



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA
SISTEMÁTICA

**SIGNIFICADO DE LA REPRODUCCIÓN ASEJUAL EN *CALYMPERES AFZELII* SW.
Y *SYRRHOPODON INCOMPLETUS* SCHWÄGR. (CALYMPERACEAE) EN EL
ESTADO DE TABASCO**

TESIS

QUE PARA OPTAR AL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

DENNIS ALEJANDRO ESCOLÁSTICO ORTIZ

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS:

DR. CLAUDIO DELGADILLO MOYA
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR:

DRA. MARÍA DE LOS ÁNGELES HERRERA CAMPOS
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

DR. EBERTO NOVELO MALDONADO
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM



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.


Lic. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión del Subcomité por Campo de Conocimiento de Biología Evolutiva y Sistemática del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 7 de agosto de 2017, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** del alumno **ESCOLÁSTICO ORTIZ DENNIS ALEJANDRO** con número de cuenta **516012234** con la tesis titulada **"SIGNIFICADO DE LA REPRODUCCIÓN ASEJUAL EN CALYMPERES AFZELII SW. Y SYRRHOPODON INCOMPLETUS SCHWÄGR. (CALYMPERACEAE) EN EL ESTADO DE TABASCO"**, realizada bajo la dirección del **DR. CLAUDIO DELGADILLO MOYA**:

Presidente: DR. ALFONSO OCTAVIO DELGADO SALINAS
Vocal: DRA. ROCÍO SANTOS GALLY
Secretario: DRA. MARÍA DE LOS ANGELES HERRERA CAMPOS
Suplente: DR. YOHAN ALEXANDER CORREA METRIO
Suplente: DR. EBERTO NOVELO MALDONADO

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 26 de septiembre de 2017.


DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
COORDINADOR DEL PROGRAMA



c.c.p. Expediente del (la) interesado (a).

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas (UNAM), por la oportunidad brindada para continuar con mi formación académica.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, por la beca de maestría otorgada.

A mi tutor principal, Dr. Claudio Delgadillo Moya, y a mi Comité Tutor, Dra. María de los Ángeles Herrera Campos y Dr. Eberto Novelo Maldonado, por su asesoría en la realización de este proyecto.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

Al Departamento de Botánica del Instituto de Biología-UNAM, por el uso de infraestructura y de la Colección de Briofitas del Herbario Nacional Mexicano (MEXU).

Al Dr. Claudio Delgadillo Moya por su guía, enseñanzas y apoyo en esta etapa académica.

Al Dr. Alexander Correa Metrio por la asesoría brindada en los análisis estadísticos del proyecto.

Al Dr. Alfonso Delgado Salinas y a la Dra. Rocío Santos Gally por sus comentarios y sugerencias al escrito.

A la Dra. Teresa Terrezas Salgado por proporcionarme un espacio en el Laboratorio de Botánica Estructural para el análisis de cortezas.

A mis amigos, principalmente a la Dra. Catalina Juárez-Martínez por sus consejos invaluable, y a Jesús Cruz-López (Chucho), Natalia Fierro, Enrique Hernández, Víctor Sosa, Mirna Vera, Nataly Quiróz, Monse Salinas, Alí, Azael y Oziel Martínez por los momentos “amenos” que compartimos.

A toda mi familia, papás, hermano, abuelos, tíos, primos, por apoyarme de manera incondicional.

A todas las personas que de alguna manera me brindaron apoyo durante este periodo.

DECICATORIA

A mis padres, Irene y Amner, por su cariño, por su apoyo y por darme más de lo que he necesitado.

A mis abuelos, Juanita y Zacarías, por ser el origen de muchas cosas buenas.

ÍNDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
INTRODUCCIÓN	3
HIPÓTESIS	7
OBJETIVOS	7
ANTECEDENTES	8
MATERIALES Y MÉTODO.....	10
• Sistema de estudio	10
• Área de estudio	12
• Trabajo de campo.....	13
• Características de los forofitos	14
• Variables de estudio	14
- Producción de yemas.....	14
- Tamaño de las yemas	15
- Densidad de tallos (gemíferos y sexuales)	15
- Precipitación.....	15
• Tratamiento de datos.....	16
RESULTADOS.....	19
DISCUSIÓN	30
CONCLUSIONES.....	38
LITERATURA CITADA.....	40
APÉNDICE	47

RESUMEN

Las briofitas pueden reproducirse tanto por esporas como por propágulos asexuales, aunque en algunas estos últimos parecen ser la forma principal para mantener sus poblaciones, por ejemplo, en la familia de musgos Calymperaceae que producen esporas y yemas foliares. En este estudio se investiga el posible efecto de la densidad de tallos, el número de tallos gemíferos y sexuales/cm², la precipitación y el tamaño de las yemas sobre la producción de yemas de una especie con reproducción principalmente asexual (*Calymperes afzelii* Sw.) y otra con reproducción sexual-asexual (*Syrrhopodon incompletus* Schwägr.), ambas epífitas en una selva tropical de Tabasco. Se investigaron también las diferencias de los forofitos (árboles hospederos) de cada especie en cobertura, tipo de corteza, pH y capacidad de retención de humedad. La producción de yemas y las variables mencionadas se registraron cada dos meses durante un año. Los resultados muestran que la producción de yemas en las dos especies está asociada con la precipitación, produciendo una mayor cantidad en época de lluvias. *C. afzelii* produjo más yemas por tallo que *S. incompletus*. En ambas especies la densidad de tallos gemíferos tiene un efecto significativo en la producción de yemas y solamente en *S. incompletus* la presencia de estructuras sexuales afecta negativamente el número de yemas por tallo. Los hipervolúmenes sugieren que en ambas especies es más probable que se produzcan yemas cuando hay pocos tallos sexuados/cm². Las yemas son el principal mecanismo de establecimiento de *C. afzelii* en el área de estudio. En *S. incompletus* los dos tipos de reproducción pueden concurrir, pero las yemas se desarrollan principalmente en las primeras etapas de crecimiento de la planta. Estos musgos ejemplifican formas en las que una planta puede persistir en un ambiente tropical y reflejan la importancia de la reproducción asexual en poblaciones de briofitas.

ABSTRACT

Bryophytes may conduct reproduction both by spores or asexual propagules. However, in some species the latter seem the main means of population persistence as, for example, in the moss family Calymperaceae that can produce spores and foliar gemmae. Gemma output was compared between a mainly asexual species (*Calymperes afzelii* Sw.) and a sexual-aseexual species (*Syrrhopodon incompletus* Schwägr.), both epiphytes in a tropical rainforest in Tabasco. The relationship between the number of gemmae produced (at shoot level and per cm²) and rainfall, shoot density, percentage of gemmiferous and sexual shoots, and gemma size were investigated. Data for these were recorded every two months for a year. In addition, moss cover, bark type, pH and water storage capacity were determined for the host trees of each moss species. The results show that gemma output in both species is correlated with rainfall and the quantity is higher during the rainy season. *C. afzelii* developed more gemmae than *S. incompletus*. Furthermore, analyses show that in both species gemmiferous shoot density has a significant effect on gemmae production, but only in *S. incompletus* sexual structures affect negatively gemmae number per shoot. In both species hypervolumes suggest that it is more likely to found gemmae when there are few sexual shoots per cm². Gemmae are the main means of establishment of *C. afzelii* in the area. In *S. incompletus* both modes of reproduction may occur simultaneously, but gemmae develop mainly in the early stages of plant growth. These mosses exemplify different modes of persistence in a tropical environment and demonstrate the importance of asexual reproduction in bryophyte populations.

INTRODUCCIÓN

Las poblaciones de briofitas permanecen en el ambiente a través de la producción, dispersión y establecimiento de sus propágulos (Herben, 1994). En muchas especies estos propágulos pueden ser esporas que se producen en los esporofitos (reproducción sexual) o fragmentos y estructuras vegetativas especializadas (reproducción asexual *sensu* Mishler, 1988). En musgos con ambas formas de reproducción hay una correlación negativa entre la reproducción sexual y asexual, donde disminuye la cantidad de propágulos asexuales al desarrollarse los gametangios o esporofitos (Kimmerer, 1991a, 1991b). Sin embargo, hay especies donde la reproducción asexual parece ser el medio principal de mantener sus poblaciones. Esto sucede con frecuencia en especies dioicas donde la separación física de las plantas masculinas y femeninas hace infrecuente la producción de esporofitos (Laenen *et al.*, 2015; Longton, 1992). Dichas especies producen propágulos asexuales que originan individuos genéticamente idénticos o clones que luego se agrupan en colonias (*sensu* Kimmerer, 1991a).

En las briofitas hay muchos tipos de propágulos que permiten una propagación eficiente (Mishler, 1988). Debido a esta diversidad se ha propuesto clasificarlos según criterios morfológicos y de desarrollo (*cf.*, Frey y Kürschner, 2011; Imura e Iwatsuki, 1990; Laaka-Lindberg *et al.*, 2003; Newton y Mishler, 1994). De manera general, los propágulos asexuales pueden ser especializados como las yemas y los tubérculos rizoidales, o ser fragmentos o porciones vegetativas como partes de un tallo u hojas deciduas. Las especies de musgos de la familia Calymperaceae son ejemplo de plantas que ocasionalmente producen esporofitos y que desarrollan yemas cerca del ápice o en la mitad de la vena media (costa) de las hojas como mecanismo usual de reproducción (Reese, 1997, 2001a).

La mayoría de los propágulos asexuales son grandes, presentan una alta tasa de germinación y pueden desarrollarse aún bajo estrés ambiental. Estos rasgos son de importancia ecológica porque permiten un establecimiento rápido y un aumento de la cobertura de la planta (During, 1979; Glime, 2007; Kimmerer, 1991b, 1994; Löbel y Rydin, 2010; Newton y Mishler, 1994). En contraste, las esporas son

ligeras, numerosas, germinan en sustratos donde no se han establecido otras plantas y pueden dispersarse a grandes distancias (Cummins y Wyatt 1981; During, 1979; Glime, 2007; Löbel y Rydin, 2010). Las características de las esporas permiten la colonización de nuevos hábitats y enfrentar cambios a través del tiempo en ambientes inestables (Herben, 1994; Newton y Mishler, 1994). En especies que se reproducen asexualmente los propágulos podrían tener algunas de las ventajas de las esporas, aunque al no dispersarse a otros sitios, las plantas persisten localmente como parches y pueden incrementar su cobertura (Kimmerer, 1994; Löbel y Rydin, 2010).

Los estudios sobre los tipos de reproducción se han enfocado principalmente en hepáticas de zonas templadas, donde se investigan características de los propágulos sexuales y asexuales, como la cantidad, el patrón temporal y el efecto de algunas variables como la precipitación y la densidad de tallos. Sólo se han realizado unos cuantos estudios sobre la producción de propágulos asexuales en musgos tropicales (Egunyomi y Olarinmoye, 1983; Odu y Owotomo, 1982). Sin embargo, los resultados indican que los dos tipos de reproducción poseen un papel ecológico diferente en la supervivencia y distribución de la planta, como se mencionó anteriormente (Fuselier, 2008; Kimmerer, 1991a, 1991b, 1994; Pohjamo *et al.*, 2006).

El patrón de producción de propágulos asexuales puede ser útil para conocer y predecir el comportamiento reproductivo de las especies a lo largo del año. La producción de propágulos, como las yemas, está asociada regularmente a cambios estacionales (Reese, 1984), sobre todo en latitudes cercanas a los polos donde estos cambios son marcados. Pocos estudios han examinado de manera cuantitativa esta relación en ambientes tropicales.

La cantidad de propágulos vegetativos que produce una especie es un indicador de su capacidad de colonización (Söderström, 1994); por lo tanto, es importante conocer cuáles variables pueden afectar en menor o mayor medida su producción. Se ha reportado que el número de propágulos puede ser afectado por variables ambientales como la precipitación (Odu y Owotomo, 1982) o intrínsecas

de la colonia como la densidad de tallos/cm², el número de tallos con estructuras sexuales o sexuados/cm² (Kimmerer, 1991a) y el número de tallos que producen yemas o gemíferos/cm² (Algar-Hedderson *et al.*, 2013). La producción de propágulos también ha sido analizada por tallo individual, por cm² o en una colonia mostrando una gran variación (Algar-Hedderson *et al.*, 2013). También se ha propuesto que en propágulos asexuales como las yemas puede existir una relación entre el tamaño y su número, donde al ser más grandes se producen en menor cantidad que cuando son pequeñas. Aunque no ha sido investigado de manera explícita se presume que si existiera esta relación podría haber diferencias en el reclutamiento entre colonias (Algar-Hedderson *et al.*, 2013).

Este estudio pretende contrastar cómo afectan las variables mencionadas anteriormente a la producción de yemas en dos especies de musgos tropicales de Calymperaceae, una con reproducción principalmente asexual y otra con reproducción sexual-asexual. La primera especie *Calymperes afzelii* Sw. se reproduce principalmente por yemas y en la segunda, *Syrrhopodon incompletus* Schwägr., se producen esporofitos y yemas.

Además de las variables que se asocian a la producción de yemas, es importante conocer las características de los árboles hospederos o forofitos de las especies como el pH, el tipo de corteza y la capacidad de retención de agua, ya que pueden influir en la cobertura y establecimiento de las colonias. En este sentido, la presencia de musgos en selvas tropicales puede tener un papel importante en la regulación de la humedad ambiental ya que las briofitas epífitas intervienen en la regulación del ciclo hidrológico debido a su capacidad de absorber, retener y liberar agua al ambiente (Ah-Peng *et al.*, 2017). La capacidad de almacenamiento de agua en especies epífitas generalmente es equivalente a tres veces su peso seco y hasta cinco veces en casos como Calymperaceae y Leucobryaceae (Frahm, 2003). De igual manera, es importante mencionar el potencial de estas plantas, principalmente las epífitas, para monitorear las condiciones ambientales en sitios conservados (Drehwald, 2003).

Por lo anterior, se espera que este estudio contribuya a entender el significado ecológico de la reproducción asexual en estos dos musgos tropicales y sus posibles implicaciones en la colonización y el mantenimiento de sus poblaciones.

HIPÓTESIS

Aunque los musgos *Calymperes afzelii* y *Syrrhopodon incompletus* pertenecen a la familia Calymperaceae, muestran diferencias de comportamiento reproductivo basados en la producción de yemas y en la producción de esporas, respectivamente. Sus diferencias son causadas por efecto diferencial del sustrato (pH, capacidad de retención de humedad y tipo de corteza de los forofitos), por efecto de la precipitación y por características intrínsecas de las colonias (densidad de tallos, número de tallos gemíferos y sexuales/cm², tamaño de yemas) en cada especie.

