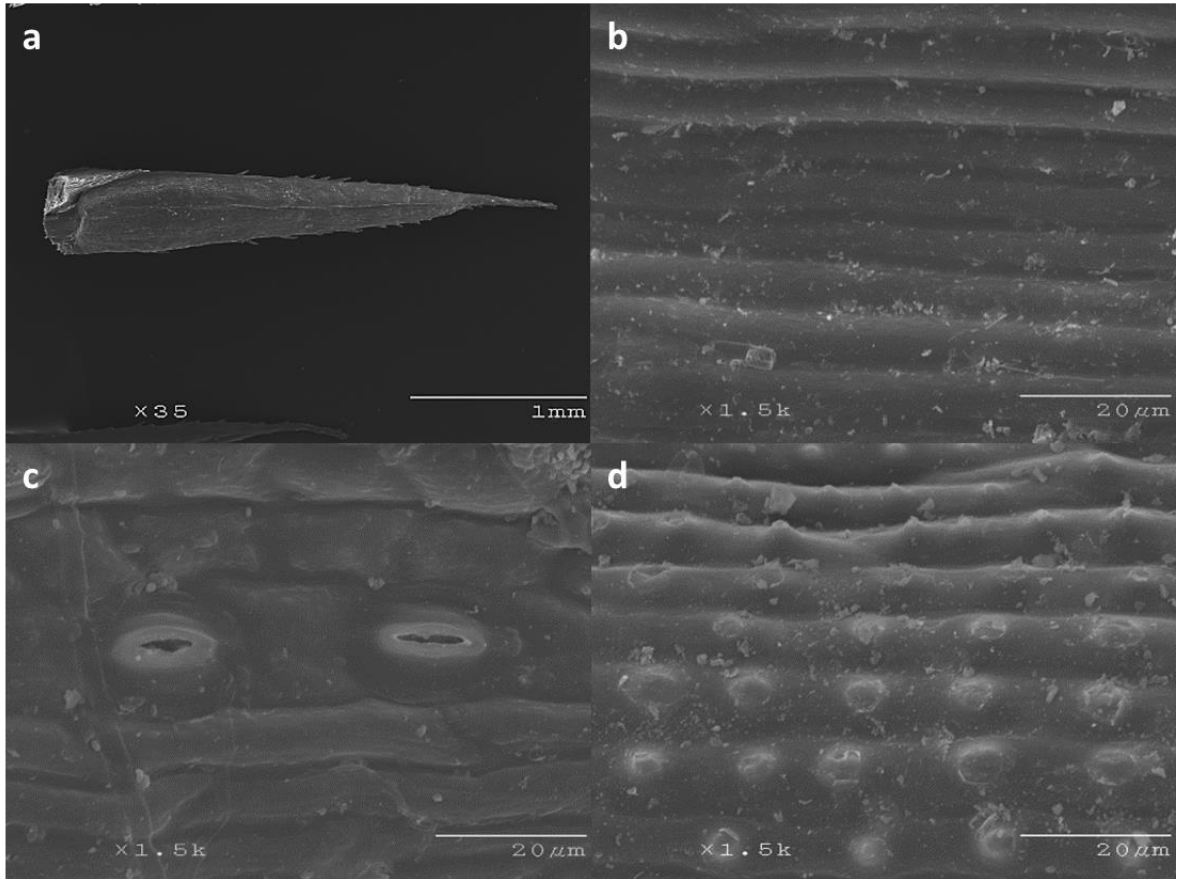


Figura 5. *S. arsenei*. Hoja vegetativa, a) micrófila completa en vista abaxial, b) superficie adaxial, c) estomas en la superficie abaxial, d) papiloas en la superficie abaxial.

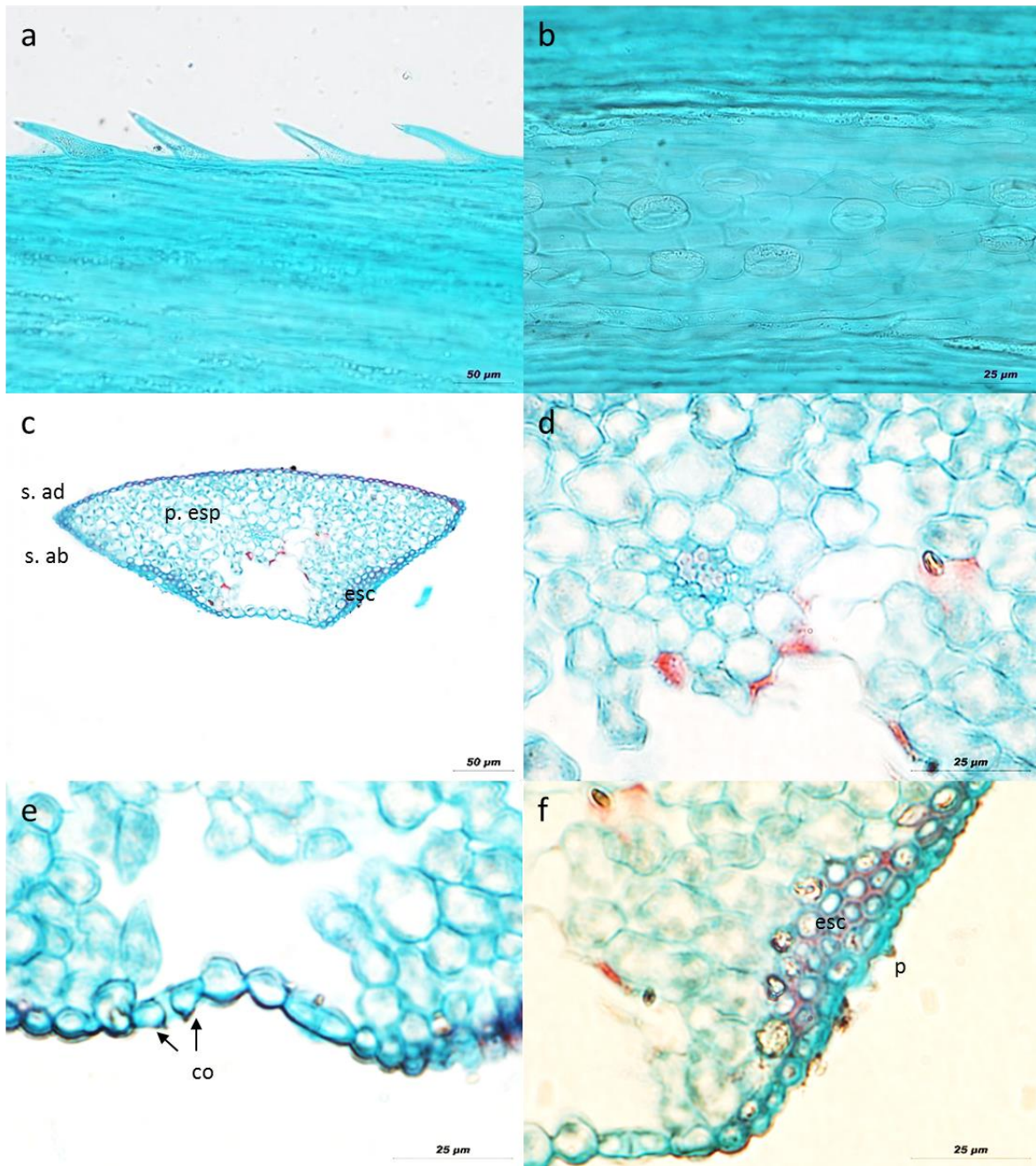


Figura 6 *S. arsenei*. Hoja vegetativa. a) margen de la hoja, b) estomas anomocíticos a nivel de la vena media, c) sección transversal, d) haz de la vena media rodeada por células parenquimáticas, e) estoma, f) banda de esclerénquima en la cara abaxial. co= células oclusivas, esc= esclerénquima, p. esp= parénquima esponjoso, p= papila, s. ad= superficie adaxial, s. ab= superficie abaxial.

**Esporófilas.** Lámina de 1.95-(2.22)-2.55 x 0.58-(0.65)-0.76 mm, ovada, simetría bilateral; **ápice** cortamente aristado, arista 0.24-(0.30)-0.34 mm; **base** lobada; **margen** cortamente ciliado; **superficie adaxial** homogénea, glabra; células epidérmicas con paredes anticlinales

lisas, alargadas, con extremos diagonales; **superficie abaxial** con estomas anomocíticos, concentrados en la parte central de la lámina, orientados longitudinalmente y distribuidos en series de 6 o 5 en la base y una hacia el ápice; parte media flanqueada por células epidérmicas alargadas con paredes anticlinales ligeramente sinuosas y con ceras epicuticulares en películas; a esta región le sigue otra de células alargadas con paredes anticlinales ligeramente sinuosas y presencia de papilas de ápice redondeado; bordeando a las células papilosas, células alargadas de paredes anticlinales lisas; células del borde alargadas y angostas con paredes anticlinales lisas, de las cuales salen tricomas ciliados unicelulares cónicos, rectos, de paredes delgadas y lisas.

**Tamaño de los estróbilos.** 0.4 – (0.52) – 0.6 cm de largo. **Distribución de los esporangios:** Megasporangios ubicados hacia la base, se observan ocho megasporangios, dos en cada hilera, microsporangios en posición distal en el estróbilo y una zona donde confluyen ambos (Fig. 7).



Figura 7. *S. arsenei*, estróbilo y distribución de los esporangios.

**Megasporas.** Superficie proximal reticulada, lúmenes y muros granulados, lesura trilete, sinuosa granulada; superficie distal reticulada con lúmenes y muros granulados (Fig.

8a-b). **Microsporas.** Superficie proximal granulada, lesura lisa; superficie distal ligeramente granulada (Figs. 8c-d).

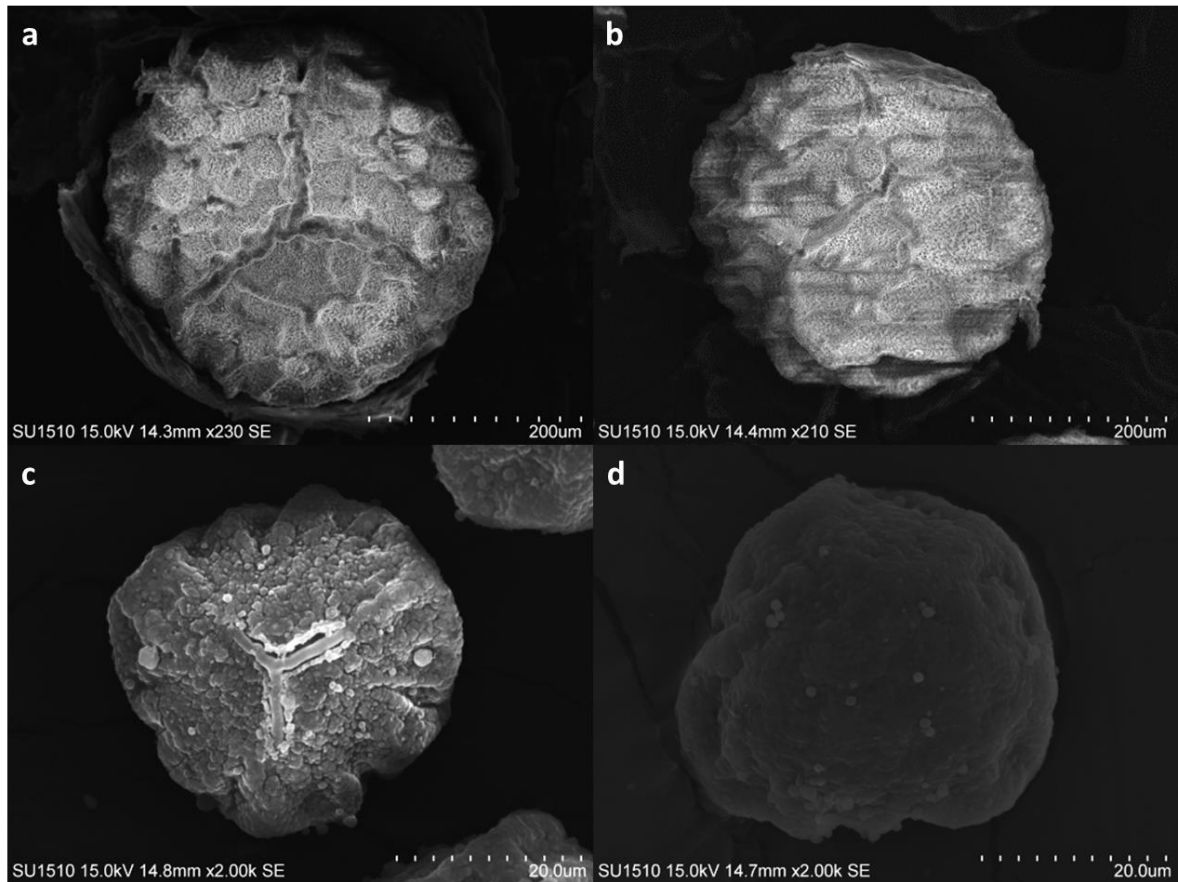
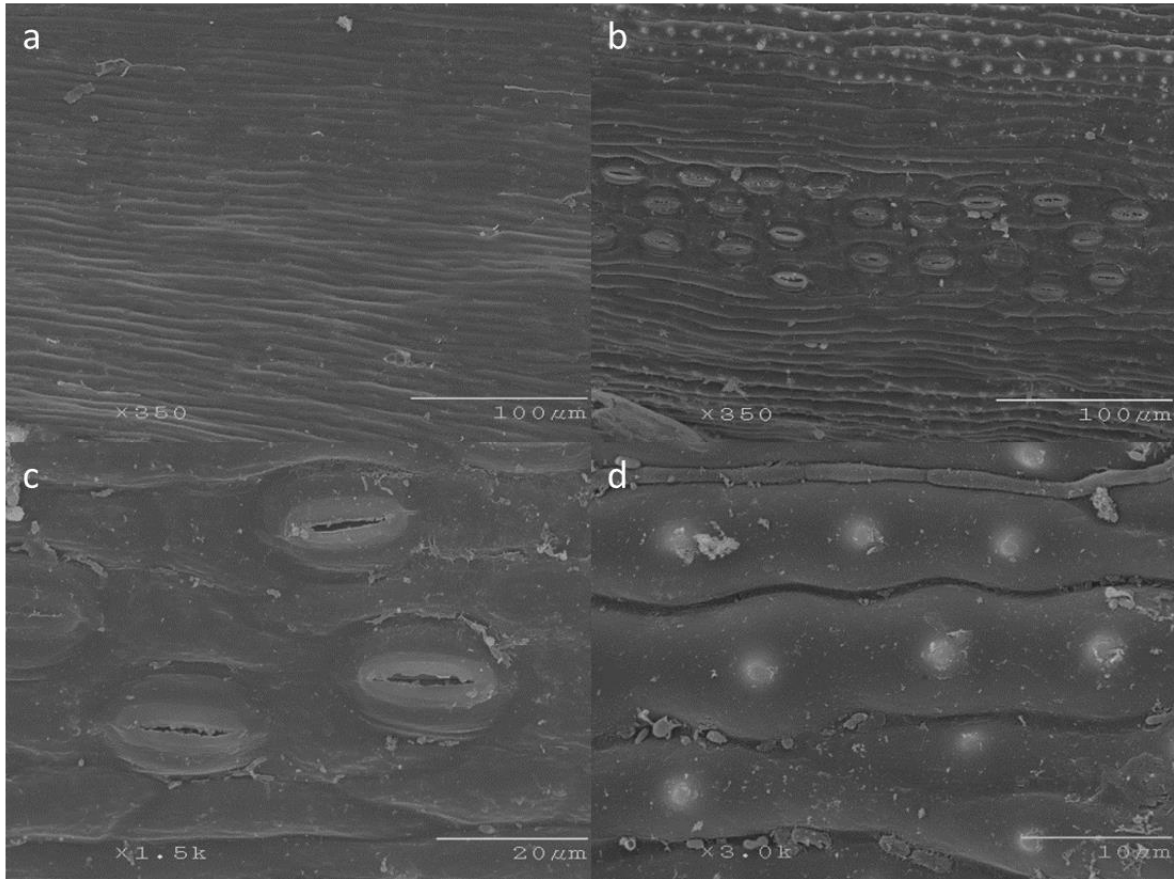


Figura 8. *S. arsenei*: a y b. Megasporas: a) vista proximal, b) vista distal; c y d. Microsporas: c) vista proximal, d) vista distal.

2.- *Selaginella bigelovii* Underw. Bull. Torrey Bot. Club 25(3): 130–131. 1898. Tipo: USA: California: Fort Smith to Río Grande, *J. Bigelow s.n.*; (Holotipo: NY; Isotipos: GH, NY).

**Hojas vegetativas.** Lámina de 3-(3.24)-3.45 x 0.6 mm, lanceolada, de simetría bilateral; ápice aristado, arista de 0.68-(0.77)-0.96 mm; base peltada, glabra o pubescente; margen de cortamente a largamente ciliado (Fig. 10a); superficie adaxial homogénea; glabra, a veces puberulenta; células epidérmicas con paredes anticlinales lisas, alargadas con

extremos diagonales (Fig. 9a); **superficie abaxial** con estomas anomocíticos concentrados en la parte central de la lámina, orientados longitudinalmente y distribuidos en series de 1-3-1 en la base, en la región media y en el ápice respectivamente (Figs. 9b-c); parte media flanqueada por células epidérmicas alargadas, con paredes anticlinales lisas y ceras epicuticulares en finas películas; a esta región le sigue otra de células alargadas con paredes anticlinales ligeramente sinuosas y presencia de papilas; bordeando a las células papilosas, células alargadas de paredes anticlinales lisas (Fig. 9b, c y d); células del borde alargadas y angostas con paredes anticlinales lisas, de las cuales salen tricomas ciliados unicelulares, cónicos, rectos, de paredes delgadas y lisas (Fig. 10a). **Sección transversal.** Epidermis de la **superficie adaxial** con cutícula lisa, células epidérmicas con paredes engrosadas (Fig. 10b); **mesofilo:** hacia el haz, parénquima esponjoso; hacia el envés dos regiones de esclerénquima laterales por debajo de la epidermis, cada una conformada por 6-7 capas de células (Fig. 10b); haz vascular rodeado por células parenquimáticas (Fig. 10c); **superficie abaxial** con cutícula lisa y células epidérmicas con paredes engrosadas; las células epidérmicas adyacentes a la región de esclerénquima, papiladas. Región estomática hundida en un canal (Fig. 10d).



**Figura 9.** *S. bigelovii*. Hoja vegetativa, a) superficie adaxial, b) superficie abaxial, c) estomas en la cara abaxial, d) acercamiento de las papilas.



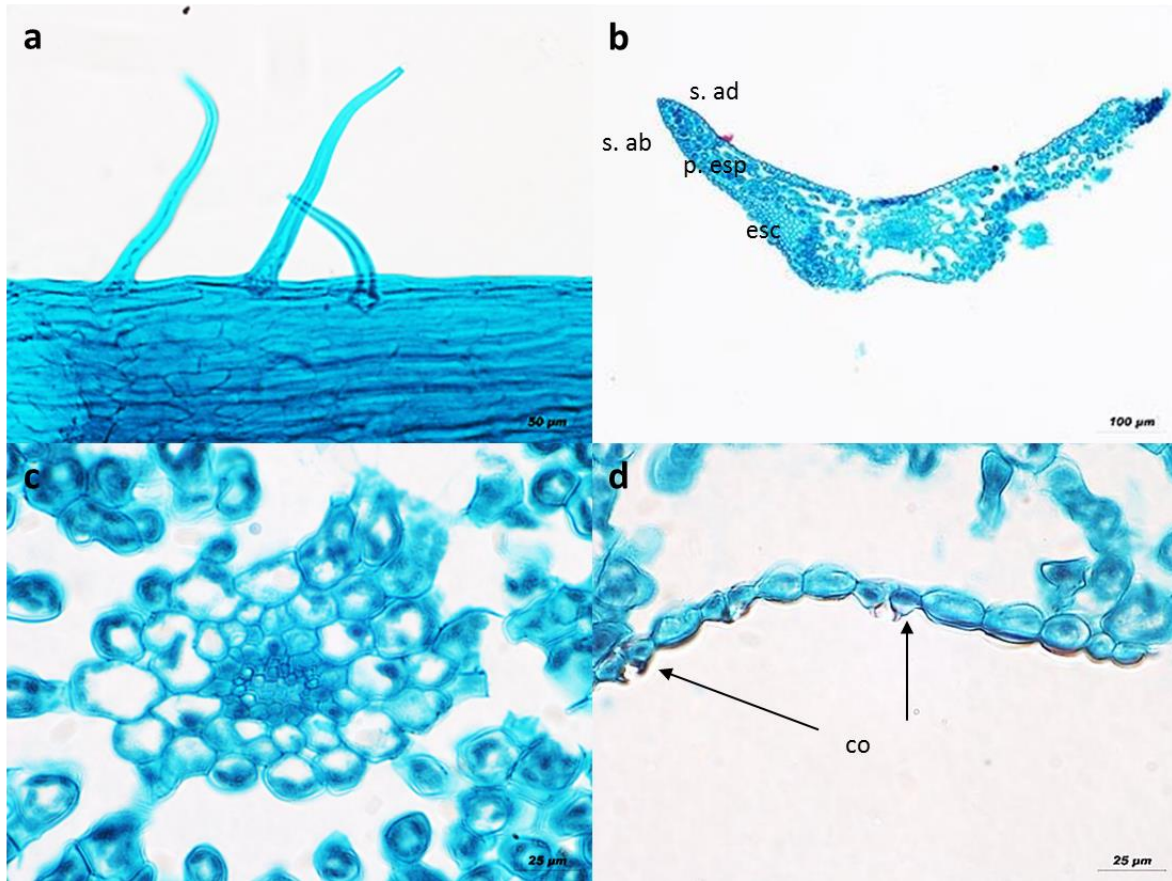
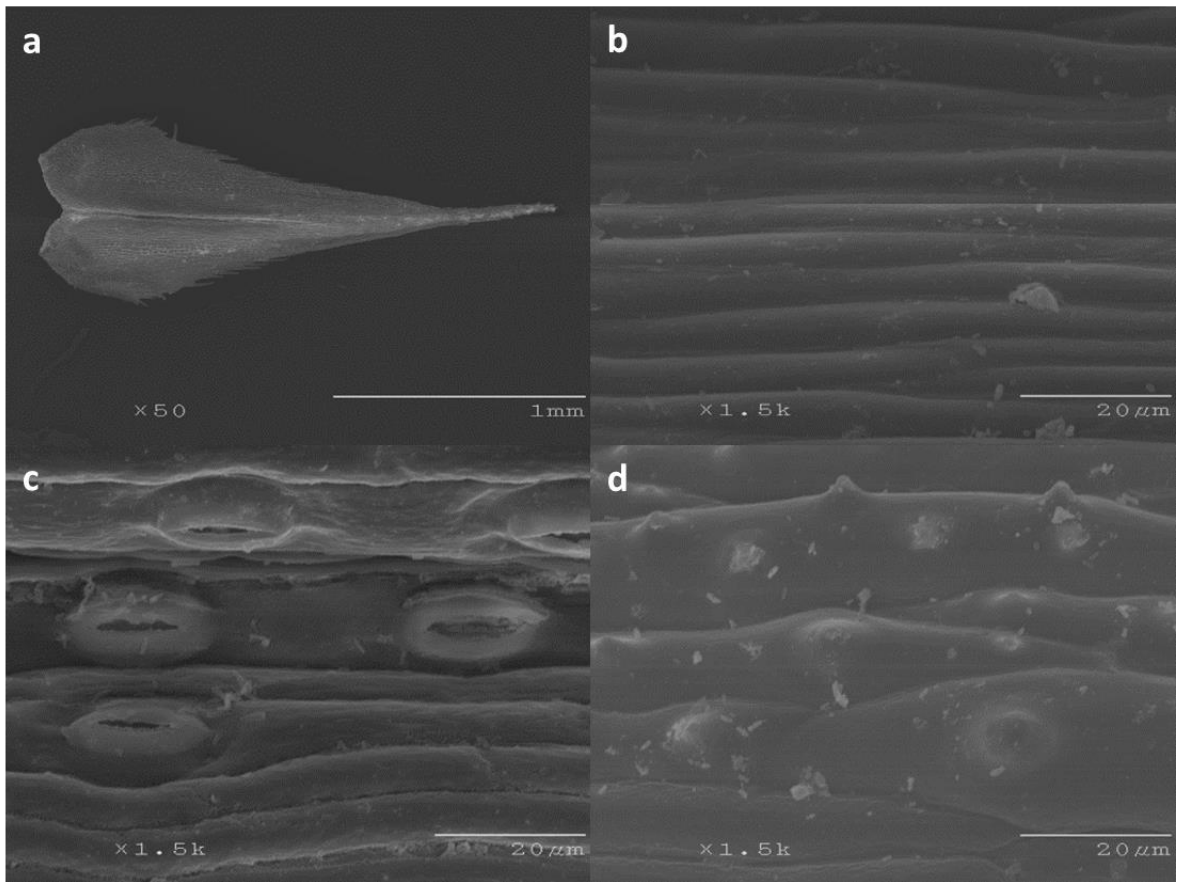


Figura 10. *S. bigelovii*. Hoja vegetativa, a) margen de la hoja, b) sección transversal, c) vena media rodeada por células parenquimáticas, d) estomas en sección transversal. co= células oclusivas, esc= esclerénquima, p. esp= parénquima esponjoso, s. ad= superficie adaxial, s. ab= superficie abaxial.

**Esporófilas.** Lámina de 2.1-(2.3)-2.55 x 0.75-(0.825)-0.9-mm, ovada-lancelola, de simetría bilateral; **ápice** aristado, arista de 0.44 –(0.50)-0.76 mm; **base** lobada (Fig. 11a); **margen** cortamente ciliado (Fig. 12a); **superficie adaxial** homogénea, glabra, células epidérmicas con paredes anticlinales lisas alargadas con extremos diagonales (Fig. 11b); **superficie abaxial** con estomas anomocíticos concentrados en la parte central de la lámina, orientados longitudinalmente, distribuidos en series de 6-1 hacia el ápice, y hundidos en un canal (Fig. 11c); parte media flanqueada por células epidérmicas alargadas con paredes anticlinales ligeramente sinuosas, a esta región le sigue otra de células alargadas, con paredes anticlinales ligeramente sinuosas y presencia de papilas (Fig. 11d); bordeando a las células papilosas se presentan células alargadas de paredes anticlinales lisas; células del borde alargadas y angostas con paredes anticlinales lisas, tricomas ciliados unicelulares

cónicos, rectos, de paredes delgadas y lisas (Fig. 12a). **Sección transversal** (Fig. 12b). **Superficie adaxial** con cutícula lisa, células epidérmicas con paredes delgadas; **mesofilo**: hacia el haz, parénquima esponjoso, hacia el envés dos regiones de esclerénquima laterales por debajo de la epidermis, conformado por 5-7 capas de células (Fig. 12d); haz vascular rodeado por células parenquimáticas; **superficie abaxial** con cutícula lisa, células epidérmicas con paredes engrosadas y las células epidérmicas relacionadas con la región de esclerénquima, papiladas. Región estomática hundida en un canal (Fig. 12c).



**Figura 11.** *S. bigelovii*. Esporófila. a) vista abaxial de la hoja, b) superficie adaxial, c) estomas en la cara abaxial, d) acercamiento de las papilas.

