



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO

---

---

INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA  
ÁREA ACADÉMICA DE BIOLOGÍA  
LICENCIATURA EN BIOLOGÍA

Anatomía, morfología y distribución de las especies de  
*Anthocerotophyta* en tres zonas ecológicas del estado de Hidalgo

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:  
LICENCIADA EN BIOLOGÍA

P R E S E N T A:  
ALEXIS CRUZ JUÁREZ

DIRECTOR DE TESIS:  
DR. ARTURO SÁNCHEZ GONZÁLEZ

## AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Arturo Sánchez González, por haberme dado la oportunidad de trabajar bajo su dirección, por sus consejos, por el apoyo recibido y por la confianza que depositó en mi.

A mis sinodales: Dra. Irene Goyenechea Mayer-Goyenechea, M. en C. Manuel González Ledesma, Dr. Ángel Moreno Fuentes, Dr. Numa P. Pavón Hernández, Dra. Norma Leticia Manríquez Morán y Dra. Claudia Teresa Hornung Leoni; que con sus observaciones ayudaron a enriquecer y mejorar el presente trabajo y mi formación profesional.

Al Dr. Juan Carlos Villarreal, por su apoyo con bibliografía, en la identificación de ejemplares y en la verificación del nuevo registro.

A la Dra. Teresa Terrazas y al Dr. Lauro López Mata por su apoyo con el analizador de imágenes y con la asesoría del programa Maxent.

Al Dr. Gustavo Cruz Cárdenas, a la M. en C. Jessica Bravo Cadena y a la Biól. Gabriela Rodríguez por sus asesorías y consejos sobre Maxent.

A la Biól. Ariadna Ibarra Morales, por compartir bibliografía y su experiencia con antoceros.

Al M. en C. Ernesto Chanes Rodríguez y en especial a la Biól. Ma. Guadalupe Pérez Paredes, por su apoyo en el trabajo de campo, por su ayuda en la elaboración de mapas, consejos y por su invaluable amistad.

A la Biól. Vianey Pérez Ramírez y a la Biól. Yarely Pérez Atilano, por su ayuda en campo, por su compañía en el herbario y por permitirme compartir alegrías y tristezas.

La realización del presente trabajo contó con el apoyo del proyecto **Diversidad Biológica del Estado de Hidalgo (segunda fase) FOMIX-CONACyT-HIDALGO 2008-95828.**

## DEDICATORIAS

Agradezco a todas las personas que contribuyeron con su valioso apoyo y amistad para que alcanzara un peldaño más en mi vida personal y profesional.

A mis padres: Dora y Abraham, por infundirme los valores y el amor que guían mi vida, por ser mi ejemplo de lucha diaria e impulsarme a ser mejor; por su apoyo, confianza y por estar siempre a mi lado.

A mis hermanos: Itsel y Jhonatan, por estar conmigo y apoyarme siempre... gracias bebé por ser mi amiga incondicional.

A mis tíos: Erick, Gladis, Daniel, Delfino y Piri por estar siempre con mi familia y nunca dejarme sola.

A Satu, quien siempre me brindó las palabras adecuadas para cada situación, y a mis abuelitas Jose y Mary, que siempre estarán presentes.

A todos mis amigos biólogos y no biólogos, especialmente a aquéllos que supieron soportarme en los malos momentos y darme su apoyo, gracias.

A Mariano, por formar parte de mi vida, por su apoyo, cariño y comprensión.

A todos... los amo!!

## CONTENIDO GENERAL

	Página
RESUMEN	1
INTRODUCCIÓN	2
ANTECEDENTES	4
Características de Anthocerotophyta	5
Taxonomía y filogenia de Anthocerotophyta	7
Estudios sobre Anthocerotophyta realizados a nivel mundial, en el Continente Americano y en México	10
Modelos de distribución potencial de especies (modelos de nicho ecológico)	13
JUSTIFICACIÓN	16
OBJETIVOS	17
General	17
Particulares	17
MATERIAL Y MÉTODO	18
Área de estudio	18
Trabajo en campo	24
Trabajo en laboratorio	27
RESULTADOS	36
Riqueza taxonómica de Anthocerotophyta en tres zonas ecológicas del estado de Hidalgo	36
Descripción de las especies de Anthocerotophyta identificadas en tres zonas ecológicas del estado de Hidalgo y diámetros ecuatoriales de las esporas	41
Tipos de vegetación y sustratos de crecimiento de las especies de Anthocerotophyta identificadas en tres zonas ecológicas del estado de Hidalgo	66
Distribución actual y potencial de las especies de antoceros en el estado de Hidalgo	69
DISCUSIÓN	79
Riqueza taxonómica de Anthocerotophyta en tres zonas ecológicas del estado de Hidalgo	79
Descripción de las especies de Anthocerotophyta identificadas en tres zonas ecológicas del estado de Hidalgo y diámetros ecuatoriales de las esporas	80
Tipos de vegetación y sustratos de crecimiento de las especies de Anthocerotophyta identificadas en tres zonas ecológicas del estado de Hidalgo	81
Distribución actual y potencial de las especies de antoceros en el estado de Hidalgo	83
CONCLUSIONES	88
LITERATURA CITADA	89
GLOSARIO	101

## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura		Página
1	Ejemplos de las tres divisiones de las briofitas	4
2	Esquema que ejemplifica el ciclo de vida de los antoceros	6
3	Esquema que muestra la morfología de los antoceros	6
4	Reconstrucción filogenética de antoceros con base en el análisis Bayesiano de tres regiones genómicas	9
5	Proporción de especies de antoceros en los diferentes géneros en distintas regiones del mundo	11
6	Mapa en el cual se muestran las zonas ecológicas de México presentes en el estado de Hidalgo	20
7	Esquemas que muestran las caras proximal y distal de una espora de <i>Anthoceros lamellatus</i>	30
8	Mapa del estado de Hidalgo donde se indican los sitios de recolecta de ejemplares de Anthocerotophyta	37
9	Anatomía y morfología del gametofito de <i>Anthoceros lamellatus</i>	42
10	Anatomía y morfología del esporofito de <i>Anthoceros lamellatus</i>	44
11	Anatomía y morfología del gametofito de <i>Nothoceros vincentianus</i>	47
12	Anatomía y morfología del esporofito de <i>Nothoceros vincentianus</i>	49
13	Anatomía y morfología del gametofito de <i>Phaeoceros carolinianus</i>	52
14	Anatomía y morfología del esporofito de <i>Phaeoceros carolinianus</i>	54
15	Anatomía y morfología del gametofito de <i>Phaeoceros tenuis</i>	57
16	Anatomía y morfología del esporofito de <i>Phaeoceros tenuis</i>	59
17	Vista proximal de las esporas de las cuatro especies de Anthocerotophyta	61
18	Diagramas de cajas de los diámetros de las esporas de los individuos de las cuatro especies de Anthocerotophyta	64
19	Histogramas donde se muestra la curva de ajuste a una distribución normal de las cuatro especies de Anthocerotophyta	65
20	Porcentaje de especies de Anthocerotophyta recolectadas por tipo de vegetación	67
21	Número de especies de Anthocerotophyta recolectadas por tipo de sustrato de crecimiento	67
22	Distribución actual de las especies de Anthocerotophyta en las tres zonas ecológicas exploradas dentro del estado de Hidalgo	69
23	Mapa donde se muestra la distribución actual y potencial de la especie <i>Anthoceros lamellatus</i> en el estado de Hidalgo	72
24	Mapa donde se muestra la distribución actual y potencial de la especie <i>Nothoceros vincentianus</i> en el estado de Hidalgo	74
25	Mapa donde se muestra la distribución actual y potencial de la especie <i>Phaeoceros carolinianus</i> en el estado de Hidalgo	76
26	Mapa donde se muestra la distribución actual y potencial de la especie <i>Phaeoceros tenuis</i> en el estado de Hidalgo	78

## ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro		Página
1	Riqueza de especies de Anthocerotophyta en América, Norteamérica-norte de México y parte central de México	12
2	Extensión territorial que ocupan las tres zonas ecológicas seleccionadas para realizar el presente estudio en el estado de Hidalgo	19
3	Localización geográfica y clima de los municipios en donde se recolectaron ejemplares de Anthocerotophyta, en el estado de Hidalgo	26
4	Abreviatura y significado de las variables bioclimáticas que fueron utilizadas en la modelación de la distribución de la especie de Anthocerotophyta con Maxent	33
5	Abreviatura y significado de las variables topográficas que fueron utilizadas en la modelación de la distribución de la especie de Anthocerotophyta con Maxent	33
6	Localización de los sitios en donde se realizó la recolecta de los ejemplares de Anthocerotophyta	38
7	Familias, géneros y especies de Anthocerotophyta recolectadas en las tres zonas ecológicas del estado de Hidalgo	39
8	Riqueza taxonómica de Anthocerotophyta del centro de México; comparada con los resultados obtenidos en el presente estudio	40
9	Diámetro de las esporas de las cuatro especies de Anthocerotophyta recolectadas en el estado de Hidalgo, comparados con los registrados en otros estudios	60
10	Medidas de tendencia central y de dispersión de los diámetros de las esporas de cada una de las especies de Anthocerotophyta	63
11	Distribución de las especies de Anthocerotophyta recolectadas en tres zonas del estado de Hidalgo	68
12	Valores de AUC y de las variables seleccionadas con base en su contribución al modelo de distribución potencial, para cada una de las especies de Anthocerotophyta	71

## RESUMEN

El estudio de la taxonomía y distribución de los antoceros (Anthocerotophyta) ha adquirido relevancia en varias regiones del planeta, pues se les considera como un grupo muy antiguo, importante desde el punto de vista ecológico y clave para explicar la evolución de las plantas vasculares. En el caso de México el conocimiento de estas plantas no vasculares es mínimo, por lo que el objetivo principal del presente estudio fue aportar información sobre la riqueza, distribución actual y potencial, anatomía y morfología de las especies de antoceros en tres zonas ecológicas representativas del estado de Hidalgo: zona ecológica templada húmeda, templada subhúmeda y árida-semiárida. El trabajo de campo consistió en la recolección exhaustiva de antoceros en once municipios de la entidad. En laboratorio, se procedió a la caracterización anatómica y morfológica de los ejemplares y, a la estimación de su distribución actual (con base en los sitios de recolecta de los ejemplares) y potencial con el programa Maxent. Se identificaron las especies: *Anthoceros lamellatus*, *Nothoceros vincentianus*, *Phaeoceros carolinianus* y *P. tenuis*. La distribución actual de *N. vincentianus* y *P. carolinianus* se restringe a la zona ecológica templada húmeda; la de *A. lamellatus* a la templada subhúmeda y templada húmeda; y la de *P. tenuis* incluye las tres zonas ecológicas. Con respecto a la distribución potencial, *N. vincentianus* y *P. carolinianus* se restringen a la parte norte del estado de Hidalgo, en dos zonas ecológicas; en cambio en *A. lamellatus* y *P. tenuis* se predice una distribución más amplia, en la mayoría de las zonas ecológicas y tipos de vegetación presentes en la entidad. Las variables que contribuyeron más al ajuste de los modelos de distribución fueron: rango máximo anual de temperatura, precipitación del trimestre más frío, pendiente e índice topográfico. Tres de los modelos de distribución potencial se consideraron confiables, por su capacidad de predicción. El género *Nothoceros*, y por ende *Nothoceros vincentianus*, representan nuevos registros para el estado de Hidalgo.

## INTRODUCCIÓN

Las briofitas son plantas pequeñas que representan los primeros linajes de plantas terrestres: Anthocerotophyta (antoceros), Bryophyta (musgos) y Marchantiophyta (hepáticas) (Shaw y Renzaglia, 2004). Después de las angiospermas son el segundo grupo de plantas con mayor riqueza de especies (Renzaglia *et al.*, 2007). A nivel mundial comprenden entre 18,200 y 22,250 especies (Villarreal *et al.*, 2010b); ocupan diversos hábitats como riberas de ríos, cortes de caminos, senderos, rocas, troncos y árboles (Glime, 2006).

Anthocerotophyta es la división con menor riqueza de especies a nivel mundial (aproximadamente 250) si la comparamos con Marchantiophyta (cerca de 7,000 a 9000 especies) y con Bryophyta (alrededor de 13,000 especies), (Goffinet *et al.*, 2009; Villarreal *et al.*, 2010b).

Mientras que en los musgos y en las hepáticas se han realizado una gran cantidad de investigaciones a nivel taxonómico y molecular; a los antoceros no se les ha brindado la misma atención. Sin embargo, en años recientes los antoceros han sido considerados como los probables parientes más cercanos de las traqueofitas (Qiu *et al.*, 2006), esto tiene como base análisis morfológicos y de secuencias genómicas de zonas específicas del DNA de organelos celulares (*rbcl* de cloroplasto, *nad5* de mitocondria), por lo que es un grupo clave en la evolución de las plantas. Aunado a la importancia evolutiva de los antoceros, su persistencia a través del tiempo geológico los convierte en un interesante grupo de estudio (Shaw y Renzaglia, 2004; Duff *et al.*, 2007).

La necesidad de realizar estudios que contribuyan a conocer, conservar y utilizar a los seres vivos y el ambiente en donde se desarrollan, ha hecho que se retome el interés por analizar con más detalle grupos de plantas de tamaño pequeño como los antoceros,

dado que por sus características anatómicas y morfológicas, requieren de condiciones específicas de crecimiento, principalmente de humedad. Entre sus atributos destacan la capacidad alta de retención de agua y niveles de evapotranspiración bajos, por lo cual generan microclimas y contribuyen a regular el flujo de agua, previniendo inundaciones y la erosión del suelo; también son refugio de especies de pequeños invertebrados y presentan simbiosis con cianobacterias del género *Nostoc*, lo que les permite obtener nitrógeno (Hallingbäck y Hodgetts, 2000).

A pesar de la importancia ecológica y evolutiva de los antoceros, a nivel mundial la división es escasamente conocida, por lo que es necesario realizar estudios básicos sobre las características anatómicas, genéticas y morfológicas que ayuden a definir relaciones taxonómicas y aclarar la evolución de las especies de antoceros (Cargill *et al.*, 2005; Ibarra, 2011).