OBJETIVOS

General

- Investigar el patrón de producción de yemas y las variables que afectan el número de yemas en *Calymperes afzelii* y *Syrrhopodon incompletus*.

Específicos

- Registrar el patrón de producción y capacidad de producción de yemas en un ciclo de crecimiento en ambas especies.
- Examinar el efecto de la precipitación, la densidad de tallos (gemíferos y sexuales) y el tamaño de las yemas sobre la producción de yemas en cada especie.
- Comparar las características y las relaciones de la producción de yemas entre las dos especies.

ANTECEDENTES

Hay especies de briofitas con patrones estacionales en la producción de yemas (Hughes, 1979) y otras que las producen constantemente durante todo el año (Laaka-Lindberg, 1999). En zonas tropicales, Odu y Owotomo (1982) observaron que en *Calymperes afzelii* y *C. erosum* Müll. Hal. de Nigeria la producción de hojas gemíferas se incrementaba en la temporada de lluvias y disminuía en la seca. Sin embargo, el cultivo de yemas en condiciones de laboratorio mostró que el patrón de producción era el mismo que el de las plantas silvestres aun cuando se habían mantenido constantes las condiciones de humedad y temperatura. De acuerdo con estas observaciones, los autores propusieron que este patrón estaba bajo control endógeno. Además, Reese (1984) reportó que la producción de yemas en *Syrrhopodon texanus* Sull. de Estados Unidos se incrementaba al término del verano e inicio de otoño manteniendo cierta relación con los meses de mayor precipitación.

En la clasificación de During (1974,1992) sobre las estrategias de vida de las briofitas, el autor identifica una correlación negativa entre el tamaño y la cantidad de esporas. Las especies con esporas pequeñas (<20 μm) las producen en mayor número que las que producen esporas grandes (>20 μm). Algar-Hedderson *et al.* (2013) consideran que esta correlación en las colonias de especies productoras de yemas podría tener efectos en procesos poblacionales como el reclutamiento. Por ejemplo, las colonias que producen pocas yemas grandes o muchas pequeñas podrían tener éxito diferente en el establecimiento o la diseminación. No parece existir información sobre esta predicción, pero en las Calymperaceae las yemas de *Syrrhopodon* son más grandes que en *Calymperes*. Reese (2001) menciona que de manera general el tamaño de yemas de *Syrrhopodon* se debe a su escasa especialización. Por el contrario, en *Calymperes* las yemas son más pequeñas y son consideradas estructuras especializadas en la diseminación (Reese, 2001).

En algunas briofitas se ha observado una correlación entre la densidad de tallos/cm² y la producción de propágulos asexuales, gametangios o esporofitos. Sin embargo, los datos corresponden a especies de zonas templadas, principalmente

hepáticas, y de momento no hay reportes para especies tropicales. Kimmerer (1991a, 1994) encontró que en el musgo *Tetraphis pellucida* Hedw. la producción de yemas por cm² era mayor cuando la densidad de tallos/cm² estaba por debajo de los 100 tallos/cm². En cambio, Laaka-Lindberg (1999), no observó ninguna correlación aparente entre estas dos variables en la hepática foliosa *Lophozia silvicola* H. Buch; tampoco encontraron patrones temporales relacionados con la densidad de tallos en dicha especie (Laaka-Lindberg y Heino, 2001). Para esporofitos se han reportado relaciones positivas a densidades intermedias o altas (Kimmerer, 1991a, 1994). En *T. pellucida*, la densidad de tallos/cm² parece afectar el tipo de reproducción, produciendo yemas en densidades menores a 100 tallos/cm² y esporofitos en densidades mayores a 70 tallos/cm² (Kimmerer, 1991a).

El número o porcentaje de tallos gemíferos/cm² afecta directamente la producción de yemas y varía según la especie. Egunyomi y Olarinmoye (1983) observaron en *Calymperes palisotii* Schwägr. que en 1 cm² por lo menos el 25% de los tallos eran gemíferos. Además, Pereira *et al.* (2016) reportaron el porcentaje de tallos con yemas ($N=240-360$) en seis especies de Calymperaceae con un intervalo de 4% en *Syrrhopodon helicophyllus* Mitt. a 86% en *S. simmondsii* Steere.

Algunas especies de briofitas producen menos yemas en tallos con estructuras sexuales comparados con tallos estériles, aparentemente porque dichas estructuras son de mayor biomasa y limitan la formación de yemas (Algar-Hedderson *et al.*, 2013; Laaka-Lindberg, 2001; Kimmerer, 1991a; Maciel-Silva *et al.*, 2013; Mayanga *et al.*, 2011). En Calymperaceae, Pereira *et al.* (2016) analizaron seis especies en una selva de Brasil y encontraron, a nivel general, que el número de arquegonios (♀) y periquecios que albergan anteridios (♂) estaba correlacionado negativamente con la producción de yemas.

MATERIALES Y MÉTODO

- **Sistema de estudio**

Los géneros *Calymperes* y *Syrrhopodon* (Calymperaceae) están representados por 56 especies y taxa infraespecíficos en el Neotrópico (Reese, 1993). Muchas de las especies producen yemas foliares, son principalmente dioicas y crecen generalmente sobre troncos o raíces de árboles. Las yemas se desprenden de las hojas a través de la ruptura de una zona engrosada conocida como *tmema* o pie gemífero que se forma en la parte basal de cada yema (Reese, 2001a). Los mecanismos de liberación parecen estar asociados con la precipitación y en menor medida con las corrientes de aire. El impacto de las gotas de lluvia sobre las hojas provoca el desprendimiento y expulsión de las yemas (Reese, 1994, 1997). También se ha reportado el transporte de estos propágulos por pequeños invertebrados (Zona, 2013), un suceso que ocurre en otras especies de musgos a través de diferentes organismos (Kimmerer y Young, 1995; Rudolphi, 2009).

En la mayoría de las especies de *Calymperes* y *Syrrhopodon* se produce una sola yema por cada pie gemífero el cual pierde su función cuando la yema se desprende (Duckett y Ligrone, 1991; Reese, 2001b). Pocas especies de Calymperaceae producen yemas de manera secuencial a medida que son liberadas a partir de una estructura foliar multicelular en forma de pedicelo conocida como *gemipar* (Reese, 1994, 2001b).

Las dos especies de estudio son simpátricas en el estado de Tabasco. La primera, *Calymperes afzelii*, tiene una distribución pantropical; en México crece sobre árboles, troncos caídos, rocas y suelo en selvas de zonas bajas hasta los 700 m de altitud. Los tallos llegan a medir 10 mm de alto, con hojas de 3-6 mm de largo. Las hojas son dimórficas diferenciándose en estériles y gemíferas (con yemas); las primeras son liguladas a lanceoladas con una base más amplia, mientras que en las gemíferas la lámina se va estrechando hacia el ápice formando una especie de proboscis (Figura 1) (Reese, 1993, 1994, 2007). Las yemas se desarrollan en la superficie adaxial del ápice de las hojas gemíferas y son lisas, filiformes, a veces

con apéndices hialinos en la parte distal (Reese, 1994, 2001a). Al género *Calymperes* se le atribuye una alta producción de yemas (Reese, 1997).

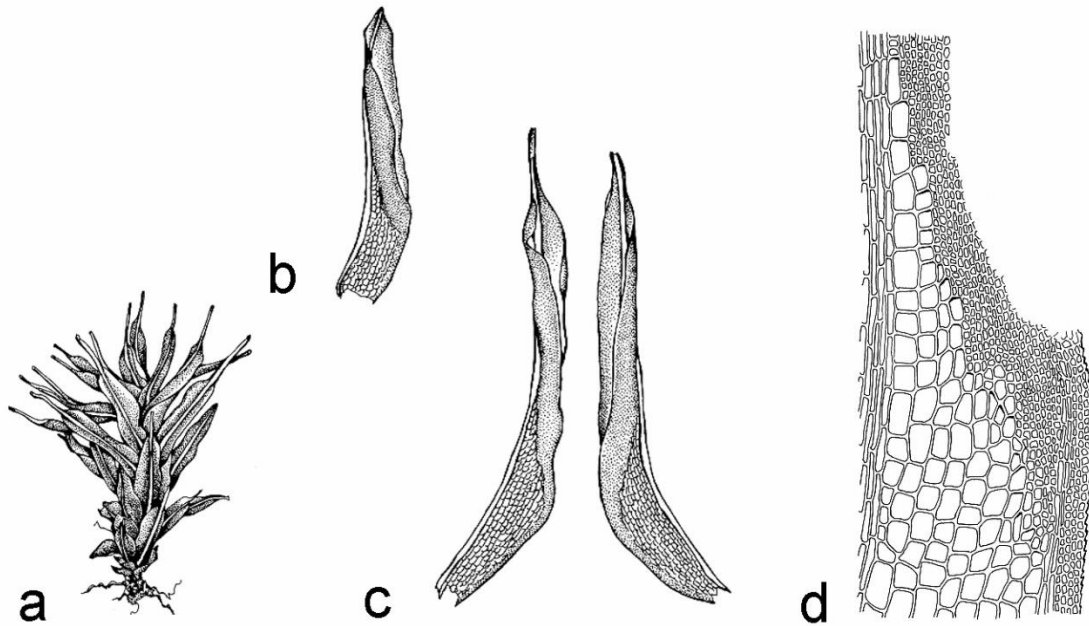


Figura 1. *Calymperes afzelii* Sw. **a.** Hábito. **b.** Hoja estéril. **c.** Hojas gemíferas. **d.** Células del hombro de la hoja. Modificada de Reese (2007).

La segunda especie, *Syrrhodon incompletus*, tiene una distribución disyunta entre América tropical y África; en México se encuentra sobre árboles, palmas y humus en selvas de zonas bajas, en elevaciones hasta de 1700 m. Los tallos miden hasta 3 cm de alto, a veces son bifurcados, con hojas de 4-8 mm de largo, no dimórficas, lanceoladas a linear-subuladas (Figura 2) (Reese, 1993, 2007). Las yemas crecen sobre la superficie adaxial del ápice y son clavadas o fusiformes, rugosas, hasta de 160 μm de largo, a veces con apéndices distales (Reese, 1977, 2001a). Se reconocen dos variedades para México, *S. incompletus* var. *incompletus* y *S. incompletus* var. *berteroanus* (Brid.) W.D. Reese (Reese, 1994), la primera se encuentra en el área de estudio. La producción de yemas es comparativamente baja en este género de acuerdo con las observaciones de Reese (2001b).

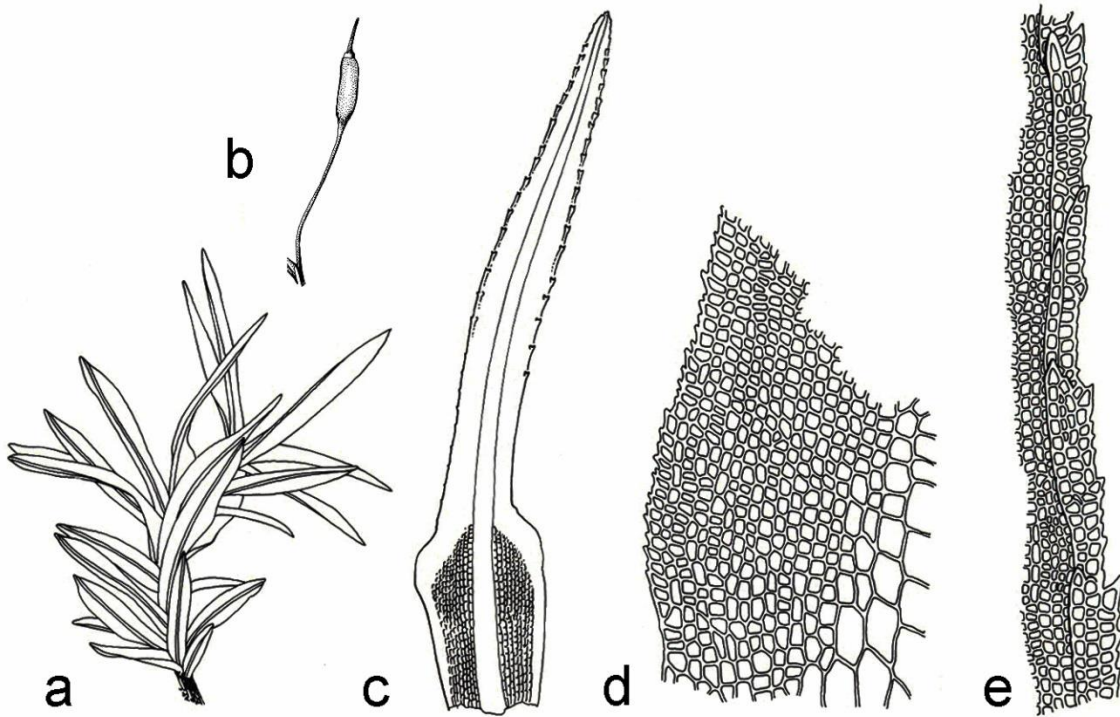


Figura 2. *Syrrhopodon incompletus* Schwägr. var. *incompletus*. **a.** Hábito. **b.** Esporofito. **c.** Hoja. **d.** Células del hombro de la hoja. **e.** Células del margen superior de la hoja. Modificada de Reese (1994, 2007).

- **Área de estudio**

El Parque Estatal Agua Blanca se localiza en el municipio de Macuspana en el estado de Tabasco (Figura 3). Éste cuenta con una extensión territorial de 20.25 km², localizado entre los paralelos 17° 35" y 17° 38" de latitud norte y 92° 25" y 92° 29" de longitud oeste, con alturas de los 100 a 200 m s.n.m. (INEGI 1986). La vegetación corresponde a selva mediana perennifolia (Castillo y Zavala, 1996; Rzedowski, 2006; Zarco-Espinosa *et al.*, 2010). El clima es cálido húmedo y su fórmula climática es A f(m) w", con lluvias todo el año, la temperatura promedio anual fluctúa entre los 23° y 26° C, con una precipitación promedio de 2100 a 3200 mm anuales (SEDESPA 2000).