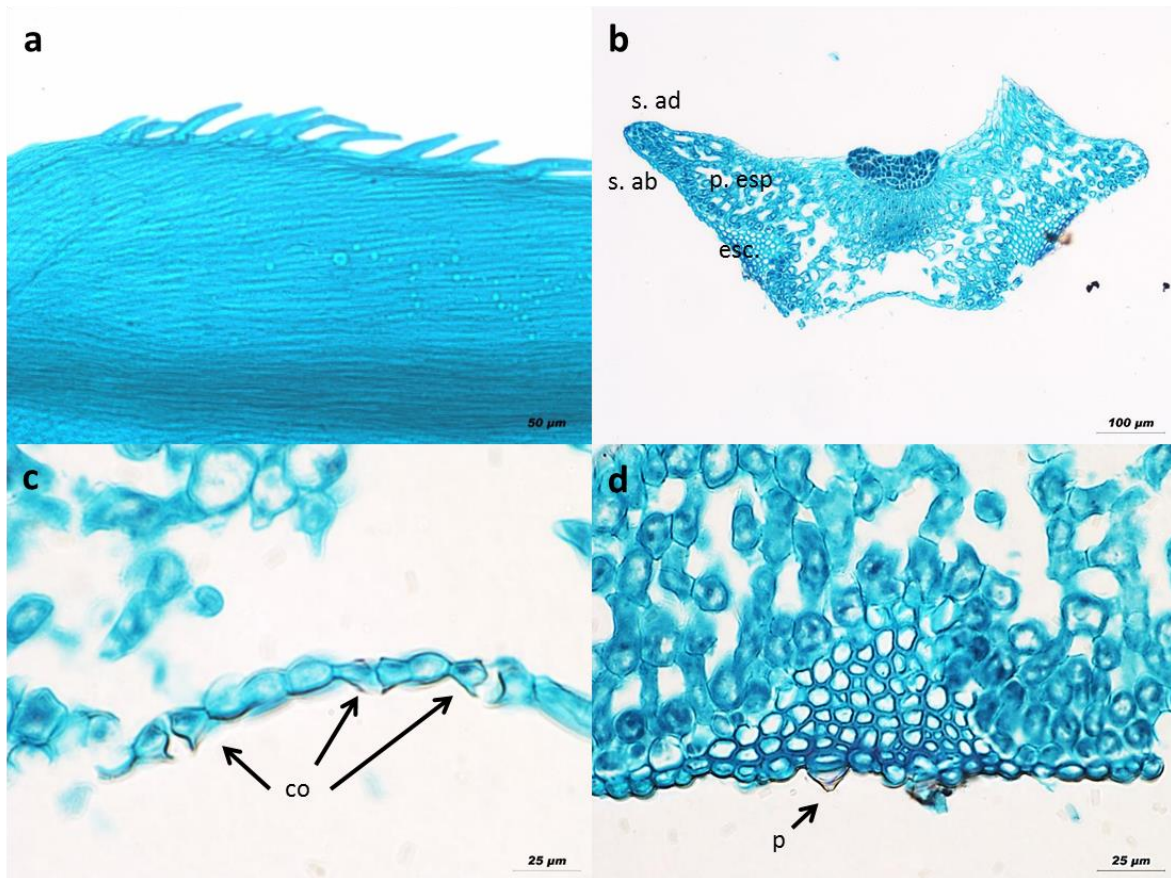


Figura 12. *S. bigelovii*. Esporófila, a) margen de la hoja, b) sección transversal, c) estomas en sección transversal, d) banda de esclerénquima hacia la cara abaxial. co= células oclusivas, esc= esclerénquima, p. esp= parénquima esponjoso, s. ad= superficie adaxial, s. ab= superficie abaxial.

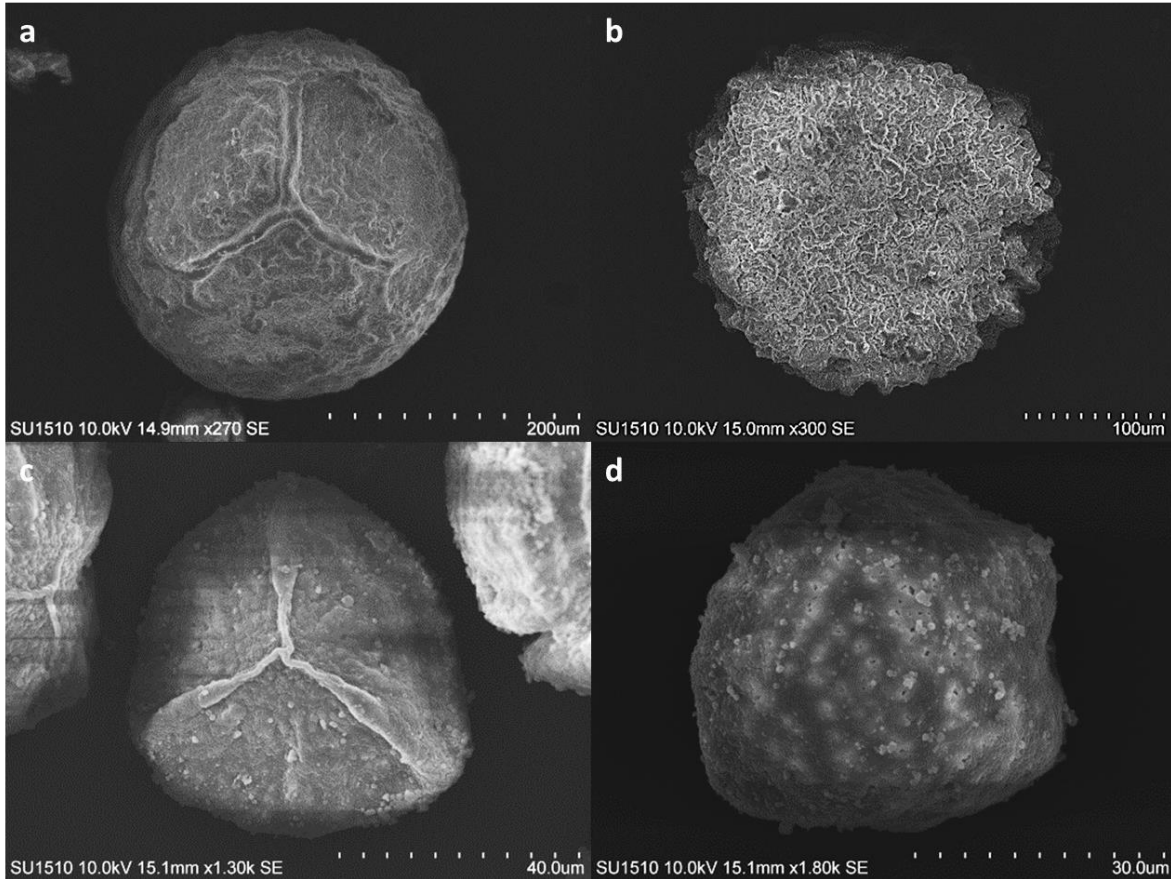
**Tamaño de los estróbilos.** De 0.3 - (0.65) - 1.2 cm de largo. **Distribución de los esporangios:** dos hileras longitudinales de megasporangios y dos de microsporangios, en ocasiones un microsporangio en el ápice de una de las hileras de los megasporangios (Fig. 13).



**Figura 13. *S. bigelovii*. Estróbilos y distribución de los esporangios.**

**Megasporas.** 250 - (400.66) - 460 μm de diámetro ecuatorial (cinco esporas medidas), superficie proximal granulada, lesura ligeramente sinuosa y granulada, vista distal granulada (Fig. 14 a-b).

**Microsporas.** 42.5 - (54.12) - 65 μm de diámetro ecuatorial. Superficie proximal granulada, lesura trilete, sinuosa y psilada, vista distal psilada-perforada (Fig. 14 c-d).

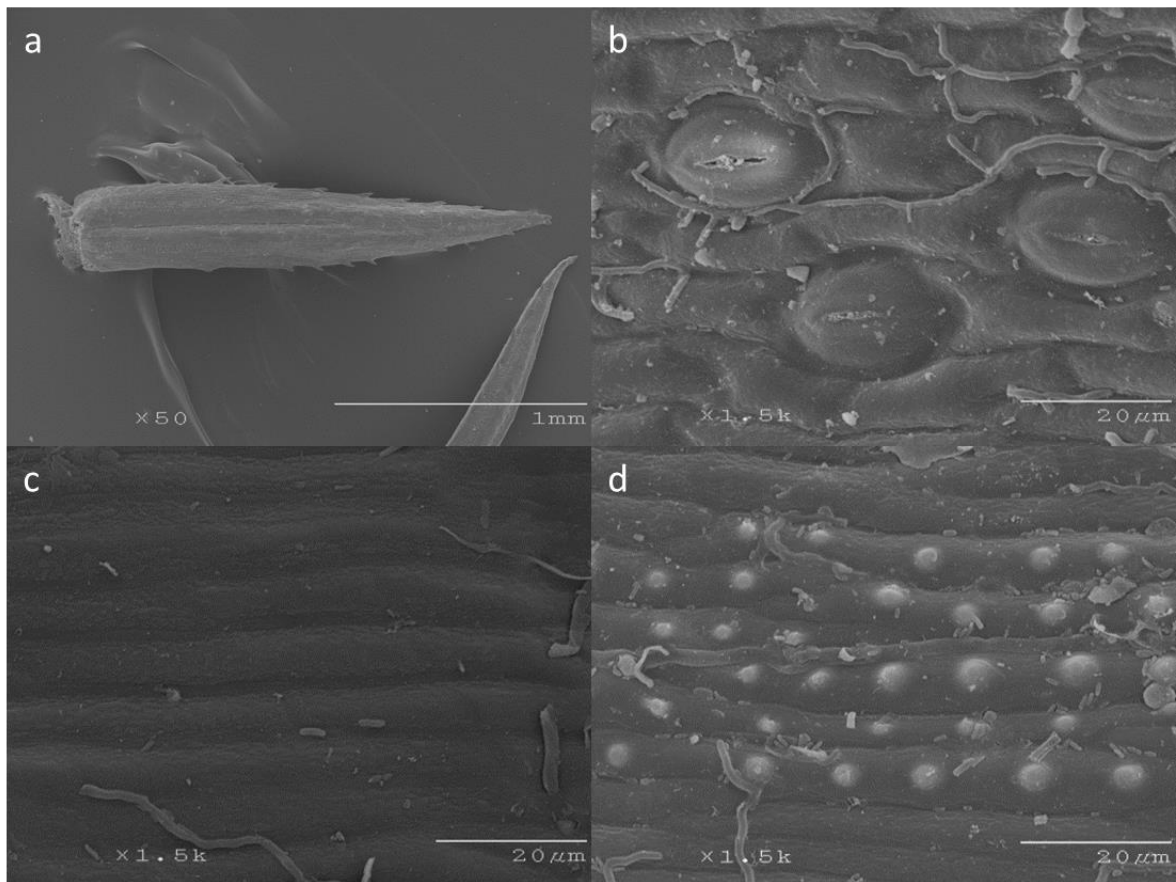


**Figura 14.** *S. bigelovii*: a y b. Megasporas, a) vista proximal, b) vista distal; c y d. Microsporas: c) vista proximal, d) vista distal.

**3.- *Selaginella extensa*** Underw. Bull. Torrey Bot. Club 25(3): 131–132. 1898. TIPO: México. San Luis Potosí: Las Canoas, C. G. Pringle 3900; 21 Aug 1891 (Holotipo: NY; Isotipos: DS, MEXU, MO, NY, UC, YU).

**Hojas vegetativas. Lámina** de 1.65- (1.92)- 2.1 x 0.3-(0.31)-0.375 mm, lanceolada de simetría bilateral; **ápice** acuminado; **base** truncada, adnada al tallo; **margen** dentado (Fig. 16a); **superficie adaxial** homogénea, glabra; células epidérmicas con paredes anticlinales lisas, alargadas, con extremos diagonales; **superficie abaxial** con estomas anomocíticos concentrados en la parte central de la lámina, orientados longitudinalmente y distribuidos en series de 1, 2 y 3 alternadas (Fig. 16b); parte media flanqueada por células epidérmicas alargadas con paredes anticlinales lisas y con ceras epicuticulares en finas películas (Fig. 15b y 15c); a esta región le sigue otra de células alargadas con paredes anticlinales

ligeramente sinuosas y presencia de papilas (Fig. 15d); bordeando a las células papilosas, células alargadas de paredes anticlinales lisas y con ceras epicuticulares en finas películas; células del borde alargadas y angostas con paredes anticlinales lisas. **Sección transversal.** **Superficie adaxial** con cutícula lisa, células epidérmicas con paredes delgadas (Fig. 16c); **mesofilo:** hacia el haz, parénquima esponjoso; hacia la cara abaxial, pocas células esclerosadas por debajo de la epidermis; haz vascular rodeado por células parenquimáticas; **superficie abaxial** con cutícula lisa y células epidérmicas con paredes delgadas, las células epidérmicas adyacentes a las células esclerosadas, papiladas (Fig. 16d).



**Figura 15.** *S. extensa*. Hoja vegetativa. a) vista abaxial, b) estomas en el envés, c) películas de ceras, d) papilas.

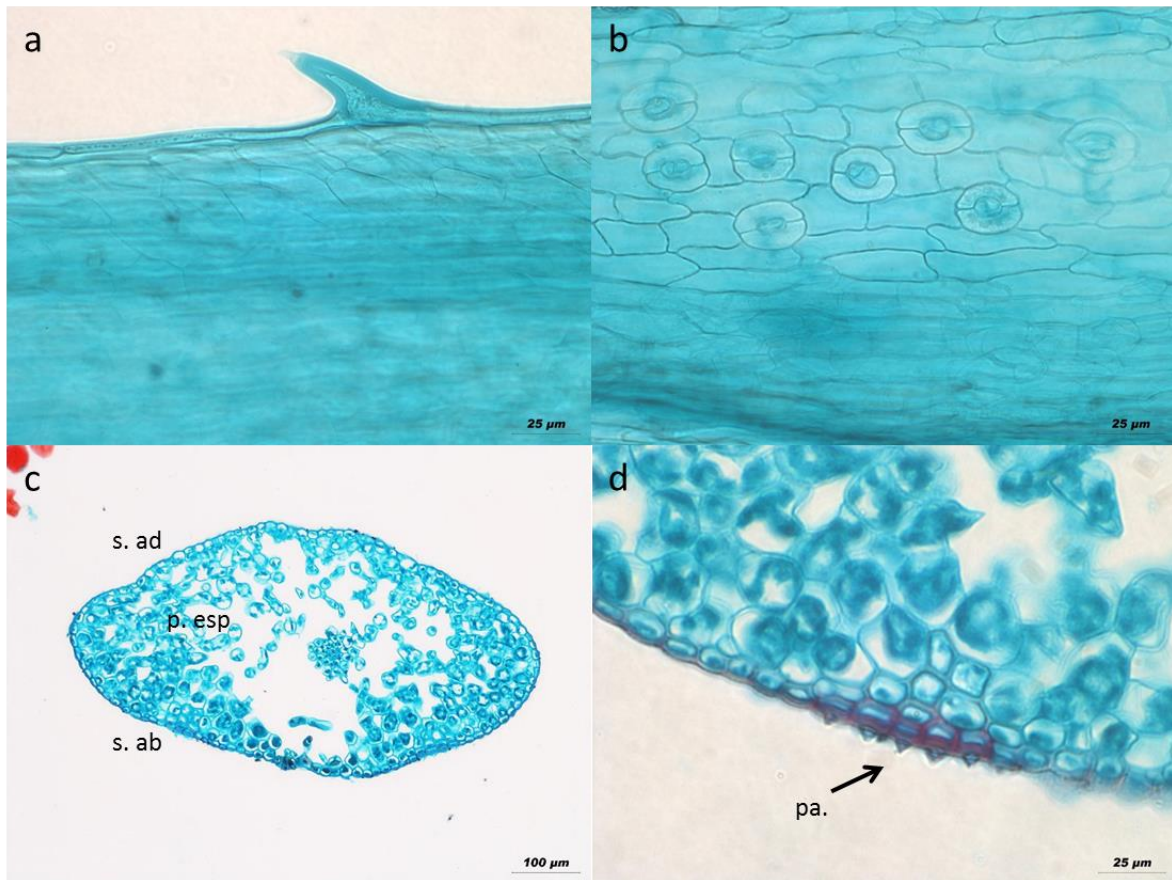
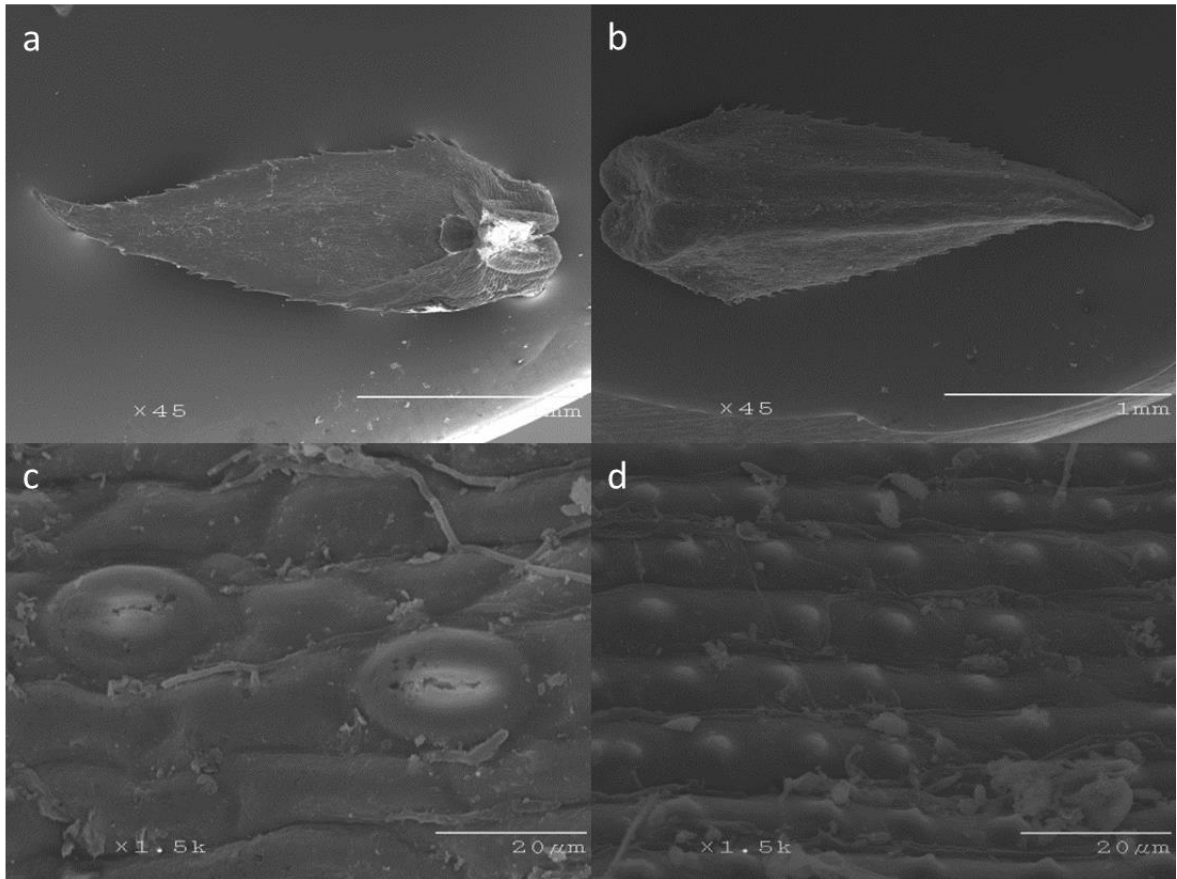


Figura 16. *S. extensa*. Hoja vegetativa. a) margen de la hoja, b) estomas a nivel de la vena media, c) sección transversal de la hoja, d) células esclerosadas en la región abaxial con papilas. p. esp= parénquima esponjoso, s. ad= superficie adaxial, s. ab= superficie abaxial.

**Esporófilas. Lámina** ovada, de simetría bilateral; **ápice** agudo. **base** bilobada; **margen** cortamente ciliado (Fig. 17a-b); **superficie adaxial** homogénea, glabra, células epidérmicas con paredes anticlinales lisas, alargadas, con extremos diagonales; **superficie abaxial** con estomas anomocítico concentrados en la parte central de la lámina, orientados longitudinalmente y distribuidos en series de 4-1 (Fig. 17c); parte media flanqueada por células epidérmicas alargadas con paredes anticlinales ligeramente sinuosas y con ceras epicuticulares formando cortezas; a esta región le sigue otra de células alargadas, con paredes anticlinales ligeramente sinuosas y presencia de papilas (Fig. 17d); bordeando a las células papilosas, células alargadas de paredes anticlinales lisas; células del borde alargadas y angostas, con paredes anticlinales lisas; tricomas ciliados, unicelulares, cónicos, rectos de paredes delgadas y lisas.



**Figura 17. *S. extensa*. Esporófila. a) vista adaxial, b) vista abaxial, c) estomas en la cara abaxial, d) papilas**

**Tamaño de los estróbilos.** 1.1 – (2.62) – 3.5 cm de largo. **Distribución de los esporangios:** Secciones de varios megasporangios alternadas con secciones de varios microsporangios (Fig. 18).





Figura 18. *S. extensa*. Estróbilos y distribución de los esporangios.

**Megasporas.** Superficie proximal rugulada con elementos granulares igual que en la superficie distal. Se observan claramente la presencia de elementos columnares a nivel ecuatorial (Fig. 19a-b).

**Microsporas.** 34 - (34.75) - 35 μm de diámetro ecuatorial. Superficie proximal rugulada, igual que en la superficie distal, pero un poco más fina, también se observa en los bordes de la abertura trilete y en las zonas de contacto una ornamentación de tipo granular. En el lado distal se observan rúgulas formadas por elementos granulares compactos (Fig. 19c-b).

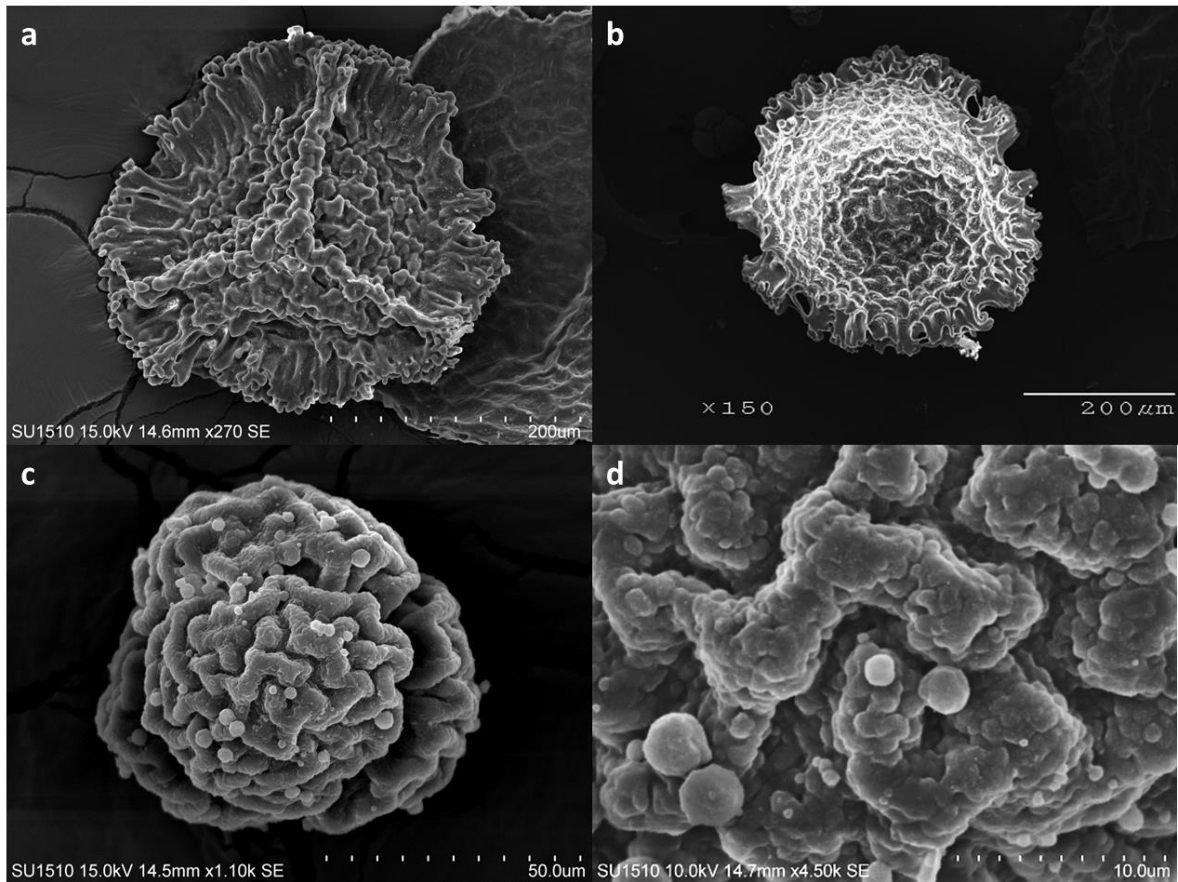
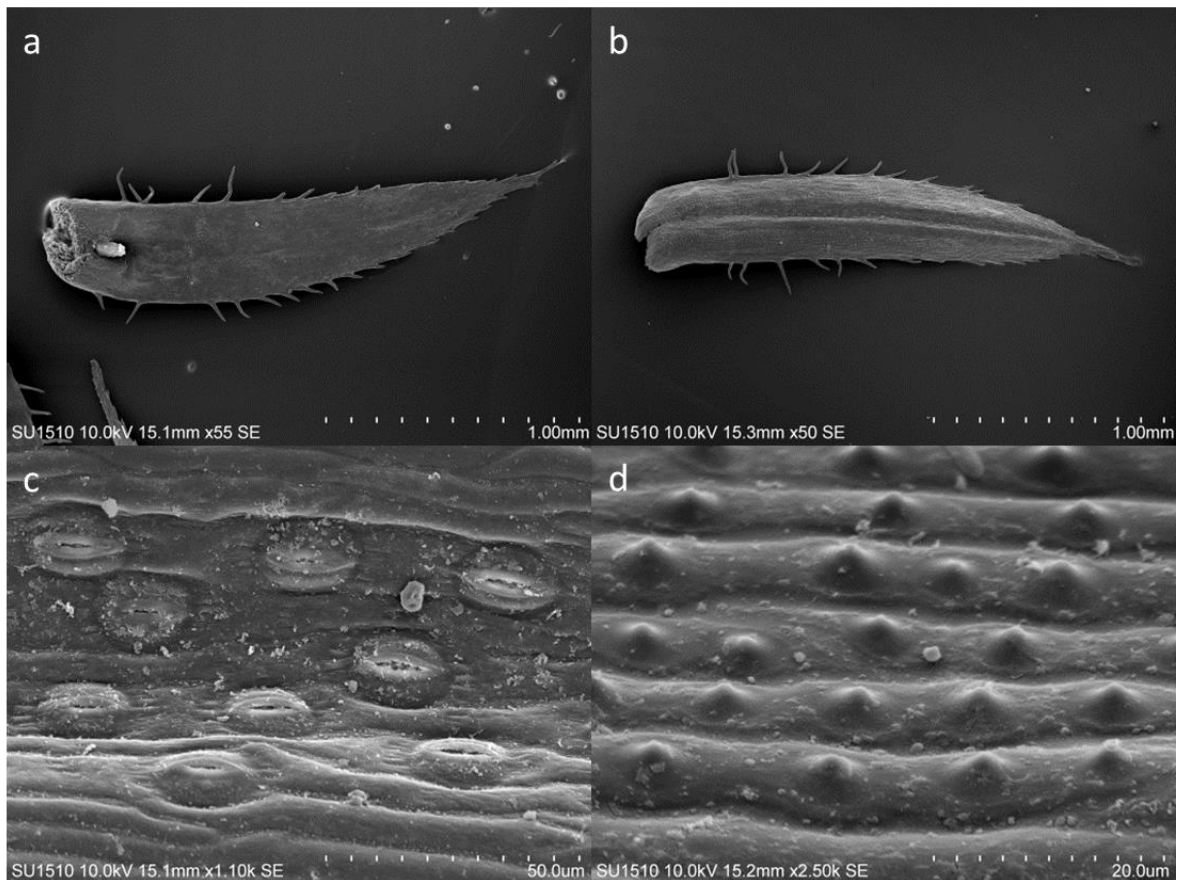


Figura 19. *S. extensa*. a y b megasporas: a) vista proximal, b) vista distal; c y d microsporas: c) vista distal, d) acercamiento vista distal.

4.- *Selaginella peruviana* (Milde) Hieron. *Hedwigia* 39: 307–308. 1900. Tipo: Perú. Huanuco, *T. Ruíz s.n.*; (Holotipo: B; Isotipo: NY).

**Hojas vegetativas.** Lámina de 1.65-(1.92) 2.1 x 0.3-(0.31)-0.375 mm, lanceolada, con simetría bilateral; **ápice** cortamente aristado, arista blanquecina de 0.4-(0.48)-0.54; **base** decurrente, glabra (Fig. 20a-b); **margen** de largamente ciliado a dentado (Fig. 21a); **superficie adaxial** homogénea; glabra, células epidérmicas con paredes anticlinales lisas, alargadas con extremos diagonales (Fig. 20a); **superficie abaxial** con estomas anomocíticos concentrados en la parte central de la lámina, orientados longitudinalmente, distribuidos en series de 4 en la base y 1 hacia el ápice (Fig. 20c); parte media flanqueada por células epidérmicas alargadas con paredes anticlinales ligeramente sinuosas, a esta

región le sigue otra de células alargadas con paredes anticlinales ligeramente sinuosas y presencia de papilas de ápice redondeado (Fig. 20d), las células papilosas se extienden hasta el margen a partir de la parte media hacia el ápice de la hoja; en la parte media hacia la base de la hoja, bordeando a las células papilosas, células alargadas de paredes anticlinales lisas; células del borde alargadas y angostas con paredes anticlinales lisas tricomas ciliados unicelulares, cónicos, rectos, de paredes delgadas y lisas (Fig. 21a). **Sección transversal: superficie adaxial** con cutícula lisa, células epidérmicas con paredes delgadas; **mesofilo:** hacia el haz, parénquima esponjoso; hacia el envés presencia de una o dos capas de células esclerosadas, pero no en toda la superficie (Figs. 21b, 21d); haz vascular rodeado por células parenquimáticas; **superficie abaxial** con cutícula lisa; células epidérmicas con paredes engrosadas y papiladas. Región estomática hundida en un canal muy somero (Fig. 21c).



**Figura 20.** *S. peruviana*. Hoja vegetativa, a) vista adaxial, b) vista abaxial, c) estomas en la superficie abaxial, d) papilas.