Con respecto a México, el interés sobre este grupo de plantas es reciente, con recolectas aisladas de antoceros en distintas entidades y con muy poca información derivada de ellas. Por ello, la finalidad del presente estudio es contribuir a incrementar el conocimiento de Anthocerotophyta, por medio del análisis de las características anatómicas y morfológicas de las especies, aportar datos sobre su distribución actual y estimar su distribución potencial, a partir de la recolecta de ejemplares en tres zonas ecológicas del estado de Hidalgo.

## ANTECEDENTES

Las briofitas no constituyen un linaje monofilético, sin embargo comparten un ciclo de vida donde el gametofito fotosintético, alterna con un esporofito de corta duración que completa su desarrollo adjunto al gametofito (Shaw y Renzaglia, 2004). En el ciclo de vida de musgos, hepáticas y antoceros, los esporofitos y gametofitos presentan grandes diferencias en morfología (Goffinet *et al.*, 2009; Figura 1).



Figura 1. Ejemplos de briofitas: A, antoceros; B, musgos; C, hepáticas talosas y D, hepáticas foliosas.

Las diferencias más evidentes son las siguientes: el gametofito de los antoceros es taloide y posee uno o pocos cloroplastos por célula, en cambio en las hepáticas es taloso o folioso y en los musgos es folioso; tanto las hepáticas como musgos poseen múltiples cloroplastos por célula. Con respecto a los rizoides, antoceros y hepáticas los presentan lisos y unicelulares, y los de los musgos son lisos pero multicelulares. Las diferencias en el esporofito son más conspicuas entre las briofitas: los antoceros son los únicos que carecen de seta, las hepáticas las únicas que carecen de columela; la dehiscencia de la cápsula en antoceros y hepáticas es por valvas, en los musgos es mediante un opérculo; el tejido esporógeno en antoceros origina pseudoeláteres y esporas, en hepáticas a eláteres y esporas y, en los musgos solamente esporas (Delgadillo y Cárdenas, 1990; Frahm, 2003; Glime, 2006; Crandall-Stotler *et al.*, 2009; Goffinet *et al.*, 2009; Renzaglia *et al.*, 2009).

## Características de Anthocerotophyta

En el ciclo de vida, los antoceros se caracterizan por tener un gametofito dorsiventral lobulado (aunque pueden formar rosetas); durante la etapa reproductiva se producen órganos sexuales masculinos (anteridios) o femeninos (arquegonios) que se encuentran inmersos en la parte dorsal del talo. Las células sexuales masculinas o anterozoides son biflagelados, por lo que necesitan un ambiente acuoso para desplazarse. Los anterozoides y la ovocélula (célula sexual femenina) se producen por mitosis, pues se forman en gametofitos haploides. El gametofito puede presentar cavidades mucilaginosas internas comúnmente ocupadas por colonias de cianobacterias del género *Nostoc*, con las que mantienen una relación mutualista para fijar nitrógeno. Las células del gametofito generalmente contienen de 1-8 cloroplastos lenticulares con pirenoides. La mayoría de los antoceros son monoicos, pero los anteridios maduran primero que los arquegonios y se desarrollan en cavidades llamadas cámaras anteridiales. Cuando ocurre la fecundación, comienza la formación del esporofito; la célula diploide o cigoto, por divisiones sucesivas se transforma en un embrión multicelular; la primer división del cigoto es longitudinal, después las divisiones sucesivas son transversales y longitudinales, las células inferiores formarán el pie y las superiores la cápsula a partir de un meristemo intercalar. No hay seta, cuando el embrión se alarga las células del gametofito se dividen y forman una cubierta que protege a la cápsula (caliptra), al alargarse la cápsula se rompe la caliptra y sus remanentes envuelven la base del esporofito formando un involucro. La cápsula es un cilindro alargado con la pared formada por cuatro o cinco capas de células, la apertura de ésta se efectúa por dehiscencia de dos líneas longitudinales. Cuando el ápice de la cápsula madura y se seca, las líneas se abren exponiendo las esporas y los pseudoeláteres, los cuales pueden ser uni o pluricelulares, en el interior de la cápsula se encuentra un cilindro de células alargadas conocido como

columela, cuya función es de conducción interna y sostén (Delgadillo y Cárdenas, 1990; Glime 2006; Renzaglia *et al.*, 2009; Figura 2; Figura 3).

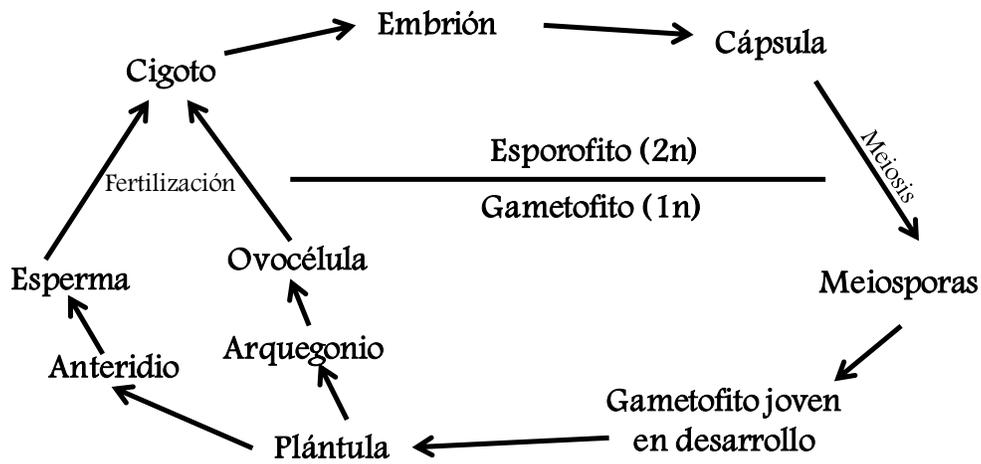


Figura 2. Esquema que ejemplifica el ciclo de vida de los antoceros (Modificado de Glime, 2006).

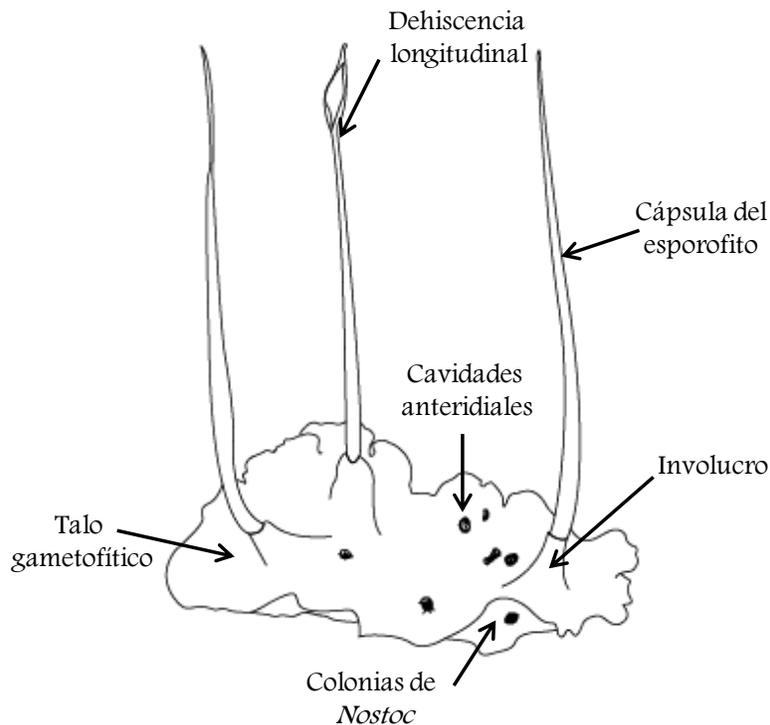


Figura 3. Esquema que muestra la morfología de los antoceros, tomando como referencia a la especie *Phaeoceros laevis* (Modificado a partir de la imagen de Renzaglia, 1978).

## Taxonomía y filogenia de Anthocerotophyta

En los últimos dos lustros han surgido nuevos esquemas en el desarrollo de la filogenia y clasificación de los antoceros, a partir del uso de datos moleculares, que han enfatizado su importancia evolutiva como grupo basal clave para la diversificación de las demás plantas terrestres (Qiu *et al.*, 2006).

Con el paso del tiempo se ha incrementado el número de los géneros que constituyen la división: desde seis que eran reconocidos anteriormente: *Anthoceros*, *Dendroceros*, *Folioceros*, *Megaceros*, *Notophylas* y *Phaeoceros* hasta 14 géneros considerados en la actualidad: *Hattioceros*, *Leiosporoceros*, *Mesoceros*, *Nothoceros*, *Paraphymatoceros*, *Phaeomegaceros*, *Phymatoceros* y *Sphaerosporoceros*. (Stotler y Crandall-Stotler, 2005; Duff *et al.*, 2007; Renzaglia *et al.*, 2009; Villarreal *et al.*, 2010b).

La reconstrucción filogenética más reciente y completa de los antoceros es la que proponen Duff *et al.* (2007), mediante el uso de tres genes, uno por cada uno de los genomas: nuclear, mitocondrial y de cloroplasto y en donde se incluyen 12 géneros y un tercio de las especies reconocidas (Figura 4).

Las relaciones filogenéticas entre los géneros de Anthocerotophyta en general están bien soportadas, tanto a nivel molecular, como por análisis morfológicos y ultraestructurales. Los aportes más recientes son: (1) la distancia genética entre los tres linajes de *Leiosporoceros*, *Anthoceros* y los grupos restantes de antoceros es significativa; (2) los taxones anteriormente reconocidos como pertenecientes a *Phaeoceros* formaban un grupo polifilético y, por consiguiente, tres nuevos géneros fueron segregados de éste: *Phymatoceros*, *Paraphymatoceros* y *Phaeomegaceros*; (3) las especies americanas de *Megaceros* y de *Nothoceros* forman un clado hermano con los *Megaceros* Paleotropicales y *Dendroceros*, lo que sugiere un nuevo estatus genérico para la alianza

*Nothoceros/ Megaceros* Americanos, y (4) existe un estrecho parentesco entre los géneros *Notothylas* y *Phaeoceros* (Renzaglia *et al.*, 2009).

Renzaglia *et al.* (2009) proponen la clasificación más reciente para la división, tomando en cuenta dos clases: 1) Leiosporocerotopsida, con la familia Leiosporocerotaceae y el género *Leiosporoceros* y, 2) Anthocerotopsida, con cuatro familias, Anthocerotaceae (con los géneros *Anthoceros*, *Folioceros* y *Sphaerosporoceros*); Nothothyladaceae (con los géneros *Notothylas*, *Phaeoceros*, *Paraphymatoceros*, *Hattorioceros* y *Mesoceros*); Phymatocerotaceae (con el género *Phymatoceros*) y; Dendrocerotaceae (con cuatro géneros: *Dendroceros*, *Megaceros*, *Nothoceros* y *Phaeomegaceros*).

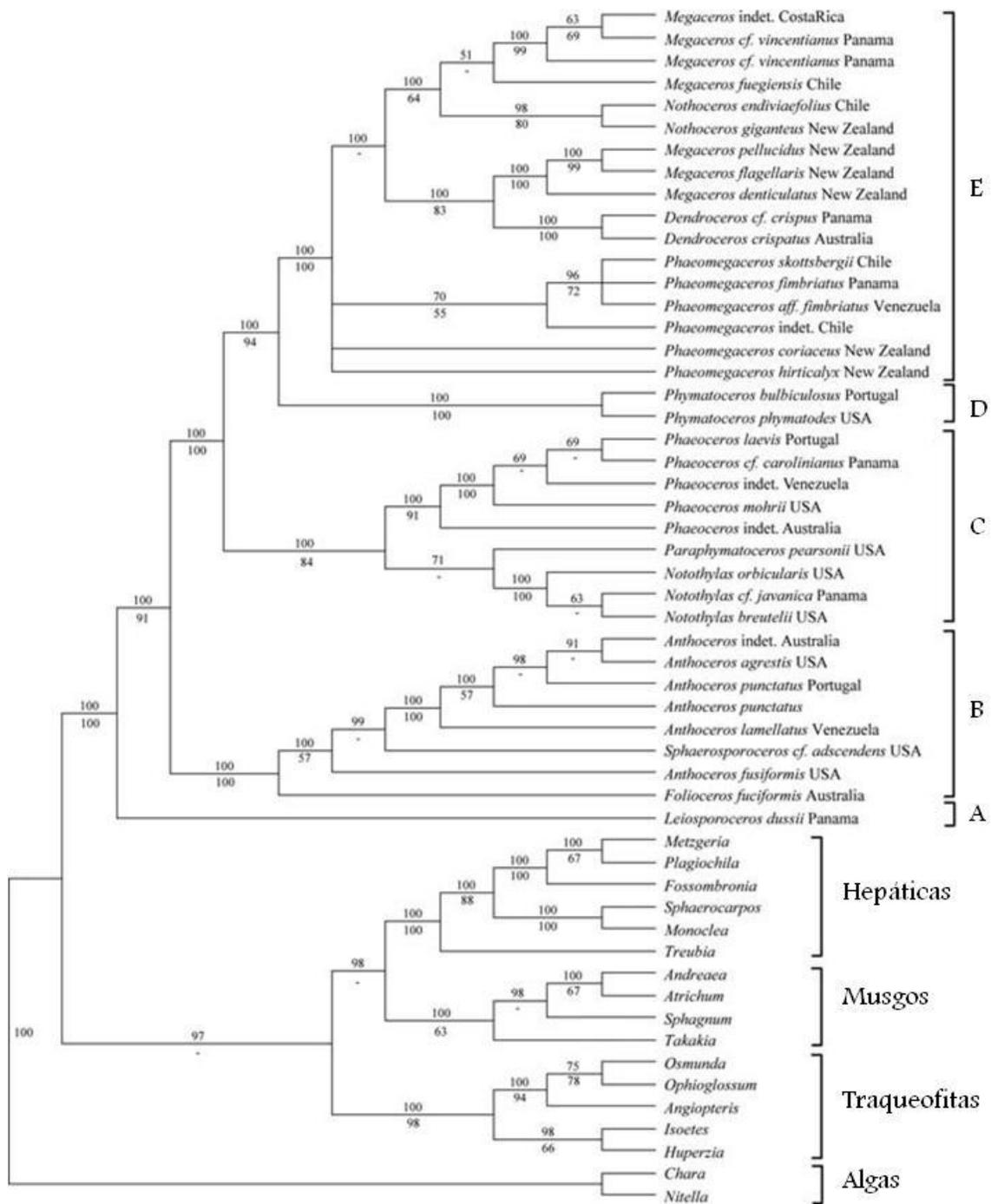


Figura 4. Reconstrucción filogenética de antoceros con base en el análisis Bayesiano de tres regiones genómicas: nuclear 18S, cloroplasto rbcL y mitocondrial nad5 (Tomado de Duff *et al.*, 2007). Los clados mencionados en el texto son los órdenes, A: Leiosporocerotales, B: Anthocerotales, C: Notothyladales, D: Phymatocerotales y E: Dendrocerotales (Modificado a partir del esquema de Renzanglia *et al.*, 2009).