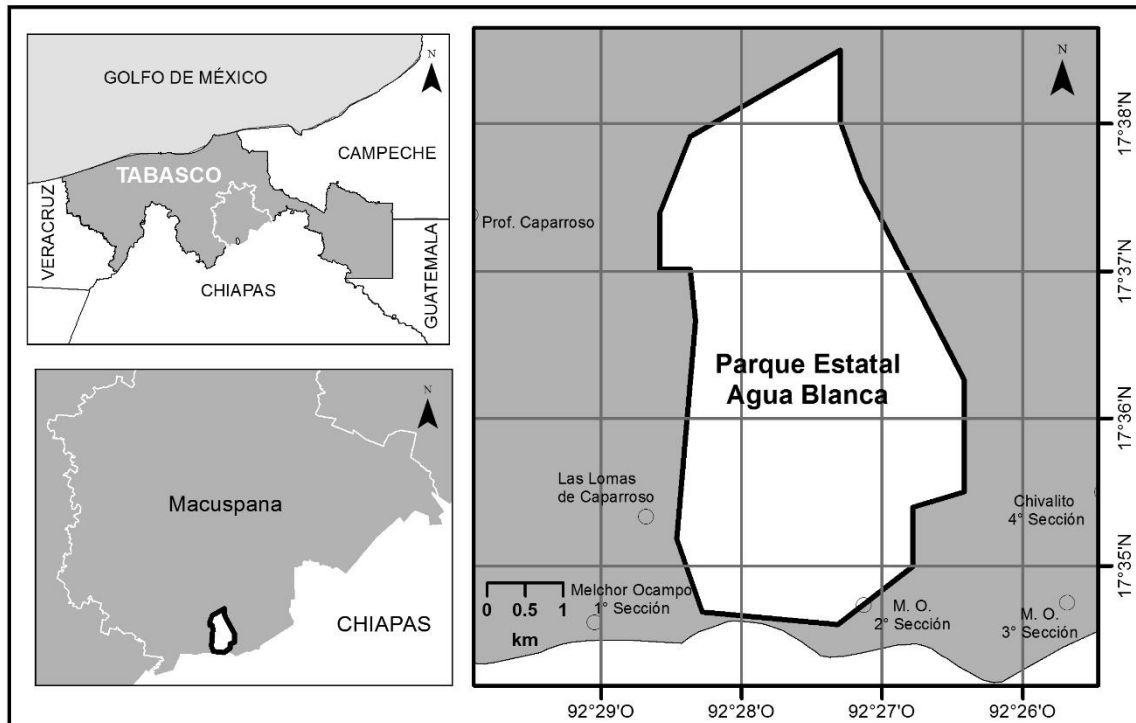


Figura 3. Área de estudio en el estado de Tabasco.

- **Trabajo de campo**

Se establecieron tres parcelas de 10 × 20 m, incluyendo forofitos con la presencia de las especies de estudio siguiendo la metodología de Gradstein *et al.* (1996, 2003) y Laaka-Lindberg (1999). Se tomaron datos de altura hasta donde se midió la cobertura y diámetro a la altura del pecho (DAP) (1.30 m de altura) de los forofitos. Se calculó el área de las colonias que crecen en cada forofito por parcela utilizando una banda de polietileno de 40 cm de alto; ésta se colocó alrededor del tronco para marcar la cobertura de cada especie. Las bandas fueron fotografiadas con una medida de referencia para obtener el área a través del programa Photoshop (2014). Se determinó la cobertura total de cada especie y la cobertura de la colonia más grande para cada forofito. Los muestreos fueron periódicos y se realizaron aproximadamente cada dos meses durante 14 meses (ocho muestreos). En cada muestreo se colectó al azar una muestra de 1 cm² de tres diferentes forofitos para cada especie (*C. afzelii* y *S. incompletus*), siendo 3 cm² en total, y fueron puestas en contenedores de plástico con algodón húmedo. El número de muestras fue elegido con el propósito de afectar lo menos posible las colonias de ambas

especies. Los ejemplares de respaldo de ambas especies fueron depositados en la Colección de Briofitas del Herbario Nacional de México (MEXU) con la numeración 335, 337 y 338 del autor.

- **Características de los forofitos**

Las especies de forofitos y el tipo de corteza se determinaron con el manual de Pennington y Sarukhán (2005) y se presentan más adelante en la sección RESULTADOS. Se tomaron muestras de 6 cm² del tronco de cada forofito a la altura del pecho (1.30 m) para determinar la capacidad de retención de agua de las cortezas. Se desprendió la corteza de la madera para cada muestra y se obtuvo el peso fresco. Las cortezas fueron introducidas en un horno a una temperatura constante de 110°C; éstas se consideraron secas cuando después de haberlas pesado cada 2 horas su peso no cambiaba. Se requirieron 8 horas para secarlas y después se tomaron los pesos secos finales. Las cortezas fueron sumergidas en agua destilada en una relación 1g: 15 ml y después de 16 horas se registró el pH de cada solución con un potenciómetro (Kricke, 2002; Pereira *et al.*, 2014). Después de 90 horas de remojo a temperatura ambiente ($\pm 20^{\circ}\text{C}$) las cortezas fueron retiradas del agua destilada, se eliminó el exceso de agua colocándolas sobre papel absorbente por menos de 5 minutos y se registró el peso húmedo de cada una (Levia y Hertwitz, 2005; Levia y Wubbena, 2006). La capacidad de retención de agua (CRA) de cada corteza se registró como la diferencia entre el peso húmedo y el seco dividido entre el peso seco y se presenta como porcentaje.

- **Variables de estudio**

- **Producción de yemas**

En cada muestreo se separaron cinco tallos de cada una de las tres muestras de 1 cm² y se cortaron 0.5 cm del ápice hacia abajo para comparar el número de yemas por tallo. El procedimiento anterior obedece al reporte de que en la zona distal del tallo se desarrollan las hojas gemíferas en miembros de las Calymperaceae (Odu y Owotomo, 1982). Los tallos cortados fueron guardados en microtubos de plástico con 0.5 ml de agua potable (Algar-Hedderson *et al.*, 2013). En el laboratorio, fueron colocados en portaobjetos para desprender las yemas y

éstas se contaron bajo el microscopio óptico. El agua residual de los microtubos también se inspeccionó. No se tomaron en cuenta pedazos de yemas rotas, secas o con menos de cinco células de largo. Este último criterio está basado en las observaciones de Egunyomi y Olarinmoye (1983) sobre la germinación de yemas con más de tres células de largo en *Calymperes palisotii*.

- **Tamaño de las yemas**

Para cada una de las muestras periódicas se midieron 20 yemas al azar. Se obtuvo la media del tamaño en cada muestreo por especie (Kimmerer, 1994; Laaka-Lindberg, 1999). Se midieron sólo las yemas con cinco o más células de largo, consideradas como maduras, que no estuvieron en proceso de germinación y que no presentaron apéndices distales. En el último muestreo (noviembre 2016), se midieron todas las yemas de los tallos examinados debido al número bajo de yemas en los muestreos de marzo, mayo y julio.

- **Densidad de tallos (gemíferos y sexuales)**

Las muestras de 1 cm² fueron tomadas en distintos sectores de las colonias para conocer posibles efectos de la densidad de tallos sobre la producción de yemas. Se contó el número total de tallos presentes en cada cm² de cada muestra periódica. Se determinó el porcentaje de tallos gemíferos de cinco tallos en cada cm² y por cada muestreo (Kimmerer, 1994). También se indicó el porcentaje de tallos sexuales (*i.e.* con anteridios, arquegonios o esporofitos) y estériles de cinco tallos en cada cm². Esta variable no se registró en los dos primeros muestreos y por esta razón algunos análisis fueron realizados con los datos de seis muestreos, de enero a noviembre 2016 (véase Tratamiento de datos).

- **Precipitación**

Los datos de precipitación provienen de la estación meteorológica automática (EMA) más cercana, Dos Patrias, ubicada en el municipio de Tacotalpa a aproximadamente 40 km del área de estudio. La precipitación se expresa como media diaria bimestral en todos los análisis.

- **Tratamiento de datos**

Se realizó una prueba de Shapiro-Wilk para determinar si los datos de número de yemas por tallo y tamaño de yemas seguían una distribución Normal y para elegir las pruebas estadísticas más adecuadas.

Para evaluar si existían diferencias estadísticas significativas en el número de yemas producidas por tallo entre las especies se aplicó una prueba no paramétrica de Mann-Whitney (Zar, 2010).

Se realizó una estimación por kernel de la función de densidad de probabilidad (Silverman, 1986) con los datos de producción de yemas y de precipitación, con un ancho de banda de 0.5 para los kernels. Los datos de precipitación se presentan como medias diarias por bimestre para evitar un intervalo discontinuo en la función de densidad. A partir del cálculo integral de la función de densidad de probabilidad se obtuvo en R la función de distribución acumulativa (APÉNDICE-Figura. 1). Con los datos de probabilidad se puede obtener la probabilidad de encontrar yemas en intervalos específicos de precipitación observados. Con base en lo anterior, se investigó la producción de yemas en precipitaciones menores a 4 mm que, en teoría, podrían representar condiciones menos adecuadas para su desarrollo.

Para determinar si existía una correlación negativa entre el número de yemas producidas al aumentar el tamaño de las mismas (y viceversa), se usó el coeficiente de correlación de Spearman (Zar, 2010).

En los siguientes análisis se usaron sólo los datos de muestreos donde se inspeccionaron estructuras sexuales (seis muestreos).

Se ajustaron modelos de las yemas producidas por tallo como una función de densidad de tallos/cm², presencia/ausencia de cualquier estructura sexual (incluso esporofitos) y precipitación media diaria por bimestre. Igualmente, se ajustaron modelos de las yemas producidas por cm² como una función de densidad de tallos, porcentaje de tallos gemíferos, porcentaje de tallos sexuados y precipitación media diaria bimestral. La relación entre el número de yemas

producidas por tallo y por cm^2 , y las variables medidas en las dos especies fue analizada usando modelos lineales generalizados tipo Poisson (Gelman y Hill, 2007). Se evaluó la dispersión de cada modelo con la función *dispersiontest* del paquete AER (Kleiber y Zeileis, 2008) y en todos se detectó una sobre-dispersión que afecta su capacidad predictiva (la media no es igual a la varianza). Para corregir este efecto se realizó un modelo de regresión Quasi-Poisson con un parámetro de dispersión que ajusta los errores estándar y por lo tanto los valores p de los coeficientes (Gelman y Hill, 2007). Para cada caso y por cada especie se realizó una regresión múltiple, dando un total de cuatro modelos.

Por medio de estimación de densidad de probabilidad multivariada se obtuvieron las probabilidades, en cada especie, de que ocurran simultáneamente los valores observados de número de yemas/ cm^2 , densidad de tallos/ cm^2 , porcentaje de tallos gemíferos y sexuales/ cm^2 y precipitación. Esta estimación conocida como hipervolumen se representa como un conjunto de gráficas de las variables estudiadas (ejes x , y) y la probabilidad condicionada entre esas dos variables (eje z). Las variables se midieron por cm^2 y la precipitación también se expresa como media diaria por bimestre (APÉNDICE-Tablas 1 y 2). Este método es práctico porque permite conocer cuáles son las características de una especie (o su nicho), hacer comparaciones entre múltiples características de dos o más especies y conocer si ciertos valores de variables podrían o no presentarse dentro del hipervolumen de una especie (Blonder *et al.*, 2014). Se obtuvo el hipervolumen de las dos especies utilizando el paquete *MASS* ver. 7.3 de Venables y Ripley (2002), con las funciones de estimación de densidad por kernel *kde2d* en el programa R (R core team, 2015). Los anchos de banda para la estimación de densidad de cada variable fueron elegidos de la siguiente manera: $(\text{valor máx.} - \text{valor mín.}) / 2$ (Tabla 1). Adicionalmente, se presenta una gráfica de la comparación de los dos hipervolumenes con el volumen único de cada especie indicado con colores diferentes.

Todos los análisis se hicieron en R (R Core Team, 2015).

Tabla 1. Anchos de banda de cada variable, límites inferior y superior usados en los hipervolumenes de *Calymperes afzelii* y *Syrrhopodon incompletus*. Los límites de ambos hipervolumenes fueron iguales para propósitos de comparación.

Variable	<i>C. afzelii</i>	<i>S.incompletus</i>	Límites
Número de yemas/cm ²	226	188	-100,650
Densidad de tallos/cm ²	3.07	5.57	0,20
Porcentaje de tallos gemíferos/cm ²	50	50	-40,140
Porcentaje de tallos sexuales/cm ²	45.75	50	-40,140
Precipitación	3.05	3.05	0,12

RESULTADOS

El resumen de las variables analizadas se presenta en la Tabla 2. La producción de yemas por tallo de todo el ciclo de estudio en *Calymperes afzelii* fue significativamente mayor que la de *Syrrhopodon incompletus* ($U= 4100$, $p= 8.118e^{-09}$). El número de yemas por cm^2 y de tallos gemíferos tienen valores mayores en *C. afzelii*; en cambio, *S. incompletus* tiene mayor densidad de tallos y tallos sexuales/ cm^2 . La producción estimada de yemas por colonia puede calcularse usando los datos de la Tabla 2, con el número medio de yemas por cm^2 multiplicada por el área total de la colonia o con la siguiente fórmula:

Producción estimada de yemas por colonia = Número de yemas por tallo \times Densidad de tallos/ cm^2 \times Porcentaje de tallos gemíferos/ cm^2 (expresado como proporción) \times Área de la colonia.

Tabla 2. Resumen de las variables analizadas en las dos especies con su media, desviación estándar y el tamaño de muestra (N) utilizada en cada una.

Variable	<i>Calymperes afzelii</i>	<i>Syrrhopodon incompletus</i>	N
Número de yemas por tallo	41 \pm 38	26 \pm 52	120
Número de yemas por cm^2	146 \pm 24	132 \pm 197	24
Densidad de tallos/ cm^2	9 \pm 2	11 \pm 3	24
Porcentaje de tallos gemíferos/ cm^2	70 \pm 34	36 \pm 38	18
Porcentaje de tallos sexuales/ cm^2	32 \pm 28	51 \pm 28	18

Las características de los forofitos y la cobertura de las colonias en ambas especies se presentan en la Tabla 3. Los musgos no crecen en los mismos forofitos y de las cuatro especies de árboles una no pudo determinarse. La corteza fisurada fue la más común, el pH fue relativamente neutro con un intervalo de 6.0 a 7.7 y la capacidad de retención de agua varió de 70-233%. El diámetro a la altura del pecho fue superior a 93 cm y la exposición de las colonias fue muy variable. La colonia más grande de *C. afzelii* tuvo una cobertura de 2937 cm^2 y representa la mayor cobertura por forofito. En *S. incompletus* la colonia más grande tuvo un área de 1829 cm^2 y la mayor cobertura por forofito fue de 3455 cm^2 . La cobertura total de *C. afzelii* en las parcelas fue de 3521 cm^2 y en *S. incompletus* de 5985 cm^2 .