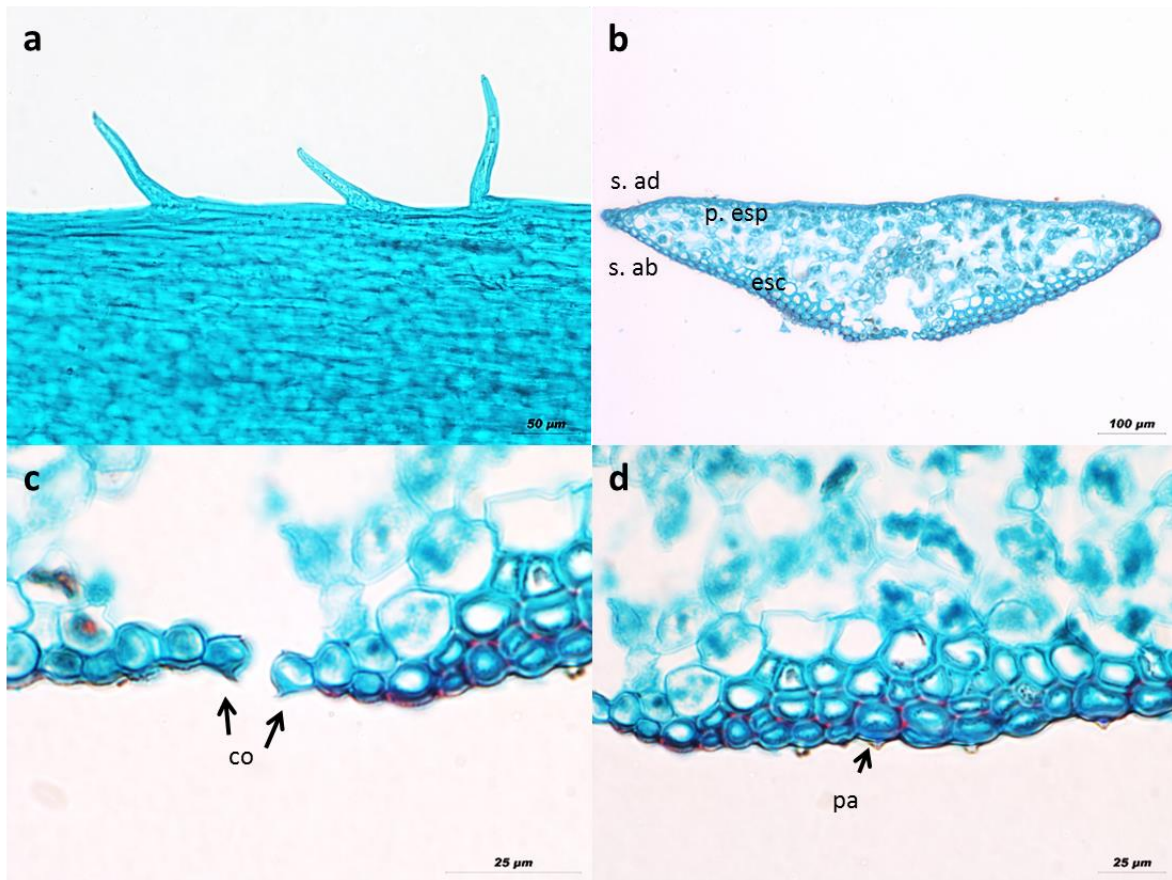
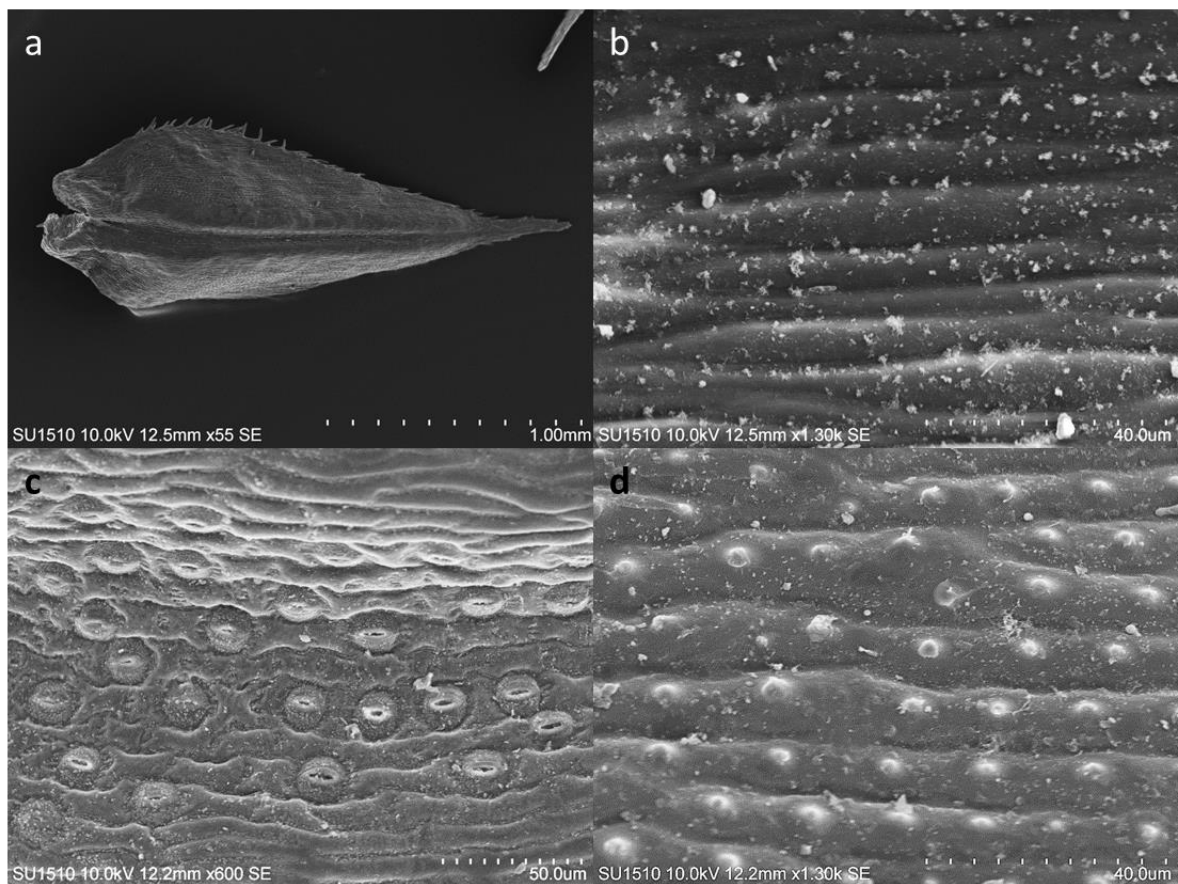


Figura 21. *S. peruviana*. Hoja vegetativa. a) margen con tricomas, b) sección transversal, c) estomas en el envés, d) banda de esclerenquima hacia la cara abaxial. co= células oclusivas, esc= esclerenquima, p. esp= parénquima esponjoso, pa= papila, s. ad= superficie adaxial, s. ab= superficie abaxial.

**Esporófilas.** Lámina de 1.65-(1.86)-2.4 x 0.65-(0.9)-1.05 mm, ovada, de simetría bilateral; **ápice** acuminado; **base** bilobada; **margen** cortamente ciliado (Figs. 22a, 23a); **superficie adaxial** homogénea; glabra, células epidérmicas con paredes anticlinales lisas, alargadas, con extremos diagonales (Fig. 22a-b); **superficie abaxial** con estomas anomocíticos concentrados en la parte central de la lámina, orientados longitudinalmente y distribuidos en series de 6 en la base y uno en el ápice (Figs. 22c y 23b), parte media flanqueada por células epidérmicas alargadas, con paredes anticlinales lisas; a esta región le sigue otra de células alargadas con paredes anticlinales ligeramente sinuosas y presencia de papilas (Fig. 22d); las células papilosas se extienden hasta el margen desde la parte media hacia el ápice de la hoja; de la región media hacia la base de la lámina y bordeando a las

células papilosas, células alargadas de paredes anticlinales lisas; células del borde alargadas y angostas, con paredes anticlinales lisas; tricomas unicelulares, cónicos, rectos, de paredes delgadas y lisas (Fig. 23a); **sección transversal** (Fig. 23c), **superficie adaxial** con cutícula lisa; células epidérmicas con paredes delgadas; **mesofilo**, hacia el haz parénquima esponjoso; hacia la cara abaxial una o dos capas de células esclerosadas, pero no debajo de toda la epidermis, haz rodeado por una vaina de parénquima (Fig. 23c); **superficie abaxial** con cutícula lisa; células epidérmicas con paredes engrosadas y papilosas. Región estomática hundida en un canal somero (Fig. 23d).



**Figura 22. *S. peruviana*. Esporófila. a) vista abaxial, b) superficie adaxial, c) estomas en la superficie abaxial, d) papilas en la superficie abaxial.**

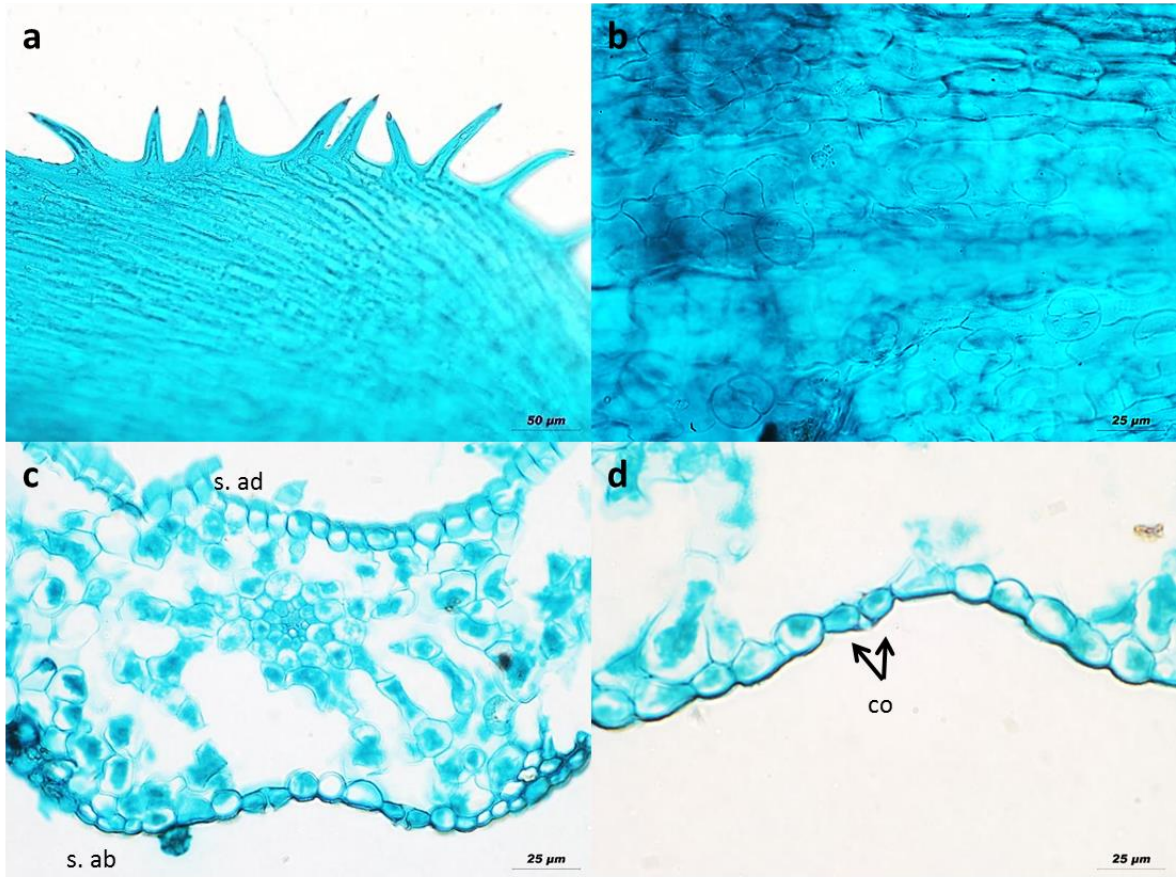


Figura 23. *S. peruviana*. Esporófila. a) margen de la hoja con tricomas, b) disposición de estomas, c) sección transversal, d) estomas en la superficie abaxial. co= células oclusivas, s. ad= superficie adaxial, s. ab= superficie abaxial.

**Tamaño de los estróbilos.** 0.4 – (0.55) – 0.9 cm de largo. **Distribución de los esporangios:** Megasporangios localizados en la base y microsporangios distales en los estróbilos (Fig. 24).



Figura 24. *S. peruviana*. Estróbilos y distribución de los esporangios.

**Megasporas.** 240 – (285.73) – 310  $\mu\text{m}$  de diámetro ecuatorial (cinco esporas medidas). Superficie proximal finamente reticulada, lúmenes granulados y muros ligeramente granulados a psilados; lesura trilete, ligeramente granulada a psilada; superficie distal finamente reticulada con lúmenes granulados y muros tendiendo a lisos, igual que en la superficie proximal (Figs. 25a-b). **Microsporas.** 37.5 – (48.21) -57.5  $\mu\text{m}$  de diámetro ecuatorial (19 esporas medidas). Superficie proximal rugulada, rúgulas formadas por elementos granulares compactos, lesura trilete, sinuosa, bordes ligeramente granulados; superficie distal rugulada, rúgulas formadas por elementos granulares compactos (Figs. 25c-d).

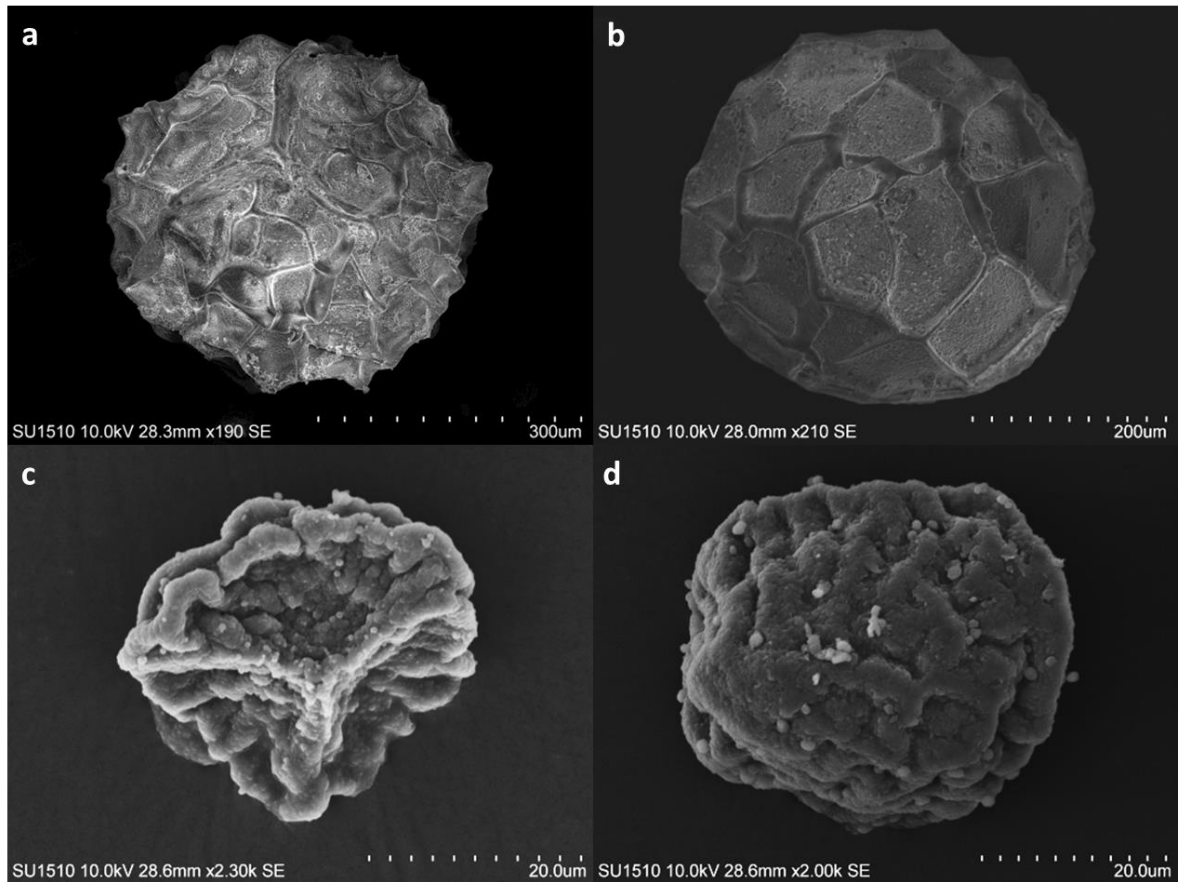


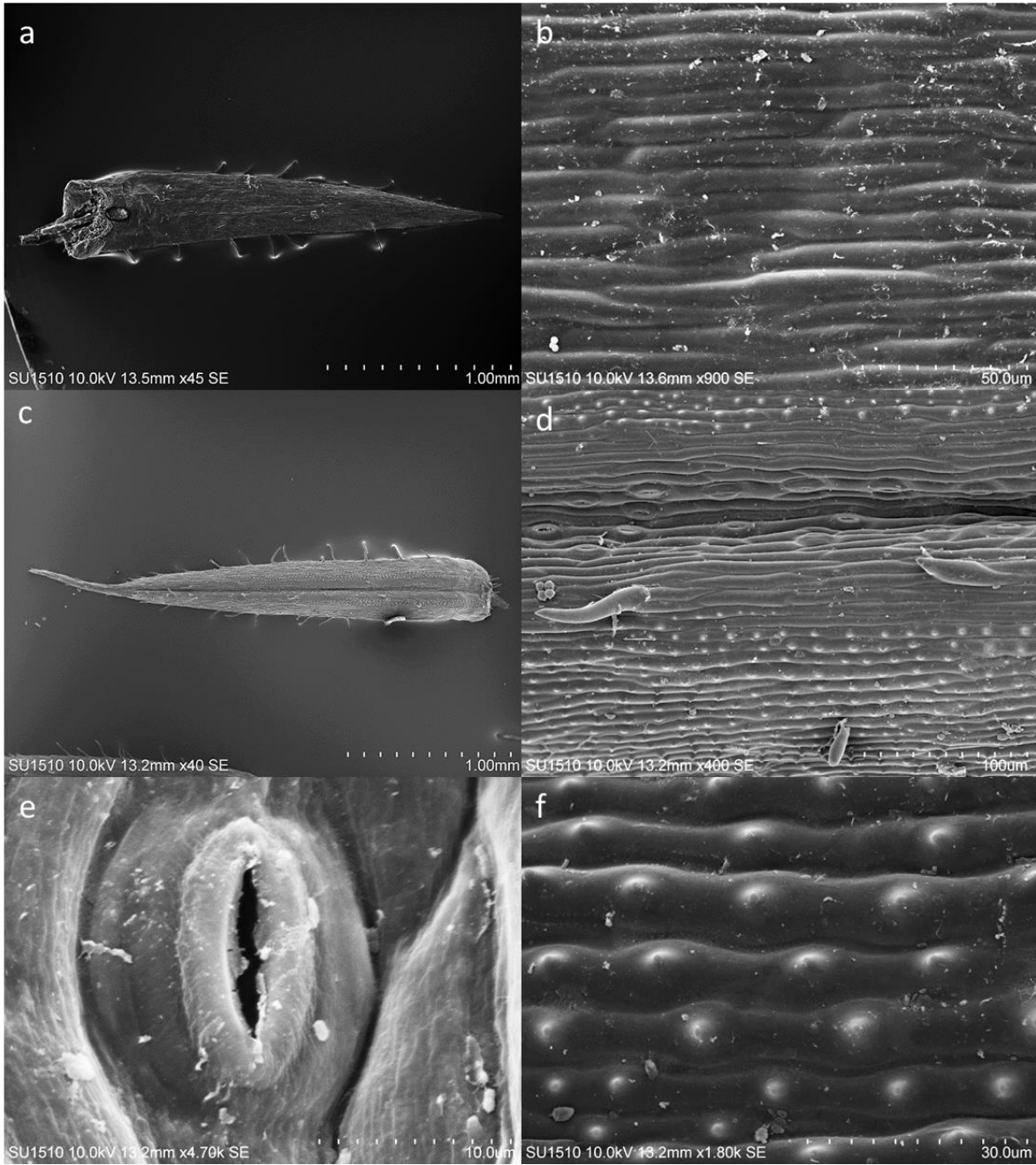
Figura 25. *S. peruviana*: a y b. megasporas: a) vista proximal, b) vista distal; c y d microsporas: c) vista proximal, d) vista distal.

5.- *Selaginella rupincola* Underw. Bull. Torrey Bot. Club 25(3): 129–130. 1898. Tipo: USA. New Mexico. Dona Ana, Organ Mts. *E. O. Wooton 124*; 10 July 1897. (NY; ILT: K, MO, US).

**Hojas vegetativas.** Lámina de 2.85-(3.09)-3.45 x 0.45-(0.46)-0.6 mm, lanceolada, de simetría bilateral; **ápice** aristado, arista blanca, 0.66-(0.70)-0.9 mm; **base** truncada, pubescente; **margen** corta a largamente ciliado (Figs. 26a, c); **superficie adaxial** homogénea, células epidérmicas con paredes anticlinales lisas, alargadas con extremos diagonales (Fig. 26a-b); **superficie abaxial** con escasos tricomas unicelulares simples, adpresos sobre la vena media, con estomas anomocíticos concentrados en la parte central de la lámina, orientados longitudinalmente y distribuidos en series de 3 en la base y una hacia el ápice (Fig. 26d y 27a); parte media flanqueada por células epidérmicas alargadas, con



paredes anticlinales ligeramente sinuosas; a esta región le sigue otra de células alargadas, con paredes anticlinales ligeramente sinuosas y presencia de papilas en dos bandas (Fig. 26f); bordeando a las células papilosas hay células alargadas de paredes anticlinales lisas; células del borde alargadas y angostas con paredes anticlinales lisas, tricomas cilindricos, unicelulares, cónicos, rectos, de paredes delgadas y lisas; **Sección transversal** (Fig. 27b). **Superficie adaxial** con cutícula lisa, células epidérmicas con paredes delgadas; **mesofilo**: hacia el haz, parénquima esponjoso; hacia el envés dos regiones de esclerénquima laterales, por debajo de la epidermis (Fig. 27d); haz rodeado por células parenquimáticas; **superficie abaxial** con cutícula lisa y células epidérmicas con paredes delgadas; células epidérmicas adyacentes a la región de esclerénquima, papilosas. Región estomática hundida en un canal (Fig. 27c).



**Figura 26. *S. rupicola*. Hoja vegetativa. a) vista adaxial, b) superficie abaxial, c) vista abaxial, d) superficie abaxial, e) estoma, f) papilas.**

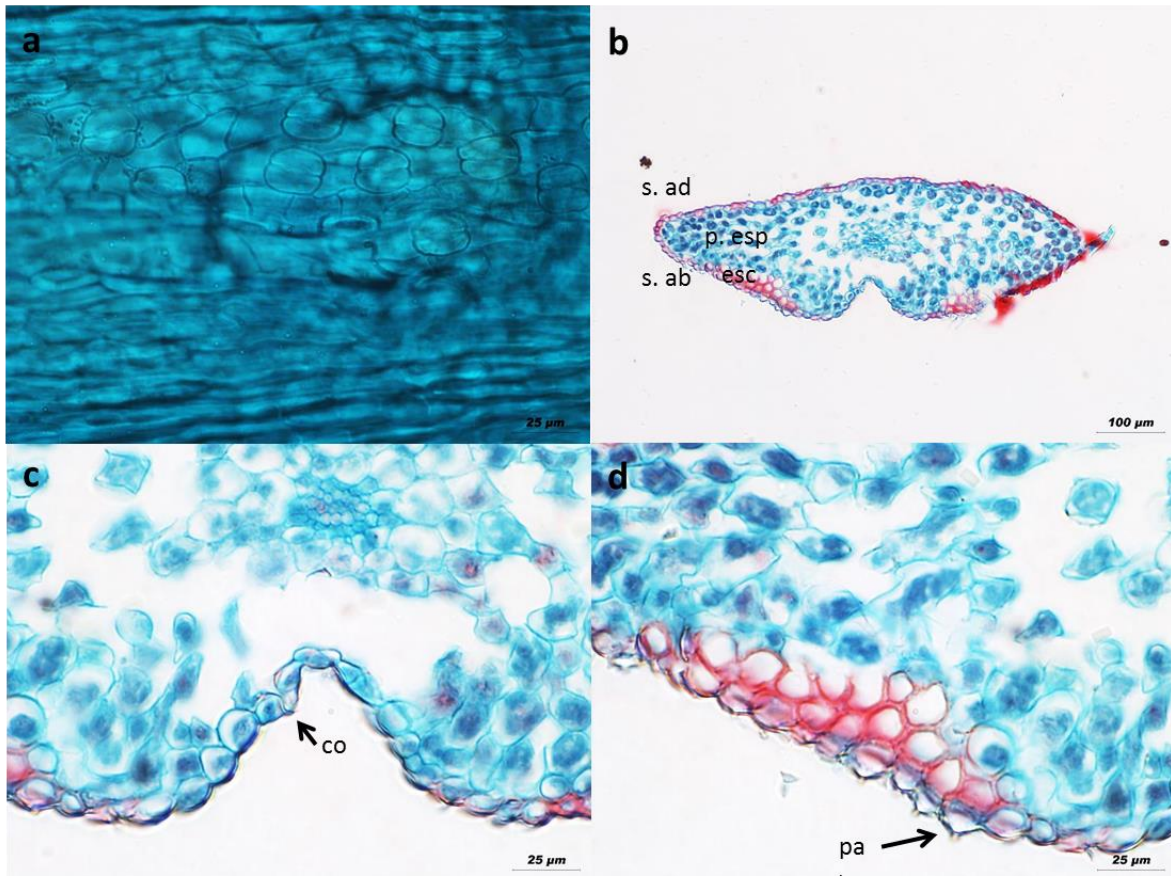
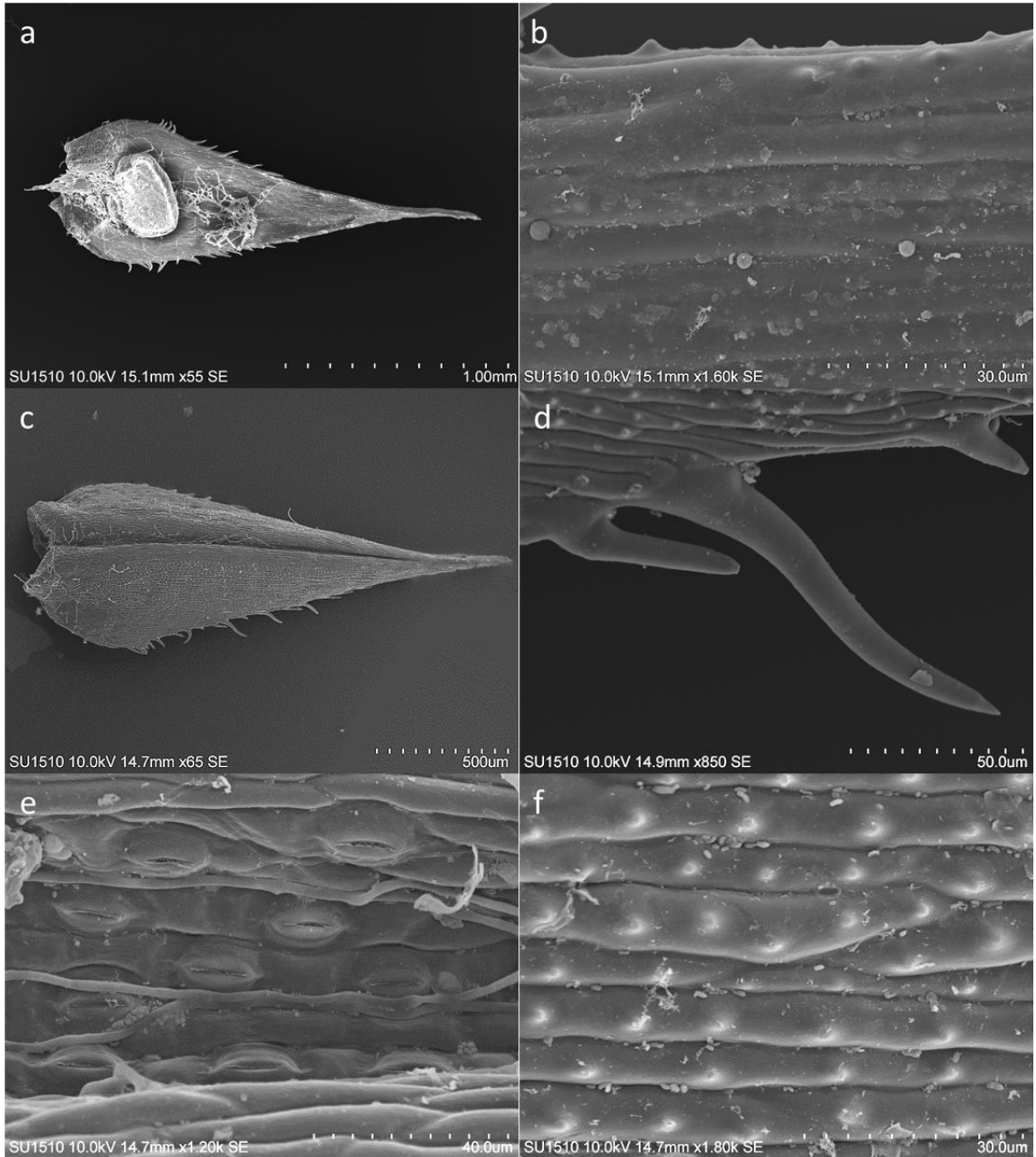


Figura 27. *S. rupincola*. Hoja vegetativa. a) estomas en la superficie abaxial, b) sección transversal, c) estomas en la superficie abaxial, d) región esclerosada. esc= esclerenquima; p. esp= parénquima esponjoso, co= células oclusivas, pa= papila, s. ad= superficie adaxial, s. ab= superficie abaxial.