Los caracteres considerados como más importantes a nivel taxonómico por diversos autores, aún no han permitido marcar límites bien definidos entre las especies, ejemplo de ellos son los cloroplastos (forma y ausencia o presencia de pirenoide), la columela, la condición sexual (dioicos o monoicos), así como el número y forma de los anteridios (Renzaglia, 1978; Hässel de Menéndez, 1989; 1990; Schuster, 1992; Ibarra, 2011). De todos los caracteres considerados hasta ahora, se le ha dado mayor importancia taxonómica a las esporas (ornamentación, tamaño, forma y color) y a los pseudoeláteres; la mayoría de las descripciones y claves que existen para las especies de antoceros del Continente Americano, se basan en la medida (diámetro ecuatorial) y la descripción de la ornamentación de las caras proximal y distal de las esporas (Hässel de Menéndez, 1989; 1990).

### Estudios sobre Anthocerotophyta realizados a nivel mundial, en el Continente Americano y en México

La taxonomía de la división Anthocerotophyta se encuentra actualmente en revisión, por lo que es difícil calcular el número exacto de especies y géneros, se estima que actualmente hay cerca de 250 especies en el planeta (Villareal *et al.*, 2010b).

Villarreal *et al.* (2010b) mencionan que la mayor riqueza de este grupo de plantas se concentra en los trópicos y subtrópicos (Figura 5); aunque todavía hace falta realizar expediciones en regiones vastas en el mundo, a nivel nacional y local, para conocer con mayor exactitud la distribución, complementar los estudios a nivel anatómico, morfológico y molecular y, así tratar de esclarecer el origen y evolución de los antoceros.

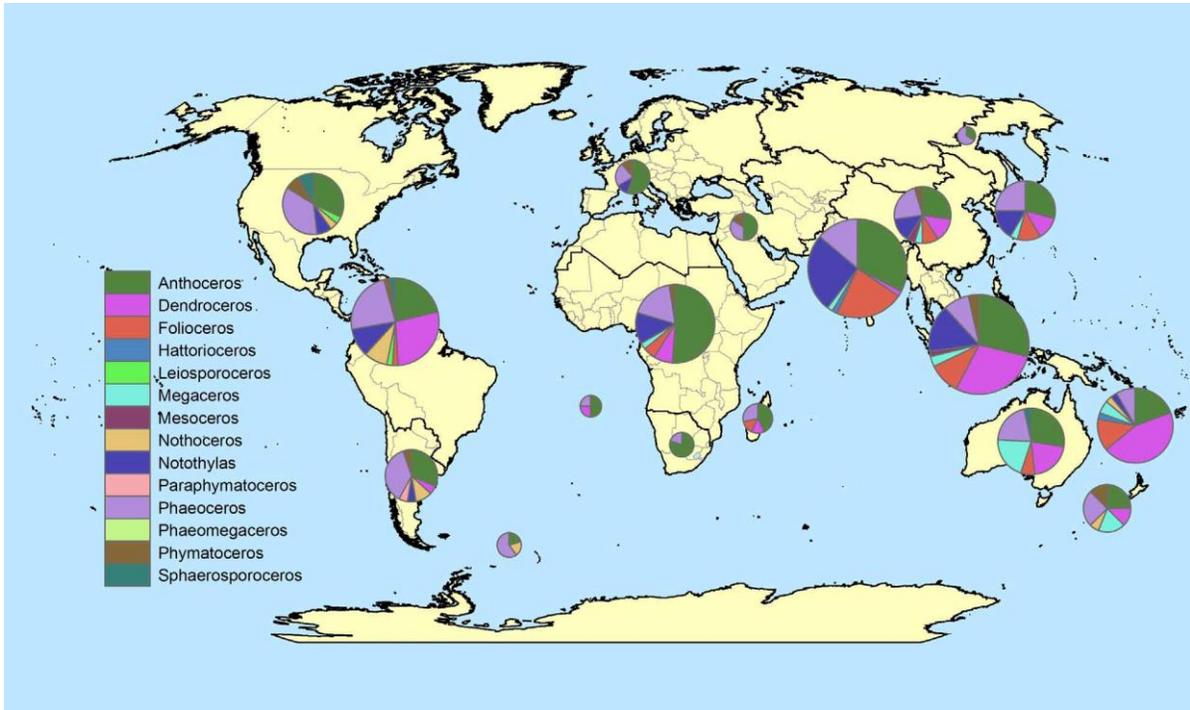


Figura 5. Proporción de especies de antoceros en los diferentes géneros en distintas regiones del mundo, el número máximo de especies representadas es de 21 (Tomado de Villarreal *et al.*, 2010b).

Se han realizado trabajos donde se enlistan especies para las regiones del Norte, Sur y Centro de América (Austin, 1875; Hässel de Menéndez, 1989 y 1990; Schuster, 1992; Stotler y Crandall-Stotler, 2005; Villarreal *et al.*, 2010b), en donde se incluye una porción del norte de México. Con respecto a la región central y sur de México, los estudios son escasos y los registros de especies aislados; aun así existen colectas de géneros de antoceros (*Leiosporoceros*, *Sphaerosporoceros*) que han sido poco estudiados. Para el Continente Americano en conjunto, se han registrado siete géneros y 41 especies de Anthocerotophyta (Cuadro 1). Stotler y Crandall-Stotler (2005) realizaron una lista de esta división para Norteamérica en donde se incluye el norte de México, sus datos consideran seis especies de *Anthoceros*, una de *Nothoceros*, dos de *Notothylas* y siete de *Phaeoceros* (Ibarra, 2011; Cuadro 1).

Cuadro 1. Riqueza de especies de Anthocerotophyta en América, Norteamérica-norte de México y parte central de México (Modificado de Ibarra, 2011).

Género	Especie	América	Norteamérica (Canadá, EUA y parte de México)			Centro de México
		(Hässel, 1989, 1990)	(Schuster, 1992)	(Austin, 1875)	(Stotler y Crandall-Stotler, 2005)	(Ibarra, 2011)
<i>Anthoceros</i>	<i>A. agrestis</i>		√			
	<i>A. cavernosus</i>	√				
	<i>A. fusiformis</i>	√			√	
	<i>A. hispidus</i>	√				
	<i>A. lamellatus</i>	√	√			√
	<i>A. macounii</i>	√	√			
	<i>A. orizabensis</i>	√				
	<i>A. patagonicus</i>	√				
	<i>A. peruvianus</i>	√				
	<i>A. punctatus</i>		√		√	
	<i>A. scarosu</i>	√	√			
	<i>A. simulans</i>	√			√	
	<i>A. tuberculatus</i>	√				
	<i>A. venosus</i>	√				
<i>A. tristanianus</i>					√	
<i>Folioceros</i>	<i>F. apiahynus</i>	√				
<i>Leiosporoceros</i>	<i>L. dussi</i>	√	√			
<i>Nothoceros</i>	<i>N. aenigmaticus</i>				√	√
<i>Notothylas</i>	<i>N. breutelii</i>		√		√	
	<i>N. orbicularis</i>		√	√	√	√
<i>Phaeoceros</i>	<i>P. austroandinus</i>	√				
	<i>P. brevicapsulus</i>	√	√			
	<i>P. bulbiculosus</i>	√	√		√	
	<i>P. carolinianus</i>	√	√	√	√	√
	<i>P. chiloensis</i>	√				
	<i>P. donnelli</i>		√			
	<i>P. fimbriatus</i>	√	√			
	<i>P. flexivalvis</i>	√	√			
	<i>P. gualaquizanus</i>	√				
	<i>P. hallii</i>	√	√	√	√	
	<i>P. huebschmannii</i>	√				
	<i>P. laevis</i>		√	√		√
	<i>P. microsporus</i>	√	√			
	<i>P. mohrii</i>	√	√		√	
	<i>P. oreganus</i>	√	√	√	√	
	<i>P. pearsonii</i>	√	√		√	
	<i>P. pichinchensis</i>	√				
	<i>P. skottsbergii</i>	√				
	<i>P. squamuligerus</i>	√				
<i>P. tenuis</i>	√	√			√	
<i>P. wrightii</i>	√	√				
<i>Sphaerosporoceros</i>	<i>S. adscendens</i>		√	√		

El único trabajo que existe para México es el realizado por Ibarra (2011) en donde incluyó un inventario de las especies del centro de México (Cuadro 1), con descripciones

anatómicas, morfológicas y sus correspondientes claves de identificación. Identificó siete especies para la región y tres para el estado de Hidalgo, mediante el uso del microscopio electrónico de barrido (MEB): *Anthoceros lamellatus* (recolectado en los municipios de Tlanchinol y Zacualtipán), *Phaeoceros carolinianus* (recolectado en Zacualtipán de Ángeles y en el Parque Nacional El Chico) y *Phaeoceros tenuis* (de Zacualtipán de Ángeles). Por ser el primer estudio detallado realizado en México, es importante resaltar que para realizar la descripción de cada una de las especies de antoceros, Ibarra (2011) evaluó las siguientes características: a) 11 en el gametofito: condición sexual, características de gametangios, presencia y tipo de tubérculos, grosor de gametofito (talo e involucro), presencia/ausencia de poros ventrales, presencia/ausencia de cavidades esquizogénicas y/o mucilaginosas, número de cloroplastos por célula con presencia/ausencia de pirenoide, colonias *Nostoc*, rizoides; y b) 14 en el esporofito: características de la placenta, tipo de dehiscencia de la cápsula, forma y engrosamiento de las células de la epidermis de la cápsula, presencia/ausencia de estomas en cápsula, características de la epidermis, tejido asimilativo, tejido esporógeno y columela, color y ornamentación y marca trilete de esporas, y características de los pseudoeláteres.

### Modelos de distribución potencial de especies (modelos de nicho ecológico)

Maxent (Phillips *et al.*, 2006; Phillips y Dudik, 2008) es un modelo que sirve para identificar la distribución potencial de una especie en cualquier sitio del planeta y se basa en una respuesta de aprendizaje automático, es decir, estima la distribución máxima uniforme (máxima entropía) mediante un algoritmo que emplea tanto variables ambientales continuas (por ejemplo: altitud, precipitación total anual, temperatura máxima), como categóricas (por ejemplo tipo de suelo o vegetación), lo que resulta en un

mapa de probabilidad de ocurrencias de la especie, que representa la probabilidad de encontrarla en un área determinada (Baldwin, 2009). El modelo respeta las “restricciones” derivadas de la ocurrencia de los datos en términos de las variables ambientales utilizadas (Phillips y Dudik, 2008).

Los modelos de predicción emplean patrones espaciales de distribución, estimando el ambiente idóneo para las especies como una función de las variables ambientales, de tal modo que representan una aproximación al nicho ecológico de las mismas. Las áreas geográficas que satisfacen la condición de nicho fundamental de una especie representan su distribución potencial y las áreas en las que en realidad habita (nicho realizado) constituyen su distribución real (Phillips *et al.*, 2006). Los modelos de predicción generalmente se basan en diversas hipótesis en cuanto a cómo los factores ambientales controlan la distribución de especies y comunidades (Guisan y Zimmerman, 2000; Pliscoff y Fuentes-Castillo, 2011).

La exactitud de cualquier modelo es afectada por muchos factores, incluyendo la fuente de información, el tamaño de la muestra y la distribución de los datos en el espacio y en el tiempo (Wisz *et al.*, 2008). En el análisis e interpretación de los resultados se debe tener en cuenta la autocorrelación entre muestras, así como entre variables ambientales cuando las localidades se encuentran cercanas entre sí. A pesar de que los modelos de distribución están sujetos a distintos tipos de errores de predicción, se han utilizado con éxito en distintos grupos de seres vivos (Phillips *et al.*, 2006; Phillips y Dudik, 2008; Baldwin, 2009).

En la actualidad, las aplicaciones de los modelos de predicción, van más allá de estimar la distribución potencial de alguna especie en particular. Por ejemplo, se ha sugerido su uso como estimadores de tipos de vegetación, tipos funcionales de plantas,

predicciones de cambio climático; han ganado importancia como herramienta para la evaluación de impacto del uso del suelo y del ambiente en general ó para establecer áreas prioritarias para la conservación (Guisan y Zimmerman, 2000, Graham *et al.*, 2011; Pliscoff y Fuentes-Castillo, 2011).

En particular, en el presente estudio se eligió Maxent por ser un método robusto, ampliamente utilizado (Phillips y Dudik, 2008; Tuanmu *et al.*, 2010). Phillips *et al.* (2006) lo consideran como un modelo adecuado por su elevada capacidad de predicción de la distribución real de las especies. En el sistema de aprendizaje automático de Maxent todos los valores tienen la misma probabilidad de ocurrir, pero se encuentran restringidos por la información biológica y por las condiciones ambientales del área de estudio (Phillips *et al.*, 2004; Cabrero-Sañudo *et al.*, 2010).