Tabla 3. Características analizadas de los forofitos y de las colonias en cada una de las tres parcelas del área de estudio.

	PARCELA 1		PARCELA 2			PARCELA 3	
Forofito	P1F1	P1F2	P2F1	P2F2	P2F3	P3F1	P3F2
Especie	<i>Spondias mombin</i>	<i>S. mombin</i>	No determinada	<i>S. mombin</i>	<i>Guazuma ulmifolia</i>	<i>Dialium guianense</i>	<i>D. guianense</i>
DAP (cm)	172	93	138	141	152	180	160
Exposición	230SW	307NW	60NE	220SW	120SE	275W	255W
Corteza	Fisurada	Fisurada	Porosa	Fisurada	Fisurada	Lisa	Lisa
CRA (%)	78	70	133	111	233	175	167
pH	7.5	7.7	6	7.3	6.9	6	6.5
Altura muestreada (m)	1.7	1.8	1.8	1.9	1.8	2	1.9
Colonia más grande <i>C. afzelii</i> (cm ²)	2937	38		111	194		
Colonia más grande <i>S. incompletus</i> (cm ²)			1829			1511	472
Cobertura por forofito (cm ²)	2937	112	3455	278	194	1661	869
Número de colonias	1	6	2	9	2	3	3
Cobertura total <i>Calymperes afzelii</i> (cm ²)	3521						
Cobertura total <i>Syrrhopodon incompletus</i> (cm ²)	5985						

Los valores de la media de yemas producidas por tallo a través de los meses de muestreo y el intervalo de confianza del 95% para cada especie se presentan en la Figura 4. Se observa un patrón de producción de yemas relacionado con la precipitación. En los meses de septiembre, noviembre y enero, que forman parte de la temporada de lluvias en Tabasco, se observó una mayor cantidad de yemas; en los meses de marzo, mayo y junio, donde la precipitación es comparativamente menor, hubo una disminución en el número de yemas.

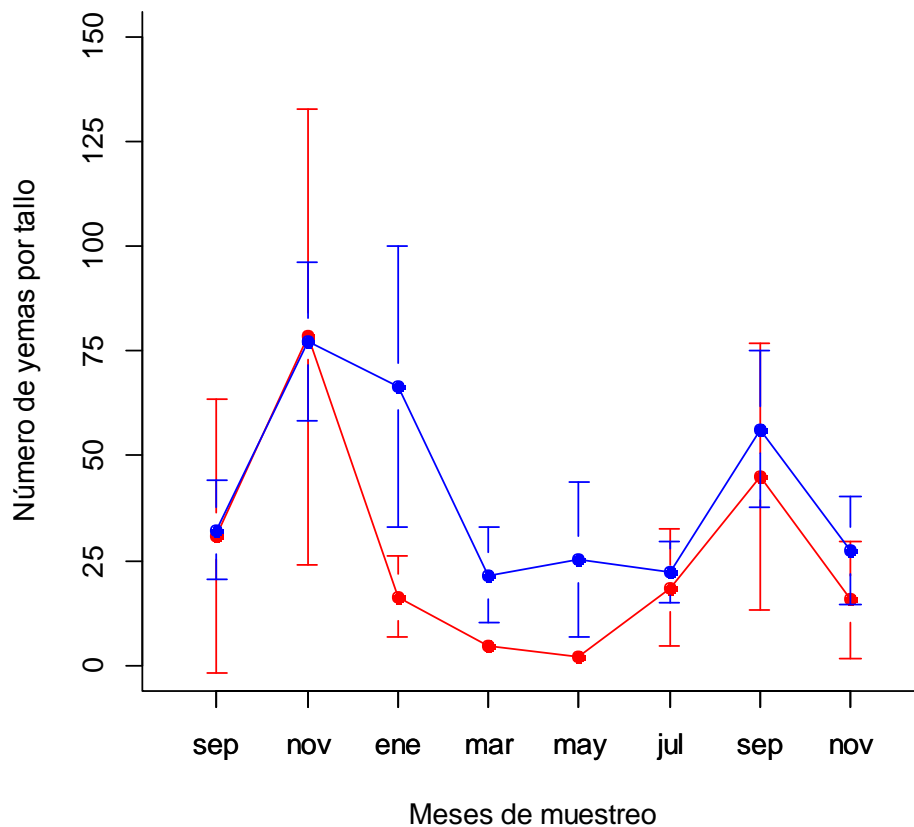


Figura 4. Número promedio de yemas producidas por tallo e intervalo de confianza del 95% en los meses de muestreo de septiembre 2015 a noviembre 2016 para *Calymperes afzelii* (azul) y *Syrrhopodon incompletus* (rojo).

La diferencia principal en los patrones de producción de yemas se observa en valores bajos de precipitación media diaria observados por bimestre (Figura 5). Los valles en la estimación por kernel se forman por la ausencia de observaciones en esos valores y por el ancho de banda elegido; sin embargo, la estimación es útil para los propósitos establecidos. La probabilidad de que se presente por lo menos

una yema es alta en 4-7 mm de precipitación en ambas especies. La probabilidad de que se produzca por lo menos una yema por tallo en valores menores a los 4 mm de precipitación media diaria en *C. afzelii* es de 0.20 y en *S. incompletus* la probabilidad es de 0.09 (APÉNDICE- Figura. 1).

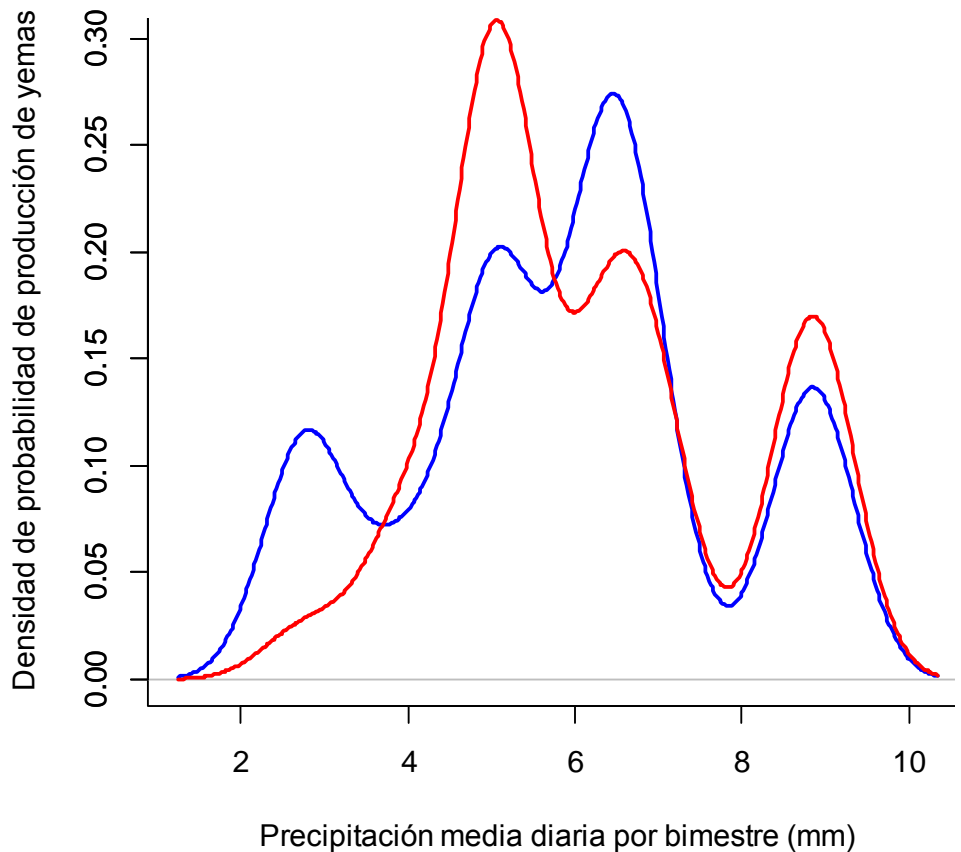


Figura 5. Estimación por kernel de la función de densidad de probabilidad de que se produzca por lo menos una yema con relación a la precipitación media diaria bimestral en *Calymperes afzelii* (azul) y *Syrrhopodon incompletus* (rojo). La densidad de probabilidad es alta en valores intermedios de precipitación. El ancho de banda es 0.5.

El tamaño medio de las yemas de *C. afzelii* es de $156 \pm 32 \mu\text{m}$ y en *S. incompletus* de $130 \pm 35 \mu\text{m}$; la variación en el tamaño de las yemas se presenta en la Figura 6. Las yemas de *C. afzelii* son significativamente más grandes que las de *S. incompletus* ($U= 49\ 920$, $p= <2.2e^{-16}$, $N=259$). No hay una correlación fuerte que pueda indicar que el tamaño de las yemas afecta la cantidad producidas por tallo en *C. afzelii* ($r_s= 0.23$) ni en *S. incompletus* ($r_s= -0.02$) (Figura 7).

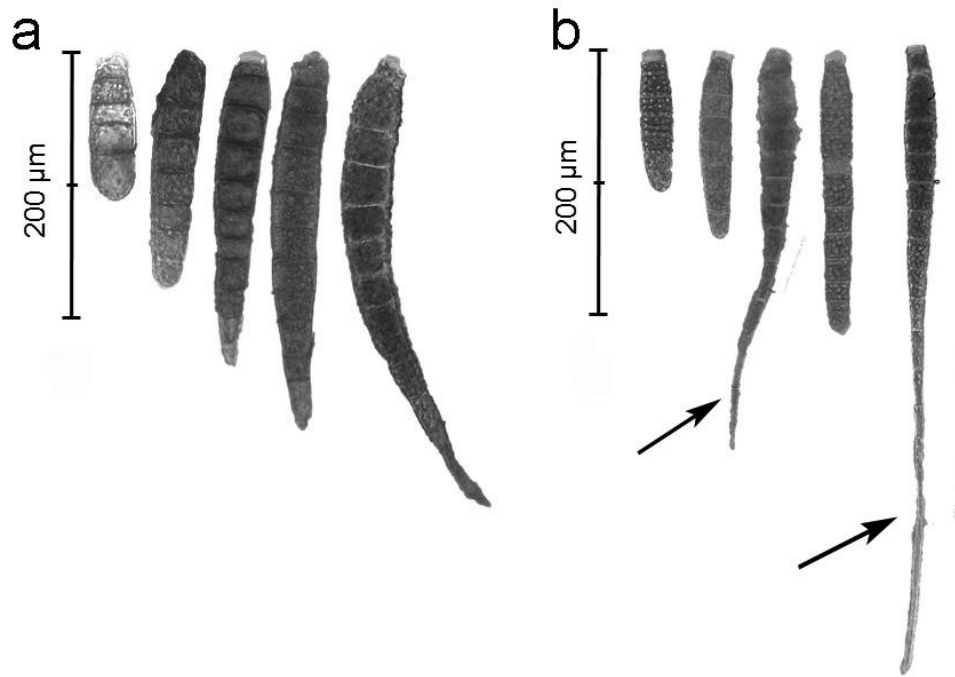


Figura 6. Variación en el tamaño de las yemas. **a.** *Calymperes afzelii*. **b.** *Syrrhopodon incompletus*, yemas con apéndices (flechas).

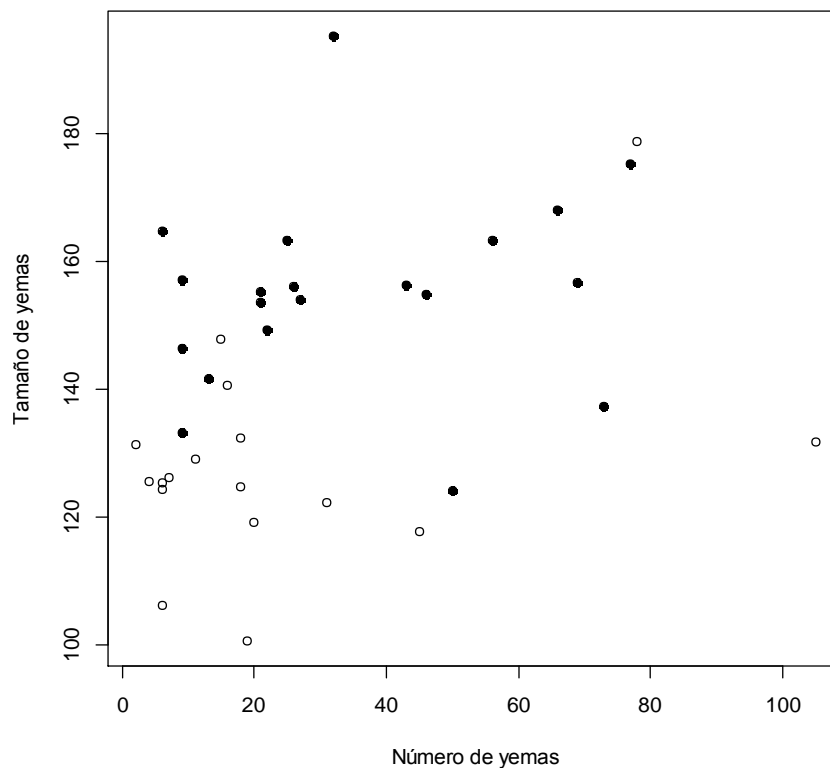


Figura 7. Relación entre el número promedio de yemas por tallo y su tamaño (µm) en *Calymperes afzelii* (●) y *Syrrhopodon incompletus* (○).

Los resultados de la regresión múltiple Quasi-Poisson de la producción de yemas por tallo en *C. afzelii* muestran que cada una de las variables estudiadas tiene un efecto positivo sobre la producción de yemas cuando las demás permanecen constantes (Tabla 4). La presencia de cualquier estructura sexual aporta un 28% de incremento a la producción de yemas por tallo. La precipitación y la ausencia de estructuras sexuales afectan significativamente el número de yemas por tallo en esta especie.

Tabla 4. Regresión múltiple Quasi-Poisson del número de yemas producidas por tallo en *Calymperes afzelii*. El parámetro de dispersión es 21.53. Los valores de $p < 0.05$ se indican en negritas; $N=87$.