**Esporófilas. Lámina** de 1.8-(2.05)-2.25 x 0.6-(0.7)-0.75 mm, ovada, de simetría bilateral; **ápice** aristado 0.44-(0.55)-0.58 mm; **base** lobada; **margen** corta a largamente ciliado (Figs. 28a-d); **superficie adaxial** homogénea, células epidérmicas con paredes anticlinales lisas alargadas con extremos diagonales (Figs. 28a y 28b); **superficie abaxial** con estomas anomocíticos hundidos en un surco profundo, concentrados en la parte central de la lámina, orientados longitudinalmente y distribuidos en series de 6 (Fig. 28e); parte media flanqueada por células epidérmicas alargadas, con paredes anticlinales ligeramente sinuosas, a esta región le sigue otra de células alargadas con paredes anticlinales ligeramente sinuosas y presencia de papilas dispuestos en dos bandas (Fig. 28f), bordeando a las células papilosas, células alargadas de paredes anticlinales lisas; células del borde

alargadas y angostas, con paredes anticlinales lisas, tricomas ciliados unicelulares, cónicos, rectos, de paredes delgadas y lisas (Fig. 28d).



**Figura 28.- *S. rupincola*. Esporófila. a) vista adaxial, b) superficie abaxial, c) vista abaxial, d) margen, e) estomas, f) papilas.**

**Tamaño de los Estróbilos.** De 0.45 – (0.62) – 1.15 cm de largo. **Distribución de los esporangios.** Distribuidos en dos hileras de megasporangios y dos hileras de microsporangios (Fig. 29).



**Figura 29.** *S. rupincola*. Estróbilo y distribución de los esporangios.

**Megasporas.** 270 - (315) - 400 μm de diámetro ecuatorial. Superficie proximal granular, gránulos rugulados, lesura trilete, con gránulos plegados a rugulados; superficie distal granulada (Figs. 30a-b). **Microsporas.** 52.5 - (61.49) - 75 μm de diámetro ecuatorial. Superficie proximal granulada, lesura ligeramente sinuosa, finamente granulada; superficie distal granulada (Figs. 30c-d).

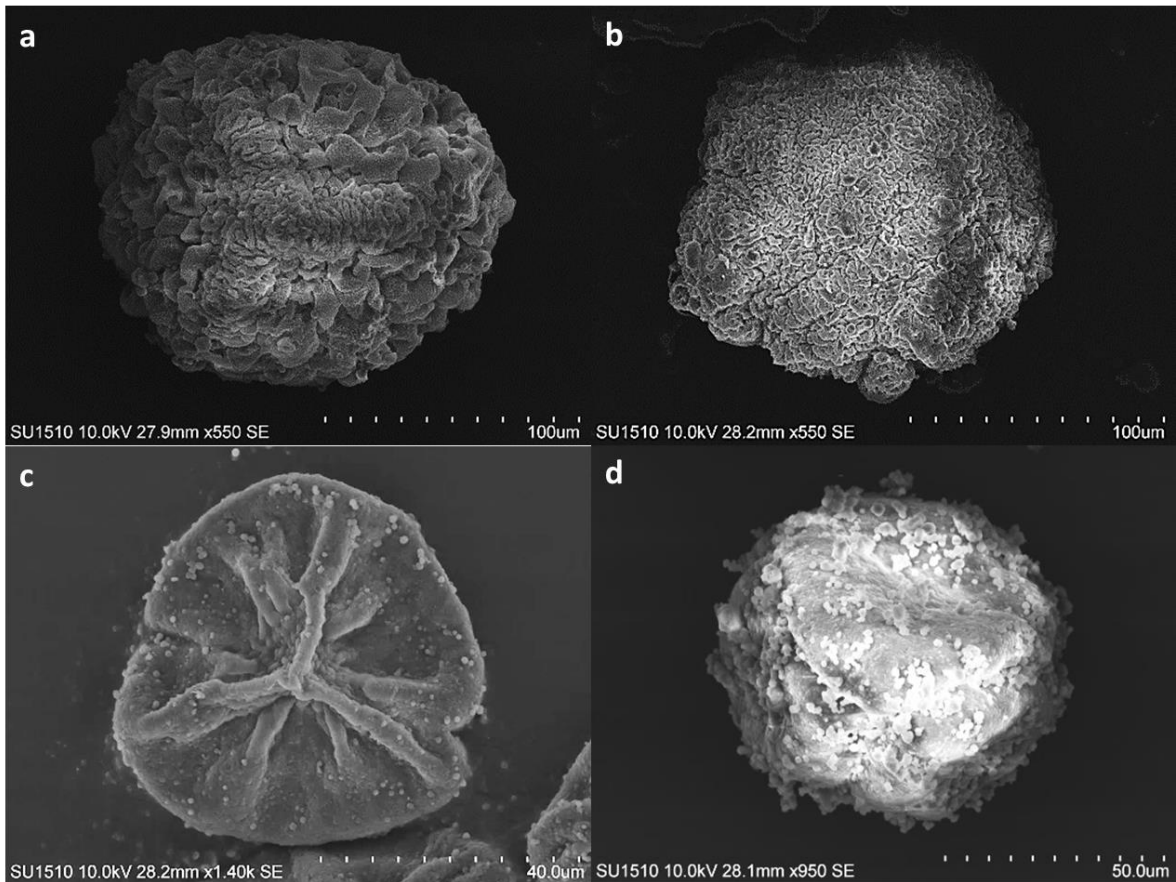


Figura 30. *S. rupincola*. a y b. Megasporas: a) vista proximal, b) vista distal; c y d. Microsporas: c) vista proximal, d) vista distal.

6.- *Selaginella sellowii* Hieron. *Hedwigia* 39: 306. 1900. Tipo: Brazil. Praia de San Diego, *F. Sellow s.n.*; 1821 (Lectotipo: B; ILT: NY).

**Hojas vegetativas. Lámina** de 2.1-(2.4) -2.7 x 0.6 mm lanceolada, de simetría bilateral; **ápice** aristado, arista blanca, caediza; **base** decurrente, glabra; **margen** cortamente ciliado a dentado (Figs. 31a-b); **superficie adaxial** homogénea, glabra; células epidérmicas con paredes anticlinales lisas, alargadas, con extremos diagonales (Fig. 31a); **superficie abaxial** con estomas anomocíticos concentrados en la parte central de la lámina, orientados longitudinalmente y distribuidos en series de 3 ó 2 en la base y una hacia el ápice (Fig. 31c); parte media flanqueada por células epidérmicas alargadas, con paredes anticlinales lisas y con ceras epicuticulares en finas películas, a esta región le sigue otra de células

alargadas con paredes anticlinales ligeramente sinuosas y presencia de papilas (31d), de la mitad de la lámina hacia el ápice las células papilosas llegan hasta el margen, de la mitad de la lámina hacia la base, bordeando a las células papilosas hay células alargadas de paredes anticlinales lisas; células del borde alargadas y angostas, con paredes anticlinales lisas; tricomas ciliados, unicelulares, cónicos, rectos, de paredes delgadas y lisas; **sección transversal. superficie adaxial** con cutícula lisa, células epidérmicas con paredes delgadas; **mesofilo**; hacia el haz, parénquima esponjoso, hacia el envés presencia de hipodermis, haz redondeado por células parenquimáticas; epidermis de la **superficie abaxial** con cutícula lisa; células epidérmicas con paredes engrosadas y con papilas.

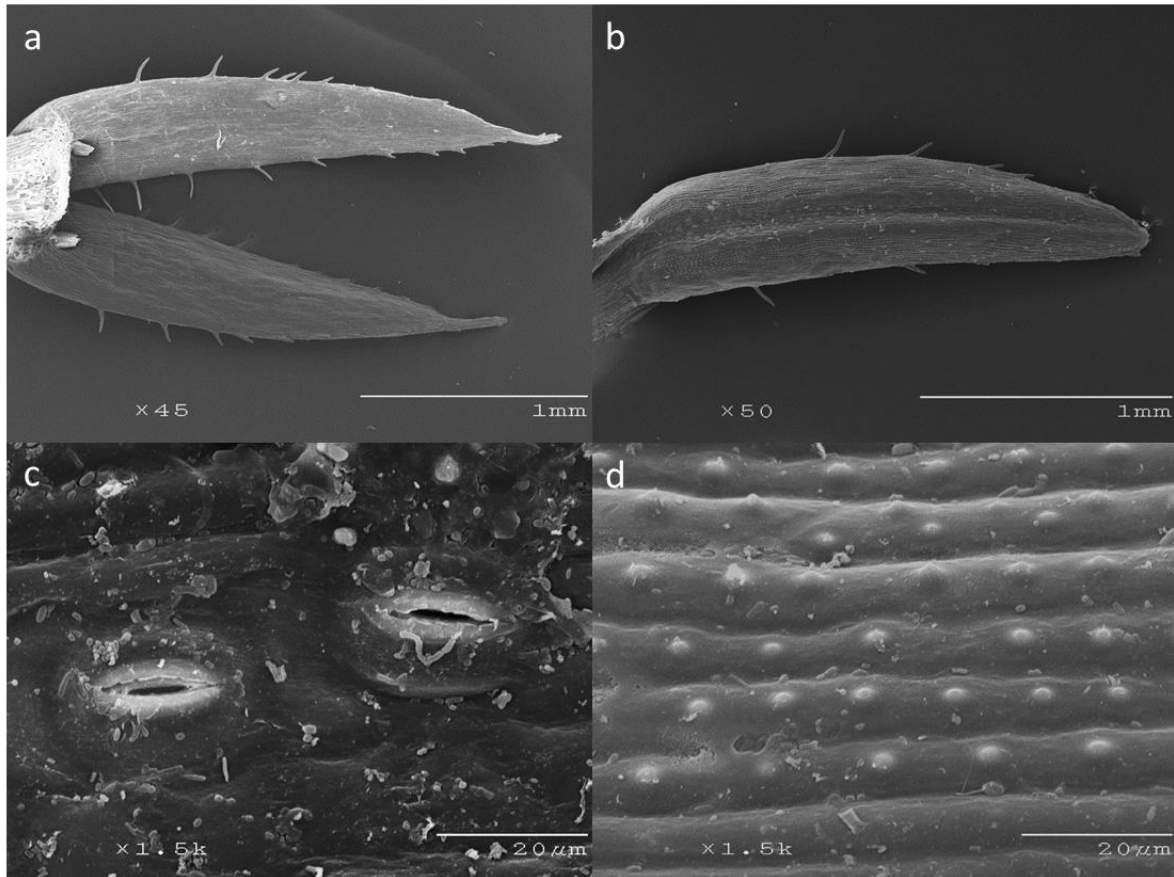
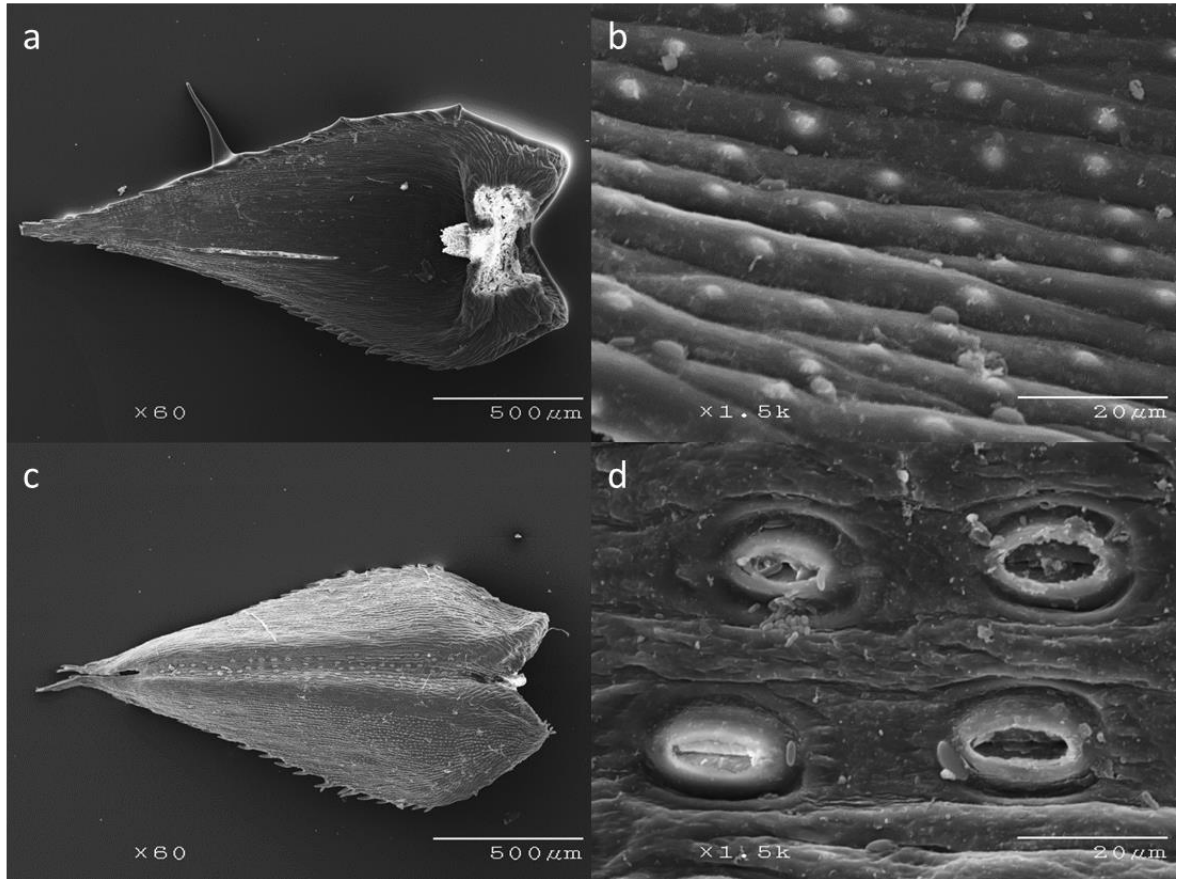


Figura 31. *S. sellowii*. Hoja vegetativa. a) vista adaxial, b) vista abaxial, c) estomas en la cara abaxial, d) papilas.

**Esporófilas. Lámina** de 1.5-(1.6)-1.8 x 0.6-(0.675)-0.75 mm, ovada, de simetría bilateral; **ápice** acuminado, **base** lobada; **margen** cortamente ciliado; **superficie adaxial** heterogénea, glabra; células epidérmicas, con paredes anticlinales lisas, alargadas, con extremos diagonales; región de células marginales papilosas de la mitad de la lámina hacia el ápice (Figs. 32a-b); **superficie abaxial** con estomas anomocíticos concentrados en un surco somero en la parte central de la lámina, orientados longitudinalmente y distribuidos en series de 4 en la base y 1 hacia el ápice (Fig. 32c); células epidérmicas que rodean a los estomas con ceras epicuticulares en cortezas (Fig. 32d); parte media flanqueada por células epidérmicas alargadas con paredes anticlinales ligeramente sinuosas; a esta región le sigue otra de células alargadas con paredes anticlinales ligeramente sinuosas y presencia de papilas que llegan hasta el margen, excepto en la base, en donde las células epidérmicas presentan paredes anticlinales ligeramente sinuosas sin papilas; tricomas ciliados, unicelulares, cónicos, rectos, de paredes delgadas y lisas; **Sección transversal**. Epidermis de la **superficie adaxial** con cutícula lisa, células epidérmicas con paredes delgadas (Fig. 33a); **mesofilo**: hacia la superficie adaxial, parénquima esponjoso; presencia de hipodermis de una o dos capas de células en la cara abaxial, excepto en la región del canal (Fig. 33c); haz rodeado por células parenquimáticas; **superficie abaxial** con cutícula lisa y células epidérmicas con paredes gruesas y papiladas. Región estomática hundida en un canal somero (Fig. 33b).





**Figura 32.** *S. sellowii*. Esporófila. a) vista adaxial, b) papilas en la superficie adaxial en la región del ápice, c) vista abaxial, d) estomas.

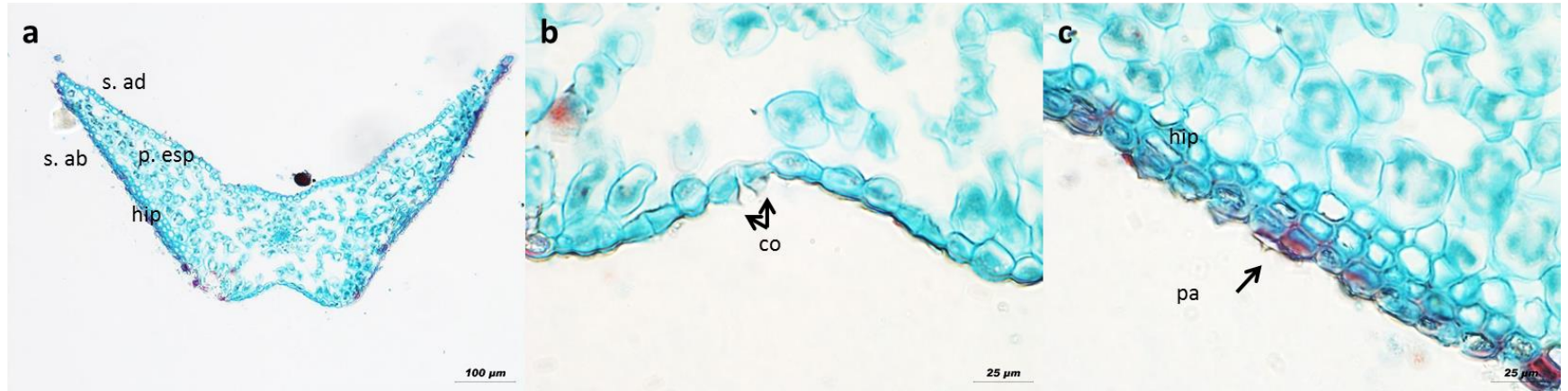


Figura 33. *S. sellowii*. Esporófila. a) sección transversal, b) estomas en sección transversal, c) hipodermis en la superficie abaxial. co= células oclusivas, hip= hipodermis, p. esp= parénquima esponjoso, pa=papila, s. ad= superficie adaxial, s. ab= superficie abaxial.

**Tamaño de los estróbilos.** De 0.3 – (0.42) – 0.5 cm de largo. **Distribución de los esporangios:** Megasporangios localizados en la base, microsporangios distales a los megasporangios (Fig. 34).



Figura 34. *S. sellowii*. Estróbilo y distribución de los esporangios.

**Esporas. Microsporas.** Superficie proximal y lesura trilete, granulada, superficie distal rugulada, rugulas formadas por elementos granulares compactos. (Figs. 35a-b).

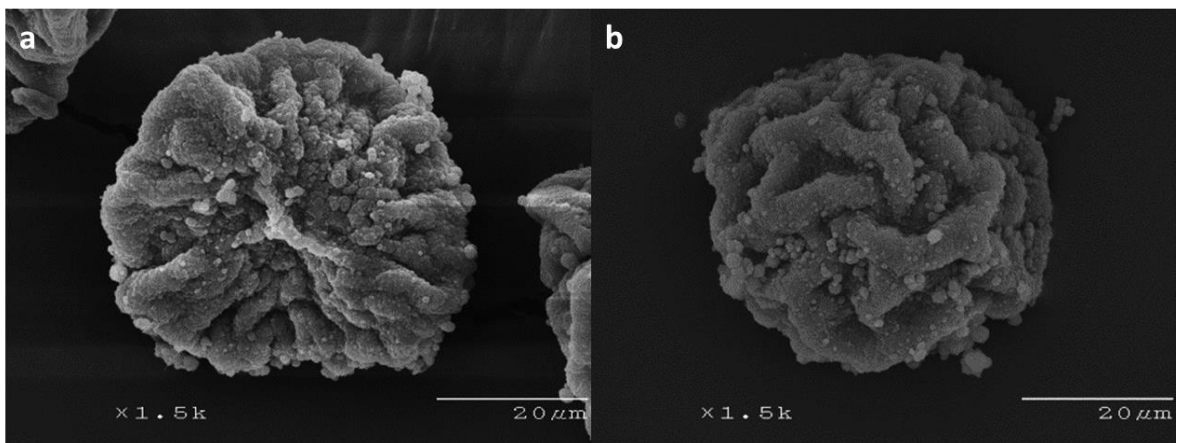
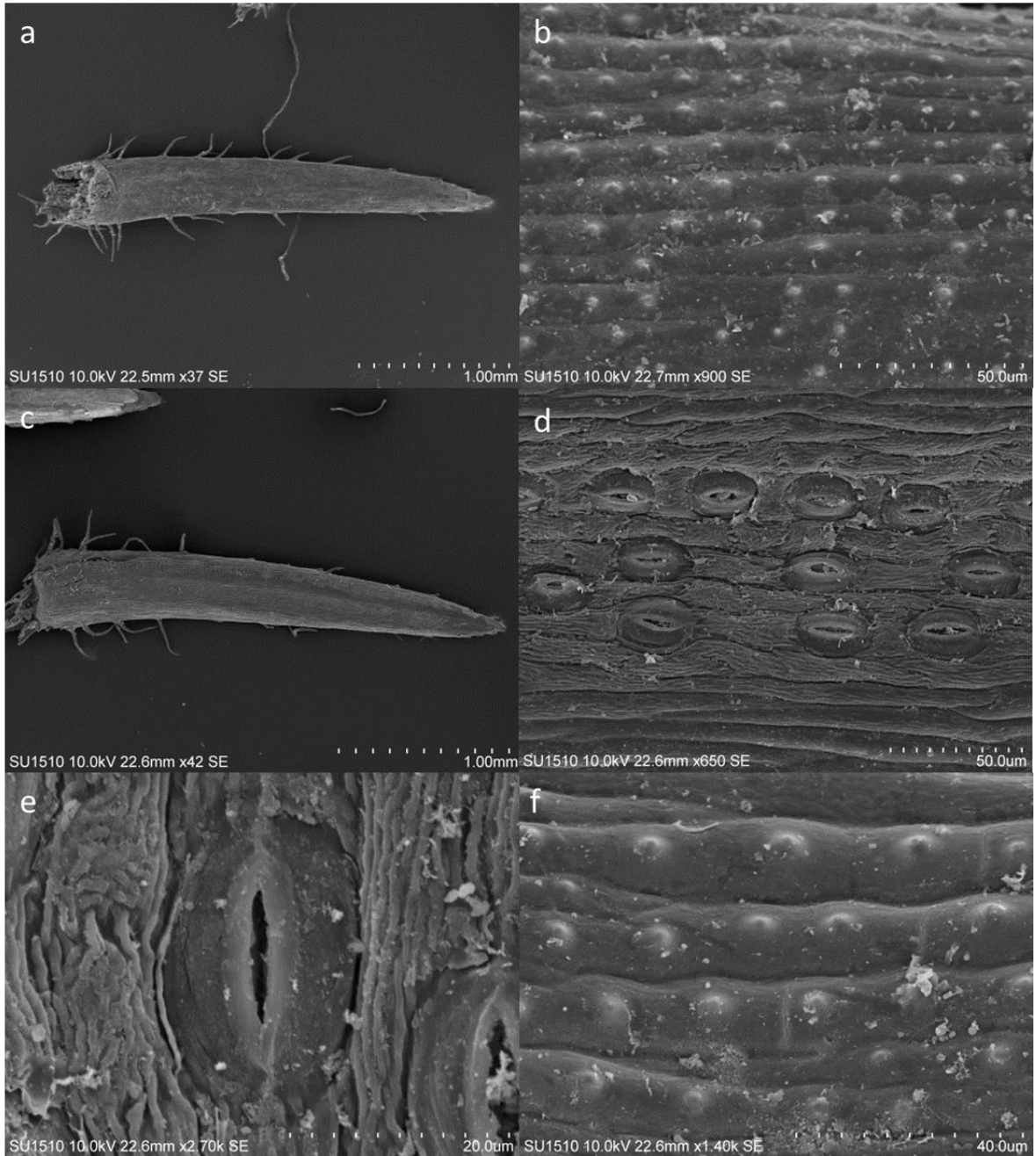


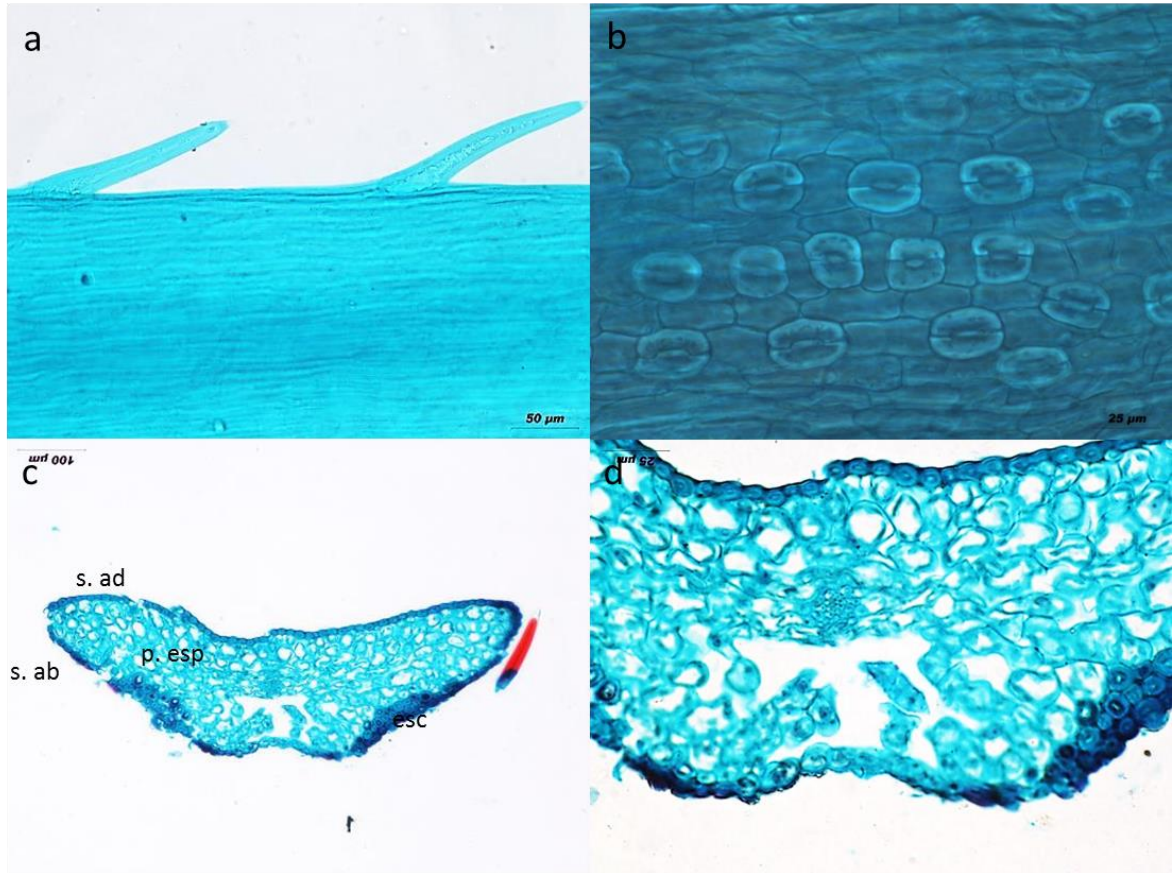
Figura 35. *S. sellowii*. Microsporas. a) vista distal, b) vista proximal.