Adicionalmente, Maxent considera sólo las localidades de ocurrencia de una especie, lo cual es una ventaja cuando se compara con otros modelos de predicción de nicho, que requieren datos de ausencias (Elith *et al.*, 2011; Warren y Seifert, 2011), de cualquier forma el programa genera automáticamente pseudoausencias. Otra característica importante de Maxent es que para que se genere un modelo predictivo considerado como útil, requiere un mínimo de cinco registros de presencia de la especie, aunque se recomienda un número mayor a 30. Aun cuando se cuente con pocos registros de presencia de una especie, la capacidad predictiva del modelo depende de manera significativa de las variables utilizadas (Pearson *et al.*, 2007; Peterson y Nyári, 2008; Elith *et al.*, 2011).

## JUSTIFICACIÓN

El interés por conocer la diversidad y distribución de las especies de Anthocerotophyta a nivel mundial, nacional y local es reciente. Las causas que han motivado el incremento en el número de estudios con este grupo de plantas pequeñas se deben principalmente al reconocimiento de su importancia ecológica y evolutiva. Los antoceros tienen un papel importante a nivel local en el ciclo de nutrientes (por su asociación con cianobacterias del género *Nostoc* participan en la fijación de nitrógeno) y en la retención y disponibilidad de agua en los ecosistemas (Renzaglia *et al.*, 2009). Además, son considerados como grupo hermano de las traqueofitas, de ahí que su caracterización anatómica y morfológica a nivel de especie es trascendental para definir relaciones y aclarar la evolución de los caracteres del grupo y su grado de parentesco con las demás plantas terrestres (Qiu *et al.*, 2006).

Es de suma importancia realizar estudios sobre la distribución y riqueza de Anthocerotophyta a nivel local, como punto de partida para subsanar la falta de información; los cuales una vez integrados, permitirán reconocer patrones espaciales y temporales a diferentes escalas (nacional, regional y/o mundial) y establecer programas de manejo y conservación de este grupo primigenio de plantas.

Con base en los planteamientos expresados en los dos párrafos previos, en el presente trabajo se plantearon los siguientes objetivos:

# OBJETIVOS

## General

- Aportar información sobre la anatomía y morfología de las especies de Anthocerotophyta de Hidalgo, así como contribuir al conocimiento de su riqueza y distribución actual y potencial en tres zonas ecológicas del estado.

## Particulares

- Identificar las especies de Anthocerotophyta que se desarrollan en las tres zonas ecológicas de mayor extensión territorial del estado de Hidalgo, para contribuir al conocimiento de su riqueza taxonómica y realizar una clave que permita su identificación a nivel específico.
- Caracterizar anatómica y morfológicamente a las especies de antoceros presentes en tres zonas ecológicas del estado de Hidalgo, y aportar datos sobre el diámetro ecuatorial de sus esporas, carácter considerado importante en la delimitación taxonómica a nivel específico.
- Identificar los tipos de vegetación y sustratos de crecimiento de las especies de antoceros en tres zonas ecológicas del estado de Hidalgo
- Contribuir al conocimiento de la distribución actual y potencial de las especies de antoceros en el estado de Hidalgo, mediante el uso de modelos de nicho ecológico utilizando variables bioclimáticas y topográficas.

# MATERIAL Y MÉTODO

## Área de estudio

### **Localización geográfica**

El estado de Hidalgo, ubicado en la parte central de México, se localiza entre los paralelos 19°31' y 21°24' de latitud norte y entre los meridianos 97°58' y 99°54' de longitud oeste. Cuenta con una superficie de 20,905 km<sup>2</sup>, lo que representa el 1.1% del territorio mexicano y está conformado por 84 municipios (Pulido y Vargas, 2011). Limita al norte con el estado de San Luis Potosí, al noreste con Veracruz, al este con el estado de Puebla; hacia el sureste con Tlaxcala; en el sur y suroeste limita con el Estado de México, en el oeste y noroeste comparte los límites con Querétaro (Martínez-Morales *et al.*, 2007).

### **Clima**

El 39% de la superficie del estado presenta clima seco y semiseco, el 33% templado subhúmedo, el 16% cálido húmedo, el 6% cálido subhúmedo y el restante 6% templado húmedo. La precipitación media anual es de 800 mm (Pulido y Vargas, 2011).

### **Zonas ecológicas y tipos de vegetación**

El estado de Hidalgo presenta altitudes que van de 195 a 3,100 m, y en el convergen cuatro provincias fisiográficas: el Altiplano Mexicano, la Faja Volcánica Transmexicana, la Sierra Madre Oriental y la Altiplanicie Costera Nororiental, las cuales han generado una heterogeneidad ambiental compleja, en donde existen cinco de las seis zonas ecológicas que Toledo y Ordóñez (1998, 2009) reconocen para México, árida-semiárida, templada húmeda, templada subhúmeda, tropical húmeda y tropical

subhúmeda (Figura 6). En concordancia con lo anterior, en el estado de Hidalgo se desarrollan prácticamente todos los tipos de vegetación reconocidos para México, citados a continuación según la nomenclatura de Rzedowski (2006): matorral xerófilo, pastizal, bosque mesófilo de montaña, bosque de coníferas y encino, bosque tropical perennifolio, bosque tropical subcaducifolio, caducifolio y espinoso, vegetación acuática y semiacuática.

Para realizar la presente investigación se eligieron tres de las cinco zonas ecológicas presentes en el estado de Hidalgo, con base principalmente en la extensión territorial que ocupan dentro de la entidad: a) Zona ecológica árida-semiárida, b) Zona ecológica templada húmeda y, c) Zona ecológica templada subhúmeda (Challenger, 1998; Toledo y Ordoñez, 2009; Cuadro 2).

Cuadro 2. Extensión territorial (en Km<sup>2</sup>) que ocupan las tres zonas ecológicas seleccionadas para realizar el presente estudio en el estado de Hidalgo (Toledo y Ordoñez, 2009).

Zona ecológica	Extensión (Km <sup>2</sup> )
Árida-semiárida	8,920.74
Templada húmeda (BMM)	1,926.92
Templada subhúmeda (Bosque de coníferas y de <i>Quercus</i> )	7,328.65

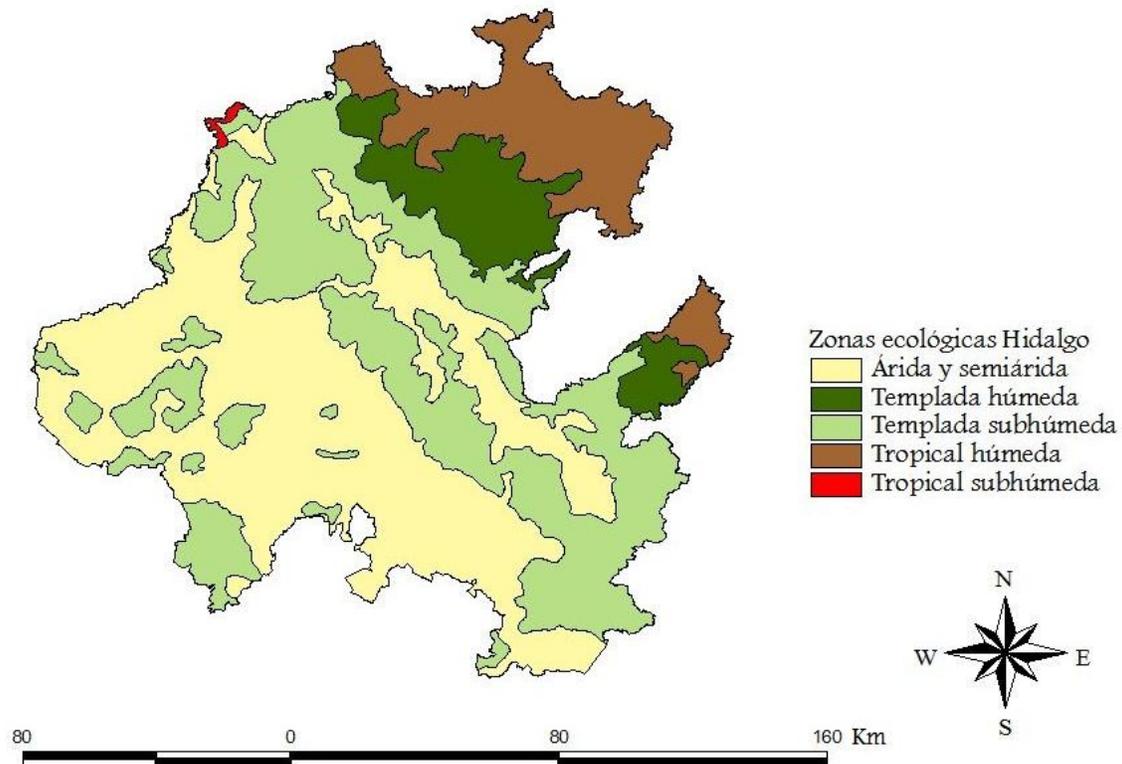


Figura 6. Mapa en el cual se muestran las zonas ecológicas de México presentes en el estado de Hidalgo (Toledo y Ordoñez, 2009).

A continuación se describen las características generales de las tres zonas ecológicas que fueron consideradas para el estudio de los antoceros en el estado de Hidalgo:

- Zona ecológica árida-semiárida (matorral xerófilo)

La zona ecológica árida-semiárida es la más extensa de México, pues ocupa más de la mitad de su territorio. Sin embargo, la baja productividad biológica y la escasez de vegetación significa que su diversidad florística total (aproximadamente 6,000 especies) es pobre con respecto al área que ocupa. La precipitación total anual máxima en esta zona raramente excede los 700 mm, y la mayor parte se presenta en forma de lluvias de

verano, cuando la radiación es intensa y las tasas de evapo-transpiración también son elevadas, de modo que la humedad efectiva disponible para el crecimiento de las plantas es inferior a la precipitación promedio. El clima es extremadamente caluroso, las fluctuaciones diurnas de temperatura son de hasta 20°C (Challenger, 1998).

Los principales tipos de vegetación son el matorral xerófilo y el pastizal. El matorral xerófilo se desarrolla en donde el promedio de precipitación pluvial oscila entre 100 y 400 mm, distribuidos en una temporada de lluvias de hasta cinco meses. Según Challenger (1998) el oeste del estado de Hidalgo se localiza en la Provincia florística del Altiplano, la cual es la más extensa de México y abarca más de la mitad de la vegetación de las zonas áridas del país. Camarillo (1993) hace referencia a que el 50% de estado de Hidalgo se encuentra representado por esta zona ecológica.

- Zona ecológica templada húmeda (bosque mesófilo de montaña: BMM)

En la actualidad sólo sobreviven comunidades relictas de BMM, actualmente ocupa una extensión de apenas el 1% del territorio nacional (0.87%); su aislamiento geográfico hace de estos bosques un tesoro biológico, además de que poseen una diversidad total superior a la de cualquier otro tipo de vegetación en relación con el espacio que ocupan. Su intervalo de distribución altitudinal varía, dependiendo del lugar, de 400 a 3,100 msnm, pero su ubicación está más o menos restringida a zonas altitudinales estrechas de las regiones montañosas, donde hay niebla persistente con frecuencia. La temperatura media anual oscila entre 12°C y 23°C pero en invierno es menor de 0°C. La precipitación anual es mayor de 1,000 mm. Se desarrolla generalmente en la cara de barlovento (más expuestas al viento) de las montañas donde el clima es fresco y las pendientes son pronunciadas. Su estructura y composición son resultado de la migración y mezcla de floras holárticas y neotropicales; de manera que en el dosel suelen

dominar árboles caducifolios de clima templado, en tanto que en el sotobosque prevalecen especies tropicales perennifolias (Alcántara y Luna-Vega, 1997; Challenger, 1998; Rzedowski, 2006; Zúñiga, 2009).

El estado de Hidalgo, ostenta el tercer lugar nacional (21,641 ha), después de Oaxaca (35,217 ha) y Chiapas (27,526 ha) de lo que quizá haya sido una de las áreas más extensas de BMM, con centro en la Sierra de Tlanchinol, Tianguistengo-Zacualtipán; sin embargo el grado de fragmentación de este tipo de vegetación en la entidad es muy elevado: por ejemplo en municipios como Calnali, San Bartolo Tutotepec o Tenango de Doria la presión ejercida sobre el bosque por el hombre es muy evidente (Challenger, 1998; Zúñiga, 2009; Pérez-Paredes *et al.*, 2012).

- Zona ecológica templada subhúmeda (bosques de coníferas y de *Quercus*)

Esta zona ocupa el segundo lugar en cuanto a superficie (20.5%) en México y está constituida principalmente por bosques de *Quercus*, *Pinus*, *Pinus-Quercus* y *Abies*. La diversidad en estas asociaciones vegetales es relativamente baja en el dosel, pero en los estratos herbáceo y arbustivo suele ser alta. Los bosques de *Pinus* y *Quercus* crecen en un amplio intervalo altitudinal: desde el nivel del mar hasta los 3,100 m en el caso de los bosque de *Quercus* y hasta 4,100 en los de *Pinus*. Sin embargo, el 95% de la cobertura actual de ambos tipos de bosque se encuentra dentro del intervalo altitudinal de 1,200 a 3,000 m que corresponden en su mayor parte a la ubicación dentro de las principales regiones montañosas del país. Casi todos los bosques crecen en zonas cuya precipitación anual promedio está entre 600 y 1,200 mm a lo largo de una temporada de lluvias, que dura de seis a siete meses y que se interrumpe en la temporada seca, que dura de cinco a seis meses. La humedad relativa es variable de una localidad a otra. Los límites de

temperatura anual promedio máxima y mínima oscilan de 6°C a 28°C (Challenger, 1998).

Challenger (1998), menciona que la cobertura potencial de la zona ecológica templada subhúmeda corresponde a: 5.5% bosques de *Quercus*, 13.7% bosques de *Pinus* y 1.3% para los bosques de *Pinus-Quercus*. En la actualidad los bosques de *Abies* son relictos que se desarrollan en límites altitudinales de 2,400 a 3,600 m, como fragmentos aislados entre extensas áreas de bosques de *Pinus* y *Quercus*, o como franjas en laderas de barlovento, donde la mayor precipitación pluvial (cerca de 1,000 mm en promedio al año) y la humedad atmosférica alta permiten su desarrollo.