Variables	β	Exp. (β)	Error Estándar	p
(Intercepto)	2.145	8.55	0.490	3.47e⁻⁰⁵
Densidad de tallos	0.029	1.03	0.046	0.532
Estructura sexual	0.250	1.28	0.186	0.180
Precipitación	0.176	1.19	0.039	2.49e⁻⁰⁵

β : Coeficiente

El modelo de producción de yemas por cm^2 en *C. afzelii* difiere del anterior en los efectos de algunas variables (Tabla 5). El número de yemas por cm^2 es afectado positivamente por el número de tallos gemíferos/ cm^2 (porcentaje) y la precipitación, y de forma negativa por la densidad de tallos y el número de tallos sexuales/ cm^2 (porcentaje). El número de tallos gemíferos/ cm^2 es un predictor de la producción de yemas por cm^2 .

Tabla 5. Regresión múltiple Quasi-Poisson del número de yemas producidas por cm^2 en *Calymperes afzelii*. El parámetro de dispersión es 21.53. Los valores de $p < 0.05$ se indican en negritas; $N=18$.

Variables	β	Exp. (β)	Error Estándar	p
(Intercepto)	2.997	20.03	0.718	1.09e⁻⁰³
Densidad de tallos	-0.041	0.96	0.057	0.483
% Gemíferos	0.028	1.03	0.006	4.08e⁻⁰⁴
% Sexuados	-0.004	1.00	0.004	0.289
Precipitación	0.085	1.09	0.047	0.097

β : Coeficiente

%: Porcentaje de tallos gemíferos o sexuados por cm^2 .

El análisis de regresión múltiple de producción de yemas por tallo en *S. incompletus* muestra que la mayoría de las variables tienen un efecto positivo sobre el número de yemas (Tabla 6). La presencia de estructuras sexuales en un tallo, en cambio, disminuye la producción de yemas en un 44%. Todas las variables resultaron estadísticamente significativas como predictores de la producción de yemas por tallo, principalmente la precipitación.

Tabla 6. Regresión múltiple Quasi-Poisson del número de yemas producidas por tallo en *Syrrhopodon incompletus*. El parámetro de dispersión es 13.51. Los valores de $p < 0.05$ se indican en negritas; $N=87$.

Variables	β	Exp. (β)	Error Estándar	p
(Intercepto)	-1.462	0.232	0.653	0.0277
Densidad de tallos	0.145	1.156	0.035	7.62e⁻⁰⁵
Estructura sexual	-0.567	0.567	0.238	0.0194
Precipitación	0.444	1.559	0.054	3.23e⁻¹²

β : Coeficiente

El modelo de producción de yemas por cm^2 en *S. incompletus* indica que todas las variables, a excepción del número de tallos sexuados, tienen un efecto positivo (Tabla 7). Por el contrario, la producción de tallos sexuados (porcentaje) tiene un efecto negativo en el número de yemas por cm^2 . En esta especie también el número de tallos gemíferos es un predictor de la producción de yemas por cm^2 .

Tabla 7. Regresión múltiple Quasi-Poisson del número de yemas producidas por cm^2 en *Syrrhopodon incompletus*. El parámetro de dispersión es 26.21. Los valores de $p < 0.05$ se indican en negritas; $N=18$.

Variables	β	Exp. (β)	Error Estándar	p
(Intercepto)	2.854	17.350	0.775	0.0028
Densidad de tallos	0.033	1.034	0.046	0.4807
% Gemíferos	0.023	1.023	0.006	0.0020
% Sexuados	-0.009	0.992	0.004	0.0783
Precipitación	0.056	1.058	0.088	0.5313

β : Coeficiente

%: Porcentaje de tallos gemíferos o sexuados por cm^2 .

El hipervolumen que indica la probabilidad de que co-ocurrán valores de dos variables se muestra en la Figura 8 para *C. afzelii* y en la Figura 9 para *S. incompletus*.

El hipervolumen de *C. afzelii* indica que puede producir yemas a densidades de 5 a 10 tallos/cm². Cuando todos los tallos en un cm² son gemíferos tiende a producirse 200 yemas/cm². Es más probable que la especie produzca yemas en un cm² cuando hay pocos tallos sexuales/cm² (<50%). También, es más probable que produzca tallos gemíferos cuando la precipitación media diaria por bimestre sea de 6-8 mm. La producción de tallos sexuales es baja comparada con *S. incompletus* (Figura 8).

En *S. incompletus* se produce una cantidad menor de yemas, aunque se observó que a densidades de 10 a 12 tallos/cm² es más probable que las produzca. Cuando menos de la mitad de los tallos en un cm² son gemíferos, hay mayor probabilidad de encontrar estructuras sexuales en todos ellos. La densidad de tallos no parece condicionar la producción de estructuras sexuales en *S. incompletus* pues se produjeron esporofitos a valores de 8-17 tallos/cm². Las demás asociaciones no presentan un volumen delimitado (Figura 9).

La comparación de los dos hipervolumenes presenta gráficamente los volúmenes únicos de cada especie sobre las características de producción de yemas (Figura 10). De manera general, el número de yemas de *C. afzelii* es mayor que en *S. incompletus* sin importar la variable con la que co-ocurra y, por el contrario, la producción de tallos sexuales es baja en *C. afzelii*. El porcentaje de tallos gemíferos que se presenta a densidades medias de 8.5 ± 2 tallos/cm² es comparativamente mayor en *C. afzelii*. Cuando la densidad de tallos es superior a 10 tallos/cm² es más probable que todos los tallos tengan estructuras sexuales. En *C. afzelii* todos los tallos en un cm² suelen ser gemíferos cuando hay pocos tallos sexuales; en *S. incompletus* cuando todos los tallos en un cm² desarrollan estructuras sexuales pocos tallos producen yemas.

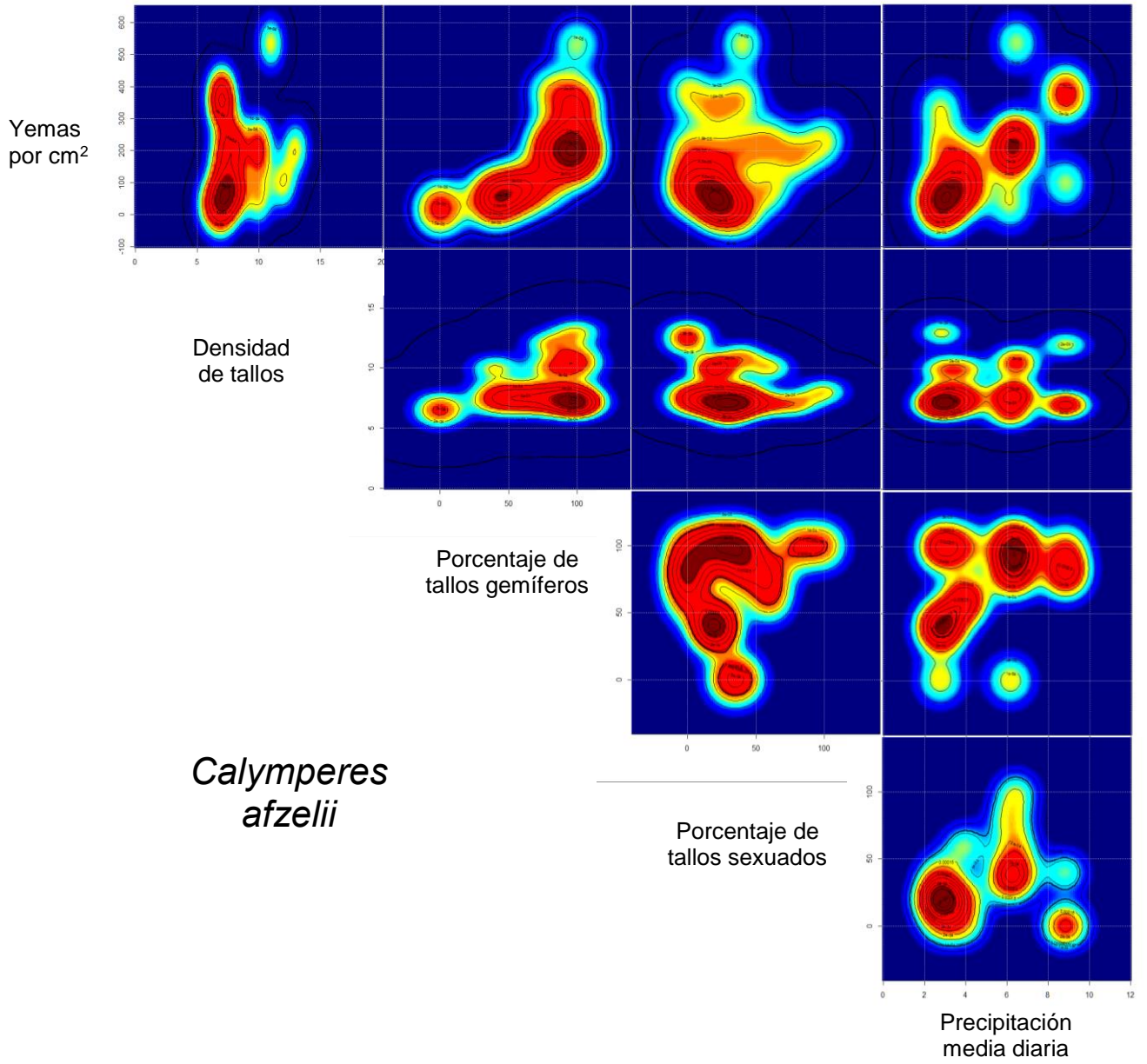


Figura 8. Hipervolumen de las variables muestreadas en *Calymperes afzelii*. El color rojo o pardo representa las partes del volumen con mayor probabilidad de que co-ocurran valores de ambas variables y la transición al azul representa una disminución de dicha probabilidad. El contorno de línea gruesa engloba el 95% de los datos.

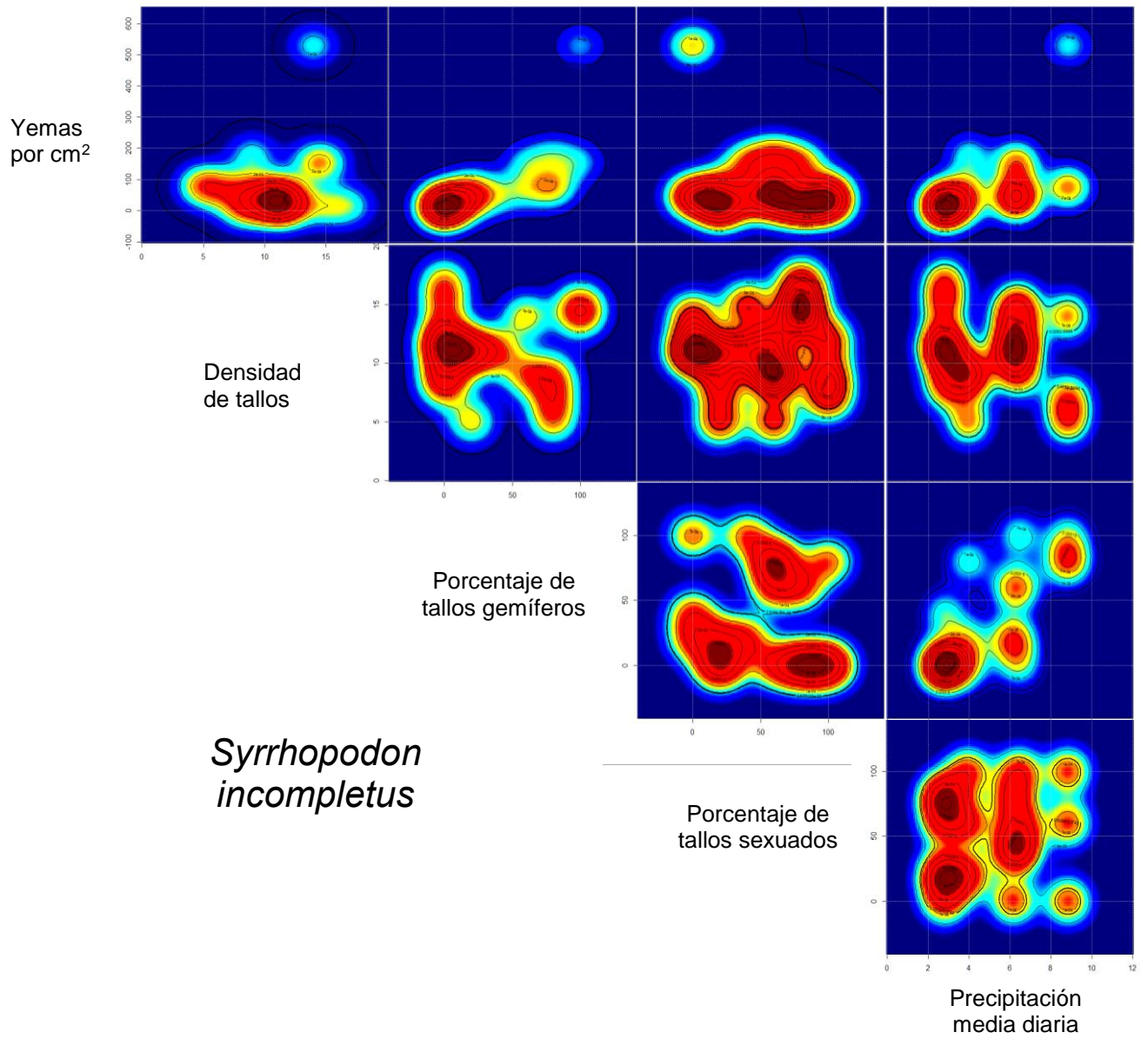


Figura 9. Hipervolumen de las variables muestreadas en *Syrrhopodon incompletus*. El color rojo o pardo representa las partes del volumen con mayor probabilidad de que co-ocurrán valores de ambas variables y la transición al azul representa una disminución de dicha probabilidad. El contorno de línea gruesa engloba el 95% de los datos.