**7.- *Selaginella wrightii*** Hieron. Hedwigia 39: 298–299. 1900. Tipo: USA: Texas: Uvalde Co.: Turkey Creek, near Cline *Wright* 828 (B; IT, GH, NY, US)

**Hojas vegetativas. Lámina** de 2.55-(3.25)-3.75 x 0.3-(0.41)-0.45 mm de largo; lanceolada, de simetría bilateral; **ápice** cortamente aristado, arista amarilla, 0.22-(0.275)-0.28 mm de largo; **base** adnada al tallo, a veces decurrente, pubescente; **margen** de largamente ciliado en la base a cortamente ciliado en el ápice (Fig. 36a); **superficie adaxial** 2/3 de la base hacia el ápice, células epidérmicas con paredes anticlinales lisas, alargadas con extremos diagonales; 1/3 de la lámina (ápice), células epidérmicas papilosas, con paredes anticlinales ligeramente sinuosas, alargadas, con extremos diagonales (Figs. 36a-b); **superficie abaxial** con estomas anomocíticos concentrados en la parte central de la lámina, orientados longitudinalmente, distribuidos en series de 4 en la base y 3 hacia el ápice (Figs. 36c-d y 37b); células epidérmicas que rodean a los estomas con ceras epicuticulares en pliegues longitudinales (Figs. 36d-e); parte media flanqueada por células epidérmicas alargadas, con paredes anticlinales ligeramente sinuosas y con ceras epicuticulares en finas películas; a esta región le sigue otra de células alargadas con paredes anticlinales ligeramente sinuosas y presencia de papilas (Fig. 36f); bordeando a las células papilosas, células alargadas de paredes anticlinales lisas; células del borde alargadas y angostas con paredes anticlinales lisas; tricomas ciliados, unicelulares, cónicos, rectos, de paredes delgadas y lisas. **Sección transversal. Superficie adaxial** con cutícula lisa, células epidérmicas con paredes engrosadas en la parte media con paredes delgadas en la región basal; **mesofilo**: hacia el haz, parénquima esponjoso; hacia el envés dos regiones de esclerénquima por debajo de la epidermis de una o dos capas de células, haz rodeado por células parenquimáticas; **superficie abaxial** con cutícula lisa, excepto en la parte media, donde se encuentran los estomas, que es ligeramente sinuosa; células epidérmicas con paredes engrosadas, relacionadas con la región de esclerénquima, papiladas (Figs. 37c-d). Región estomática hundida en un canal somero.



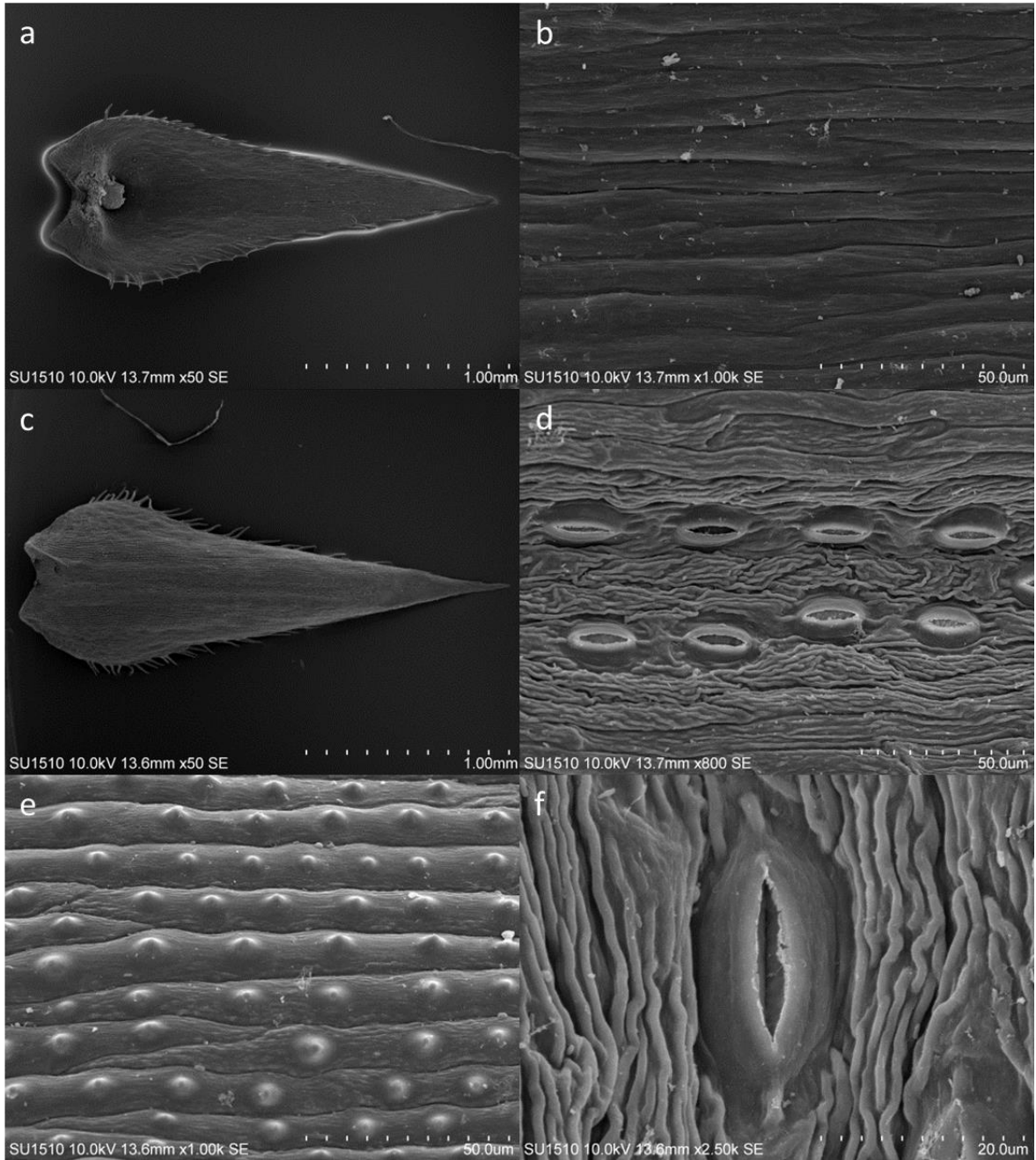
**Figura 36. *S. wrightii*. Hoja vegetativa. a) vista adaxial, b) superficie adaxial hacia el ápice, c) vista abaxial, d) distribución de los estomas en el envés, e) estoma y ceras epicuticulares plegadas sobre la superficie abaxial, f) papilas sobre la superficie abaxial.**



**Figura 37.** *S. wrightii*. Hoja vegetativa. a) margen, b) distribución de estomas en el envés, c) sección transversal, d) acercamiento sección transversal. esc= esclerenquima, p. esp= parénquima esponjoso, s. ad= superficie adaxial, s. ab= superficie abaxial.

**Esporófilas. Lámina** 1.95-(2.24)-2.55 x 0.67-(0.83)-0.97 mm, ovada, de simetría bilateral, **ápice** agudo; **base** lobada; **margen** cortamente ciliado; **superficie adaxial** homogénea; células epidérmicas con paredes anticlinales lisas, alargadas, con extremos diagonales (Figs. 38a y 38b); **superficie abaxial** (Fig. 34c) con estomas anomocíticos concentrados en un canal profundo en la parte central de la lámina (Figs. 39a-b), orientados longitudinalmente y distribuidos en series de 3 en la base y 2 hacia el ápice (Fig. 38d); células epidérmicas que rodean a los estomas con ceras epicuticulares en pliegues (Figs. 38d-f); parte media flanqueada por células epidérmicas alargadas, con paredes anticlinales ligeramente sinuosas y con ceras epicuticulares en pliegues; a esta región le sigue otra de células alargadas, con paredes anticlinales ligeramente sinuosas y presencia de papilas dispuestas en dos bandas (Fig. 38e); bordeando a las células papilosas hay células alargadas

de paredes anticlinales lisas; células del borde alargadas y angostas con paredes anticlinales lisas, de las cuales salen los tricomas cilidados unicelulares, cónicos, rectos, de paredes delgadas y lisas. **Sección transversal. Superficie adaxial** con cutícula lisa, células epidérmicas con paredes delgadas; **mesofilo** hacia el haz, parénquima esponjoso; hacia el envés dos regiones de esclerénquima laterales por debajo de la epidermis; haz vascular rodeado células parenquimáticas; **superficie abaxial** con cutícula lisa, excepto en la parte media, donde se encuentran los estomas, que es ligeramente sinuosa, células epidérmicas con paredes engrosadas y las células epidérmicas adyacentes a la región de esclerénquima, papiladas. Región estomática hundida en un canal profundo (Figs. 39a-b).



**Figura 38. *S. wrightii*. Esporófila. a) vista adaxial, b) superficie adaxial, c) vista abaxial, d) distribución de estomas en el envés, e) papilas sobre la superficie abaxial, f) estoma y ceras epicuticulares en forma de pliegues sobre la superficie abaxial.**



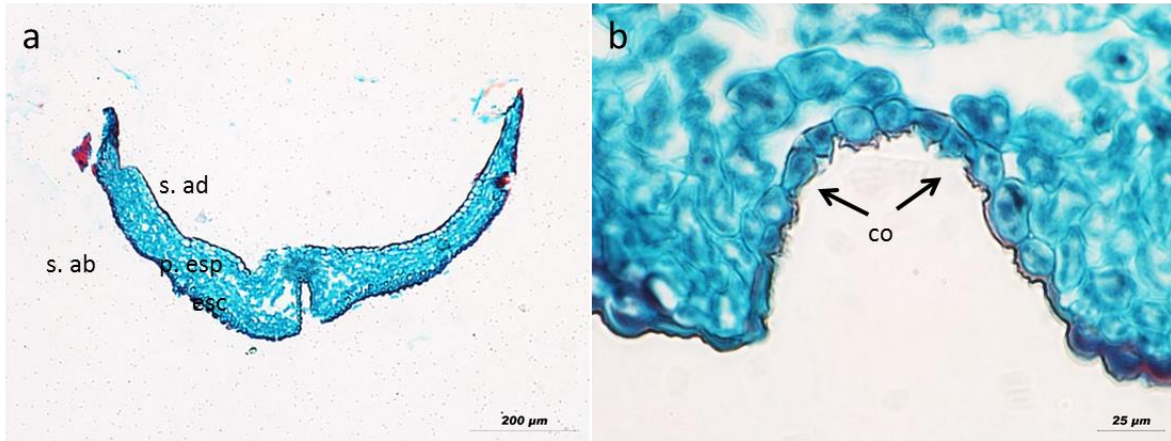


Figura 39. *S. wrightii*. Esporófila. a) sección transversal, b) estomas en la superficie abaxial. p. esp= parénquima esponjoso, esc= esclerénquima, s. ad= superficie adaxial, s. ab= superficie abaxial.

**Tamaño de los estróbilos.** De 0.5 – (0.97) – 1.5 cm de largo. **Distribución de los esporangios:** Megasporangios localizados en la base, microsporangios distales a los megasporangios.

**Megasporas.** De 250 – (323.3) – 420 µm de diámetro ecuatorial. Superficie proximal y distal rugulada, rúgulas formadas por elementos granulares, lesura trilete, granulada (Figs. 40a-b). **Microsporas:** Superficie proximal granulada, lesura trilete, sinuosa y con elementos granulares, superficie distal rugulado granular (Figs. 40c-d).

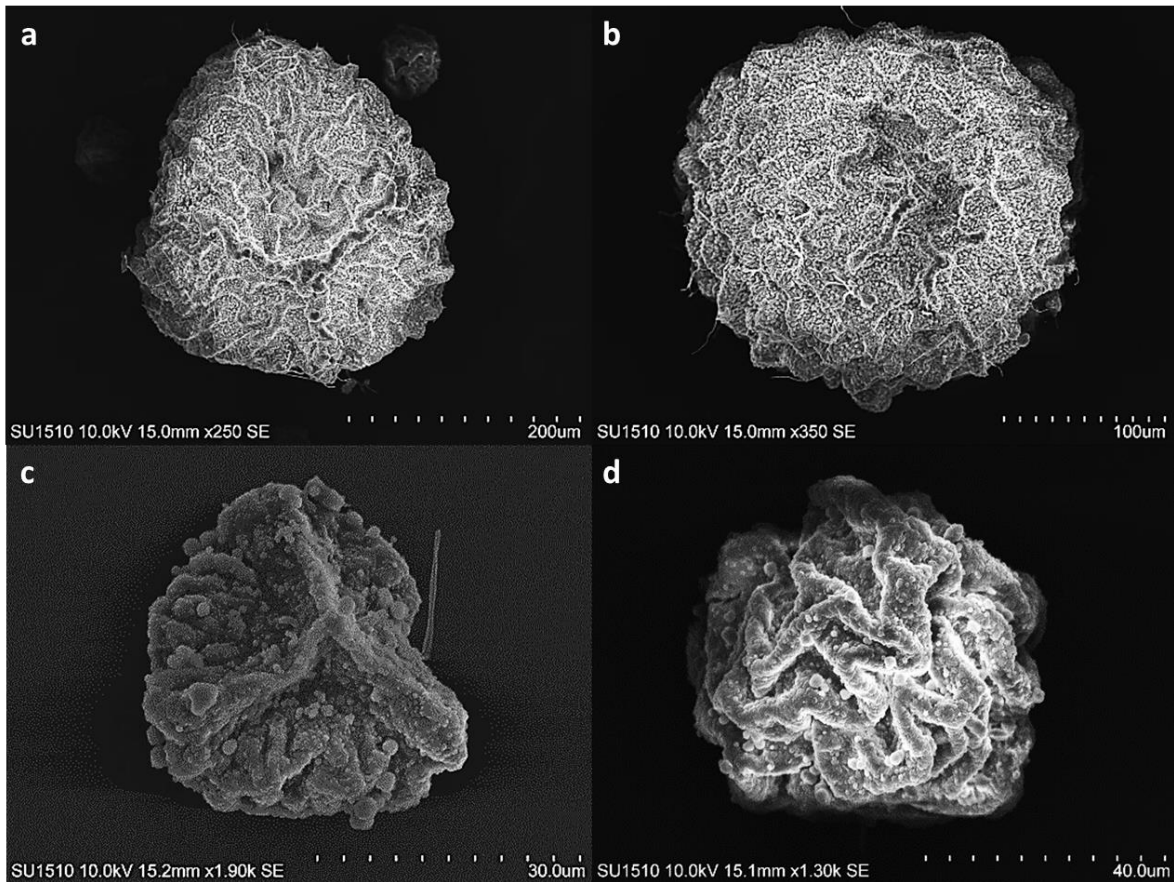


Figura 40. *S. wrightii*: a y b. megasporas, a) vista proximal, b) vista distal; c y d microsporas: c) vista proximal, d) vista distal.

## SELAGINELAS CON ANISOFILIA.

8.- *Selaginella nothohybrida* Valdespino. Brittonia 44(3): 319. 1992. México. Guerrero: Mun. Zumpango del Río, Koch et al. 7989. (Holotipo: NY).

**Hojas laterales** de 1.5-(1.97)-2.25 x 0.9-(1.19)-1.35 mm, asimétricas, ovadas; **ápice** acuminado; **base** cordada; **margen** largamente ciliado a dentado; **superficie adaxial** homogénea; células epidérmicas con paredes anticlinales sinuosas, alargadas, con extremos redondeados, células del borde papiladas, alargadas y angostas (Fig. 41a); **superficie abaxial** con estomas anomocíticos concentrados en la parte central de la lámina, orientados longitudinalmente y distribuidos en series máximo de 5 (Fig. 41b); células guarda de los estomas con ceras epicuticulares en forma de cortezas; células que rodean a los estomas

papilosas (Fig. 41c); parte media flanqueada por células epidérmicas papilosas alargadas con paredes sinuosas (Fig. 41d); células del borde papilosas, alargadas y angostas, tricomas ciliados, unicelulares, cónicos, rectos, de paredes delgadas y lisas; **sección transversal:** **superficie adaxial** con cutícula lisa, células epidérmicas con paredes delgadas, **mesofilo:** se puede dividir en 2 regiones con respecto a la cara adaxial, la región lateral izquierda y la región lateral derecha, en la región lateral izquierda solo se observa mesofilo esponjoso, mientras que en la región lateral derecha se presenta parénquima en empalizada hacia el haz y hacia el envés parénquima esponjoso; haz rodeado por una vaina de parénquima; **superficie abaxial** con epidermis y cutícula lisa, células epidérmicas con paredes delgadas.

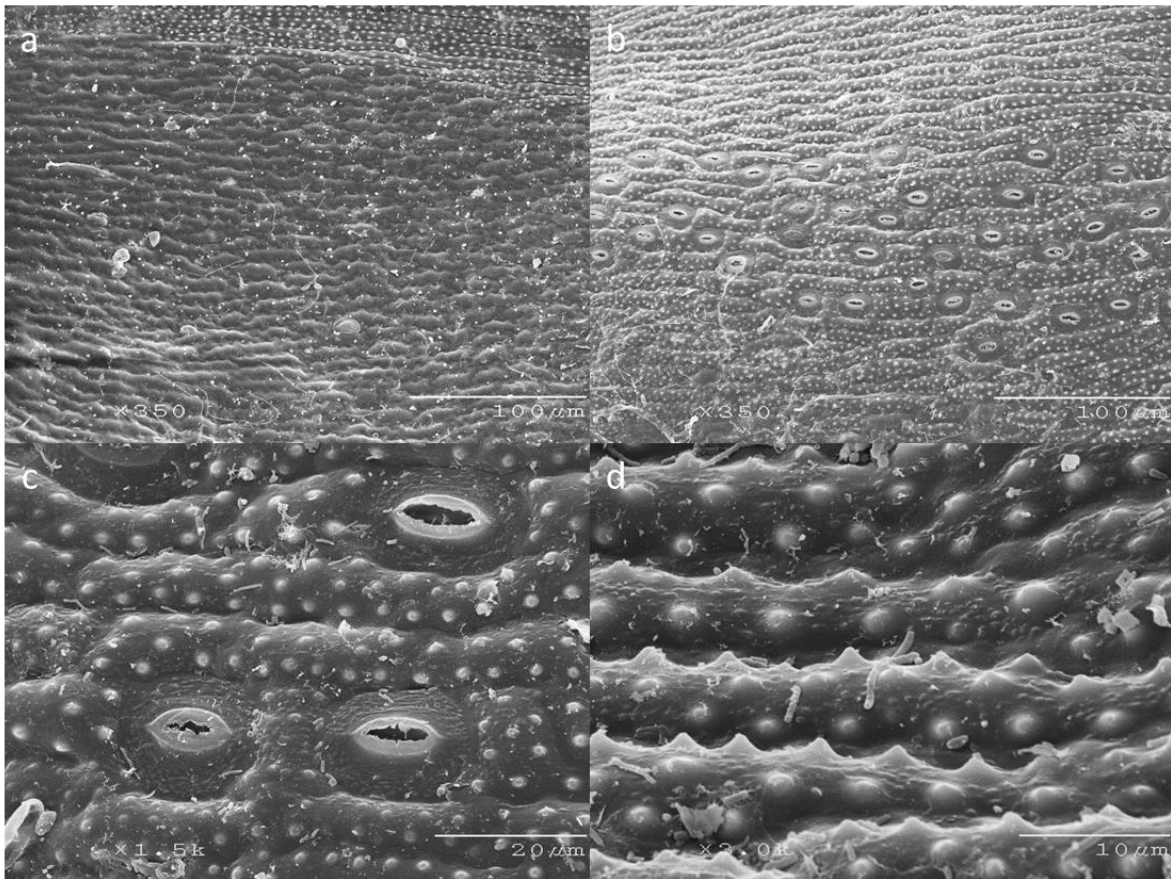


Figura 41. *S. nothohybrida*. Hoja lateral. a) superficie adaxial, b) superficie abaxial, c) estomas, d) papilas.

**Hojas medias** de 1.05- (1.29)-1.65 x 0.6-(0.78)-1.12 mm, asimétricas, ovadas; **ápice** aristado; **base** cordada; **margen** largamente ciliado; **superficie adaxial** homogénea; células

epidérmicas con paredes anticlinales sinuosas alargadas con extremos redondeados (Fig. 42a); estomas anomocíticos escasos, dispersos por la lámina; **superficie abaxial** con estomas anomocíticos dispersos en la parte central de la lámina (Fig. 42b), células epidérmicas alargadas, con paredes sinuosas, papilosas y presencia de ceras epicuticulares en forma de cortezas (Figs. 42c y 42d); células del borde papilosas, alargadas y angostas, de las cuales salen tricomas unicelulares, cónicos, rectos, de paredes delgadas y lisas; **sección transversal: superficie adaxial** con cutícula lisa, células epidérmicas con paredes delgadas; **mesofilo:** parénquima en empalizada hacia el haz; hacia el envés parénquima esponjoso, haz rodeado por células parenquimáticas; **superficie abaxial** con cutícula lisa, células epidérmicas con paredes delgadas.

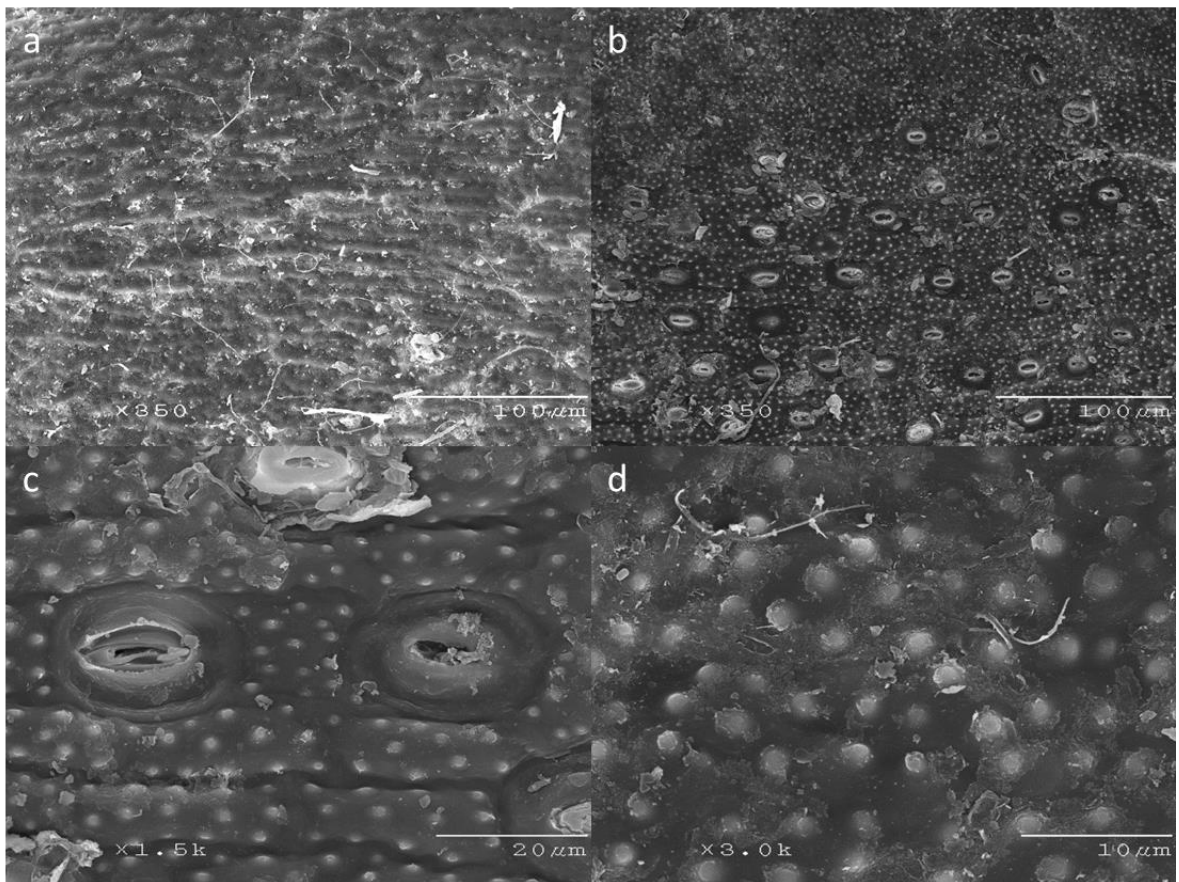


Figura 42. *S. nothohybrida*. Hoja media. a) superficie adaxial, b) superficie abaxial, c) estomas, d) papilas.

**Esporófilas. Lámina** de 1.275-(1.35)-1.425 x 0.75-(0.816)-0.9 mm; **ápice** agudo; **margen** de largamente ciliado a dentado; **base** redondeada, **superficie adaxial** homogénea, células epidérmicas con paredes anticlinales sinuosas, alargadas, con extremos redondeados, estomas anomocíticos dispersos en la base de la lámina; (Fig. 43a); **superficie abaxial** con estomas anomocíticos concentrados en la parte central de la lámina orientados longitudinalmente, distribuidos en series diagonales de 2, 3, 4 o 5 estomas; células que rodean a los estomas papilosas (Figs. 43b y 43c); parte media flanqueada por células epidérmicas papilosas, alargadas, con paredes sinuosas (Fig. 43d); células del borde papiladas, alargadas y angostas; tricomas unicelulares, cónicos, rectos, con la base algo ensanchada y ápice agudo, de paredes delgadas y lisas. **Sección transversal: superficie adaxial** con cutícula lisa, células epidérmicas con paredes delgadas; **mesofilo** unifacial de parénquima esponjoso, **superficie abaxial** con cutícula lisa, células epidérmicas con paredes delgadas.

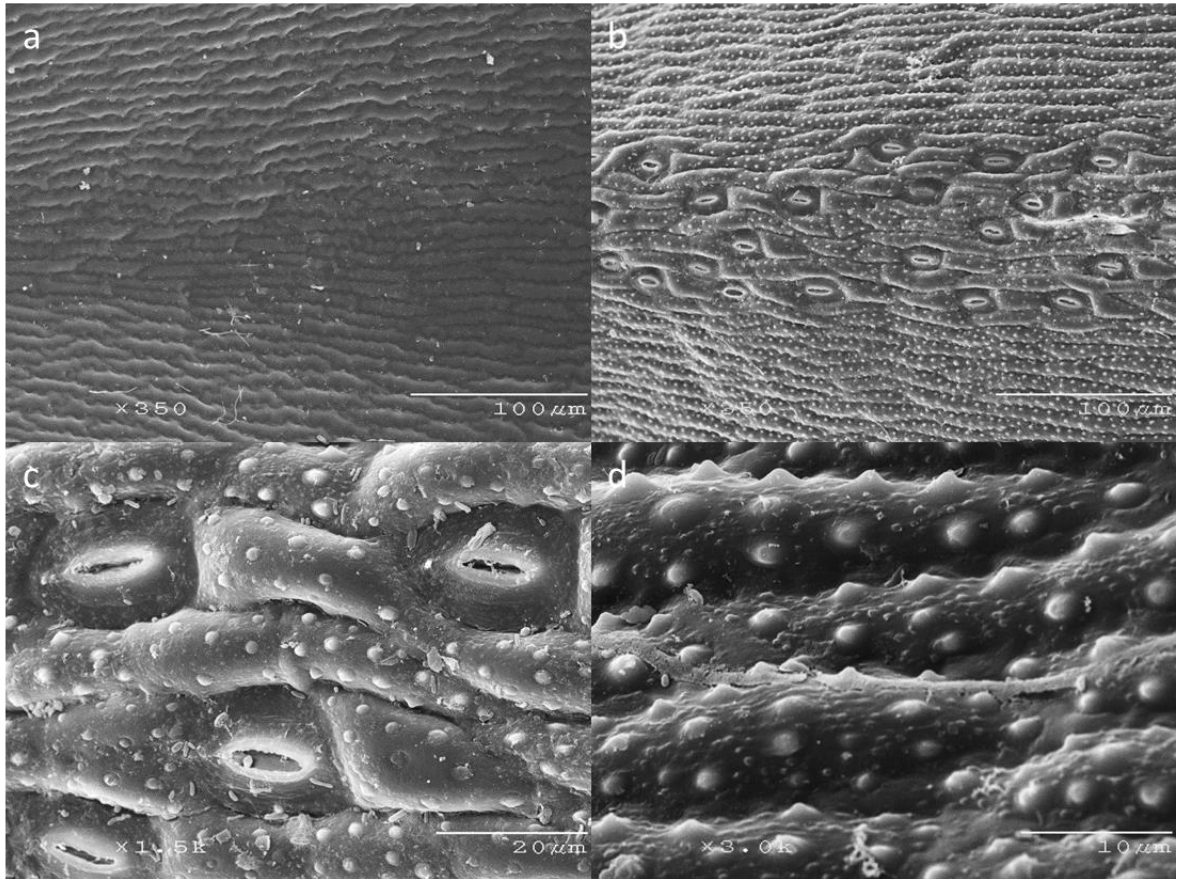


Figura 43. *S. nothohyrida*. Esporófila. a) superficie adaxial, b) superficie abaxial, c) estomas, d) papilas.