La distribución de los bosques de *Abies* se concentra principalmente en las serranías de la mitad meridional del Valle de México, en el estado de Hidalgo existen pequeños manchones en la parte más alta de la Sierra de Pachuca y uno prácticamente vestigial en el cerro del Xihuingo, ubicado entre los municipios de Tepeapulco y Tlanalapa (Calderón de Rzedowski y Rzedowski, 2001; Rzedowski, 2006). En el Parque Nacional el Chico se desarrolla también bosques de *Abies*, además de bosques de *Cupressus*, *Quercus*, *Quercus-Abies*, *Abies-Quercus*, *Pinus*, *Pinus-Quercus*, *Juniperus* y pastizales (CONANP, 2005); y en el Parque Nacional Los Mármoles hay bosques de *Quercus*, *Pinus*, *Pinus-Quercus*, *Juniperus*, matorral xerófilo y vegetación secundaria, principalmente (Randell, 2008).

## Trabajo en campo

### **Determinación de los sitios de recolecta**

Los ejemplares fueron recolectados tomando en consideración los requerimientos ambientales de los antoceros, principalmente de humedad abundante y temperatura templada (Delgadillo y Cárdenas, 1990; Frahm, 2003; Frey y Kürschnerb, 2011; Ibarra, 2011), en las tres zonas ecológicas (*sensu* Toledo y Ordoñez, 2009) más representativas del estado de Hidalgo (por la extensión territorial que ocupan en la entidad) y en los diferentes tipos de vegetación (*sensu* Rzedowski, 2006) característicos de cada una de ellas: (1) zona ecológica árida-semiárida, constituida principalmente por matorral xerófilo, pero en donde se presentan microambientes húmedos y sombreados (oasis), en zonas con escurrimientos o presencia de cuerpos de agua (ríos, riachuelos y presas, entre otros) y en los sitios de mayor altitud, por la presencia de bosques de coníferas y de *Quercus*, (2) zona ecológica templada húmeda, con bosque mesófilo de montaña y, (3) zona ecológica templada subhúmeda, con bosque de *Pinus*, *Quercus*, *Abies* y *Cupressus*.

Se eligieron en total 15 municipios para la búsqueda de ejemplares de antoceros, con base en el tamaño del área a estudiar, el tiempo, los recursos y la infraestructura disponible: cinco pertenecientes a la zona ecológica árida-semiárida (Ajacuba, Francisco I. Madero, Huichapan, Ixmiquilpan y San Salvador), seis pertenecientes a la zona templada húmeda (Acaxochitlán, Calnali, San Bartolo Tutotepec, Tenango de Doria, Tlanchinol y Zacualtipán de Ángeles) y cuatro pertenecientes a la zona ecológica templada subhúmeda (Mineral del Chico, Tepeapulco, Tlanalapa y Zimapán) (Cuadro 3).

Los 15 municipios elegidos se recorrieron en 25 salidas de campo, realizadas en el periodo comprendido entre de junio de 2010 y febrero de 2012. En los municipios más cercanos a Pachuca y/o con condiciones ambientales poco propicias para el desarrollo de los antoceros (Acaxochitlán, Ajacuba, Francisco I. Madero, Huichapan, Ixmiquilpan, Mineral del Chico, San Salvador, Tepeapulco, Tlanalapa, Zacualtipán de Ángeles y Zimapán), los recorridos de campo fueron de un día en promedio; mientras que para los municipios más lejanos y/o con tipos de vegetación (bosque mesófilo de montaña) más idóneos para el crecimiento de los antoceros (Calnali, San Bartolo Tutotepec, Tenango de Doria y Tlanchinol) se invirtieron dos días, en promedio.

Dentro de cada municipio, la búsqueda exhaustiva de los ejemplares se realizó en localidades que cumplieran con los siguientes criterios: 1) alejados de poblados, (2) con poca evidencia de perturbación por actividades humanas y, (3) con humedad alta, temperatura intermedia-baja y presencia de sombra; condiciones propicias para el desarrollo de estos organismos. Una vez elegida la localidad se procedió a la exploración minuciosa y detallada de sus microambientes, por ejemplo: cuerpos de agua, zonas rocosas, matorrales o bosques (Delgadillo y Cárdenas, 1990; Frahm, 2003). El esfuerzo de muestreo (búsqueda y recolección de ejemplares) fue de aproximadamente 10 horas/hombre/día.

Cuadro 3. Localización geográfica y clima de los municipios en donde se llevó a cabo la búsqueda de ejemplares de Anthocerotophyta, en el estado de Hidalgo. TPA: temperatura promedio anual, PTA: precipitación total anual (Tomado de INAFED, 2005).

Municipio	Localización geográfica	Clima
		TPA (°C) – PTA (mm)
Acaxochitlán	20°10' latitud norte, 98° 12' longitud oeste.	Templado húmedo con abundantes lluvias en verano, TPA 15°C; PTA 1,000-2,000 mm.
Ajacuba	20° 05' latitud norte, 99° 07' longitud oeste.	Inviernos fríos y secos con veranos calurosos. TPA 17°C; PTA 900 mm.
Calnali	20° 54' latitud norte, 98° 35' longitud oeste.	Semicálido húmedo, con lluvias todo el año. Templado húmedo, con lluvias todo el año.
Francisco I. Madero	20° 15' latitud norte, 99° 00' longitud oeste.	Templado frío, TPA 17°C; y PTA 540 mm.
Huichapan	20° 22' latitud norte, 99° 38' longitud oeste.	Templado-frío, TPA 16°C; PTA 437 mm. Lluvias de mayo a septiembre.
Ixmiquilpan	20° 29' latitud norte, 99° 13' longitud oeste.	Semiseco templado en la mayor parte de la superficie municipal, además clima seco semicálido y templado subhúmedo con lluvias en verano.
Mineral del Chico	20° 12' latitud norte, 98° 44' longitud oeste.	Templado, TPA 15° C, PTA 1,605 mm.
San Bartolo Tutotepec	20° 24' latitud norte, 98° 12' longitud oeste.	Templado-cálido, TPA 19° C., PTA 2,600 mm.
San Salvador	20° 17' latitud norte, 99° 00' longitud oeste.	Templado-semifrío, TPA 17°C; PTA 475 mm.
Tenango de Doria	20°20' latitud norte, 98°13' longitud oeste.	Semicálido-húmedo, templado-húmedo con lluvias abundantes en verano, templado subhúmedo con lluvias en verano y semifrío-húmedo con abundantes lluvias en verano.
Tepeapulco	19°47' latitud norte, 98° 33' longitud oeste.	De semiseco templado hasta semifrío subhúmedo, presentando también un clima templado subhúmedo.
Tlanalapa	19° 49' latitud norte, 98° 36' longitud oeste.	Templado-frío, TPA 14.1°C, PTA 490 mm.
Tlanchinol	19° 59' latitud norte, 98° 40' longitud oeste.	Predomina el templado, TPA 18.9°C y PTA 2,601 mm.
Zacualtipán de Ángeles	20° 39' latitud norte, 98° 39' longitud oeste.	Templado-frío, TPA 14°C, PTA 2,047 mm.
Zimapán	20° 44' latitud norte, 99° 23' longitud oeste.	Templado, TPA 18.3 °C., PTA de 391 mm.

## **Recolecta de los ejemplares**

Se identificó el tipo de vegetación y el sustrato de crecimiento de las poblaciones de antoceros, con base en las especies vegetales dominantes; después los ejemplares fueron recolectados cuidadosamente con ayuda de una espátula (Delgadillo y Cárdenas, 1990; Frahm, 2003). Para no afectar la densidad poblacional, el tamaño de muestra fue estandarizado a un área de 5 x 5 cm, lo que equivale al tamaño de la palma de una mano, aproximadamente (Delgadillo y Cárdenas, 1990).

Posteriormente, los antoceros se colocaron dentro de bolsas de plástico de tamaño proporcional a la muestra, de acuerdo con la técnica de recolección para briofitas sugerida por Delgadillo y Cárdenas (1990), Frahm *et al.* (2003) e Ibarra (2011). Las bolsas fueron rotuladas con datos estándar como: número de recolecta, colector, localidad, coordenadas, altitud, tipo de vegetación y sustrato de crecimiento con marcador indeleble. Se recolectaron ejemplares completos es decir con gametofito y esporofito, para facilitar su identificación en laboratorio.

## **Trabajo en laboratorio**

El material recolectado en fresco se limpió perfectamente, retirando el sustrato y organismos asociados (Delgadillo y Cárdenas, 1990; Frahm, 2003; Ibarra, 2011); entonces se procedió a la identificación de las especies y a la caracterización anatómica y morfológica de cada una de ellas.

## **Identificación de las especies**

Los ejemplares de antoceros fueron identificados a nivel de especie utilizando diversas descripciones y claves taxonómicas, primero a nivel género y después hasta la categoría taxonómica de especie (Gradstein *et al.*, 2001; Renzaglia *et al.*, 2009; Villarreal *et al.*, 2010b; Ibarra, 2011; Villarreal *et al.*, 2012). Es importante mencionar que para la determinación de los ejemplares se requirió el uso de microscopio óptico y estereoscópico.

El material vegetal determinado recibió un tratamiento de secado ligero, de acuerdo con lo sugerido por Delgadillo y Cárdenas (1990) y Frahm (2003). Sin embargo, con este procedimiento el talo de los ejemplares se enroscaba y arrugaba; por lo que como alternativa el material vivo y limpio (sin restos de otros organismos) se colocó en una prensa para flores, separado por hojas de papel bond. En general los ejemplares expuestos a la luz de sol constante se deshidrataban al cabo de un día; después se colocaron en sobres con su respectiva etiqueta de identificación.

Posteriormente, el material herborizado se incorporó a la colección de briofitas del herbario HGOM del Centro de Investigaciones Biológicas, de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Los duplicados se donarán al herbario nacional MEXU, localizado en el Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México.

## **Caracterización morfológica, anatómica y medidas de los diámetros ecuatoriales de las esporas de las especies de antoceros identificadas**

La descripción de la anatomía y morfología de las especies de antoceros se basó en las características estándar consideradas en estudios previos (Renzaglia, 1978; Schuster 1992, Gradstein *et al.*, 2001; Pradhan y Devi-Joshi, 2007; Renzaglia *et al.*, 2009; Ibarra, 2011; Villarreal *et al.*, 2012) y se complementaron y enriquecieron con las características

observadas en cada uno de los ejemplares analizados. La descripción anatómica y morfológica se realizó únicamente con los ejemplares frescos (recién recolectados), para ello las plantas se colocaron en un portaobjetos, sobre un par de gotas de agua, posteriormente se colocó el cubreobjetos sobre la preparación y se realizó un squash, técnica sugerida por Ibarra (2011). Con ayuda del microscopio óptico y estereoscópico, se registraron las siguientes características:

- a) En el talo: Condición sexual, color, forma y morfometría del gametofito, número de cloroplastos por célula, presencia o ausencia de pirenoide, presencia o ausencia de cavidades esquizogénicas, colonias de *Nostoc*, presencia de gametangios y tipo de rizoides (Renzaglia, 1978; Schuster 1992, Gradstein *et al.*, 2001; Pradhan y Devi-Joshi, 2007; Renzaglia *et al.*, 2009; Ibarra, 2011; Villarreal *et al.*, 2012).
  - b) En el esporofito: Morfometría del involucro y la cápsula, tipo de dehiscencia de la cápsula, células de la epidermis de la cápsula, presencia o ausencia de estomas en la cápsula, tejido asimilativo, columela, tejido esporógeno, en las esporas: forma, ausencia o presencia de marca trilete, color, tamaño y ornamentación; y en los pseudoeláteres: color, número y tipo células que los forman así como el tamaño (Renzaglia, 1978; Schuster 1992, Gradstein *et al.*, 2001; Pradhan y Devi-Joshi, 2007; Renzaglia *et al.*, 2009; Ibarra, 2011; Villarreal *et al.*, 2012).
- Medición del diámetro ecuatorial de las esporas de cada especie identificada

Se realizaron preparaciones temporales de cortes transversales y dorsales de la cápsula del esporofito de los ejemplares frescos, con la finalidad de observar la micromorfología, en especial de las esporas. Las muestras se incluyeron en gotas de

gelatina glicerizada, previamente puestas en los portaobjetos; una vez colocado el cubreobjetos, con un encendedor se derritió la gelatina y se realizó un squash (Ibarra, 2011). El siguiente paso fue utilizar un analizador de imágenes para medir el diámetro de las esporas, ocho en promedio por cada uno de los ejemplares examinados. El criterio para definir el número de esporas a medir fue arbitrario, dado que no existe ninguna referencia o publicación al respecto. Es conveniente señalar algunas de las dificultades que conlleva la medición de las esporas: 1) el número de individuos examinados de cada especie no fue equitativo, debido a diferencias en la cantidad de ejemplares recolectados; 2) la observación de las esporas de frente, con la cara proximal totalmente expuesta no es fácil y como depende en parte del azar, el número de esporas encontradas que cumplieran con esta condición fue reducido; y 3) la observación y descripción de la ornamentación de la cubierta de las esporas (en caso de que contarán con ella), es complicada cuando no se dispone de microscopio electrónico (Figura 7).

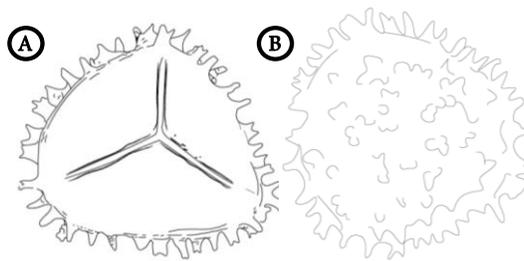


Figura 7. Esquemas que muestran las caras proximal (A) y distal (B) de una espora de *Anthoceros lamellatus* (Modificados a partir de las imágenes de Schuster, 1992).

Se utilizó como medida de tendencia central el promedio aritmético y como medidas de dispersión la desviación estándar y el rango, para analizar la variación en el tamaño de las esporas de los individuos. Con los individuos medidos se obtuvieron

diagramas de caja por especie, considerando el promedio y la desviación estándar (DE), que se estimaron con el programa de cálculo STATISTICA 7 (StatSoft Inc., 2004).