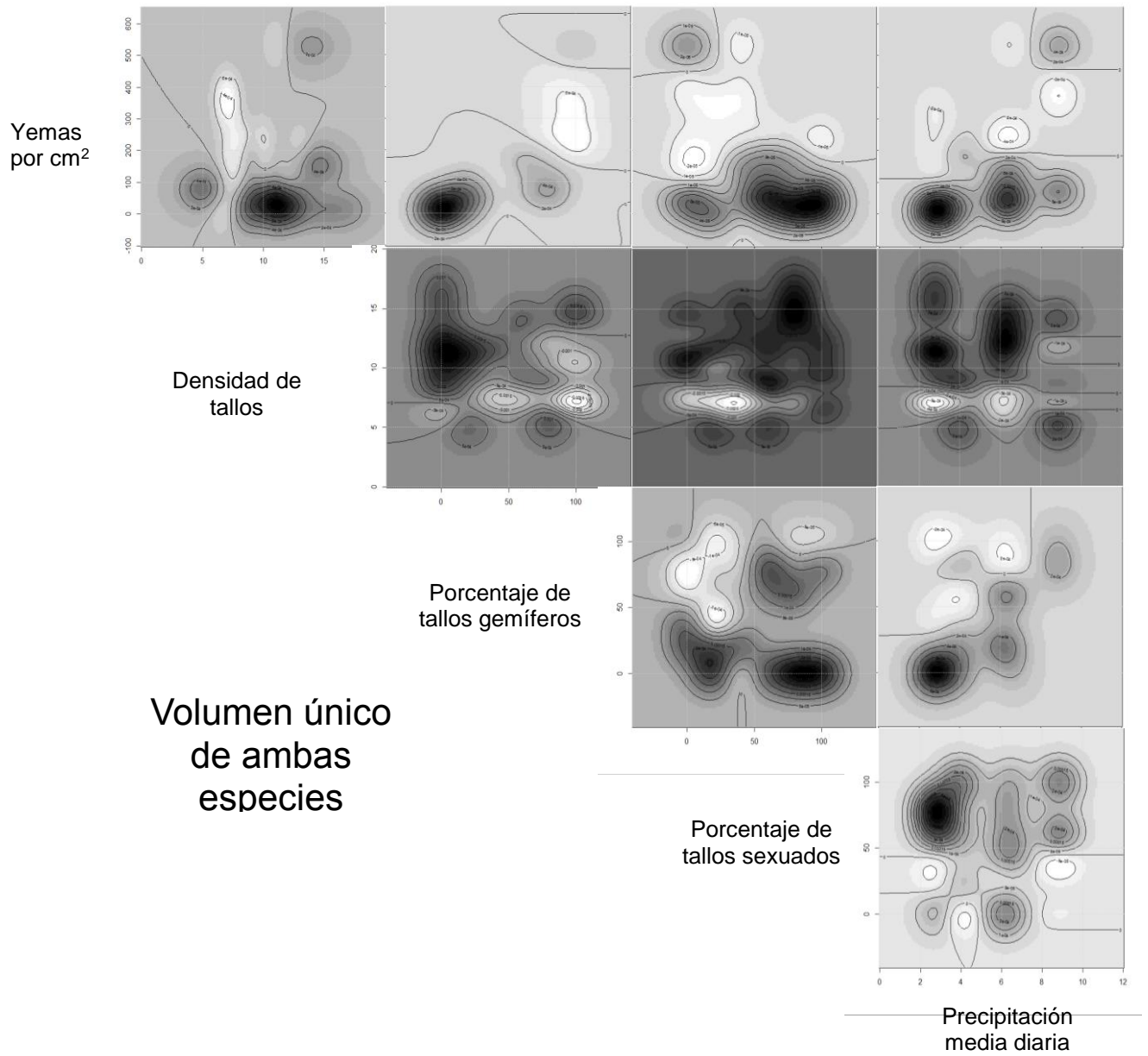


Figura 10. Hipervolúmenes combinados donde el color blanco representa el volumen único de *Calymperes afzelii* y la transición al color negro el volumen único de *Syrrhopodon incompletus*. El color gris indica las zonas de los volúmenes que son más similares en las dos especies.

DISCUSIÓN

El tipo de corteza, el pH y la capacidad de retención de agua (CRA) de los forofitos donde crecen las colonias difieren entre especies de musgos (véase Tabla 3). El tipo de corteza de los árboles donde crecía *Calymperes afzelii* fue fisurada, con un pH casi neutro y una CRA variable. Las colonias de *Syrrhopodon incompletus* se encontraron en forofitos de corteza lisa o porosa, con un pH más ácido y una CRA superior al 100%. Se ha propuesto que las briofitas pueden establecerse en varios tipos de corteza, pero las fisuradas parecen mantener un microambiente favorable para la germinación de propágulos (yemas o esporas) (Barkman, 1958). Estas observaciones, coinciden con el argumento de que las algunas especies se establecen sobre árboles con características específicas de pH, corteza y CRA.

El pH de la corteza afecta el establecimiento, desarrollo y reproducción de varias briofitas epífitas (Barkman, 1958; Bates y Brown, 1981; Löbel y Rydin, 2010). Egunyomi y Olarinmoye (1983) reportan a *Calymperes palisotii* en Nigeria sobre árboles de *Samanea saman* (Jacq.) Merr. con un pH de 5.8-7.7 que es muy similar al de los forofitos de este estudio (pH 6-7). En condiciones de laboratorio las yemas pueden establecerse en un intervalo más amplio (pH 4-8), alcanzando el 100% de germinación (Löbel y Rydin, 2010). Si esto ocurre en las especies de estudio, la capacidad de establecimiento en las mismas especies de árboles o con pH similares podría ser alta, tomando en cuenta que las yemas parecen ser liberadas en eventos de lluvia cuando la desecación no representaría una limitante para la germinación. Además, la CRA de los forofitos analizados es mayor que la de varias especies de zonas templadas que reporta Barkman (1958). En un ambiente tropical donde la humedad ambiental a través de un año no es tan variable, la CRA y el tipo de corteza observados podrían facilitar el establecimiento de las yemas sobre los forofitos en eventos de diseminación.

El forofito P1F1 alberga la colonia más grande de *C. afzelii* (2937 cm²). Por su parte, *S. incompletus* muestra una colonia similar en el forofito P2F1 (1829 cm²). Las colonias que se encuentran en distintas parcelas están separadas por lo menos

100 m de distancia. Es posible que las diferencias entre las características de los forofitos y los microambientes que en ellos se forman no hayan permitido que las colonias de ambas especies se entremezclaran. *C. afzelii* se encontró en cuatro árboles con una cobertura total de 3521 cm² y *S. incompletus* en tres árboles cubriendo 5985 cm². El número de forofitos que ocupa cada especie se podría relacionar mejor con la capacidad de dispersión de los propágulos, la distancia entre árboles y las propiedades de la corteza. La cobertura, por otra parte, puede ser resultado de la cantidad de propágulos que logran establecerse en un mismo forofito. Aunque en *C. afzelii* se esperaría encontrar colonias de gran cobertura debido a su alta producción de yemas, se observaron numerosas colonias de poca cobertura por forofito que podrían corresponder a diferencias en el tiempo de colonización. En *S. incompletus* hubo pocas colonias por árbol pero de mayor cobertura (véase Tabla 3). Estas relaciones deben ser abordadas con metodologías como las propuestas por Löbel y Rydin (2010) y Stieha *et al.* (2002), que permitan conocer el potencial de diseminación y la capacidad de establecimiento de las yemas.

El número promedio de yemas por cm² indica la capacidad de producción y colonización en ambas especies, ya que entre más yemas se produzcan mayores son las probabilidades de que alguna se establezca en un sitio con condiciones adecuadas (Tabla 2). Por ejemplo, la colonia más grande en *C. afzelii* (2937 cm²) tiene una capacidad de producción de 428 802 yemas con una estimación basada en datos de yemas por cm² o 758 627 yemas si se utiliza la fórmula mencionada en RESULTADOS (pag.15). En *S. incompletus* la colonia más grande (1829 cm²) tiene un capacidad de producción de 241 428 si se estima con el número de yemas por cm² o 188 313 con la fórmula de producción promedio de yemas por colonia. La diferencia en la capacidad de producción de yemas de *C. afzelii* es casi el doble que la de *S. incompletus*. Las colonias mencionadas podrían ser fuentes potenciales de diseminación de yemas en el área. Estas estimaciones se basan en promedios de las variables, por lo que en época de lluvias el número de yemas que se producen en cada especie sería mayor y por lo tanto podría haber más posibilidades de diseminación y establecimiento. Además, la cantidad de yemas que pueden ser

liberadas por la acción de gotas de lluvia es otra característica que podría afectar el proceso de dispersión y colonización. No se cuenta con datos de la producción de propágulos asexuales en otros musgos tropicales; sin embargo, Algar-Hedderon *et al.* (2013) reportan una producción promedio entre 2716 y 1770 yemas por tallo y una densidad media de 77 tallos/cm² en dos poblaciones de la hepática *Lophozia ventricosa* (Dicks.) Dumort en Noruega. Aunque el número de yemas es mayor en *L. ventricosa* la comparación es difícil ya que sus yemas son casi cinco veces más pequeñas (20-25 µm) que las de la especie de estudio.

Los musgos *Calymperes afzelii* y *Syrrhopodon incompletus* tienen un patrón de producción de yemas estrechamente relacionado con la precipitación en el área de estudio. El patrón de producción de yemas (Figura 5) indica eventos de producción y liberación de yemas en el área. Las yemas se producen en precipitaciones moderadas en la temporada de lluvias, pero su producción baja cuando la precipitación disminuye. Este patrón es consistente con otros reportes de zonas tropicales, como la producción de hojas gemíferas de *C. afzelii* y *C. erosum* Mull. Hal. (Odu y Owutomo, 1982) y la producción de yemas asociada a precipitaciones altas en *C. palisotii* (Egunyomi y Olarinmoye, 1983) y otras seis especies de Calymperaceae (Pereira *et al.*, 2016). El número de yemas registrado en valores altos de precipitación para ambas especies parece ser resultado de su liberación y no de una disminución en su producción, ya que el efecto de la lluvia sobre las hojas puede favorecer la liberación de yemas en Calymperaceae y otras briofitas (Egunyomi y Olarinmoye, 1983; Pohjamo *et al.*, 2006). La probabilidad de producir yemas con una precipitación diaria bimestral menor a 4 mm en *C. afzelii* pudiera considerarse como una estrategia de colonización si las yemas logran pasar las etapas de diseminación y establecimiento en dichas condiciones (*cf.* Stihea *et al.*, 2014). Las yemas de *C. afzelii* podrían establecerse aún en época de secas ya que los propágulos asexuales de muchas briofitas desarrollan plantas más rápido que las esporas y tienen tolerancia a la desecación (Löbel y Rydin, 2010; Stark *et al.*, 2016). Para probar esta hipótesis se necesita tomar en cuenta aspectos de diseminación, tolerancia y germinación de las yemas de *C. afzelii* en condiciones de baja humedad o desecación.

La diferencia del tamaño de yemas entre especies puede ser atribuida a la variación intragenérica. *C. afzelii* tiene yemas más grandes que *S. incompletus*, contrario a lo reportado por Reese (2001a) donde las yemas del género *Syrrhopodon*, en general, son más grandes que las de *Calymperes*. El tamaño de las yemas de *S. incompletus* encajan en el intervalo mencionado por Reese (1977) hasta de 160 μm ; en *C. afzelii* no se habían reportado mediciones de las yemas. En especies epífitas como las Calymperaceae el tamaño de las yemas ($> 20 \mu\text{m}$) puede afectar la diseminación local porque está relacionado con el tiempo que permanecen dentro de corrientes de aire y con la velocidad de caída (During, 1992; Glime, 2007). Los apéndices distales observados en algunas yemas (Figura 6) también podrían actuar como palancas al contacto con la lluvia facilitando la liberación, como estructuras aerodinámicas o de anclaje en las cortezas de forofitos (véase Reese, 2001a). Sólo a nivel de género se ha observado cierta relación del tamaño de yemas con las áreas de distribución y los intervalos ecológicos. *Syrrhopodon* con yemas más grandes que *Calymperes* tiene una distribución más amplia y se le encuentra en diversos hábitats, aunque esta relación no parece presentarse cuando se analiza a nivel interespecífico (Reese, 2001a).

No se encontró una correlación en ninguna de las dos especies que indicara que al aumentar el tamaño de las yemas se reducía el número de estas o viceversa (Figura 7). Esta relación no sólo tendría implicaciones en la dispersión y sobrevivencia de los propágulos sino en otros rasgos de historia de vida de las especies (During, 1979; Löbel *et al.*, 2009). De existir este tipo de correlación en especies gemíferas cada colonia podría tener características únicas de producción que afectarían el éxito en el reclutamiento por parte de una o más colonias (Algar-Hedderson *et al.*, 2013). Aunque a nivel intraespecífico no se encontró dicha relación, a nivel familia se ha reportado que *Calymperes* produce más yemas de menor tamaño, seguido del género *Mitthyridium* H. Rob. en una escala similar y *Syrrhopodon* con un menor número de yemas, pero más grandes (Reese, 2001a).

De manera intuitiva el porcentaje de tallos gemíferos está relacionado con la producción de yemas por cm^2 en las dos especies; al aumentar el número de tallos

productores de yemas, la cantidad de éstas en determinada área será mayor que en una donde no haya tallos gemíferos (Algar-Hedderson, 2013). Sólo en *S. incompletus* la densidad de tallos tuvo un efecto significativo en la producción de yemas por tallo, probablemente porque a mayor densidad es más probable encontrar algún tallo gemífero como mencionan Algar-Hedderson *et al.* (2013).

En *S. incompletus* se observó una producción frecuente de esporofitos en diferentes colonias a lo largo de los meses de estudio. Tal producción puede estar relacionada con la cercanía de tallos de sexos diferentes. Cuando la densidad de tallos es alta aumenta la probabilidad de que haya fertilización en colonias con ambos tallos sexuados por la cercanía entre estructuras reproductivas, pues la película de agua de los eventos de lluvia permite el desplazamiento de los anterozoides hacia los arquegonios (Kimmerer, 1991a). Cuando hay estructuras sexuales en *S. incompletus* el número de yemas por tallo disminuye (véase Tabla 8). Esta correlación ha sido reportada en otras briofitas (Algar-Hedderson *et al.*, 2013; Laaka-Lindberg, 2001; Kimmerer, 1991a; Maciel-Silva *et al.*, 2013; Manyanga *et al.*, 2011; Pereira *et al.*, 2016). Para *C. afzelii* esta relación no fue tan marcada tal vez por el bajo número de arquegonios y la ausencia de esporofitos, considerados estructuras de alta inversión energética en términos de biomasa en algunas briofitas (Laaka-Lindberg, 2001; Bisang y Ehrlén, 2002). La producción de anteridios por el contrario fue frecuente en los dos musgos.

En este estudio no se consideró la edad del tallo que muchas veces se asocia con su longitud. Por ejemplo, en *Octoblepharum albidum* Hedw., Maciel-Silva *et al.* (2013) reportan una alta probabilidad de portar esporofitos en tallos mayores a 3.54 mm. En Calymperaceae se ha reportado que después de formarse las primeras hojas estériles las siguientes son gemíferas seguidas por otras hojas estériles (Odu y Owotomo, 1982); lo anterior concuerda con la presencia de los tipos de reproducción en *S. incompletus*, donde se producen más yemas en tallos estériles, considerada una etapa temprana de desarrollo, que en tallos con estructuras sexuales que representan una etapa de maduración.