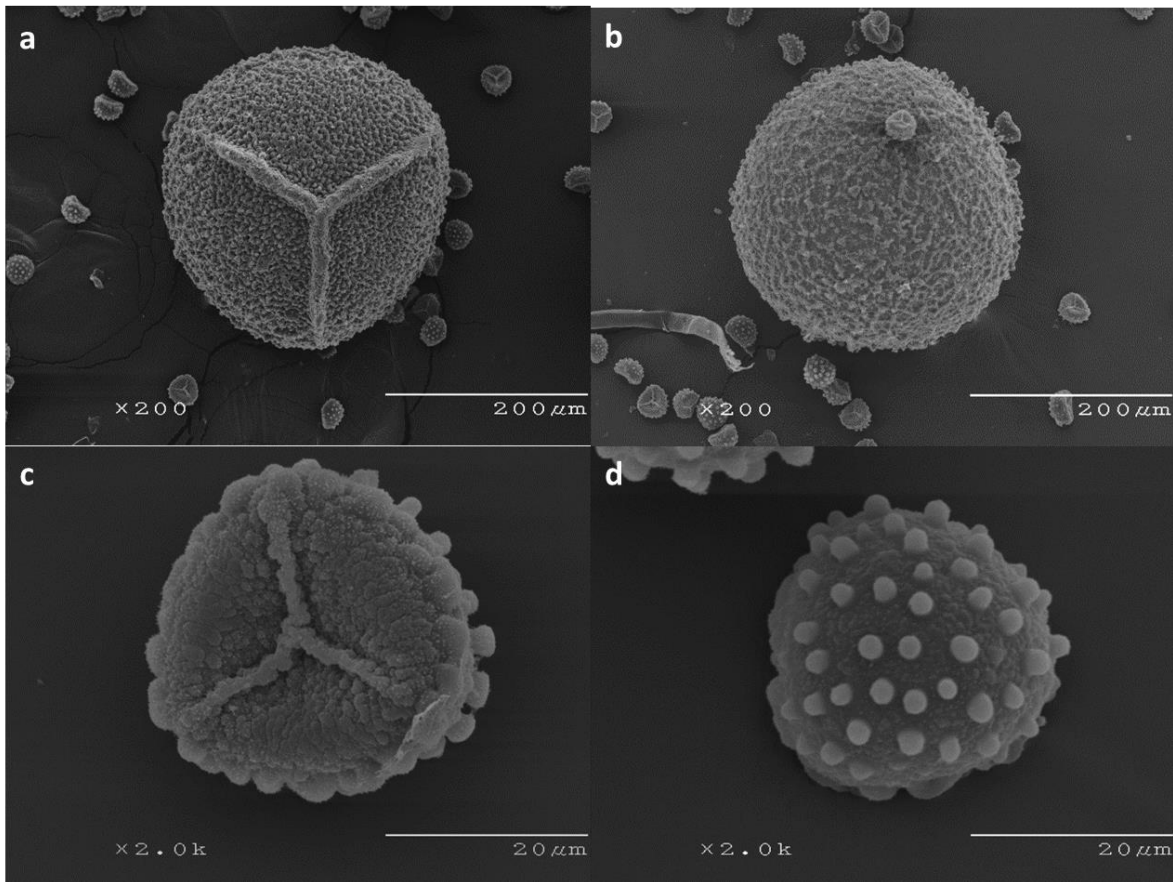
**Tamaño de los estróbilos.** De 0.3 – (0.45) – 0.65 de largo. **Distribución de esporangios.** Dos hileras longitudinales de megasporangios y dos hileras de microsporangios (Fig. 44).



**Figura 44.** *S. nothohybrida*. Estróbilo y distribución de los esporangios

**Megasporas.** De 220 – (238.6) – 260 μm de diámetro ecuatorial. Superficie proximal granulada; lesura trilete granulada, superficie distal ligeramente reticulada (Fig. 45 a-b).

**Microsporas.** De 29 – (29.8) – 32 μm de diámetro ecuatorial. Superficie proximal granulada, gránulos finamente equinados; lesura trilete sinuosa, granulada equinada; superficie distal verrugada, espacios entre las verrugas finamente equinados (Figs. 45c-d).



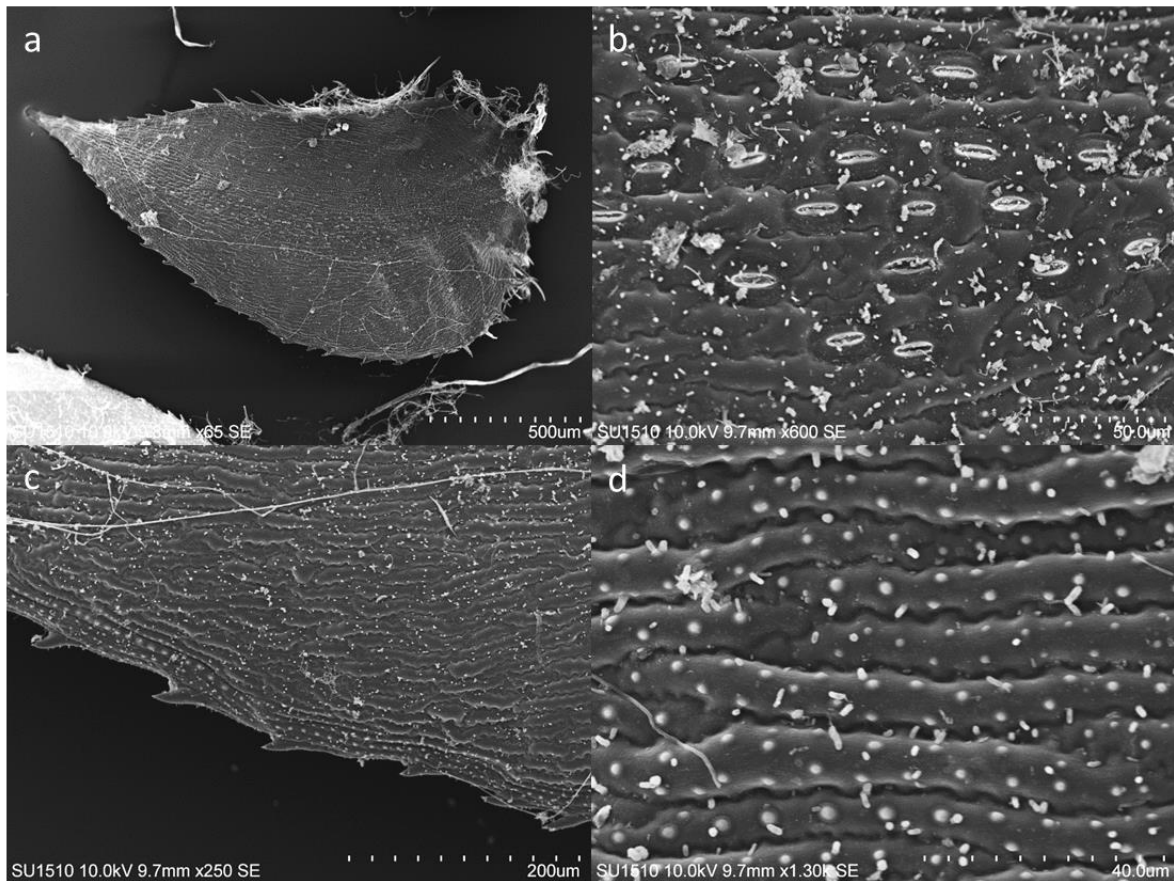
**Figura 45. *S. nothohyrida*: a y b. megasporas, a) vista proximal, b) vista distal; c y d microsporas: c) vista proximal, d) vista distal.**

#### **8.- *Selaginella* sp. (aff. *S. pallescens*).**

**Hojas laterales** de 1.5-(1.7)-1.95 x 1.05-(1.09)-1.2 mm, asimétricas, ovadas; **ápice** acuminado **base** cordada; **margen** de largamente ciliado a dentado (Fig. 46a); **superficie adaxial** con células epidérmicas de paredes anticlinales sinuosas, alargadas, con extremos redondeados; **superficie abaxial** con estomas anomocíticos concentrados en la parte central de la lámina, orientados longitudinalmente y distribuidos en series de 1, máximo 5 y 1 en la base, parte media y ápice respectivamente (Fig. 46b), parte media flanqueada por células epidérmicas alargadas, con paredes sinuosas hacia el lado basiscópico y células epidérmicas papilosas alargadas con paredes anticlinales sinuosas hacia el lado acrocópico (Figs. 46c-d); células del borde papilosas, alargadas y angostas, de las cuales salen tricomas, ciliados unicelulares, cónicos, rectos, con la base algo ensanchada y ápice agudo, de paredes



delgadas y lisas; **sección transversal: superficie adaxial** con cutícula lisa, células epidérmicas con paredes delgadas; **mesofilo** bifacial, esta zona se puede dividir en 3 regiones, la región lateral izquierda, la región central y la región lateral derecha, en la región lateral izquierda solo se observa parénquima esponjoso, mientras que en la región central se presenta parénquima en empalizada hacia el haz y hacia el envés parénquima esponjoso, igual que en la región lateral derecha, en donde el parénquima esponjoso es un poco más escaso que en la región central; haz rodeado por células parenquimáticas (Fig. 47); **superficie abaxial** con epidermis con cutícula lisa, células epidérmicas con paredes delgadas.



**Figura 46.** *Selaginella* sp. (*S. aff. pallescens*). Hoja lateral. a) vista abaxial, b) estomas en la superficie abaxial, c) margen de la hoja, d) papilas.

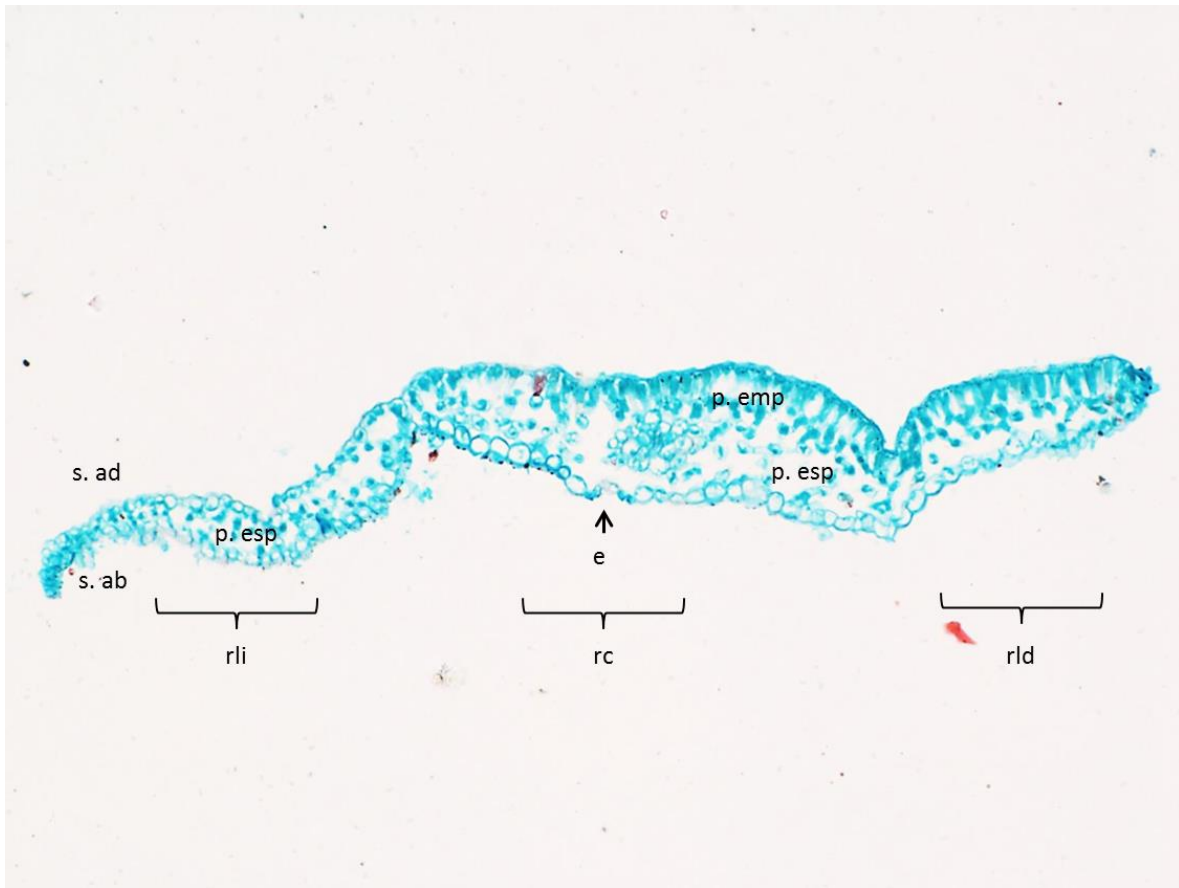
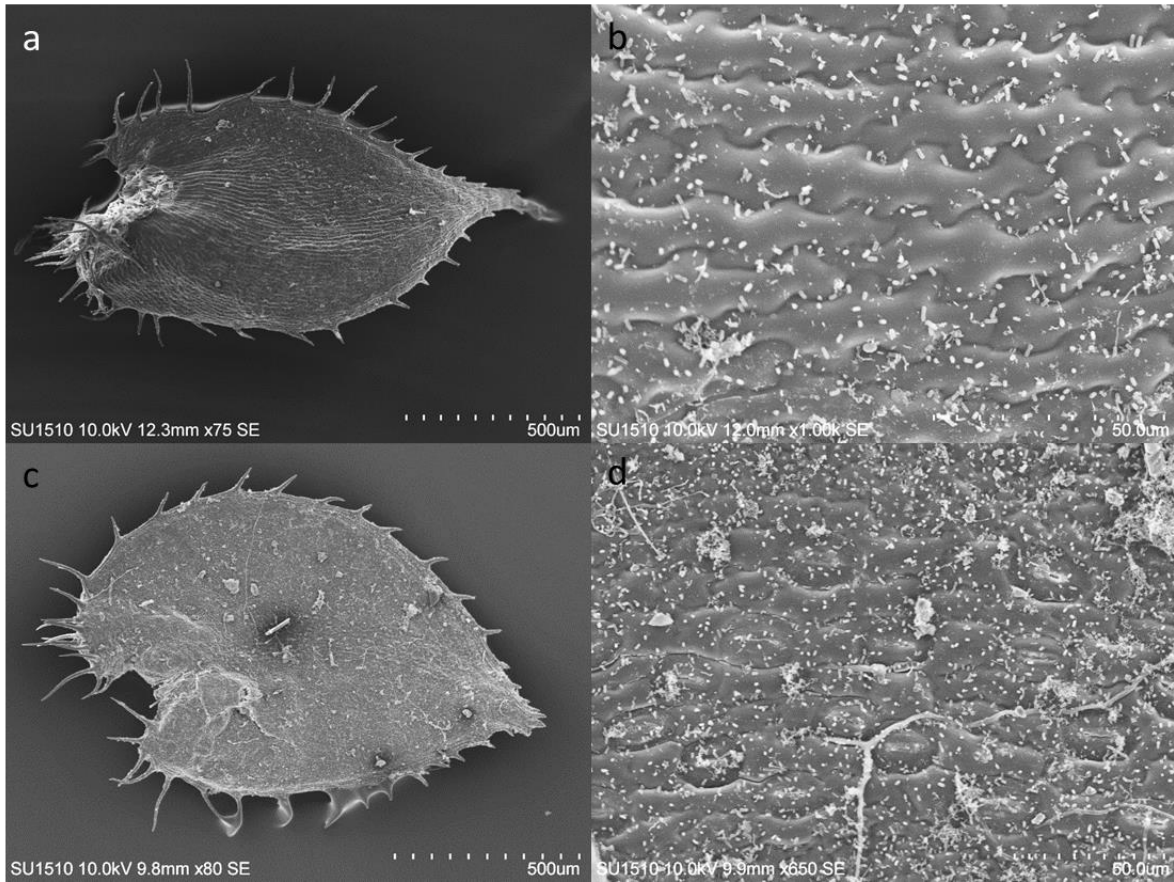
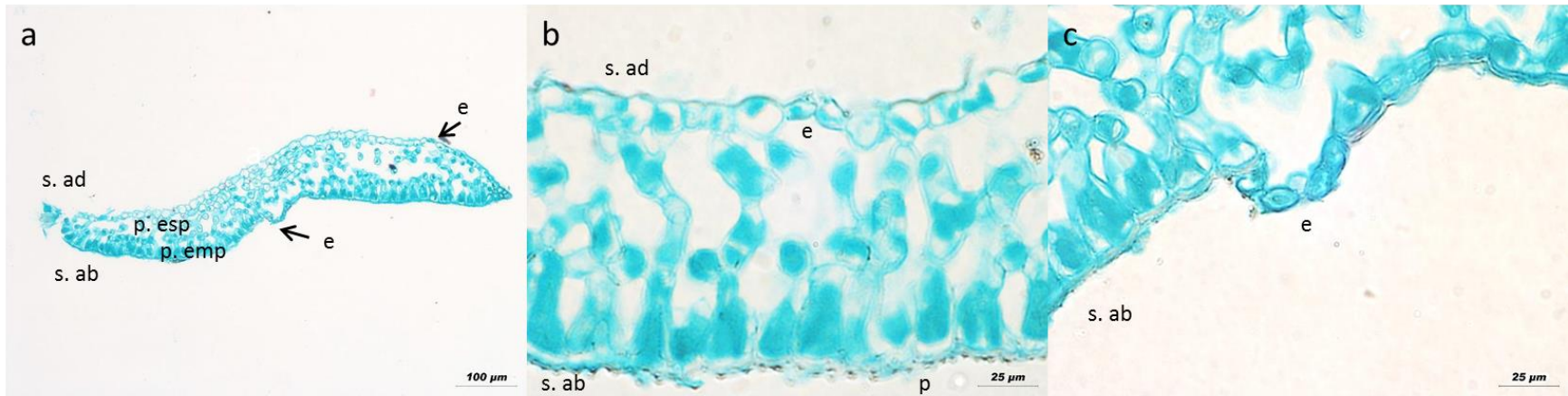


Figura 47. *Selaginella* sp. (*S. aff. pallescens*). Sección transversal de la hoja lateral. e= estoma, p. esp= parénquima esponjoso, p. emp= parénquima en empalizada, rli= región lateral izquierda, rc= región central, rld= región lateral derecha, s.ad= superficie adaxial, s ab= superficie abaxial.

**Hojas medias** de 1.05-(1.22)-1.35 x 0.6-(0.78)-0.9 mm, asimétricas, ovadas; **ápice** aristado; **base** cordada; **margen** largamente ciliado, dentado en el ápice; **superficie adaxial** con células epidérmicas con paredes anticlinales sinuosas, alargadas, con extremos redondeados (Figs. 48a-b), estomas anomocíticos distribuidos por toda la lámina; **superficie abaxial** con estomas anomocíticos concentrados en la parte central de la lámina, orientados longitudinalmente, distribuidos en series de 4 o 5; parte media flanqueada por células epidérmicas alargadas, con paredes sinuosas; células del borde papilosas, alargadas y angostas; tricomas, ciliados, unicelulares, cónicos, rectos, de paredes delgadas y lisas (Fig. 48c-d); **sección transversal** (Fig. 49a): **superficie adaxial** con cutícula lisa, células epidérmicas con paredes delgadas; **mesofilo** bifacial, hacia el haz, parénquima esponjoso; hacia el envés parénquima en empalizada, haz rodeado por células parenquimáticas (Fig. 49b-c); **superficie abaxial** con cutícula lisa, células epidérmicas con paredes delgadas.

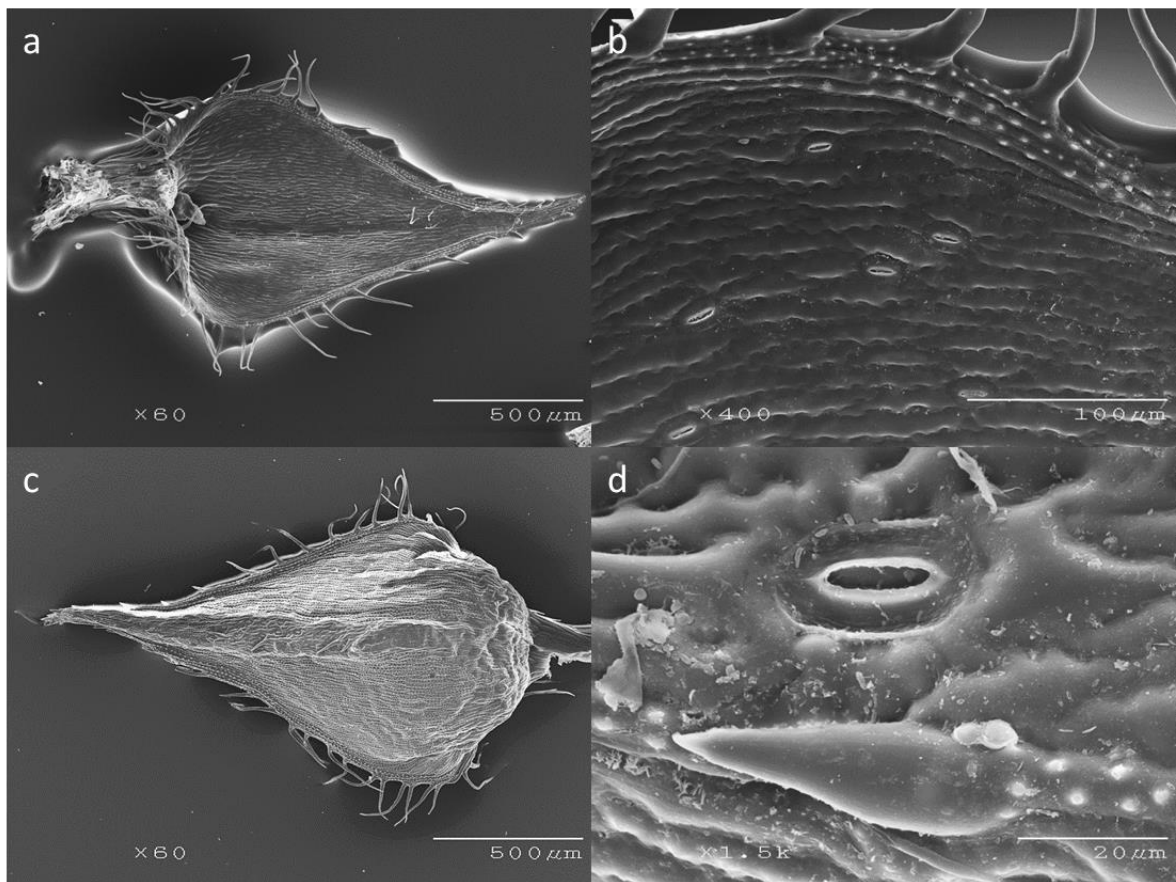


**Figura 48.** *Selaginella* sp. (*S. aff. pallescens*). Hoja media. a) vista adaxial, b) superficie adaxial, c) vista abaxial, d) estomas en la región media de la superficie abaxial.



**Figura 49.** *Selaginella* sp. (*S. aff. pallescens*). Hoja media. a) sección transversal, b) estoma en la superficie adaxial, c) estoma en la superficie abaxial. p. esp= parénquima esponjoso; p. emp= parénquima en empalizada e= estoma p= papila, s.ad=superficie adaxial, s.ab= superficie abaxial.

**Esporófilas.** Lámina de simetría bilateral, ovada; **ápice** aristado; **base** redondeada; **margen** largamente ciliado a dentado. **Superficie adaxial** heterogénea, células epidérmicas con paredes anticlinales sinuosas, alargadas, con extremos redondeados; estomas anomocíticos distribuidos en los 2/3 basales de la lámina; células del borde papilosas, alargadas y angostas de paredes delgadas y lisas (Figs. 50a-b); **superficie abaxial** pubescente, con estomas anomocíticos concentrados en la parte central de la lámina, orientados longitudinalmente y distribuidos en series de 2 ó 3; parte media flanqueada por células epidérmicas papilosas, alargadas, con paredes sinuosas; células del borde papilosas, alargadas y angostas; tricomas ciliados, unicelulares, cónicos, rectos, de paredes delgadas y lisas (Figs. 50c-d); **Sección transversal:** **superficie adaxial** con cutícula lisa, células epidérmicas con paredes delgadas; **mesofilo** bifacial; presencia de parénquima esponjoso hacia el haz, hacia el envés presencia de parénquima en empalizada, epidermis de la **superficie abaxial** con cutícula lisa, células epidérmicas con paredes delgadas.



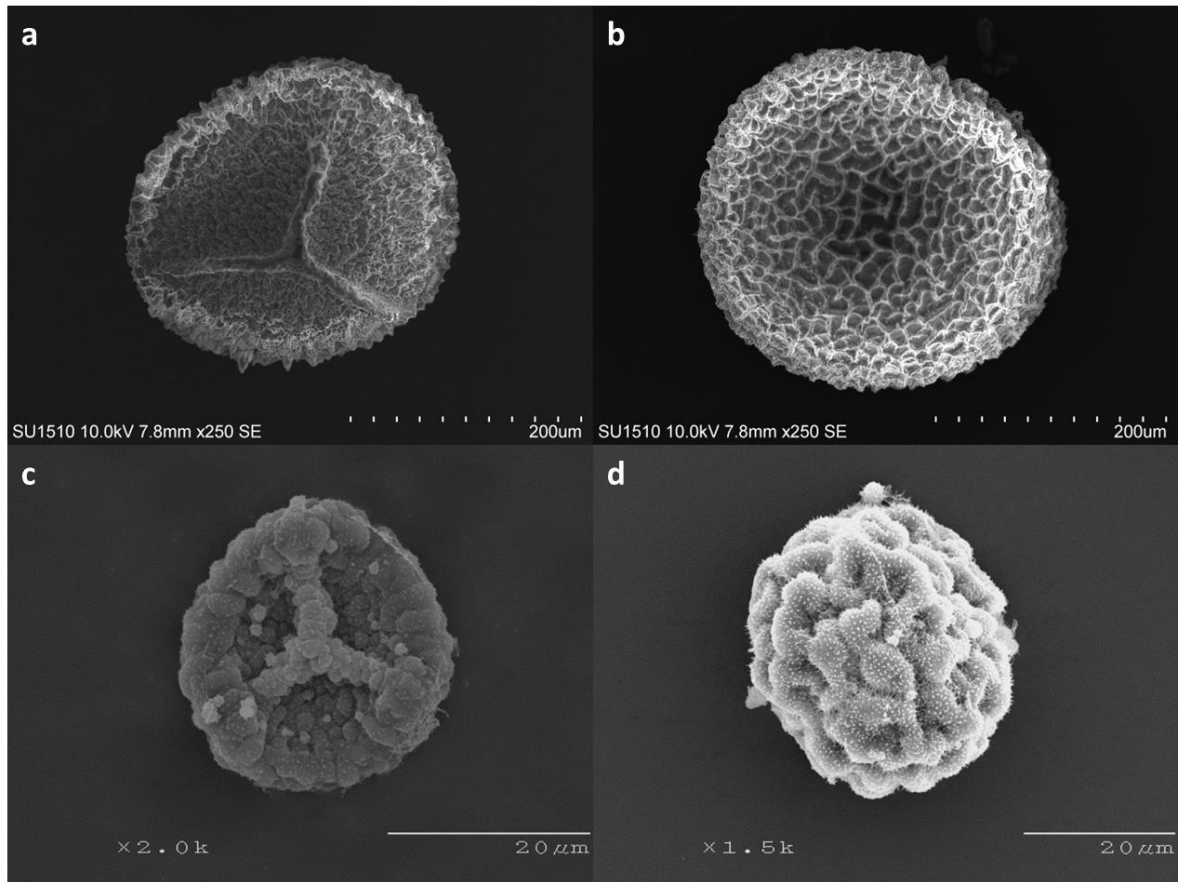
**Figura 50.** *Selaginella* sp. (*S. aff. pallescens*). Esporófila. a) vista adaxial, b) superficie adaxial, c) vista abaxial, d) región media de la superficie abaxial.

**Distribución de esporangios.** Megasporangios y microsporangios en dos hileras, y algunos microsporangios distales en las hileras megasporangiadas..



Figura 51. *Selaginella* sp. Estróbilo y distribución de los esporangios.

**Megasporas. Tamaño.** 220 – (311.3) – 370 μm de diámetro ecuatorial. Superficie proximal granulada, gránulos más largos que anchos, lesura trilete, granulada, superficie distal reticulada, lúmenes equinados y perforados, paredes laterales de los muros equinados, pared superficial del muro granulada (Figs. 52a-b). **Microsporas.** 32.5 – (47.5) – 67.5 μm de diámetro ecuatorial. Superficie proximal granulada, gránulos finamente equinados lesura trilete, granulada equinada, superficie distal rugulada, rúgulas equinadas (Figs. 52c-d).



**Figura 52.** *Selaginella* sp. (*S. aff. pallescens*). a y b. Megasporas: a) vista proximal, b) vista distal; c y d microsporas: c) vista proximal, d) vista distal.