Se utilizó la prueba de bondad de ajuste con el índice de Shapiro-Wilk ( $p > 0.05$ ), para comprobar si la distribución de los valores de los tamaños de las esporas se comportaba de manera aproximadamente normal; el cálculo se realizó en el programa PAST versión 2.01 (Hammer *et al.*, 2001).

Se llevó a cabo el análisis de varianza de una vía, con la prueba de Tukey de comparación múltiple de medias, para determinar si el tamaño promedio de las esporas difería entre individuo; en este análisis se calcula el valor de Q (diferencia mínima significativa real), para decidir cuáles son los promedios que difieren de manera estadísticamente significativa. El análisis se realizó con el programa PAST versión 2.01.

#### **Tipos de vegetación y sustrato de crecimiento de los antoceros**

Los tipos de vegetación se definieron con base en su fisonomía, es decir, considerando sólo a las especies de plantas arbóreas o arbustivas dominantes; y la nomenclatura que se eligió fue la propuesta por Rzedowski (2006). Con respecto al tipo de sustrato, sólo se consideraron los siguientes: terrestre (sobre suelo), rupícola (creciendo sobre roca) y lignícola (sobre troncos caídos).

#### **Distribución actual y potencial de las especies de Anthocerotophyta en las tres zonas ecológicas exploradas en el estado de Hidalgo.**

##### **- Distribución actual**

La distribución geográfica actual de las especies de antoceros se estableció a partir de la exploración en campo, en cada una de las localidades de recolección se registraron

las coordenadas geográficas y la altitud utilizando un geoposicionador (GPS) marca Garmin®.

- Distribución potencial

Se empleó el programa de cálculo Maxent v3.0 (algoritmo de máxima entropía; Phillips *et al.*, 2006) para el análisis de distribución potencial de Anthocerotophyta en Hidalgo, que se basa en datos de presencia conocida y pseudoausencias (lugares en donde no existen datos puntuales; Contreras-Medina *et al.*, 2010). Los datos de presencia que utiliza el programa Maxent, son las coordenadas geográficas de las localidades de recolección de las especies.

Se seleccionó un porcentaje al azar para la modelación del número total de registros de cada especie, con la finalidad de disminuir la autocorrelación entre puntos (López-Mata *et al.*, 2012) quedando un total de siete registros para *A. lamellatus*, seis para *N. vincentianus*, cinco para *P. carolinianus* y 16 para *P. tenuis*.

Las variables consideradas para el análisis de la distribución potencial de los antoceros con Maxent fueron: a) 19 variables bioclimáticas obtenidas de la página WEB de WorldClim (<http://www.worldclim.org/bioclim>; Cuadro 4) y b) cuatro coberturas topográficas obtenidas del proyecto Hydro1k ([http://eros.usgs.gov/#/Find\\_Data/Products\\_and\\_Data\\_Available/gtopo30/hydro](http://eros.usgs.gov/#/Find_Data/Products_and_Data_Available/gtopo30/hydro); Cuadro 5) (Contreras-Medina *et al.*, 2010; López-Mata *et al.*, 2012).

Cuadro 4. Abreviatura y significado de las variables bioclimáticas que fueron utilizadas en la modelación de la distribución de la especie de Anthocerotophyta con Maxent.

<b>Abreviatura</b>	<b>Variables bioclimáticas</b>
Bio 1	Temperatura media anual
Bio 2	Rango promedio de temperaturas diarias (Tmax - Tmin)
Bio 3	Isotermalidad (BIO2/BIO7)x100
Bio 4	Estacionalidad de la temperatura (Desv. Estan. x 100)
Bio 5	Temperatura máxima del mes más cálido
Bio 6	Temperatura mínima del mes más frío
Bio 7	Rango anual de la temperatura (BIO5-BIO6)
Bio 8	Temperatura media del trimestre más húmedo
Bio 9	Temperatura media del trimestre más seco
Bio 10	Temperatura media del trimestre más cálido
Bio 11	Temperatura media del trimestre más frío
Bio 12	Precipitación anual
Bio 13	Precipitación del mes más húmedo
Bio 14	Precipitación del mes más seco
Bio 15	Estacionalidad de la precipitación
Bio 16	Precipitación del trimestre más húmedo
Bio 17	Precipitación del trimestre más seco
Bio 18	Precipitación del trimestre más cálido
Bio 19	Precipitación del trimestre más frío

Cuadro 5. Abreviatura y significado de las variables topográficas que fueron utilizadas en la modelación de la distribución de la especie de Anthocerotophyta con Maxent.

<b>Abreviatura</b>	<b>Coberturas topográficas</b>
h_slope	Pendiente
h_topoind	Índice Topográfico
h_aspect	Orientación
h_dem	Modelo Digital de Elevación

Para la obtención del modelo de distribución potencial de cada una de las especies se siguieron los siguientes pasos:

1. Selección aleatoria de 50% de los registros de presencia para generar el modelo (puntos de entrenamiento) y el 50% restante se utilizaron como datos de evaluación o validación del mismo. Se obtuvieron varios modelos de distribución para cada especie: ocho modelos en *A. lamellatus*, cinco en *N. vincentianus* y cinco en *P. carolinianus*. Con respecto a *P. tenuis*, en cada uno de los modelos resultantes (diez) se utilizó al azar el 75% de los datos para generarlos y 25% para validarlos (Ibarra-Montoya *et al.*, 2010). La elección de un número diferente de datos de presencia para generar y validar los modelos se relaciona con el número de registros de presencia: *A. lamellatus* con siete, *N. vincentianus* y *P. carolinianus* con cinco y *P. tenuis* con 16 (Pearson *et al.*, 2007; Wisz *et al.*, 2008).
2. Debido a que el programa Maxent produce resultados diferentes de una corrida a la siguiente utilizando la misma entrada de datos (a causa de la asignación aleatoria de los datos de presencia durante el proceso de modelación), se realizaron 10 réplicas para cada una de las especies, sobre la base de cada conjunto de modelos y utilizando la prueba de Jackknife implementada en Maxent para identificar las variables con mayor contribución al modelo general, lo cual se realizó comparando el valor de la ganancia de entrenamiento de cada variable por separado y la reducción en la ganancia de entrenamiento cuando la variable fue omitida. Aquellas variables que no produjeron un decrecimiento mayor a 0.01 en la ganancia de entrenamiento, fueron eliminadas de los análisis (Phillips *et al.*, 2004; Pearson, 2007; Torres y Jayat, 2010).
3. Las variables que contribuyeron más al ajuste de los modelos, fueron examinadas mediante un análisis de correlación. Primero se empleó el programa DIVA-GIS (Hijmans *et al.*, 2012) para obtener los valores de cada una de las variables

bioclimáticas y topográficas a partir de las coordenadas geográficas de los ejemplares recolectados (Baldwin, 2009; Elith *et al.*, 2011). Posteriormente, se utilizó el programa SAM (Spatial Analysis in Macroecology; Rangel *et al.*, 2010) para calcular el coeficiente de correlación de Pearson entre variables. Las variables que presentaron valores de autocorrelación altos ( $r > 0.8$ ;  $p < 0.01$ ) fueron examinadas nuevamente consultando los resultados de los modelos generados con Maxent, y se eliminaron de los análisis posteriores aquellas que al ser omitidas del modelo mostraron menor disminución en la ganancia general.

4. Con el subconjunto de variables elegidas, se realizaron 10 nuevas réplicas para cada especie. Para representar la distribución potencial de cada especie se eligió el mapa promedio generado en Maxent a partir de todos los modelos; en el caso particular de *N. vincentianus*, se utilizó el mapa de distribución potencial máxima, debido a que su patrón de distribución promedio fue muy restringido.

Los valores del área bajo la curva (AUC: Area Under the Curve) permitieron evaluar la eficiencia de los modelos para predecir la distribución de las especies (Baldwin, 2009). Siles *et al.* (2004) y Torres y Jayat (2010) proponen que la capacidad de predicción de un modelo, en función de los valores de AUC es: 0.5-0.6= mala; 0.6-0.7= pobre; 0.7-0.8= satisfactoria; 0.8-0.9= buena y 0.9-1.00= excelente.

5. Los mapas de cada uno de los cuatro modelos seleccionados se exportaron al programa Arc View 3.3 (ESRI, 2002), para generar una predicción binaria (ausencia/presencia) de distribución potencial de cada especie (Contreras-Medina *et al.*, 2010). El umbral de corte elegido se basó en el valor de presencia mínima de

entrenamiento (minimum training presence) incluido en el programa Maxent (Pearson *et al.*, 2007; Kumar y Stohlgren, 2009; Cabrero-Sañudo *et al.*, 2010).

6. Finalmente, la descripción de la distribución potencial (presencia) de las especies de Anthocerotophyta en el estado de Hidalgo se realizó considerando la clasificación por zonas ecológicas de México (Figura 6) propuesta por Toledo y Ordoñez (1998, 2009), y la nomenclatura de los tipos de vegetación de México definidos por Rzedowski (2006).

## RESULTADOS

### Riqueza taxonómica de Anthocerotophyta en tres zonas ecológicas del estado de Hidalgo

Se recolectaron un total de 53 ejemplares de Anthocerotophyta en once municipios: cinco pertenecientes a la zona templada húmeda (Calnali, San Bartolo Tutotepec, Tenango de Doria, Tlanchinol y Zacualtipán de Ángeles), cinco de la zona ecológica templada subhúmeda (Acaxochitlán, Mineral del Chico, Tepeapulco, Tlanalapa y Zimapán); y uno de la zona ecológica árida-semiárida (Ixmiquilpan) (Cuadro 6; Figura 8). En cuatro de los municipios explorados (Ajacuba, Francisco I. Madero, Huichapan y San Salvador) no se encontraron poblaciones de antoceros, a pesar de que la búsqueda fue minuciosa (Figura 8).

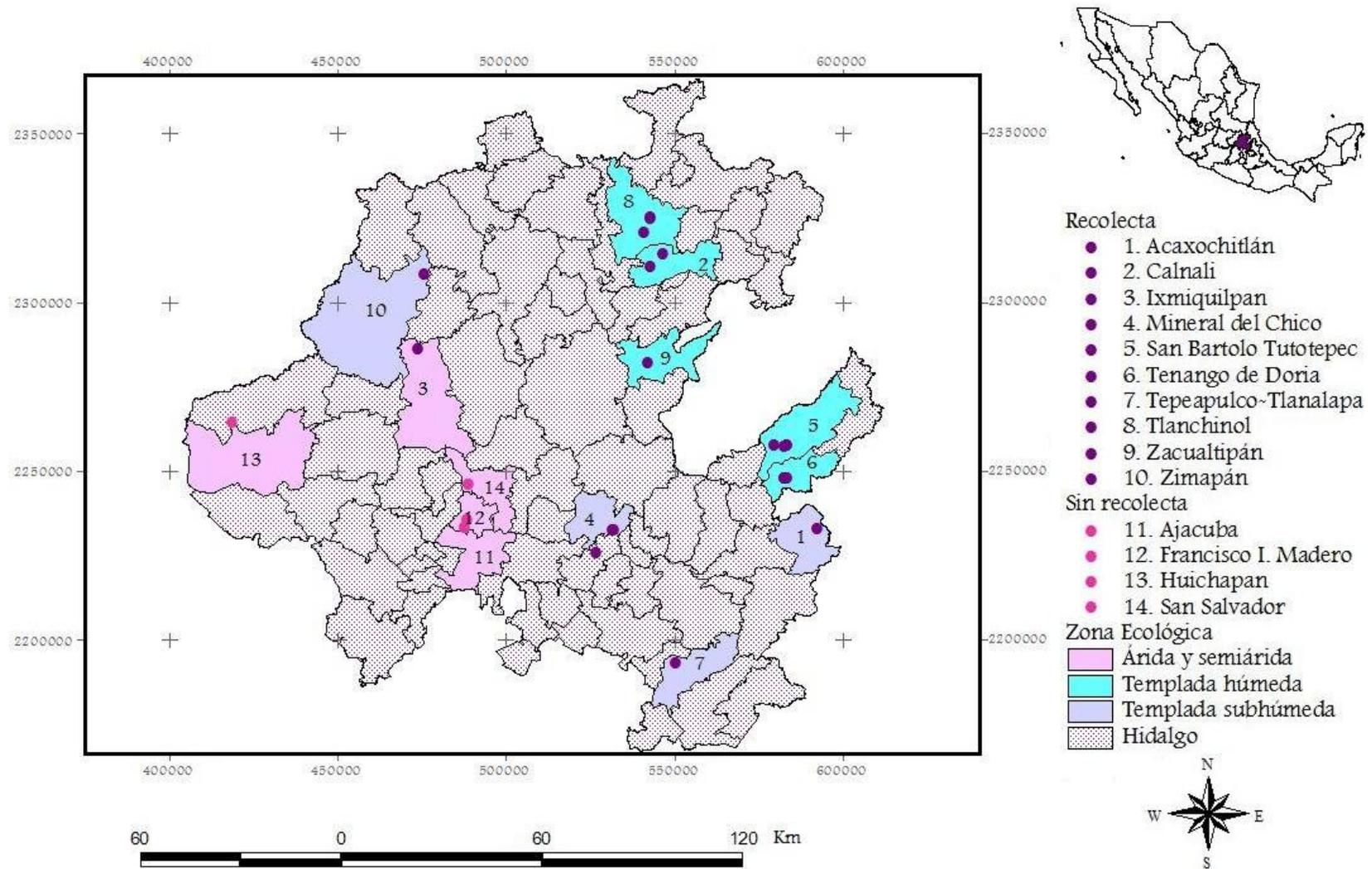


Figura 8. Mapa del estado de Hidalgo donde se indican los sitios de recolecta de ejemplares de Anthocerotophyta, por municipio y zona ecológica.

Cuadro 6. Localización geográfica (identificada con coordenadas, municipio y zona ecológica), altitud, tipo de vegetación y fecha de exploración de los sitios en donde se realizó la recolecta de los ejemplares de Anthocerotophyta.