En *C. afzelii* las estructuras sexuales se producen a densidades de 5 a 10 tallos/cm², aunque la mayoría sólo produjo anteridios y no se encontró evidencia de reproducción sexual. Se localizaron pocos arquegonios al término de la época de lluvias, pero no mezclados o cerca de anteridios, lo que podría explicar la ausencia de esporofitos en el área. La alta producción de yemas de *C. afzelii* puede estar relacionada con la ausencia de esporofitos. Al no haber esporofitos o pocos arquegonios el número de yemas por tallo puede ser mayor como se ha reportado para algunas poblaciones de *Syrrhopodon involutus* Schwägr. en Asia (Fisher, 2011).

En el ciclo de estudio *C. afzelii* sólo produjo yemas, lo cual sugiere que persiste en el área a través de propágulos y al aumento de la cobertura sobre los forofitos durante todo el año. Aunque la diseminación por propágulos asexuales es más limitada que por esporas, la reproducción asexual o la ausencia de esporofitos no se relaciona directamente con áreas de distribución restringidas (Laenen *et al.*, 2015); en otros musgos, por ejemplo, en *Syntrichia amphidiacea* (Müll. Hal.) R.H. Zander que se reproduce principalmente por yemas, su área de distribución en México es comparativamente amplia (Mishler, 1988). No obstante, a nivel local la distribución de *C. afzelii* podría verse afectada si la distancia entre forofitos con características adecuadas es grande (20 m en el caso de *Marchantia inflexa* Nees y Mont.; véase Stihea *et al.*, 2004). Aunque es probable que las yemas germinen aún bajo condiciones de baja humedad como se mencionó anteriormente (Löbel y Rydin, 2010; Newton y Mishler, 1994), la época de secas también podría representar otro obstáculo en el establecimiento de *C. afzelii*. En los propágulos asexuales la alta tasa de establecimiento está ligada a la dispersión de corta distancia (Mishler, 1988; Newton y Mishler, 1994). Esta especie podría encajar en la clasificación de estrategias de vida de Daring (1979, 1992) como una especie “viajera de vida larga” (long-lived shuttle), que son generalmente dioicas con un potencial de vida de algunos años, de numerosas esporas pequeñas (< 20 µm) y con esfuerzo reproductivo medio; además, algunas presentan una producción reducida de esporofitos y mantienen sus poblaciones a través de propágulos asexuales.

La producción de yemas y su relación con el porcentaje de tallos gemíferos y sexuados por cm² tienen implicaciones en la historia de vida de las especies. *Syrrhopodon incompletus* produce yemas principalmente en la temporada de lluvias y esporofitos de manera constante en el área de estudio. La dispersión por esporas puede extender su población hacia forofitos lejanos a los que sería difícil llegar por medio de las yemas. La producción recurrente de estructuras sexuales en especies tropicales dioicas puede ser resultado de las temperaturas cálidas y la disponibilidad de agua de estos ambientes (Maciel-Silva y Marques, 2011; Maciel-Silva y Pereira de Olivera, 2016), aunque es necesario analizar directamente la respuesta de las plantas a éstas y otras variables ambientales. La presencia recurrente de esporofitos y el bajo número de arquegonios podrían indicar una fertilización eficaz. Los tipos de reproducción en *S. incompletus* podrían responder al crecimiento de la planta, donde en las primeras etapas de desarrollo se producen yemas que dan lugar a un aumento en la cobertura; al madurar los esporofitos, las esporas actúan como agentes de dispersión de largo alcance. Otra hipótesis sobre los tipos de reproducción se relaciona con la formación de más yemas durante la época de lluvias sin importar la etapa de desarrollo de la planta y paralelamente la formación de arquegonios y el crecimiento del esporofito a lo largo de todo un ciclo anual.

En teoría el número de forofitos ocupados por *S. incompletus* en la zona de estudio debería ser mayor que la de *C. afzelii* porque la presencia de ambos tipos de reproducción le confieren ventajas en la colonización de nuevos sitios por diseminación de yemas y por dispersión de esporas. Por ejemplo, en *Tetraphis pellucida* se ha reportado una dominancia sobre troncos caídos o en descomposición que es atribuida a la combinación de ambos tipos de reproducción (Kimmerer, 1991a). El número de variables que afectan y condicionan la producción de yemas en *S. incompletus* son mayores que en *C. afzelii* debido a las interacciones entre la reproducción sexual y asexual. De acuerdo a la clasificación de During (1979, 1992), esta especie también pudiera considerarse como “viajera de vida larga”.

La forma en que se reproducen las especies se relaciona con características ecológicas y tiene implicaciones de tipo evolutivo (véase Wyatt, 1994). Por ejemplo, en la hepática *Marchantia inflexa* la correlación negativa de la reproducción sexual con la asexual en tallos parece ser resultado de la interacción entre los genotipos estudiados (carreteras y ríos) y el ambiente (diferencias en exposición a la luz) (Brzyski *et al.*, 2015). Por otra parte, la diversidad genética en poblaciones de briofitas depende de la forma en que se reclutan nuevas plantas, ya sea a través de individuos generados por recombinación genética o propágulos asexuales que dan origen a clones. Las especies con reproducción asexual recurrente pueden llegar a tener una variación genética similar a la de especies con predominancia de reproducción sexual. Dicha variación ha sido atribuida a la producción ocasional de esporofitos y a posibles mutaciones somáticas en las células apicales de crecimiento (Mishler, 1988; Newton y Mishler, 1994; Paasch *et al.*, 2015; Spagnuolo *et al.*, 2009). A nivel paisaje, las especies con reproducción asexual suelen tener más diferenciación genética entre sus poblaciones debido al flujo génico limitado ocasionado por la dispersión a corta distancia de los propágulos asexuales (Boquete *et al.*, 2016; Hock *et al.*, 2008; Kyrkjeeide *et al.*, 2016; Spagnuolo *et al.*, 2009; Wang *et al.*, 2012). En opinión de Newton y Mishler (1994), es probable que la variación genética sea de menor importancia en las briofitas debido a que la supervivencia de la planta está más relacionada con la efectividad de dispersión y establecimiento que con la variabilidad de los genes. En cualquiera de los casos, la reproducción asexual puede mantener las poblaciones de especies en un ambiente tropical y también alberga el potencial de conservar o generar variación genética que a lo largo del tiempo pueda desencadenar eventos evolutivos.

CONCLUSIONES

Los musgos epífitos *Calymperes afzelii* y *Syrrhopodon incompletus* parecen tener preferencias distintas por el pH, la capacidad de retención de humedad y el tipo de corteza de los forofitos que podrían afectar su distribución local. Ambas especies muestran un patrón similar de producción de yemas asociada a la cantidad de precipitación, pero *C. afzelii* produjo más yemas por tallo a lo largo del ciclo de estudio. En estas especies no parece haber una correlación que indique que la cantidad de yemas disminuye al aumentar el tamaño de las mismas o viceversa.

La producción de yemas en *C. afzelii* está afectada principalmente por la precipitación. El alto número de tallos gemíferos por cm² se relaciona con la ausencia de esporofitos en la temporada de muestreo y una mayor disponibilidad de recursos destinados a la reproducción asexual. La producción de arquegonios y su fertilización son limitadas, aunque de momento se desconoce la causa. Las yemas son el principal mecanismo de supervivencia de esta especie en el área de estudio.

En contraste con la otra especie, en *S. incompletus* la producción de yemas ocurre al mismo tiempo que el desarrollo de esporofitos. En este caso los recursos de la planta se expresan en ambos tipos de reproducción. Las yemas de *S. incompletus* son producidas en mayor cantidad cuando hay 4-7 mm de precipitación media diaria en un bimestre y los esporofitos parecen desarrollarse frecuentemente en un ciclo anual. Los tallos que aún no desarrollan estructuras sexuales tienden a producir más yemas que los que han producido gametangios o esporofitos. Las diferencias en la producción de yemas entre las dos especies son atribuidas a la correlación negativa entre la reproducción sexual y la asexual en *S. incompletus*.

La producción de yemas, la densidad de tallos, el porcentaje de tallos gemíferos y sexuales por cm² son importantes en la supervivencia de *C. afzelii* y *S. incompletus* porque representan su capacidad de colonización en el sitio. Estos musgos ejemplifican formas en las que una planta puede persistir en un ambiente tropical y reflejan la importancia de la reproducción asexual en poblaciones de

briofitas. Con este enfoque, el estudio de especies con reproducción asexual abre un amplio panorama para investigar procesos ecológicos de los propágulos como la efectividad de liberación, la distancia de disseminación, la capacidad de establecimiento y la resistencia a la desecación en zonas tropicales. Además, los estudios genéticos en este tipo de especies aportarían información valiosa del estado de sus poblaciones, de su historia biogeográfica y pondrían a prueba hipótesis relacionadas con la variación genética en briofitas que se reproducen casi exclusivamente por mecanismos asexuales.

LITERATURA CITADA

- Ah-Peng, C., Cardoso, A. W., Flores, O., West, A., Wilding, N., Strasberg, D. y Hedderson, T. A.** 2017. The role of epiphytic bryophytes in interception, storage, and the regulated release of atmospheric moisture in a tropical montane cloud forest. *Journal of Hydrology* 548: 665-673.
- Algar-Hedderson, N., Söderström, L. y Hedderson T. A.** 2013. Gemma output in the liverwort *Lophozia ventricosa* (Dicks.) Dumort: spatial variation, density dependence, and relationships among production components. *Journal of Bryology* 35: 173-179.
- Barkman, J. J.** 1958. *Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes*. Van Gorcum, Assen.
- Bates, J. W. y Brown, D. H.** 1981. Epiphyte differentiation between *Quercus petraea* and *Fraxinus excelsior* trees in a maritime area of South West England. *Plant Ecology* 48: 61-70.
- Bisang, I. y Ehrlén, J.** 2002. Reproductive effort and cost of sexual reproduction in female *Dicranum polysetum*. *The Bryologist* 105: 384-397.
- Boquete, M., Spagnuolo, V. y Fernández, J.** 2016. Genetic structuring of the moss *Pseudoscleropodium purum* sampled at different distances from a pollution source. *Ecotoxicology* 25: 1812-1821.
- Blonder, B., Lamanna, C., Violle, C. y Enquist, B. J.** 2014. The n-dimensional hypervolume. *Global Ecology and Biogeography* 23: 595-609.
- Brzyski, J. R., Taylor, W. y McLetchie, D. N.** 2014. Reproductive allocation between the sexes, across natural and novel habitats, and its impact on genetic diversity. *Evolutionary Ecology* 28: 247-261.
- Castillo, A. O. y Zavala, C. J.** 1996. Fisiografía, recursos vegetales y alternativas de manejo en el Parque Estatal Agua Blanca, Tabasco. *Universidad y Ciencia* 12: 63-70.
- Cummins, H y Wyatt, R.** 1981. Genetic variability in natural populations of the moss *Atrichum angustatum*. *The Bryologist* 84: 30-38.
- Drehwald, U.** 2003. Bryomonitor: Un sistema de biomonitoring en selvas tropicales. In: Blanes, J., R. M. Navarro, U. Drehwald, T. Bustamante, A. Moscoso, F.

- Muñoz y A. Torres (Eds.) *Las zonas de amortiguamiento: Un instrumento para el manejo de la biodiversidad, el caso de Ecuador, Perú y Bolivia*. FLACSO, Ecuador, pp. 311-322.
- Duckett, J. G. y Ligrone, R.** 1991. A survey of diaspore liberation mechanism and germination patterns in mosses. *Journal of Bryology* 17: 335-354.
- During, H. J.** 1979. Life strategies of bryophytes: A preliminary review. *Lindbergia* 5: 2-18.
- During, H. J.** 1992. Ecological classifications of bryophytes and lichens. *In*: Bates, J. W. y Farmer, A. M. (Eds.), *Bryophytes and Lichens in a changing Environment*. Clarendon Press, Oxford, pp. 1-31.
- Egunyomi, A. y S. Olarinmoye, O.** 1983. Studies on the distribution and vegetative reproduction of *Calymperes palisotii* Schwaegr. *Nova Hedwigia* 38: 487-499.
- Fisher, K. M.** 2011. Sex on the edge: reproductive patterns across the geographic range of the *Syrrhopodon involutus* (Calymperaceae) complex. *The Bryologist* 114: 674-685.
- Frahm, J.-P., O'Shea, B., Pócs, T., Koponen, T., Piippo, S., Enroth, J., Rao, P. y Fang, Y.-M** 2003. Manual of tropical bryology. *Tropical Bryology* 23: 1-196.
- Frey, W. y Kürschner, H.** 2011. Asexual reproduction, habitat colonization and habitat maintenance in bryophytes. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 206: 173-184.
- Fuselier, L.** 2008. Variation in life history characteristics between asexual and sexual populations of *Marchantia inflexa*. *The Bryologist* 111: 248-259.
- Gelman, A. y Hill, J.** 2007. *Data analysis using regression and multilevel-hierarchical models*, Vol. 1. Cambridge University Press. New York, USA.
- Glime, J. M.** 2007. *Bryophyte Ecology*. Volume 1-4 Ebook. Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. Disponible en <<http://www.bryoecol.mtu.edu/>>. Fecha de consulta 18 de octubre de 2016.
- Gradstein, R., Nadkarni, N. M., Krömer, T., Holz, I. y Nöske, N.** 2003. A protocol for rapid and representative sampling of vascular and non-vascular epiphyte diversity of tropical rain forests. *Selbyana* 24: 105-111.