**Tabla 5. Resumen de los caracteres de la anatomía foliar de las hojas vegetativas de especies isófilas.**

	<i>S. arsenei</i>	<i>S. extensa</i>	<i>S. sellowii</i>	<i>S. peruviana</i>	<i>S. wrightii</i>	<i>S. bigelowii</i>	<i>S. rupincola</i>
<b>Superficie adaxial.</b>							
Forma de las células epidérmicas en sección paradermal.	alargadas con extremos diagonales	alargadas con extremos diagonales	alargadas con extremos diagonales	alargadas con extremos diagonales	alargadas con extremos diagonales	alargadas con extremos diagonales	alargadas con extremos diagonales
Forma de las paredes anticlinales de las células epidérmicas	Lisas	lisas	lisas	lisas	lisas	lisas	lisas
Estomas	–	–	–	–	–	–	–
Tricomas	–	–	–	–	–	+	–
Disposición de los tricomas	no aplica	no aplica	no aplica	no aplica	no aplica	células cercanas al margen	no aplica
Papilas	–	–	–	–	+	–	–
Disposición de las papilas	no aplica	no aplica	no aplica	no aplica	ápice	no aplica	no aplica
<b>Superficie abaxial</b>							
Forma de las células epidérmicas en sección paradermal.	alargadas con extremos diagonales	alargadas con extremos diagonales	alargadas con extremos diagonales	alargadas con extremos diagonales	alargadas con extremos diagonales	alargadas con extremos diagonales	alargadas con extremos diagonales
Forma de las paredes anticlinales de las células epidérmicas	lisas	lisas	lisas	lisas	lisas	lisas	lisas
Tipo de estomas	anomocíticos	anomocíticos	anomocíticos	anomocíticos	anomocíticos	anomocíticos	anomocíticos
Series de estomas	5 o 4 — 1	1, 2 o 3 alternadas	3 o 2 — 1	4 — 1		1 — 3 — 1	
Tricomas	–	–	–	–	–	–	+



Estudio morfo-anatómico de las especies de *Selaginella* del centro de la Faja Volcánica Trasmexicana (FVT).

Disposición de los tricomas	no aplica	no aplica	no aplica	no aplica	no aplica	no aplica	sobre la vena media
Ceras	+	+	+	+	+	+	+
Forma de deposición de las ceras	finas películas	finas películas	finas películas	finas películas	en pliegues y en finas películas	finas películas	finas películas
Papilas	+	+	+	+	+	+	+
Disposición de las papilas	en dos hileras laterales a los estomas y hasta el margen de la parte media al ápice	en dos hileras laterales a los estomas	en dos hileras laterales a los estomas hasta el margen de la parte media al ápice	en dos hileras laterales a los estomas	en dos hileras laterales a los estomas	en dos hileras laterales a los estomas	en dos hileras laterales a los estomas

**(+) presencia; (-) ausencia.**

**Tabla 6. Resumen de los caracteres de la anatomía foliar de las hojas esporófilas de especies isófilas.**

	<i>S. arsenei</i>	<i>S. extensa</i>	<i>S. sellowii</i>	<i>S. peruviana</i>	<i>S. wrightii</i>	<i>S. bigelovii</i>	<i>S. rupincola</i>
<b>Superficie adaxial.</b>							
Forma de las células epidérmicas en sección paradermal.	alargadas con extremos diagonales	alargadas con extremos diagonales	alargadas con extremos diagonales	alargadas con extremos diagonales	alargadas con extremos diagonales	alargadas con extremos diagonales	alargadas con extremos diagonales
Forma de las paredes anticlinales de las células epidérmicas	lisas	lisas	lisas	lisas	lisas	lisas	lisas
Estomas	–	–	–	–	–	–	–
Tricomas	–	–	–	–	–	–	–
Papilas	–	–	+	–	+	–	–
Disposición de las Papilas	no aplica	no aplica	en células marginales de la mitad hacia el ápice	no aplica	ápice	no aplica	no aplica
<b>Superficie abaxial</b>							
Forma de las células epidérmicas en sección paradermal.	alargadas con extremos diagonales	alargadas con extremos diagonales	alargadas con extremos diagonales	alargadas con extremos diagonales	alargadas con extremos diagonales	alargadas con extremos diagonales	alargadas con extremos diagonales
Forma de las paredes anticlinales de las células epidérmicas	lisas	lisas	lisas	lisas	lisas	lisas	lisas
Tipo de estomas	anomocíticos	anomocíticos	anomocíticos	anomocíticos	anomocíticos	anomocíticos	anomocíticos
Serie de estomas			en series de 4 — 1	en series de 6 — 1	en series de 4-3	en series de 6 — 1	en series de 6 - 1
Tricomas	–	–	–	–	–	–	–
Ceras	+	+	+	+	+	+	–

Estudio morfo-anatómico de las especies de *Selaginella* del centro de la Faja Volcánica Trasmexicana (FVT).

Forma de deposición de las ceras	finas películas	cortezas	cortezas	finas películas	tubulares y en finas películas	finas películas	no aplica
Papilas	+	+	+	+	+	+	+
Disposición de las papilas	en dos hileras laterales a los estomas y hasta el margen de la parte media al ápice	en dos hileras laterales a los estomas que se extienden hasta el margen excepto en la base	en dos hileras laterales a los estomas que se extiende hasta el margen de la parte media al ápice	en dos hileras laterales a los estomas	en dos hileras laterales a los estomas	en dos hileras laterales a los estomas	en dos hileras laterales a los estomas se extienden hasta el margen de la parte media hasta el ápice

**(+) presencia; (-) ausencia.**

**Tabla 7. Resumen de los caracteres de las estructuras reproductoras.**

	<i>S. arsenei</i>	<i>S. extensa</i>	<i>S. sellowii</i>	<i>S. peruviana</i>	<i>S. wrightii</i>	<i>S. bigelowii</i>	<i>S. rupincola</i>
<b>Estróbilos</b>							
Distribución de los esporangios	Megasporangios en la base, microsporangios distales a los megasporangios	En secciones de 4 megasporangios por hilera y 4 microsporangios por hilera	Megasporangios en la base, microsporangios distales a los megasporangios	Megasporangios en la base, microsporangios distales a los megasporangios	Megasporangios en la base, microsporangios distales a los megasporangios	Megasporangios en dos hileras, microsporangios en dos hileras	Megasporangios en dos hileras, microsporangios en dos hileras
<b>Megasporas</b>							
Superficie proximal	Reticulada, lúmenes y muros granulados. vista distal	Rugulada con elementos granulares. Presencia de elementos columnares a nivel ecuatorial.		Finamente reticulada, lúmenes granulados y muros ligeramente granulados, pero tendiendo más a psilados.	Rugulada, rugulas formadas por elementos granulares apelmazados	Granulada, lesura, vista distal	Granulada, gránulos rugulados
Lesura	Sinuosa granulada	Granulada		Ligeramente granulada, tendiendo más a psilada.	Granulada.	Ligeramente sinuosa y granulada	Como con gránulos plegados, gránulos rugulados.
Superficie distal	Reticulada con lúmenes y muros granulados.	Rugulada con elementos granulares		Finamente reticulada con lúmenes granulados y muros tendiendo a lisos.	Rugulada, rugulas formadas por elementos granulares apelmazados	Granulada.	Granulada.
<b>Microsporas</b>							
Superficie proximal	Granulada.	Rugulada,	Granulado	Rugulada, rugulas formadas por elementos granulares apelmazados granulados	Granulado	Granulada	Granulada
Lesura	Lisa.	En los bordes de la lesura y en las zonas de contacto	Granulada	Sinuosa bordes ligeramente granulados	Sinuosa y con elementos granulares	Sinuosa psilada	Ligeramente sinuosa y finamente

Estudio morfo-anatómico de las especies de *Selaginella* del centro de la Faja Volcánica Trasmexicana (FVT).

		granular.					granulada
Superficie distal	Ligeramente granulada	Rugulado, rugulas formadas por elementos granulares apelmazados	Rugulada, rugulas formadas por elementos granulares apelmazados	Rugulada, rugulas formadas por elementos granulares apelmazados	Rugulado granular	Ligeramente granulada, perforado.	Granulada

**Tabla 8. Resumen de los caracteres de la anatomía foliar de las hojas de especies anisófilas.**

	<i>S. nothohybrida</i>			<i>Selaginella</i> sp. (afín a <i>S. pallescens</i> )		
	Hojas laterales	Hojas medias	Esporófilas	Hojas laterales	Hojas medias	Esporófilas
<b>Superficie adaxial</b>						
Forma de las células epidérmicas en sección paradermal.	alargadas con extremos redondeados	alargadas con extremos redondeados	alargadas con extremos redondeados	alargadas con extremos redondeados	alargadas con extremos redondeados	alargadas con extremos redondeados
Forma de las paredes anticlinales de las células epidérmicas	sinuosas	sinuosas	sinuosas	sinuosas	sinuosas	sinuosas
Estomas	–	anomocíticos	anomocíticos	–	anomocíticos	anomocíticos
Distribución de los estomas	no aplica	dispersos por la lámina, escasos	dispersos en la base de la lámina	no aplica	dispersos por toda la lámina	dispersos por toda la lámina
Tricomas	–	–	–	–	–	–
Papilas	+	+	+	+	+	+
Disposición de las papilas	células del borde	células del borde	células del borde	células del borde	células del borde	células del borde
<b>Superficie abaxial</b>						
Forma de las células epidérmicas en sección paradermal.	alargadas con extremos redondeados	alargadas con extremos redondeados	alargadas con extremos redondeados	alargadas con extremos redondeados	alargadas con extremos redondeados	alargadas con extremos redondeados
Forma de las paredes anticlinales de las células epidérmicas	sinuosas	sinuosas	sinuosas	sinuosas	sinuosas	sinuosas
Tipo de estomas	anomocíticos	anomocíticos	anomocíticos	anomocíticos	anomocíticos	anomocíticos
Serie de estomas	máximo 5	dispersos en la parte central	2, 3, 4 ó 5	1 en la base, máximo 5 en la parte media y 1 en el ápice	4 o 5	2 o 3

Estudio morfo-anatómico de las especies de *Selaginella* del centro de la Faja Volcánica Trasmexicana (FVT).

Tricomas	-	-	-	-	-	+
Disposición de los Tricomas	no aplica	no aplica	no aplica	no aplica	no aplica	logitudinalmente sobre la región media, escasos
Ceras	+	+	+	+	+	+
Forma de deposición de las ceras	en finas películas	en cortezas	en finas películas	en finas películas	en finas películas	en finas películas
Papilas	+	+	+	+	+	+
Disposición de las papilas	en toda la superficie	en toda la superficie	en toda la superficie	en el lado acroscópico	células del borde	en toda la superficie excepto en la región media donde se encuentran los estomas

**(+) presencia; (-) ausencia.**

**Tabla 9. Resumen de los caracteres de las estructuras reproductoras.**

	<i>S. nothohybrida</i>	<i>Selaginella</i> sp. (afín a <i>S. pallescens</i> )
<b>Estróbilos</b>		
Distribución de los esporangios	Megasporangios en dos hileras, microsporangios en dos hileras	Megasporangios en dos hileras, microsporangios en dos hileras y algunos microsporangios distales en las hileras megasporangiadas.
<b>Megasporas</b>		
Superficie proximal	granulada	granulada
Lesura	granulada	granulada
Superficie distal	ligeramente reticulada	reticulada
<b>Microsporas</b>		
Superficie proximal	granulada equinada	granulada equinada
Lesura	sinuosa, granulada equinada	granulada equinada
Superficie distal	verrugada, espacios entre las verrugas finamente equinadas	rugulada equinada



## VIII.- Discusión

### Hojas

El análisis realizado en este estudio muestra que las hojas vegetativas de todas las especies con isofilia, presentan forma lanceoladas. Sin embargo, éstas pueden diferir en la forma del ápice, base, y margen, lo cual ha ayudado a su determinación, ya que estas características son importantes para la identificación de especies en *Selaginella*.

Las hojas de la especie isófilas son diferentes a las anisófilas. Estas últimas presentan cuatro tipos de hojas, las hojas medias, las hojas laterales, las hojas axilares y las esporófilas. Las axilares no fueron estudiadas en este trabajo debido a la dificultad de obtener cantidad suficiente para los análisis que se llevaron a cabo para los otros tipos de hojas. Tanto las hojas laterales como las medias presentan una forma general ovada, pero igual que las especies isófilas pueden diferir en la forma del ápice, base y margen.

### Patrones celulares epidérmicos.

Según Webster (1992) y Banks (2009), uno de los elementos que proveen caracteres taxonómicos confiables son los patrones celulares epidérmicos foliares. En este caso, todas las especies isófilas estudiadas se puede apreciar un patrón general de células epidérmicas. En la cara adaxial se observa una superficie homogénea: células epidérmicas con paredes anticlinales lisas, alargadas con extremos diagonales, presente en *S. arsenei*, *S. bigelovii*, *S. extensa*, *S. peruviana*, *S. rupicola* y *S. sellowii*, o una superficie heterogénea: células epidérmicas con paredes anticlinales lisas, alargadas con extremos diagonales y células epidérmicas papilosas con paredes anticlinales ligeramente sinuosas, alargadas con extremos diagonales como en *S. wrightii*. En ambos casos sin presencia de estomas sobre esta superficie. En tanto en la cara abaxial los estomas se distribuyen en series longitudinales sobre la región central de la lámina, estos están flanqueados por células epidérmicas alargadas con paredes anticlinales ligeramente sinuosas. A su vez a esta región le sigue otra de células alargadas con paredes anticlinales ligeramente sinuosas y presencia de papilas. Bordeando a éstas, células alargadas de paredes anticlinales lisas. Células del borde alargadas y angostas con paredes anticlinales lisas y de las cuales salen los tricomas.

Un aspecto a destacar es la presencia de células epidérmicas con papilas formando una banda, a ambos lados de la región estomática. Este tipo de células ya había sido reportado para *S. rupestris* (*S. sellowii*) pero en la superficie ligular de la hoja, es decir en la superficie adaxial, a diferencia de lo reportado aquí para *S. sellowii* en donde se observan solo en la superficie abaxial en bandas a los costados de la región media, similar a las otras especies de tipo isófilo estudiadas (Harvey-Gibson, 1897). En el mismo trabajo Harvey-Gibson reporta células papilosas para un importante número de especies anisófilas y Dahlen (1988) hizo lo propio para varias especies anisófilas de Hong Kong.

Con respecto a las especies con anisofilia aquí estudiadas, en ambas especies se observan células papilosas. *S. nothohybrida* las presenta sobre toda la superficie abaxial tanto en las hojas laterales como en las medias y solo en las células del borde de la superficie adaxial de las hojas laterales. Mientras que *Selaginella* sp. (*S. aff. pallescens*), solo presentan papilas en las células del borde de las hojas medias en ambas superficies y en la superficie abaxial de las hojas laterales, pero solo del lado acroscópico de la hoja.

En su trabajo, Harvey-Gibson (1897) describe varias especies que presentan papilas en ambos tipos de hoja (*S. suberosa* (= *S. pennata* (D. Don) Spring), *S. stenophylla*, *S. serpens* (= *S. tenuissima* Fée), *S. rubella* (= *S. pallidissima*, no resuelto) y *S. patula* (= *S. confusa*, no resuelto), pero ninguna de éstas presentan la misma distribución de células papilosas descrita aquí para *S. nothohybrida* y *Selaginella* sp. (*S. aff. pallescens*), incluso en su trabajo, Harvey, no describe este tipo de células para *S. cuspidata* (= *S. pallescens*), ni para *S. lepidophylla*, quien también presenta crecimiento arrosetado similar al de *S. nothohybrida*.

Dahlen (1988), menciona que la distribución de las células papilosas sobre la superficie, parece ser el único aspecto de las células epidérmicas con potencial taxonómico. Sin embargo y debido a que la disposición de las células papilosas es prácticamente la misma en todas las especies con isofilia estudiadas en el presente trabajo, este carácter tal vez no representaría un peso taxonómicamente importante a nivel de especie, pero podría ser considerado en grupos supraespecíficos, como ya también lo había mencionado Dahlen (1988). Sin embargo es necesario un estudio más amplio, sobre todo en especies anisófilas

para poder establecer la importancia de la distribución de células papilosas como un carácter importante a nivel supraespecíficos.

Las esporófilas de las especies isófilas, presentan un patrón general muy similar a las hojas vegetativas, en donde se observan células papilosas a los costados de la región media. En el caso de especies anisófilas como *Selaginella* sp. (*S. aff. pallescens*), presenta papilas solo en el margen de la superficie adaxial y sobre toda la superficie abaxial de la lámina, excepto en la región media en donde se encuentran solo ocasionalmente; a diferencia de *Selaginella* sp. en *S. nothohybrida* la superficie adaxial no presenta papilas, pero en la abaxial se distribuyen sobre toda la lámina, incluyendo las células de la región media que rodean a los estomas.

Con respecto a la naturaleza de las células papilosas, Wester (1992) menciona que Satake (1934) las describe como fibras escleróticas papilosas, pero debido a que estas células dan un resultado negativo a presencia de lignina, no pueden ser consideradas de esclerénquima. También Webster (1992) menciona que Waterkeyn y Bienfait fueron los primeros en describir el desarrollo de estas células en hojas de *Selaginella kraussiana* (Kunze) A. Braun en 1967, donde ellos mostraron que las paredes celulares sufren una deposición de calosa, la cual se degrada gradualmente y es reemplazada con sílice. Dahlen (1988) las refiere como fibras papilosas. La presencia de papilas de sílice, cuando éstas se hidratan podrían proveer a las hojas de *Selaginella*, de agua durante los periodos secos o cuando la transpiración causa pérdida de turgencia (Kaufman *et al.*, 1972).

### **Estomas.**

Otros de los caracteres que se pueden tomar en cuenta son: localización de estomas, en una o ambas superficies de las hojas; tipo de estomas y disposición de éstos sobre la superficie.

En las especies isófilas estudiadas, los estomas se encuentran exclusivamente sobre la región de la vena media de la superficie abaxial de la lámina. Uphof (1920) ya había reportado anteriormente este mismo patrón para *S. rupestris* (= *S. sellowii*), *S. rupicola*, así como para *S. arenicola* y *S. densa*, también especies isófilas. Por lo que se podría considerar este patrón como un carácter importante a nivel infragenérico.

Las dos especies anisófilas aquí estudiadas también presentan un mismo patrón para ambos tipos de hojas, en las hojas medias se observan estomas distribuidos en toda la superficie abaxial y en series longitudinales sobre la región media de la superficie adaxial y hojas laterales con series longitudinales sobre la región media de la superficie adaxial. Ninguna de las dos especies presentan estomas en la superficie adaxial de las hojas laterales, en comparación con lo reportado por Uphof (1920) quien menciona la presencia de estomas en ambas superficies en los dos tipos de hojas para *S. lepidophylla*, *S. pilifera* y *S. convoluta*, especies con crecimiento arrosetado, similar al de *S. nothohybrida*.

Harvey-Gibson (1897) menciona que existe una gran variación en la distribución de estomas en las hojas de *Selaginella*, ya que se pueden encontrar solo en una de las dos superficies o en ambas, ya sea en un solo tipo de hoja o en ambos.

En todas las especies de tipo isófilo las esporófilas presentan estomas exclusivamente sobre la superficie abaxial, igual que en las hojas vegetativas, mientras que en las especies anisófilas, se pueden observar en ambas superficies, aunque su distribución varía ligeramente.

### **Tipo de estomas**

Todas las especies que estudiadas presentan estomas anomocíticos.. Con respecto al tipo de estomas que presentan las diferentes especies de *Selaginella*, Dahlen (1988) reporta estomas de tipo actinocítico para 11 especies de tipo anisófilo de Hong Kong, mientras que Alemón-Medina (1999) reporta estomas de tipo anomocítico para *S. galeottii*, *S. sertata* y *S. rhizophora*, especies reportadas para México. Anteriormente Barros *et al.* (1994) también habían reportado estomas anomocíticos para *S. breyneii*, *S. convoluta* y *S. mucosa*. Los estudios que consideran el tipo de estomas son escasos, por lo que se necesitaría hacer un estudio más amplio para establecer si existen diferencias en el tipo de estomas entre las diferentes especies de *Selaginella* como para poderlos considerar como un carácter taxonómicamente importante.

### **Disposición de los estomas sobre la superficie.**

Con relación a la distribución de los estomas, en todas las especies de tipo isófilo se observaron estomas sobre la región media, en series orientadas longitudinalmente, sin embargo, podría ser un carácter importante ya que, el número y disposición de las series puede variar entre especies, por ejemplo: *S. arsenei*, *S. peruviana* y *S. sellowii* presentan un mayor número de series en la base, 5 ó 4, 4, 3 ó 2, respectivamente y que en las tres especies, disminuyen a una serie hacia el ápice, mientras que en *S. extensa* los estomas se disponen en 1, 2 ó 3 series alternadas y en *S. bigelovii* se aprecia una serie en la base, tres en la parte media y nuevamente una en el ápice. Aunque al parecer el número y disposición de las series puede ser un carácter taxonómicamente importante, es necesario analizarlo con una muestra mayor, para poder determinar si este carácter es consistente en las especies de *Selaginella* estudiadas. Las esporófilas de las especies con isofilia, presentan una distribución en series que van 6, 5 ó 4 de la base hacia la parte media y de 3, 2 y 1 hacia el ápice. El patrón que prevalece es el 6 en la base y 1 hacia el ápice (*S. sellowii*, *S. bigelovii* y *S. rupincola*), aunque también se pueden observar 4 en la base y 3 ó 1 en el ápice como en *S. wrightii* y *S. sellowii*. Aunque hay cierta variación en la distribución estomática de las esporófilas, es importante realizar un análisis más detallado para poder determinar si este carácter tiene valor taxonómico.

Es interesante señalar que en las especies anisófilas, la distribución de estomas sobre la superficie abaxial es similar a lo descrito en las especies isófilas, tanto en sus hojas laterales como medias, solo que en estas últimas, los estomas también se localizan sobre la superficie adaxial, pero en este caso están dispersos sobre la superficie. Debido a que el análisis se realizó sólo en dos especies de *Selaginella* con hojas anisófilas, no permite determinar un patrón en el grupo de especies con anisofilia. Sin embargo, en todas las especies con isofilia estudiadas, la distribución de estomas sobre la región de la vena media es constante, sugiriendo que este carácter es importante a nivel infragenérico. Harvey-Gibson (1897) destaca que en la mayoría de las especies que él analizó, los estomas se distribuyen sobre la región de la vena media, pero que también se pueden encontrar cerca de los bordes de las hojas.

Como ya se mencionó, las esporófilas de las especies anisófilas, son anfistomáticas, sin embargo su distribución es similar a la ya descrita en la superficie abaxial para las hojas

vegetativas, pero varía en la superficie adaxial, en donde se encuentran dispersas sobre la superficie en *Selaginella* sp. (*S. aff. pallescens*) y dispersas sobre la base de *S. nothohybrida*. No se encontraron reportes en este sentido para las esporófilas.

Con respecto a la distribución de estomas, Dahlen (1988) refiere que Goebel (1927) sugiere que la distribución varía con las condiciones ambientales de luz y humedad, pero que Jagels (1970) no encontró variación en los patrones celulares epidérmicos en diferentes regímenes lumínicos. El mismo Dahlen (1988) comenta que la incidencia y abundancia de los estomas sobre la lámina, varía significativamente entre hojas de las mismas especies, por lo que es necesario la realización de un mayor número de muestreos y de estudios para establecer si los patrones de distribución de las células epidérmicas pueden ser usados como un carácter taxonómicamente importante.

### **Ceras epicuticulares**

Las observaciones que se realizaron en microscopía electrónica de barrido, revelaron la presencia de ceras epicuticulares tanto en especies isófilas como anisófilas. Las ceras podían estar depositadas en finas películas, cortezas o pliegues. Este es el primer reporte de deposición de ceras epicuticulares en especies de *Selaginella*. Koch *et al.*, (2009) hacen énfasis en que algunas estructuras superficiales, entre las que destacan la presencia y deposición de ceras epicuticulares, son características de algunas plantas, sobre todo angiospermas, y que son útiles para agruparlas. En este sentido sería interesante ampliar el estudio para establecer si la presencia y tipo de deposición de ceras epicuticulares en *Selaginella* pueden llegar a ser determinantes para ciertas especies o grupos.

### **Sección transversal.**

Otros caracteres que se observaron y describieron fueron de naturaleza anatómica. Al igual que en los patrones epidérmicos, en las hojas de las especies isófilas estudiadas se puede establecer un patrón general de su estructura anatómica en sección transversal. En este sentido se puede apreciar una epidermis en la superficie adaxial con cutícula lisa, células epidérmicas con paredes engrosadas, mesofilo conformado por parénquima esponjoso hacia el haz; hacia el envés dos regiones de esclerénquima laterales a la vena media; en el caso de

*S. sellowii* y *S. peruviana* presencia de hipodermis, en todas las especies haz rodeado por células parenquimáticas. La epidermis de la superficie abaxial tiene cutícula lisa. Las células epidérmicas con paredes engrosadas y las células epidérmicas adyacentes a la región de esclerénquima, papiladas. Al parecer el número de capas de las células esclerosadas puede variar en las especies, por ejemplo en *S. arsenei* se observaron de 3-4 capas de células esclerosadas, en *S. bigelovii* de 6-7, *S. extensa* 1 ó 2, igual que en *S. rupincola* y de 2-3 en *S. wrightii*.

En las especies aquí estudiadas se observan ambos patrones generales, presencia de hipodermis en el caso de *S. sellowii* y *S. peruviana* y dos regiones de esclerénquima laterales, por debajo de la epidermis, en el resto de las especies estudiadas.

Harvey-Gibson (1897) y Uphof (1920) son los únicos autores que han descrito la anatomía de hojas de especies isófilas de Norteamérica. Harvey, describió la presencia de una hipodermis esclerótica de una o dos capas de células de profundidad y donde el mesofilo consiste de células anastomosadas y muy elongadas hacia la superficie ligular y células mucho más cortas hacia la cara aligular en las hojas de *S. rupestris* (*S. sellowii*) y *S. oregana*. Mientras que Uphof (1920), reporta que las hojas de *S. rupincola* y *S. densa* presentan una cutícula gruesa y las paredes de la epidermis son igualmente gruesas. Las alas de las hojas contienen un tejido esclerótico grueso, compuesto de dos o algunas veces de cuatro capas y el mesofilo está completamente rodeado por células igualmente escleróticas. También menciona la presencia de espacios aéreos sobre todo en la región media, donde se ubican los estomas. Para el caso de *S. arenicola*, Uphof reporta un estructura muy similar a la descrita anteriormente, solo que con un esclerénquima más desarrollado.

En las especies anisófilas se observó que las hojas laterales presentan en sección transversal un patrón diferente a las hojas medias; se observa una epidermis en la superficie adaxial con cutícula lisa, células epidérmicas con paredes delgadas, mesofilo bifacial, el cual se puede dividir en tres regiones, la región lateral izquierda, la región central y la región lateral derecha, en la región lateral izquierda solo se observa mesofilo esponjoso, mientras que en la región central se presenta parénquima en empalizada hacia el haz y hacia

el envés parénquima esponjoso, igual que en la región lateral derecha, pero el parénquima esponjoso es un poco más escaso que en la región central; haz vascular rodeado por una vaina de parénquima y epidermis de la superficie abaxial con cutícula lisa y células epidérmicas con paredes delgadas.

Mientras que en las hojas medias se observa epidermis con cutícula lisa y células epidérmicas con paredes delgadas en la superficie adaxial. El mesofilo está constituido por parénquima esponjoso hacia el haz y parénquima empalizada hacia el envés, haz rodeado por una vaina de parénquima y epidermis de la superficie abaxial con cutícula lisa y células epidérmicas con paredes delgadas.

Cabe mencionar que los estudios morfo-anatómicos de las hojas de *Selaginella* son escasos, éstos se enfocan exclusivamente a las hojas vegetativas y en ninguno se hace referencia a las esporófilas. En el presente trabajo también se abordó la constitución anatómica de la esporófilas en donde se puede establecer un patrón muy similar al de las hojas vegetativas en el caso de las especies con isófilia estudiadas, mientras que en las especies con anisofilia, las esporófilas presentan epidermis de ambas superficies con paredes delgadas y parénquima esponjoso en el mesofilo.

### **Estróbilos**

Una de las características más interesantes de *Selaginella* es que produce dos tipos de esporas (microsporas y megasporas), por lo que se trata de una planta heterospórica. Las micro y megasporas se encuentran localizadas en micro y megasporangios respectivamente, los cuales están dispuestos sobre las esporófilas que conforman a los estróbilos. La heterosporia también se presenta en otros grupos taxonómicos como Isoëtaceae, algunos helechos y en todas las plantas con semilla. La heterosporia es considerada uno de los avances evolutivos más importantes en las plantas, y de hecho se le ha establecido como una precondition necesaria para la evolución de la semilla, aunque aquí cabe mencionar que la condición heterospórica se desarrolló de manera independiente en cada grupo (excepto en Isoëtaceae), lo que la hace un fenómeno aún más interesante desde un punto de vista evolutivo (Webster, 1992; Banks, 2009).