Zona Ecológica	Municipio	Latitud	Longitud	Altitud (m)	Tipos de vegetación	Fecha de recolecta
Árida-Semiárida	Ixmiquilpan	20°40'13.7"	99°14'01.5"	2,455	Bosque de galería	Febrero de 2012
		20°55'26.9"	98°34'36.7"	979		
	Calnali	20°53'34.2"	98°53'34.2"	985	Bosque mesófilo de montaña	Enero de 2011
		20°53'34.2"	98°53'34.2"	1,044		
		20°24'48.495"	98°16'37.847"	1,861		
	San Bartolo Tutotepec	20°24'39.906"	98°15'06.284"	1,742	Bosque mesófilo de montaña	Julio, Septiembre, Octubre y Noviembre de 2011.
		20°24'47.380"	98°16'44.824"	1,763		
		20°24'55.897"	98°14'40.433"	1,743		
		20°24'53.165"	98°14'40.619"	1,741		
		20°19'28.0"	98°13'49.3"	1,833		
Templada Húmeda	Tenango de Doria	20°19'28.181"	98°15'01.648"	1,700	Bosque mesófilo de montaña (Bosque de <i>Fagus grandifolia</i> subsp. <i>mexicana</i> )	Noviembre y Julio de 2011 y Febrero de 2012
		20°19'27.629"	98°15'01.789"	1,698		
		20°19'27.87"	98°15'04.926"	1,710		
		20°19'31.324"	98°14'58.599"	1,717		
		20°59'02.042"	98°37'38.253"	1,446		
	Tlanchinol	21°01'48.625"	98°38'39.057"	1,463	Bosque mesófilo de montaña	Febrero y Septiembre de 2011
		21°01'23.6"	98°36'36.7"	1,175		
		21°01'17.7"	98°36'35.5"	1,276		
	Zacuaitipán de Angeles	20°37'59.9"	98°37'06.4"	1,826	Bosque mesófilo de montaña (bosque de <i>Fagus grandifolia</i> subsp. <i>mexicana</i> )	Febrero 2011 y Febrero 2012
	Templada Subhúmeda	Acaxochitlán	20°11'19.799"	98°09'44.609"	1,907	Bosque de <i>Pinus-Quercus</i>
20°11'09.1"			98°42'43.9"	2,798	Bosque de <i>Abies-Quercus</i>	
Mineral del Chico		20°11'14.3"	98°42'38.3"	2,930	Bosque de galería	Junio de 2010 y Enero de 2011
		20°07'28.0"	98°45'02.0"	2,200		
Tepeapulco-Tlanalapa		19°49'56.4"	98°32'03.33"	3,150	Bosque de <i>Abies</i>	Diciembre de 2011
Zimapán		20°52'18.5"	99°13'03.111"	2,390	Bosque de <i>Quercus-Abies</i>	Septiembre de 2010

Se encontraron cuatro especies de Anthocerotophyta en las tres zonas ecológicas exploradas en estado de Hidalgo que, pertenecen a tres familias y tres géneros diferentes: una de las especies es del género *Anthoceros*, otra de *Nothoceros* y dos del género *Phaeoceros* (Cuadro 7).

Cuadro 7. Familias, géneros y especies de Anthocerotophyta recolectadas en las tres zonas ecológicas del estado de Hidalgo.

Familia	Género	Especie
Anthocerotaceae	<i>Anthoceros</i>	<i>A. lamellatus</i> Steph.
Notothykladaceae	<i>Nothoceros</i>	<i>N. vincentianus</i> (Lehm. et Lindenb.) J.C.Villarreal
Dendrocerotaceae	<i>Phaeoceros</i>	<i>P. carolinianus</i> (Michx.) Proskauer <i>P. tenuis</i> (Spruce) Hässel de Menéndez

**Riqueza de taxones.** Las cuatro especies de antoceros identificadas representan el 50% de las mencionadas por Ibarra (2011) para el centro de México (región que incluye al estado de Hidalgo), lo cual significa que la entidad representa un área con una riqueza taxonómica apreciable (sin olvidar que la carencia de información sobre el número de especies que existen en otros estados de la República Mexicana, no permite realizar comparaciones) y con alto potencial para realizar estudios biológicos con Anthocerotophyta, como se muestra en el Cuadro 8. Adicionalmente, en la presente investigación se encontró que tanto a nivel de género, como de especie *Nothoceros vincentianus* representa un nuevo registro para el estado de Hidalgo.

Cuadro 8. Riqueza taxonómica de Anthocerotophyta del centro de México (Ibarra, 2011), que incluye a los estados de Hidalgo, Morelos y Distrito Federal; comparada con los resultados obtenidos en el presente estudio.

Especies	Centro de México	Presente estudio
<i>Anthoceros lamellatus</i>	√	√
<i>Anthoceros tristanianus</i>	√	~
<i>Nothoceros aenigmaticus</i>	√	~
<b><i>Nothoceros vincentianus</i></b>	~	√
<i>Nothothylas orbicularis</i>	√	~
<i>Phaeoceros carolinianus</i>	√	√
<i>Phaeoceros laevis</i>	√	~
<i>Phaeoceros tenuis</i>	√	√
<b>Número de especies</b>	<b>7</b>	<b>4</b>
<b>Número total: 8</b>		

A continuación se incluye una clave taxonómica para la identificación de las especies de antoceros recolectadas en el presente estudio, elaborada con base en los trabajos de Ibarra (2011) y Villarreal *et al.* (2012).

**Clave para las especies de Anthocerotophyta de tres zonas ecológicas del estado de Hidalgo.**

1. Un cloroplasto por célula en el gametofito.....2
1. Más de un cloroplasto por célula en el gametofito.....*Nothoceros vincentianus*
2. Esporas pardo oscuro o negro.....*Anthoceros lamellatus*
2. Esporas amarillas.....3 (*Phaeoceros*)
3. Esporas con ornamentación verrugosa en la cara distal.....*P. tenuis*
3. Esporas con ornamentación espinosa en la cara distal, cara proximal con un grupo de verrugas centrales en las áreas triangulares.....*P. carolinianus*

## Descripción de las especies de Anthocerotophyta identificadas en tres zonas ecológicas del estado de Hidalgo y diámetros ecuatoriales

La descripción de las especies se realizó comparando la información sobre los caracteres anatómicos y morfológicos evaluados en estudios previos (Renzaglia, 1978; Schuster 1992, Gradstein *et al.*, 2001; Pradhan y Devi-Joshi, 2007; Renzaglia *et al.*, 2009; Ibarra, 2011; Villarreal *et al.*, 2012), con los de los ejemplares recolectados y examinados en el presente estudio, y adicionando información sobre algunas estructuras que no se habían mencionado en dichos estudios, con el fin de proporcionar una descripción detallada de cada una de las especies.

*Anthoceros lamellatus* Steph., Spec. Hep. 5: 1000. 1916. Holotipo: Brasil, Río de Janeiro, Arechavaleta, ded. Winter, Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Geneve (G), G00061304 (Tomado de Ibarra, 2011).

**Sinónimos:** *Aspiromitus appalachianus* Schust., *Aspiromitus lamellatus* (Steph.) Schuster (Schuster, 1992; Hässel de Menéndez, 1990; Stotler y Crandall-Stotler, 2005; Ibarra, 2011).

### - Descripción general

**Gametofito** (Figura 9). **Plantas monoicas** de color verde claro, con márgenes crispados y lóbulos laterales redondeados, superficie dorsal casi plana con abundantes lamelas, 10-32 mm de largo y 25-16 mm de ancho. Poseen un **cloroplasto** por célula con un **pirenoide** central asociado; en corte transversal el **talo** es de aproximadamente 8 células de grosor y presenta abundantes cavidades esquizogénicas. Las colonias de *Nostoc* son visibles como pequeños círculos o manchas de color negro ubicadas en la parte

ventral del talo. Los **anteridios** se encontraron dispersos en la parte dorsal del talo, cuatro por cámara anteridial y de color amarillo pardo. No se observaron **arquegonios**, ni se encontraron tubérculos. **Rizoides** unicelulares sin ramificación.

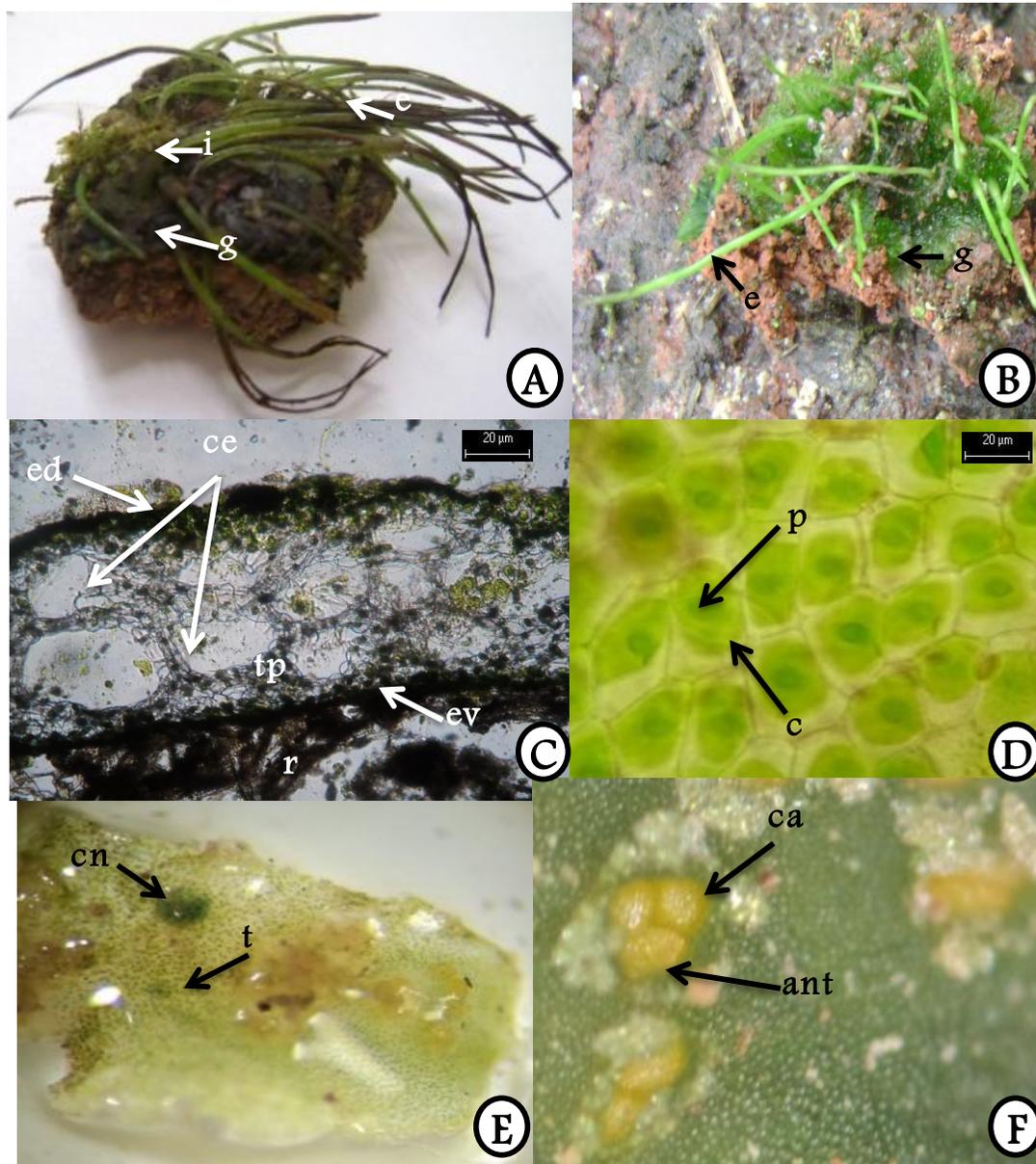


Figura 9. Anatomía y morfología del gametofito de *Anthoceros lamellatus*. **A.** Hábito de la especie, recolectada en Tenango de Doria, Hidalgo; vista del gametofito (g) y el esporofito (e) con involucre (i). **B.** Hábito de la especie, recolectada en Tlanchinol, Hidalgo; vista del gametofito (g) y el esporofito (e). **C.** Corte transversal del talo donde se muestra una capa de células de la epidermis dorsal (ed), cavidades esquizogénicas (ce), una delgada capa de

tejido de parénquima (tp), una capa de células de la epidermis ventral (ev) y rizoides (r). **D.** Células de la epidermis dorsal del talo, con un cloroplasto (c) por célula y un pirenoide (p) central asociado. **E.** Vista ventral del talo (t) con una colonia de *Nostoc* (cn). **F.** Vista dorsal de talo con tres cámaras anteridiales (ca) y hasta tres anteridios (ant) por cámara.

**Esporofito** (Figura 10). **Involucro** cilíndrico y erecto de hasta 4 mm en longitud, de 5 células de grosor. La **cápsula** del esporofito erecta, de entre 20 y 55 mm de largo, abre por dehiscencia longitudinal (en dos valvas); la epidermis formada por una capa de células rectangulares alargadas, con presencia de estomas. **Columela** bien diferenciada de color pardo oscuro, **tejido esporógeno** conformado por una capa de células. **Esporas** pequeñas de forma tetraédrica bien definida, con marca trilete nítida, coloración de gris a negro, de 39-48  $\mu\text{m}$  de diámetro, la superficie distal con espinas bífidas y la cara proximal lisa. **Pseudoeláteres** bien desarrollados de color marrón, compuestos de 1 a 3 células de paredes engrosadas de entre 41 y 85  $\mu\text{m}$  de longitud.

- Ejemplares examinados

**Hidalgo. Tenango de Doria**, localidad **El Gosco**: 20° 19' 28.181" N, 098° 15' 01.648" O, ACJ 16; 20° 19' 27.629" N, 098° 15' 01.789" O, ACJ 32. **Tlanchinol**, en el cerro **La Quebradora**: 21° 01' 17.7" N, 098° 36' 35.5" O, ACJ 05 (HGOM).