- Gradstein, R., Hietz, P., Lücking, R., Sipman, H. J. M., Vester, H. F. M., Wolf, J. H. D. y Gardette, E.** 1996. How to sample the epiphyte diversity of tropical rain forests. *Ecotropica* 2: 59-72.
- Herben, T.** 1994. The role of reproduction for persistence of bryophytes populations in transient habitats. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 76: 115-126.
- Hock, Z., Szövényi, P., Schneller, J. J., Urmi, E. y Tóth, Z.** 2008. Are sexual or asexual events determining the genetic structure of populations in the liverwort *Mannia fragrans*? *Journal of Bryology* 30: 66-73.
- Hughes, J. G.** 1979. Seasonal behavior of gemmate shoots of *Tetraphis geniculata* Girgh. ex Milde in test-tube culture. *Journal of Bryology* 10: 539-551.
- Imura, S. y Iwatsuki, Z.** 1990. Classification of vegetative diaspores on Japanese mosses. *Hikobia* 10: 435-443.
- INEGI.** 1986. *Síntesis geográfica y anexos cartográficos del Estado de Tabasco.*
- Kimmerer, R. W.** 1991a. Reproductive ecology of *Tetraphis pellucida* I. Population density and reproductive mode. *The Bryologist* 94: 255-260.
- Kimmerer, R. W.** 1991b. Reproductive ecology of *Tetraphis pellucida*. II. Differential success of sexual and asexual propagules. *The Bryologist* 94: 284-288.
- Kimmerer, R. W.** 1994. Ecological consequences of sexual versus asexual reproduction in *Dicranum flagellare* and *Tetraphis pellucida*. *The Bryologist* 97: 20-25.
- Kimmerer, R. W. y Young, C. C.** 1995. The role of slugs in dispersal of the asexual propagules of *Dicranum flagellare*. *The Bryologist* 98: 149-153.
- Kleiber, C. y Zeileis, A.** 2008. *Applied Econometrics with R.* Springer-Verlag, New York, U. S. A. Disponible en: <https://CRAN.R-project.org/package=AER>
- Kricke R.** 2002. Measuring bark pH. In: Nimis P. L., Scheidegger C. y Wolseley P. A. (Eds.), *Monitoring with lichens - monitoring lichens.* Kluwer Academic Publishers in association with NATO Scientific Affairs Division, Netherlands, pp. 333–336.
- Kyrkjeeide, M. O., Hassel, K., Flatberg, K. I., Shaw, A. J., Brochmann, C. y Stenøien, H. K.** 2016. Long-distance dispersal and barriers shape genetic

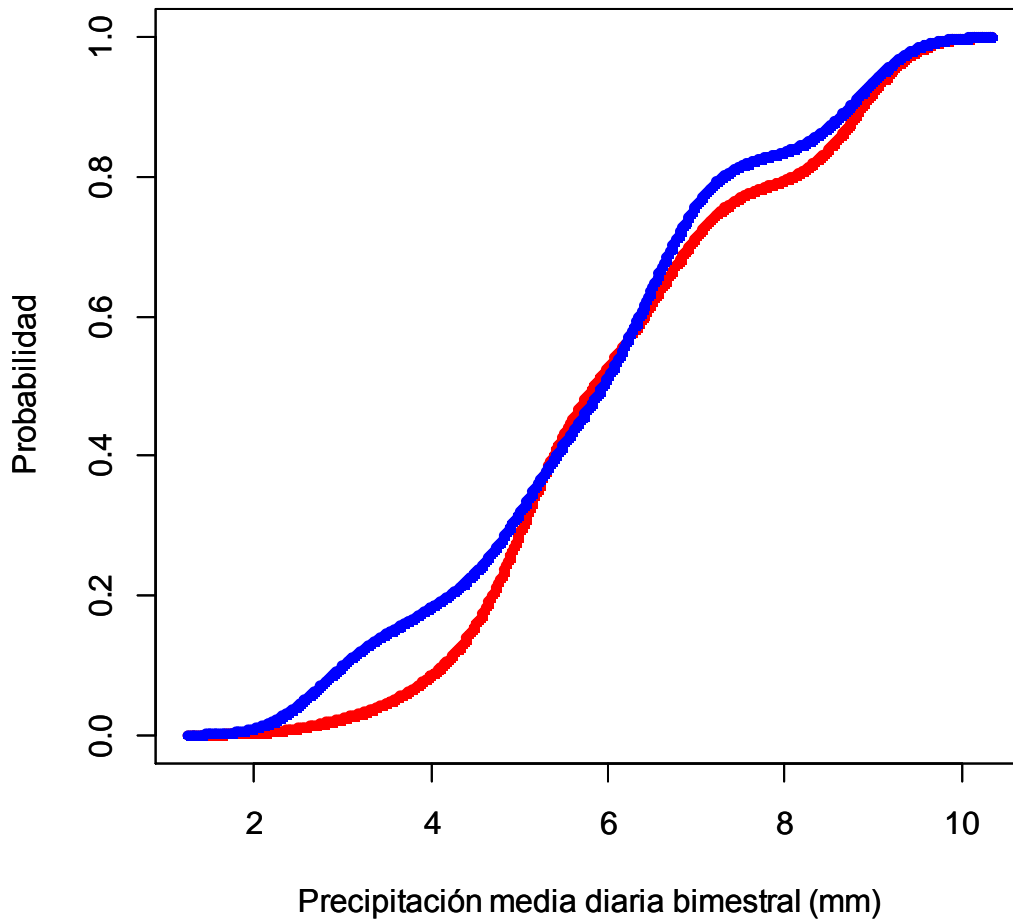
- structure of peatmosses (*Sphagnum*) across the Northern Hemisphere. *Journal of Biogeography* 43: 1215-1226.
- Laaka-Lindberg, S.** 1999. Asexual reproduction in a population of a leafy hepatic species *Lophozia silvicola* Buch. in central Norway. *Plant Ecology* 141: 137-144.
- Laaka-Lindberg, S. y Heino, M.** 2001. Clonal dynamics and evolution of dormancy in the leafy hepatic *Lophozia silvicola*. *Oikos* 94: 525-532.
- Laaka-Lindberg, S., Koperlainen, H. y Pohjamo M.** 2003. Dispersal of asexual propagules in bryophytes. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 93: 319-330.
- Laenen, B., Machac, A., Gradstein, S. R., Shaw, B., Patiño, J., Désamoré, A., Goffinet, B., Cymon, J. C., Shaw, J. y Vanderpoorten, A.** 2015. Geographical range in liverworts: does sex really matter? *Journal of Biogeography* 43: 627–635.
- Levia, D. F. y Herwitz, S. R.** 2005. Interspecific variation of bark water storage capacity of three deciduous tree species in relation to stemflow yield and solute flux to forest soils. *Catena* 64: 117-137.
- Levia, D. F. y Wubbena, N. P.** 2006. Vertical variation of bark water storage capacity of *Pinus strobus* L. (Eastern white pine) in southern Illinois. *Northeastern Naturalist* 13: 131-137.
- Löbel, S., Snäll, T., y Rydin, H.** 2009. Mating system, reproduction mode and diaspore size affect metacommunity diversity. *Journal of Ecology* 97: 176-185.
- Löbel, S. y Rydin, H.** 2010. Trade-offs and habitat constraints in the establishment of epiphytic bryophytes. *Functional Ecology* 24: 887–897.
- Longton, R. E.** 1992. Reproduction and rarity in British mosses. *Biological Conservation* 59: 89-98.
- Maciel-Silva, A. S., Coelho, M. L. P. y Pôrto, K. C.** 2013. Reproductive traits in the tropical moss *Octoblepharum albidum* Hedw. differ between rainforest and coastal sites. *Journal of Bryology* 35: 206-215.

- Maciel-Silva, A. S. y De Oliveira, M. P.** 2016. How tropical moss sporophytes respond to seasonality: examples from a semi-deciduous ecosystem in Brazil. *Cryptogamie, Bryologie* 37: 227-239.
- Manyanga, P., Söderström, L. y Hedderson, T. A.** 2011. Co-variation of life history characters in the family Lophoziaceae: a multivariate analysis. *The Bryologist* 114: 583-594.
- Mishler, B. D.** 1988. Reproductive ecology of bryophytes. In: Dovett-Loust, J. y Dovett-Loust, L. (Eds.), *Plant reproductive ecology: patterns and strategies*. Cambridge University Press, UK, pp. 285-306.
- Newton, A. E. y Mishler, B. D.** 1994. The evolutionary significance of asexual reproduction in mosses. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 76: 127-145.
- Odu, E. A. y Owotomo, O. O.** 1982. Periodic production of gemmiferous leaves in two west tropical African *Calymperes* species: *C. afzelii* Sw. and *C. erosum* C. Müll. *The Bryologist* 85: 239-242.
- Paasch, A. E., Mishler, B. D., Nosratinia, S., Stark, L. R. y Fisher, K. M.** 2015. Decoupling of sexual reproduction and genetic diversity in the female-biased Mojave Desert moss *Syntrichia caninervis* (Pottiaceae). *International Journal of Plant Sciences* 176: 751-761.
- Pennington, T. D., y Sarukhán, J.** 2005. *Árboles tropicales de México: Manual para la identificación de las principales especies*. 3° ed. UNAM-FCE, México.
- Pereira, I., Müller, F. y Moya, M.** 2014. Influence of *Nothofagus* bark pH on the lichen and bryophytes richness, Central Chile. *Gayana Botanica* 71: 120-130.
- Pereira, M. R., Dambros, C. S. y Zartman, C. E.** 2016. Prezygotic resource-allocation dynamics and reproductive-trade-offs in Calymperaceae (Bryophyta). *American Journal of Botany* 103: 1838-1846.
- Photoshop versión 2014.2.0.** 2014. Adobe Systems Incorporated.
- Pohjamo, M., Laaka-Lindberg, S., Ovaskainen, O. y Koperlainen, H.** 2006. Dispersal potential of spores and asexual propagules in the epixylic hepatic *Anastrophyllum hellerianum*. *Evolutionary Ecology* 20: 415-430.

- R Core Team.** 2015. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Reese, W. D.** 1977. The genus *Syrrhopodon* in the Americas: The elimbate species. *The Bryologist* 80: 2-31.
- Reese, W. D.** 1984. Reproductivity, fertility and range of *Syrrhopodon texanus* Sull. (Musci; Calymperaceae), a North American endemic. *The Bryologist* 87: 217-222.
- Reese, W. D.** 1993. Calymperaceae. *Flora Neotropica*. New York Botanical Garden Press 58: 1-101.
- Reese, W. D.** 1994. Calymperaceae. In: Sharp, A. J., Crum, H. y Eckel P. M. (Eds.), The Moss Flora of Mexico. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 69, 187-210.
- Reese, W. D.** 1997. Asexual reproduction in Calymperaceae (Musci), with special reference to functional morphology. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 82: 227-244.
- Reese, W. D.** 2001a. The Gemmae of the Calymperaceae. *The Bryologist* 104: 282-289.
- Reese, W. D.** 2001b. Gemmipars in Calymperaceae. *The Bryologist* 104: 299-302.
- Reese, W. D.** 2007. Calymperaceae. In: Flora of North America Editorial Committee, (Eds.), *Flora of North America North Mexico* vol. 27. New York and Oxford, USA, pp. 654.
- Rudolphi, J.** 2009. Ant-mediated dispersal of asexual moss propagules. *The Bryologist* 112: 73-79.
- Rzedowski, J.** 2006. *Vegetación de México*. 1° ed. digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.
- Secretaría de Desarrollo Social y Protección Ambiental (SEDESPA).** 2000. Áreas Naturales de Tabasco. 15 pp.
- Silverman, B. W.** 1986. *Density estimation for statistics and data analysis*. Vol. 26. CRC press, U. K.
- Söderström, L.** 1994. Scope and significance of studies on reproductive biology of bryophytes. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 76: 97-103.

- Spagnuolo, V., Terracciano, S. y Giordano, S.** 2009. Clonal diversity and geographic structure in *Pleurochaete squarrosa* (Pottiaceae): different sampling scale approach. *Journal of Plant Research* 122: 161-170.
- Stark, L. R., Brinda, J. C. y Greenwood, J. L.** 2016. Propagula and shoots of *Syntrichia pagorum* (Pottiaceae) exhibit different ecological strategies of desiccation tolerance. *The Bryologist* 119: 181-192.
- Stieha, C. R., Middleton, A. R., Stieha, J. K., Trott, S. H. y McLetchie, D. N.** 2014. The dispersal process of asexual propagules and the contribution to population persistence in *Marchantia* (Marchantiaceae). *American Journal of Botany* 101: 348-356.
- Venables, W. N. y Ripley, B. D.** 2002. *Modern Applied Statistics with S*. 4° ed. Springer, New York, USA.
- Wang, Y., Zhu, Y. y Wang, Y.** 2012. Differences in spatial genetic structure and diversity in two mosses with different dispersal strategies in a fragmented landscape. *Journal of Bryology* 34: 9-16.
- Wyatt, R.** 1994. Population genetics of bryophytes in relation to their reproductive biology. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 76: 147-157.
- Zar, J.H.** 2010. *Biostatistical Analysis*. 5° ed. Pearson Prentice Hall, New Jersey, USA.
- Zarco-Espinosa, V. M., Valdez-Hernández, J. L., Ángeles-Pérez, G. y Castillo-Acosta, O.** 2010. Estructura y diversidad de la vegetación arbórea del parque estatal Agua Blanca, Macuspana, Tabasco. *Universidad y Ciencia* 26: 1-17.
- Zona, S.** 2013. Millipedes transport gemma of *Calymperes palisotii* (Bryophyta: Calymperaceae). *Nova Hedwigia* 97: 477-483.

APÉNDICE



ÁPÉNDICE. Figura 1. Función de distribución acumulativa de encontrar yemas en el intervalo de precipitación observado para *Calymperes afzelii* (azul) y *Syrrhopodon incompletus* (rojo).

ÁPENDICE. Tabla 1. Matriz de datos para el hipervolumen de *Calymperes afezii* con observaciones por cm² y precipitación media diaria por bimestre.

Número de yemas	Densidad de tallos	Porcentaje de tallos gemíferos	Porcentaje de tallos sexuales	Precipitación
534	11	100	40	6.45
232	8	100	100	6.45
232	10	80	60	6.45
207	13	100	0	2.80
69	8	40	20	2.80
47	10	40	20	2.80
330	7	100	20	2.75
8	7	0	40	2.75
41	7	40	20	2.75
174	10	100	20	3.96
81	8	60	0	3.96
79	7	60	60	3.96
97	12	80	0	8.85
364	7	100	40	8.85
385	7	80	0	8.85
200	8	80	40	6.16
180	7	100	80	6.16
31	6	0	30	6.16

ÁPENDICE. Tabla 2. Matriz de datos para el hipervolumen de *Syrrhopodon incompletus* con observaciones por cm² y precipitación media diaria por bimestre.

Número de yemas	Densidad de tallos	Porcentaje de tallos gemíferos	Porcentaje de tallos sexuales	Precipitación
26	12	0	100	6.45
65	9	60	60	6.45
155	15	100	40	6.45
15	17	0	80	2.80
47	11	40	0	2.80
4	8	0	20	2.80
11	15	0	80	2.75
18	12	0	60	2.75
4	11	0	20	2.75
17	9	0	100	3.96
79	5	20	20	3.96
180	9	80	60	3.96
70	7	80	100	8.85
529	14	100	0	8.85
78	5	80	60	8.85
35	11	20	40	6.16
154	14	60	80	6.16
45	11	20	0	6.16