La disposición de los megasporangios con respecto a los microsporangios varía entre los taxa y ha sido utilizada para caracterizar diferentes especies (Horner y Arnott, 1963). Horner y Arnott (1963) mencionan que, de acuerdo con Goebel (1905), en un estróbilo puede presentarse sólo un tipo de esporangio (megasporangios o microsporangios), ambos, o puede predominar un tipo sobre el otro, o según con Mitchell (1910) se puede observar que ambos tipos de esporangios están presentes en el mismo estróbilo, pero que su arreglo no es constante para el género y que se pueden distinguir cuatro patrones: a) microsporangios predominantes, con sólo un gran megasporangio en la parte basal; b) varios megasporangios basales seguidos por microesporangios apicales; c) megasporangios en todo el estróbilo o microsporangios en todo el estróbilo; y d) arreglo indistinto de ambos tipos de esporangios. Mientras tanto Horner y Arnott (1963) en su trabajo, distinguieron tres patrones y una variante de distribución de los esporangios en los estróbilos de 30 especies de *Selaginella* de Norteamérica. Patrón I: megasporangios basal con una zona de microsporangios superiores; patrón II: dos hileras de microsporangios y dos hileras de megasporangios; Patrón II': Dos hileras de microsporangios y dos hileras que contienen ambos, micro y megasporangios; y Patrón III: sólo presentan megasporangios. Además dichos autores mencionan que sus resultados soportan la premisa de que el arreglo esporangial puede ser usado como herramienta taxonómica, como anteriormente lo habían mencionado Walton y Alston (1938).

En este estudio se observaron cuatro patrones diferentes, todos descritos anteriormente: predominancia de uno (Goebel, 1905), varios megasporangios basales seguidos por microsporangios apicales (Mitchell, 1910), dos hileras de microsporangios por dos hileras de megasporangios y alternancia de varios megasporangios con microsporangios (Horner y Arnott, 1963).

Horner y Arnott (1963) reportaron la distribución esporangial para varias especies de tipo isófilo, entre ellas *S. wrightii*, para la que describieron una distribución de microsporangios en dos hileras y dos hileras conteniendo megasporangios basales y microsporas superiores, a diferencia de lo observado en este trabajo en donde se reporta megasporangios basales y microsporas distales, este mismo patrón ha sido señalado en la descripción de Mickel y Smith (2004). Para *S. peruviana*, Horner y Arnott (1963)

mencionan la presencia de dos hileras de microsporangios y dos hileras que están divididas en zonas de megasporangios y microsporangios. De la Sota y Morbelli (1981), describen hasta 17 tipos de distribución para *S. peruviana*, de los cuales el tipo L2P1/3, se presentó con mayor frecuencia, es decir estróbilos con dos hileras parcialmente completas de megasporangios y el resto de estas dos hileras con microsporangios y las otras dos hileras microsporangias. Este tipo de distribución se asemeja al descrito por Horner y Arnott (1963), el cual podría ser una variante más en la distribución de los esporangios sobre el estróbilo de *S. peruviana*. Aquí se reportan megasporangios basales y microsporangios distales, distribución que no ha sido reportada anteriormente para *S. peruviana*, lo que resalta la gran variación en la distribución de los esporangios de esta especie. Horner y Arnott (1963) también analizaron la distribución esporangial en *S. rupestris* (= *S. sellowii*), donde ellos describen dos patrones para esta especie, por un lado megasporangios basales y microsporangios distales y por el otro, estróbilos completamente megasporangios. Estos autores mencionan que los dos patrones para *S. rupestris*, están relacionados con su distribución geográfica, el primero se presenta en individuos distribuidos a lo largo de los Apalaches, desde Alabama hasta Pensilvania, mientras que el segundo lo observó en individuos que se encuentran distribuidos desde Arkansas hasta Minnesota y Canadá y hasta el oeste de Maine. Tryon (1949), anteriormente ya había descrito estos dos patrones para esta especie. Sin embargo, de la Sota y Morbelli (1981) encontraron alrededor de 32 tipos de distribución de esporangios, predominando el BL2, es decir, de una a tres hileras con megasporangios solo en la base. En el presente estudio se encontró uno de los dos patrones descritos por Horner y Arnott (1963) para *S. sellowii*, megasporangios basales y microsporangios distales. Aunque, como en el caso de *S. peruviana* y de acuerdo con de la Sota y Morbelli (1981), la variación en la distribución de los esporangios en *S. sellowii* es considerable.

Con respecto a *S. rupicola*, Horner y Arnott (1963), reportan que los esporangios se distribuyen en dos hileras de megasporangios y dos de microsporangios, igual que en el presente estudio; sin embargo, Mickel y Smith (2004), en su descripción general mencionan que *S. rupicola* presenta megasporangios en la base y microsporangios distales. Con respecto a la consistencia de la distribución de esporangios, Horner y Arnott (1963)

explican que ciertas especies son muy variables en el patrón esporangial observado, y que incluso es difícil asignar un patrón en algunos casos. Los mismos autores reportan dos patrones completamente diferentes para *S. mutica*, la cual puede presentar dos hileras de megasporangios y dos de microsporangios o megasporangios basales y microsporangios distales en sus estróbilos. Además del ejemplo anteriormente mencionado de *S. rupestris*.

En el caso de *S. bigelovii*, aquí se reporta el patrón de dos hileras de megasporangios y dos de microsporangios, tal como lo hacen Horner y Arnott (1963) y Mickel y Smith (2004).

Para *S. extensa* aquí se describen secciones alternas de varios megasporangios (al parecer cuatro por hilera) y varios microsporangios por hilera, este tipo de distribución Horner y Arnott (1963) lo describen como zonas alternas de megasporangios y microsporangios y mencionan que este tipo de patrón se presenta en especies que muestran crecimiento indeterminado, esto coincide con el aspecto de los estróbilos de *S. extensa*, en donde se aprecia la parte basal del estróbilo vieja, en la cual es difícil localizar los esporangios, seguida de una parte verde, aparentemente reciente. Otro punto importante a mencionar es que Horner y Arnott (1963) describen este patrón para *S. oregana* que tiene un crecimiento epífita, similar al de *S. extensa*. Por otro lado Fraile y Riba (1981), mencionan que *S. extensa* presenta estróbilos con microsporangios y megasporangios entre mezclados, con predominio de los primeros. Esto podría ser una variante del patrón anteriormente descrito, ya que la alternancia de las zonas de megasporangios con las de microsporangios puede dar una apariencia de microsporangios y megasporangios entre mezclados.

### **Esporas.**

No sólo la disposición de los esporangios en el estróbilo ha sido considerada como un carácter taxonómico de gran relevancia para la descripción de las especies en *Selaginella*, sino también se han tomado en cuenta diferentes características de las esporas tales como color, tamaño, forma y escultura (tipo de ornamentación).

En este estudio se reconocieron tres tipos generales de ornamentación para las megasporas y dos para las microsporas. Las megasporas pueden ser reticuladas, ruguladas o granuladas. *S. arsenei* y *S. peruviana* presentan una ornamentación reticulada con lúmenes granulados, solo que en esta última el retículo es más fino, como lo describen Korall y Taylor (2006). Las megasporas de *S. extensa* y *S. wrightii* son ruguladas, pero en *S. extensa* hay marcados elementos columnares a nivel ecuatorial. Anteriormente Tryon (1949) había descrito la presencia de rúgulas en las megasporas de *S. wrightii*. En su trabajo Tryon (1949), también describió la escultura de *S. bigelovii* y *S. rupincola* y menciona que las megasporas de *S. bigelovii* son rugosas, pero que presentan prominencias como nudos, mientras que para *S. rupincola* Tryon indica que esta especie presenta una marcada variación. Korall y Taylor (2006) incluyeron megasporas de *S. rupincola* con ornamentación superficial completamente diferente, lo que confirman la gran variación de la especie mencionada anteriormente. En su trabajo Korral y Taylor (2006), describen a la superficie de las megasporas con presencia de paquetes densamente irregulares, formando elementos, y alcanzan a distinguir trazas de rúgulas como se reporta aquí.

En las especies anisófilas *S. nothohybrida* también presentan una ornamentación en ambas superficies de las megasporas granulada, pero *Selaginella* sp. (*S. aff. pallescens*) presenta en su superficie proximal una escultura verrugada y en la proximal reticulada muy similar a las de *S. pallescens*.

Con respecto a las microsporas se pudieron distinguir dos patrones, granulado y rugulado. *S. arsenei*, *S. rupincola*, *S. bigelovii*, *S. wrightii* y *S. sellowii* presentaron una superficie granulada en su cara distal, mientras que en *S. extensa* y *S. rupincola* se observó una ornamentación rugulada. La ornamentación de la superficie distal fue variable a la proximal en *S. sellowii* y *S. wrightii*, quienes presentan una escultura rugulada.

Las microsporas de las especies anisófilas presentaron en su cara proximal una ornamentación granulada-equinada, mientras que en la cara distal de *S. nothohybrida* es verrugada a finamente equinada y en *Selaginella* sp. (*S. aff. pallescens*) es rugulada-equinada.

Con respecto a la importancia taxonómica de la ornamentación de las esporas, Tryon (1949) menciona que las características de las esporas, forman parte integral de las descripciones de especies y que de acuerdo con Mr. Weatherby el patrón de escultura de las esporas es útil en la definición de dichas especies. Posteriormente Hellwig (1969) también resalta la importancia de las esporas y concluye que éstas son de considerable valor taxonómico y que no sólo pueden ser usadas para separar especies como lo hizo Alston en 1955, sino que también permite la separación de las especies de *Selaginella* en diferentes grupos. Años más tarde Stafford (1991), publica dos claves de identificación de especies basado en la descripción, tanto de microsporas como de megasporas, para cuatro especies de *Selaginella*: *S. kraussiana*, *S. selaginoides*, *S. helvetica* y *S. apoda*. Ese mismo año Tryon y Lugardon (1991) en su trabajo titulado “Spores of the Pteridophyta” incluyen una sección para *Selaginella* y establecen que los patrones observados son generalmente consistentes en los subgéneros *Selaginella*, *Ericetorum* y *Tetragonostachys*, reconocidos por Jermy (1986). Mencionan que la variedad de caracteres de las megasporas es mucho más grande que las microsporas y que por lo tanto la ornamentación de las megasporas puede ser específica para la especie. Más recientemente, Korall y Taylor (2006) realizaron la descripción morfológica de las megasporas de 52 especies de *Selaginella*, las cuales corresponden a los taxa incluidos en un trabajo anterior de filogenia basada en la secuencia de genes rcbL. Basados en sus descripciones de megasporas, Korall y Taylor establecen algunas sinapomorfias para ciertos grupos, por ejemplo la presencia de gránulos para el clado *S. peruviana*- *S. lepidophylla*, el cual incluye cuatro especies del subgénero *Tetragonostachys*, lo que resalta la importancia de dichos caracteres.

Finalmente, Schulz (2013), escribe con respecto al conocimiento de las esporas de *Selaginella*, que si la diversidad de megasporas es poco conocida, la diversidad de microsporas es casi desconocida y señala que ambas pueden ser extremadamente diversas.

### **Posibles adaptaciones morfoanatómicas a ambientes xerófilos.**

El presente estudio se enfocó básicamente en especies de tipo isófilo, conocidas también como especies xerófilas, ya que habitan este tipo de ambiente, o que tiene difícil acceso al agua como *S. extensa* que es epífita, por lo que aquí también se discuten algunas de las

adaptaciones que estas especies pueden presentar en su morfoanatomía de acuerdo a su ambiente. Algunas especies de tipo anisófilo son consideradas especies xerófilas, el ejemplo por excelencia es *S. lepidophylla*, pero en general a este grupo de especies xerófilas de tipo anisófilo, pertenecen aquellas de crecimiento arrosetado dentro de las cuales se incluye *S. nothohybrida* y también a *S. pallescens*, aunque esta última no presenta la adaptación a la reviviscencia.

Una de las adaptaciones más notorias en las especies xerófilas de *Selaginella* es la forma y tamaño de sus hojas. Las especies isófilas presentan un solo tipo de hojas, las cuales son lanceoladas, a diferencia de las hojas de las especies anisófilas, que son ovadas. La reducción en el área de la superficie de la hoja, en especies xerófilas es muy importante, ya que esto les permite una menor exposición a la radiación solar, la cual es muy intensa en este tipo de ambientes, además de que reducen la tasa de transpiración (Uphof, 1920; Fanh, 1990).

La reducción en la superficie de la hoja está acompañada con ciertos cambios en la estructura interna de la hoja, por lo que se puede llegar a observar una reducción en el tamaño de las células, aumento en el grosor de las paredes celulares, disminución en los espacios intercelulares, desarrollo profuso del parénquima en empalizada y desarrollo notable de los tejidos mecánicos como el esclerénquima (Gifford y Foster, 1989; Fanh, 1990). Tanto en las especies isófilas como en las anisófilas se puede apreciar algunas de estas características. En las especies isófilas no se observa el desarrollo de parénquima en empalizada, sino que se destaca la presencia de parénquima esponjoso, el cual generalmente se ve reducido en plantas xerófilas, sin embargo la presencia de parénquima esponjoso en el mesófilo puede ser debido a que los espacios intercelulares presentes en este tejido facilitan un rápido intercambio gaseoso.

Otro tejido que se aprecia es la presencia de esclerénquima en la superficie abaxial en banda, a los costados de la región media y que le confiere resistencia y protección a la hoja.

En las especies anisófilas también se pueden apreciar ciertas características xeromórficas, como la presencia de parénquima en empalizada, el cual favorece el transporte de agua (Fahn, 1990).

Otras de las adaptaciones que se pueden mencionar son aquellas que se presentan en la epidermis, la cual está completamente en contacto con el ambiente. La epidermis de las plantas xerófilas se caracterizan por presentar paredes engrosadas, cutículas más gruesas, presencia de ceras epicuticulares, tricomas y otros indumentos como papilas y escamas entre otras (Gifford y Foster, 1989). En las especies de *Selaginella* isófilas estudiadas se pueden apreciar estas características. Las paredes y cutículas engrosadas le proporcionan a la planta una mayor protección, igual que las ceras epicuticulares, las cuales reducen la absorción de radiación solar, reflejando los rayos del sol a la vez que controlan la temperatura, además de que disminuyen la transpiración. En algunas especies se aprecia la presencia de ceras epicuticulares en las células que conforman a las estomas, lo cual también es una adaptación al estrés hídrico ya que la presencia de ceras en las células estomáticas reduce significativamente la pérdida de agua (Gifford y Foster, 1989, Fahn, 1990; Koch *et al.*, 2009).

Los tricomas también juegan un papel importante, ya que de igual forma reflejan los rayos solares, disminuyendo la temperatura, además de que ayudan a conservar la humedad igual que las papilas. (Gifford y Foster, 1989, Fahn, 1990).

En las especies de *Selaginella* anisófilas, también consideradas especies xerófilas, los caracteres xeromórficos son escasos, salvo por la presencia de papilas. La ausencia de estos caracteres en las especies anisófilas estudiadas podría estar relacionado con una temporada de lluvias más extensa o más intensa en el sitio donde fueron recolectados las muestras, en comparación a donde habitan las especies isófilas, donde la temporada de lluvias generalmente es escasa, menos extensa o menos intensa. Se necesitaría un análisis y recopilación de otro tipo de datos para llegar a conclusiones más claras y precisas sobre estas cuestiones.

Se han descrito tres grandes vías fotosintéticas: C<sub>3</sub>, C<sub>4</sub> y CAM, así como intermedios entre éstas y algunas variantes, la anatomía presente en las hojas de las plantas

está muy relacionada con el proceso de fotosíntesis (Gifford y Foster, 1989, Fahn, 1990) y ninguna de las descripciones anatómicas para estas vías concuerda con la que se puede observar en la especies isófilas aquí descritas. Green (2010) describe una nueva vía metabólica fotosintética, la cual refiere como “lycopsid photosynthetic pathway”, y es definida por la presencia de espacios gaseosos internos, mostrando un enriquecimiento de CO<sub>2</sub> sobre todo en el espacio trabecular del tallo que presentan las diferentes especies de *Selaginella*, así como en el parénquima esponjoso de la hojas. Green (2010) menciona que esta vía fotosintética prevaleció en miembros de las licopsidas durante los periodos del Carbonífero y Pérmico, sin embargo harían falta más estudios tanto anatómicos como fisiológicos para poder establecer la vía fotosintética en los miembros de la familia Selaginellaceae.

La densidad de estomas sobre la superficie, también es un factor importante, generalmente en condiciones de escasez de agua, la densidad estomática aumenta favoreciendo el intercambio gaseoso, pero comprometiendo el transporte de agua, por lo que los estomas pueden encontrarse sumergidos o pueden estar restringidos en criptas bien protegidas para reducir dicha pérdida (Gifford y Foster, 1989). En este estudio no se llevaron a cabo análisis de densidad estomática, pero cabe mencionar que los estomas en especies isófilas se encuentran restringidos sobre la región media del envés de la lámina, la cual se hunde como en un canal, favoreciendo, al parecer de esta manera, conservar humedad.

#### **Aspectos relevantes en el estudio de *Selaginella*.**

Los estudios realizados sobre aspectos morfoanatómicos de la familia Selaginellaceae son escasos, aquí se han mencionado la mayoría de ellos. Esto puede ser debido al poco interés por la comunidad botánica hacia esta familia debido a su relativa “poco importancia” o a los problemas que uno se puede enfrentar al estudiar a los miembros de esta familia. Con respecto a este último punto varios autores han hecho hincapié en los problemas taxonómicos que se presentan en *Selaginella* debido a su poca variación morfológica, lo que conlleva dificultades de identificación entre las especies. Por ejemplo en este estudio se encontraron a *S. rupincola* y *S. bigelovii*, en donde al parecer la



presencia de tricomas sobre la vena media es determinante para establecer de qué especie se trata; sin embargo, las diferencias entre estas dos especies son difíciles de identificar. En este estudio ayudó el análisis de las megasporas para determinar que se trata de especies diferentes, pero a pesar de esto y debido a la escasa información sobre *S. bigelovii*, queda la duda de si se trata de esta especie o se trata de la amplia variabilidad que presenta *S. rupicola*.

Otro caso es el nombrado *Selaginella sp* (aff. *S. pallescens*), en donde los caracteres que presenta coinciden con la descripción de *S. pallescens*, pero difieren en la ornamentación de las microsporas, la ornamentación de *S. pallescens* es clavada mientras que la especie que aquí se describe presenta una ornamentación rugulada equinada. Estos dos ejemplos son una clara muestra de lo complejo que es el estudio del género *Selaginella*, pero a la vez establece la necesidad de su estudio para poder resolver estas interrogantes.

No sólo los aspectos taxonómicos son relevantes en el estudio de las especies de *Selaginella*, sino que los aspectos técnicos tomaron particular importancia debido a las dificultades que se presentaron durante el desarrollo de este estudio por lo que el método histológico tuvo que ser modificado en varias ocasiones para poder obtener los cortes y realizar las descripciones correspondientes. Incluso es debido a estos aspectos, que no se incluyeron a las hojas axilares en el estudio de las especies anisófilas, ya que la toma de muestras de estas hojas era complicada por lo que se disponía de poco material para llevar a cabo las técnicas correspondientes, además de que estas hojas se encuentran en mucha menor cantidad que las hojas medias y las hojas laterales en la planta, ya que se ubican sólo en las axilas de las ramificaciones. Sin embargo cabe mencionar que las hojas axilares son sumamente importantes sobre todo para la identificación de las especies y su estudio contribuiría significativamente al conocimiento y resolución de varias cuestiones taxonómicas y anatómicas dentro del género.

Similar es el caso en el estudio de la lígula de la hojas, que aunque en algunas de las micrografías tomadas de la superficie adaxial de las hojas, se alcanza a observar y se podrían determinar ciertas características, tales como forma y tamaño, su estudio tanto morfológico como anatómico es complicado, ya que en muchas ocasiones no se observa

con claridad o se pierde durante la manipulación de las hojas, aunque cabe mencionar que un estudio que incluyera un análisis morfoanatómico de esta estructura cobraría mayor relevancia.

A pesar de que en el presente trabajo no se incluyeron observaciones de las hojas axilares y de la lígula, no por eso se le resta importancia, sino por el contrario se le puede ver como pionero en el estudio de la morfoanatomía del género *Selaginella* en México sobre todo por los aspectos taxonómicos y técnicos que dificultan su análisis en este sentido.

## **IX.- Conclusiones.**

Se describe la morfoanatomía de nueve especies de *Selaginella*. Se hace por primera vez la anatomía para las hojas vegetativas de *S. arsenei*, *S. extensa*, *S. wrightii*, *S. bigelovii* y *S. nothohybrida* y la anatomía de las esporófilas de todas las especies. También se reportan por primera vez la presencia de ceras epicuticulares (delgadas películas, formando cortezas o en pliegues) en la hojas de las especies de *Selaginella* estudiadas.

En todas las especies isófilas se encontraron estomas solo en la superficie abaxial, sobre la región media, dos bandas de papilas laterales a la región media, presencia de dos bandas de esclerénquima laterales al haz vascular o hipodermis. Todas las especies isófilas incluidas pertenecen al subgénero *Tetragonostachys* y esto sugiere que estos caracteres podrían considerarse diagnósticos de dicho grupo.

El tamaño y forma de la hoja, la región estomática hundida, la presencia de tricomas, papilas y ceras epicuticulares, las paredes celulares epidérmicas engrosadas y la presencia de esclerénquima o parénquima empalizada en el mesofilo pueden ser adaptaciones foliares al estrés hídrico.

## **X.- Literatura citada.**

Alemon-Medina. 1999. Estudio estomático de tres especies de *Selaginella* del estado de Guerrero, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.

Banks, J. A. 2009. *Selaginella* and 400 million years of separation. *Annual Review of Plant Biology* 332: 960 - 963.

Banks, J. A., T. Nishiyama, M. Hasebe, J. L. Bowman, M. Gribskow, C. de Pamphilis, V. A. Albert, N. Aono, T. Aoyama, B. A. Ambrose, N. W. Ashton, M. J. Axtell, E. Barker, M. S. Barker, J. L. Bennetzen, N. D. Bonawitz, C. Chapple, C. Cheng, L. G. G. Correa, M. Dacre, J. De Barry, I. Dreyer, M. Elias, E. M. Engstrom, M. Estelle, L. Feng, C. Finet, S. K. Floyd, W. B. Frommer, T. Fujita, L. Gramzow, M. Gutensohn, J. Harholt, M. Hattori, A. Heyl, T. Hirai, Y. Hiwatashi, M. Ishikawa, M. Iwata, K. G. Karol, B. Koehler, U. Kolukisaoglu, M. Kubo, T. Kurata, S. Lalonde, K. Li, Y. Li, A. Litt, E. Lyons, G. Manning, T. Maruyama, T. P. Michael, K. Mikami, S. Miyazaki, S. Morinaga, T. Murata, B. Mueller-Roeber, D. R. Nelson, Mari Obara, Y. Oguri, R. G. Olmstead, N. Onodera, B. L. Petersen, B. Pils, M. Prigge, S. A. Rensing, D. M. Riaño-Pachón, A. W. Roberts, Y. Sato, H. V. Scheller, B. Schulz, C. Schulz, E. V. Shakhov, N. Shibagaki, N. Shinohara, D. E. Shippen, I. Sørensen, R. Sotooka, N. Sugimoto, M. Sugita, N. Sumikawa, M. Tanurdzic, G. Theißen, P. Ulvskov, S. Wakazuki, J-K. Weng, W.W.G.T. Willats, D. Wipf, P. G. Wolf, L. Yang, A. D. Zimmer, Q. Zhu, T. Mitros, U. Hellsten, D. Loqué, R. Otilar, A. Salamov, J. Schmutz, H. Shapiro, E. Lindquist, S. Lucas, D. Rokhsar, I. V. Grigoriev. 2011. The *Selaginella* genome identifies genetic changes associated with the evolution of vascular plants. *Science* 332: 223-238.

Buck, W. R. y T. W. Lucansky. 1976. An anatomical and morphological comparison of *Selaginella apoda* and *Selaginella ludoviciana*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 103 (1): 9-16.

Dahlen, M. A. 1988. Taxonomy of *Selaginella*: a study of characters, techniques, and classification in the Hong Kong species. *Botanical Journal of the Linnean Society* 98 (4): 277-302.

De la Sota, E. R. y M. A. Morbelli. 1981. Distribución de esporangios en estróbilos de las especies sudamericanas de *Selaginella* Pal. Beauv. I. *Selaginella peruviana* (Milde) Hieron. y *S. sellowii* Hieron. *Physis* (Buenos Aires), Secc. C 40 (98): 39-53.

Espinosa, D. y S. Ocegueda. 2007. Introducción. En: Luna, I., J. J. Morrone y D. Espinoza (Eds.). Biodiversidad de la Faja Volcánica Transmexicana. 5-6. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.

Fahn, A. 1990. Plant anatomy. Pergamon Press. Gran Bretaña.

Ferrusquía-Villafranca. 2007. Ensayo sobre la caracterización y significación biológica. En: Luna, I., J. J. Morrone y D. Espinoza (Eds.), Biodiversidad de la Faja Volcánica Transmexicana. 7-23. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.

Fraille, M. E. y R. Riba. 1981. Distribución esporangial en estróbilos de especies de *Selaginella*. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 41: 33-40.

Gifford, E. M., y A. S. Foster. 1987. *Morphology and evolution of vascular plants*. W. H. Freeman and Company. New York.

Green, W. A. 2010. The function of the aerenchyma in arborescent lycopsids: evidence of an unfamiliar metabolic strategy. *Proceedings of the Royal Society. Biological Sciences* 277: 2257-2267

Harvey-Gibson, M. A. 1897. Contributions towards a knowledge of the anatomy of the genus *Selaginella*. The leaf. *Annals of Botany*. XL (XLI): 123- 155.

Hellwig, R. L. 1969. Spores of the heterophyllous *Selaginella* of Mexico and Central America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 56 (1) 444-464.

Horner, H. T. Jr. y H. T. Arnott. 1963. Sporangial arrangement in North American species of *Selaginella*. *Botanical Gazette* 124 (5): 371-383.

Koch, K., B. Bhushan y W. Barthlott. 2009. Multifunctional surface structures of plants: An inspiration for biomimetics. *Progress in Materials Science*. 54 (2): 137-178.

Korall, P., P. Kenrick y J. P. Therrien. 1999. Phylogeny of Selaginellaceae: Evaluation of generic/subgeneric relationships base on rbcL gene sequences. *International Journal of Plant Sciences* 60 (3): 585-594.

Korall, P. y P. Kenrick. 2002. Phylogenetic relationships in Selaginellaceae base on rbcL sequences. *American Journal of Botany* 89 (3): 506-517.

Korall, P. y P. Kenrick. 2004. The phylogenetic history of *Selaginella* based on DNA sequences from the plastid and nucleus: extreme substitution rates and rate heterogeneity. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 31 (3): 82-864.

Korall, P y W.A. Taylor. 2006. Megaspore morphology in the Selaginellaceae in a phylogenetic context: A study of the megaspore surface and structure using scanning electron microscopy. *Grana* 45 (1): 22-60.

Lorea-Hernández, F. y E. Velázquez. 1998. Pteridofitas. En: Diego-Pérez, N y R. M. Fonseca (Eds.). Estudios florísticos en Guerrero. No. 9. Prensas de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.

Lot, A. y F. Chiang 1986. Manual de Herbario. 1a ed. Consejo Nacional de la Flora de México. A. C. México. 142 pp.

Márquez, T, C. 1970. Anatomía y morfología de dos especies de *Selaginella* (Microphylophyta). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.

Mickel, J. T. y A. R. Smith. 2004. The Pteridophytes of Mexico. *Memories of The New York Botanical Garden* 88: 1-1054.

Morbelli, M. A. 1995. Megaspore wall in Lycophyta-ultrastructure and function. *Review of Palaeobotany and Palynology* 85 (1-2): 1-12.

Schulz, C., J. Homberg y T. Stützel. 2013. Taxonomic revision of *Selaginella* Subg. *Ericetorum*. *Systematic Botany* 38 (1): 5-14.

Schulz, C., D. P. Little, D. W. Stevenson, D. Bauer, C. Moloney y T. Stützel. 2010. An overview of the morphology, anatomy and life cycle of a new model species: The Lycophyte *Selaginella apoda* (L.) Spring. *International Journal of Plant Sciences* 171 (7): 693-712.

Singh, S. K., B. B. Yadav, M. Srivastava, P. K. Shukla y G. K. Srivastava. 2014. Comparative morphological studies on spikes of Indian *Selaginella* Beauv. *Plant Systematics and Evolution*. 300: 1235-1245.

Stafford, P. J. 1991. The northwest European Pollen Flora, 44. Selaginellaceae. *Review of paleobotany and palynology*. 69: 1-22

Tejero-Diez y J. T. Mickel. Lycopodiophyta. 149-150 En: Diversidad florística de Oaxaca: de musgos y angiospermas (colecciones y listas de especies). García- Mendoza A. J. y J. A. Meave (Eds.), 2011, México, D. F.

Tryon, A. F. y B. Lugardon. 1991. Spores of the Pteridophyta: surface, wall structure, and diversity based on electron microscope studies. Springer-Verlag, Nueva York.

Tryon, A. F. 1949. Spores of the genus *Selaginella* in North America North of Mexico. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 36 (4): 413-131.

Uphof, J. C. T. 1920. Physiological anatomy of xerophytic selaginellas. *New Phytologist* 19(5): 101-131.

Valdespino, I. A. 1995. *A monographic revision of Selaginella P. Beauv. Subgenera Heterostachys Baker in Central and South America*. Ph, D. thesis, The City University of New York.

Webster, T. R. 1992. Developmental problems in *Selaginella* (Selaginellaceae) in an evolutionary context. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 79 (3): 632-647.