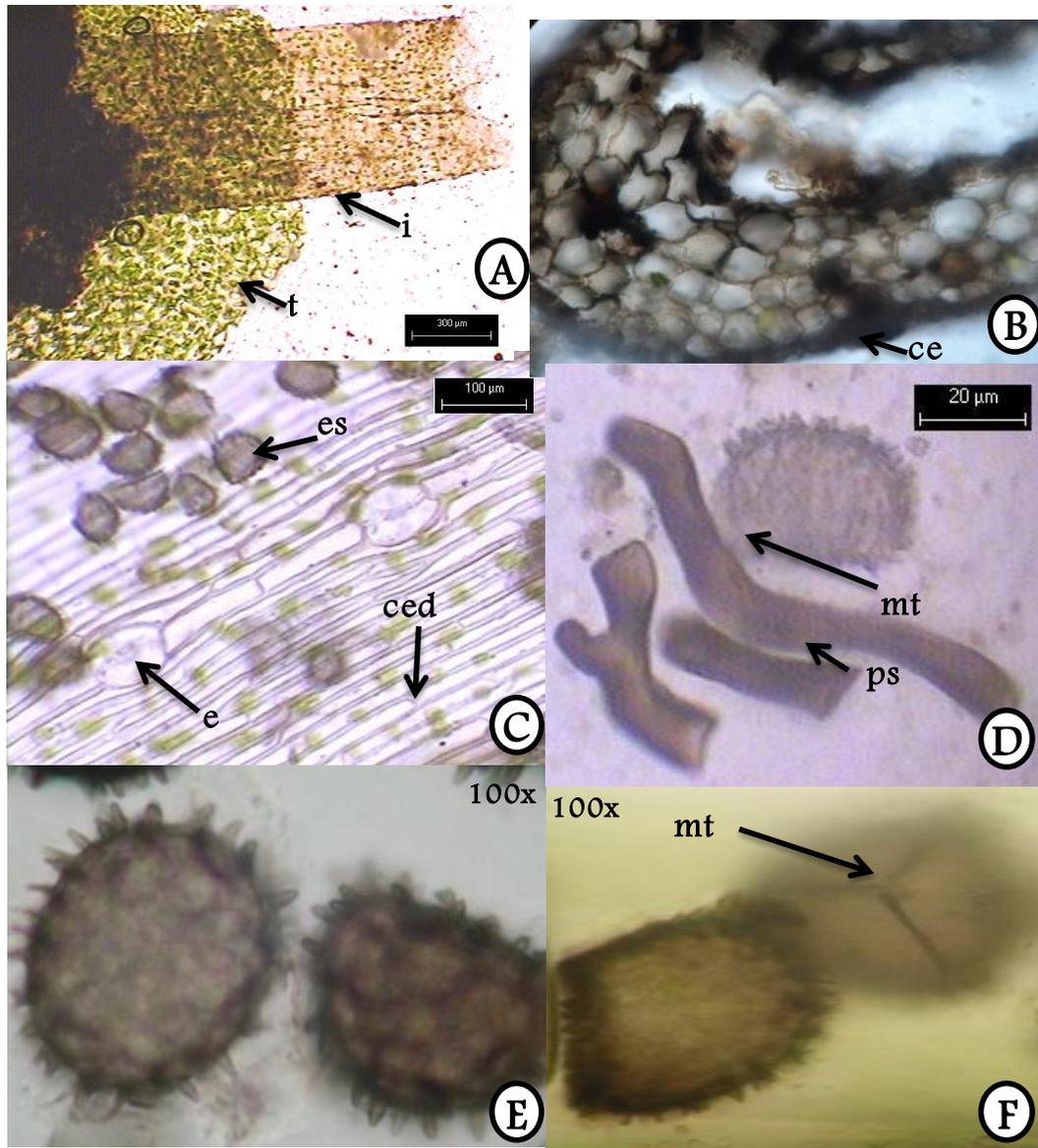


Figura 10. Anatomía y morfología del esporofito de *Anthoceros lamellatus*. **A.** Vista dorsal, se muestra el talo (t) con el involucre (i). **B.** Corte transversal del involucre con una capa de células de la epidermis dorsal (ce) y con aproximadamente seis células de grosor. **C.** Vista de las células de la epidermis dorsal (ced) de la cápsula del esporofito, con estomas (e) y esporas (es). **D.** Pseudoeláteres unicelulares (ps) y vista de la cara proximal de una espora con marca trilete (mt) bien definida. **E.** Vista de la cara distal de las esporas con ornamentación espinosa. **F.** Vista de la cara proximal de dos esporas con marca trilete (mt) bien definida.

- Distribución y ecología

Especie de distribución amplia, principalmente neotropical. Se ha recolectado en Brasil, Costa Rica, Estados Unidos de América (Carolina del Norte y Carolina del Sur) y Panamá (Dauphin *et al.*, 2006), en las Antillas y México (Schuster, 1992). Stotler y Crandall-Stotler (2005) incluyen a la especie en Norteamérica y Norte de México. Ibarra (2011) menciona que no se han encontrado registros de la especie en otros continentes, y que en México se ha recolectado en los municipios de Tlanchinol y Zacualtipán de Ángeles, estado de Hidalgo. En el presente trabajo se encontraron poblaciones en los municipios de Calnali, Mineral del Chico, Tenango de Doria, Tlanchinol y Zimapán (Cuadro 6).

Los ejemplares se recolectaron sobre suelo (hábito terrestre), en sitios cercanos a escurrimientos de agua y en la orilla de caminos en zonas perturbadas. Las poblaciones se desarrollan en el intervalo de altitud de entre 985 y 2,390 m, creciendo junto con *Phaeoceros carolinianus* y *P. tenuis*.

- Afinidades y diferenciación

Schuster (1992) distingue a la especie por poseer un talo altamente crispado y con lamelas dorsales masivas, sugiere que es una versión en extremo crispado de *A. punctatus*. Stotler y Crandall-Stotler (2005) mencionan que *A. agrestis*, *A. lamellatus* y *A. scariosus* pueden ser vegetativamente similares pero se diferencian en la ornamentación de las esporas.

Los especímenes de Carolina del Norte y Carolina del Sur, descritos por Schuster en 1987 como *Aspiromitus appalachianus*, se re-describieron como *Anthoceros lamellatus* por Hässel de Menéndez en 1990 (Stotler y Crandall-Stotler, 2005).

*Nothoceros vincentianus* (Lehm. & Lindenb.) J. C. Villarreal. Tipo: Saint Vincent, *Rev. Guilding* (Lectotipo S-PAI, isolectotipo WI, NYI) (Tomado de Villarreal *et al.*, 2010a).

**Basónimo:** *Anthoceros vincentianus* (Lehm. & Lindenb.) (Tomado de Villarreal *et al.*, 2010a).

**Sinónimo:** *Megaceros vincentianus* (Lehm. & Lindenb.) (Tomado de Villarreal *et al.*, 2010a).

- Descripción general

**Gametofito** (Figura 11). **Plantas monoicas**, de color verde oscuro extendido, en ocasiones ramificado, con márgenes lobulados lisos, de 15-40 mm de largo y 10-30 mm de ancho, sin costa. Posee de 1-2 (-4) **cloroplastos** por célula, que miden en promedio 15.1  $\mu\text{m}$  de diámetro, solo en algunas células se pudieron notar **pirenoides** centrales tenues; las células de la epidermis dorsal miden 36.175  $\mu\text{m}$  de largo por 23.66  $\mu\text{m}$  de ancho; en corte transversal el **talo** es de 4-8 células de grosor, las células de forma variable dependiendo de la parte del talo. En la parte ventral se presentan las colonias de *Nostoc* que se observan como puntos negros. Los **anteridios** son abundantes en la parte dorsal del talo, de forma esférica generalmente solitarios, aunque puede haber hasta dos por cámara anteridial, de 240  $\mu\text{m}$  de diámetro, color amarillo pardo; no se observaron **arquegonios**, ni se encontraron tubérculos. **Rizoides** traslúcidos incoloros, se observaron simples y/o ramificados en el ápice.

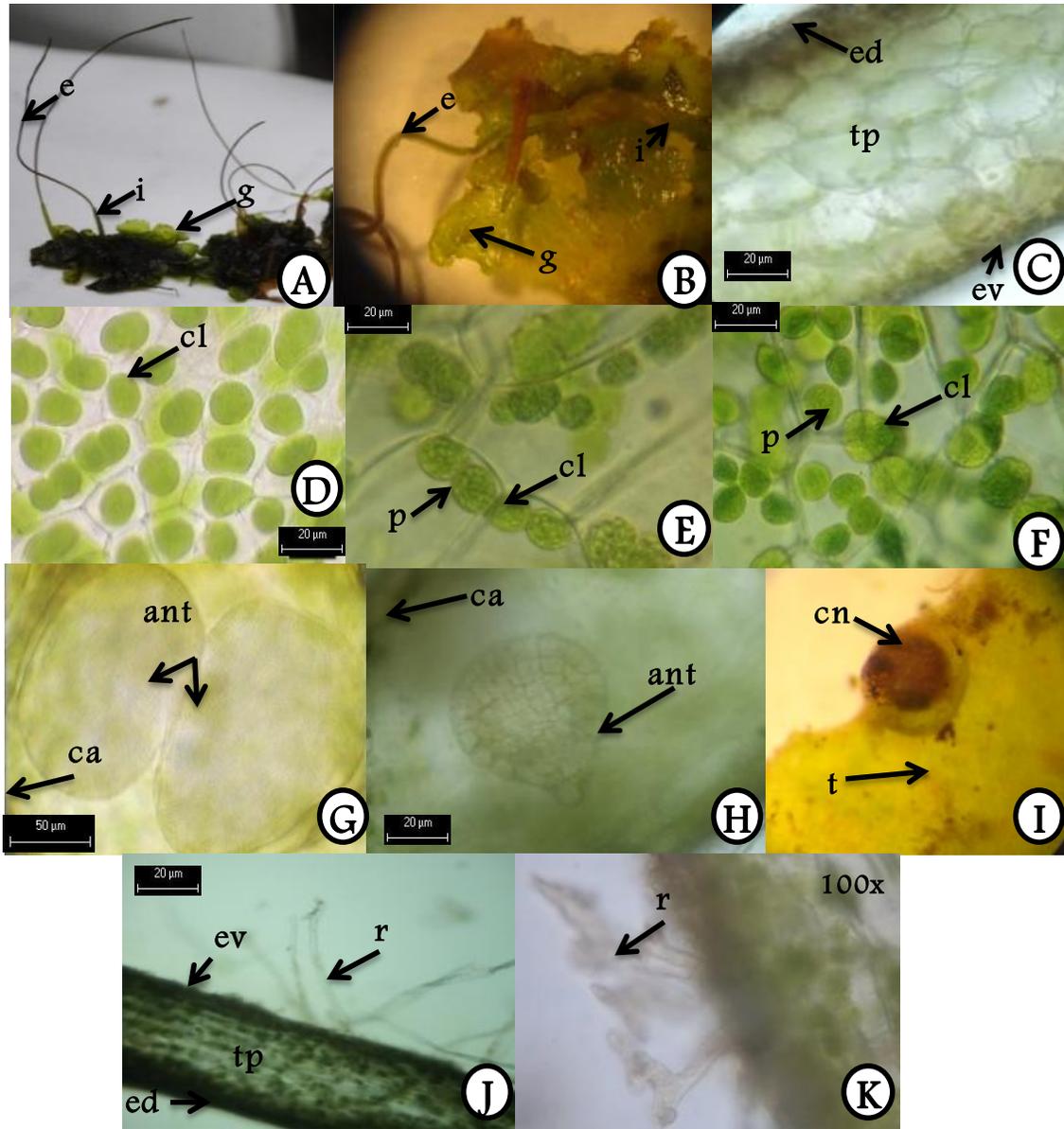


Figura 11. Anatomía y morfología del gametofito de *Nothoceros vincentianus*. **A.** Hábito de la especie, recolectada en Tlanchinol, vista del gametofito (g) y el esporofito (e) con involucre (i). **B.** Ejemplar recolectado en Tenango de Doria, vista del gametofito (g) y el esporofito (e) con involucre (i). **C.** Corte transversal del talo, se observa una capa de células de la epidermis dorsal (ed), de 4 a 7 células de grosor de tejido de parénquima (tp) y una capa de células de la epidermis ventral (ev). **D.** Epidermis dorsal del talo, células con uno y dos cloroplastos (cl) sin pirenoide visible. **E** y **F.** Epidermis dorsal del talo, uno a dos cloroplastos (cl) por célula con pirenoide (p) ligeramente visible en la

parte central. **G.** Vista de la parte dorsal del talo, con cámara anteridial (ca) y dos anteridios (ant) en la cámara. **H** Corte transversal del talo, con cámara anteridial (ca) y un anteridio (ant). **I.** Vista ventral del talo (t) con una colonia de *Nostoc* (cn). **J.** Corte transversal del talo, se observa una capa de células de la epidermis dorsal (ce), tejido de parénquima (tp), una capa de células de las epidermis ventral (ev) y se observan rizoides (r) simples o ramificados. **K.** Vista transversal del talo con rizoides (r) ramificados.

**Esporofito** (Figura 12). **Involucro** cilíndrico, erecto y liso, de hasta 9 mm de largo, con 7 células de grosor en corte transversal. La **cápsula** del esporofito erecta, de hasta 50 mm de largo, en la madurez abre por dehiscencia longitudinal en dos valvas, no se observaron estomas; en corte transversal con una capa de células epidérmicas cilíndricas, con 4-6 capas de células de **tejido asimilativo**, **columela** de color pardo, se observó una delgada capa de **tejido esporógeno**, formada por aproximadamente 16 células cilíndricas. **Esporas** pequeñas de forma redondeada sin marca trilete visible y de color verde (por la presencia de un cloroplasto), de 24-35 µm de diámetro, ornamentación de mamilosa a tuberculada, **Pseudoeláteres** bien desarrollados largos (en promedio 156 µm) con engrosamientos helicoidales.

~ Ejemplares examinados

**Hidalgo. San Bartolo Tutotepec**, localidad de **Medio Monte**: 20° 24' 47.380" N, 98° 16' 44.824" O, ACJ 23. **Tenango de Doria**, camino a **El Gosco**: 20° 19' 27.87" N, 098° 15' 04.926" O, ACJ 17. **Tlanchinol** en el cerro **La Quebradora**: 21° 01' 17.7" N, 098° 36' 35.5" O, ACJ 12. **Zacualtipán de Ángeles**, localidad de **La Mojonera**: 20° 37' 59.9" N, 098° 37' 06.4" O, ACJ 45 (HGOM).

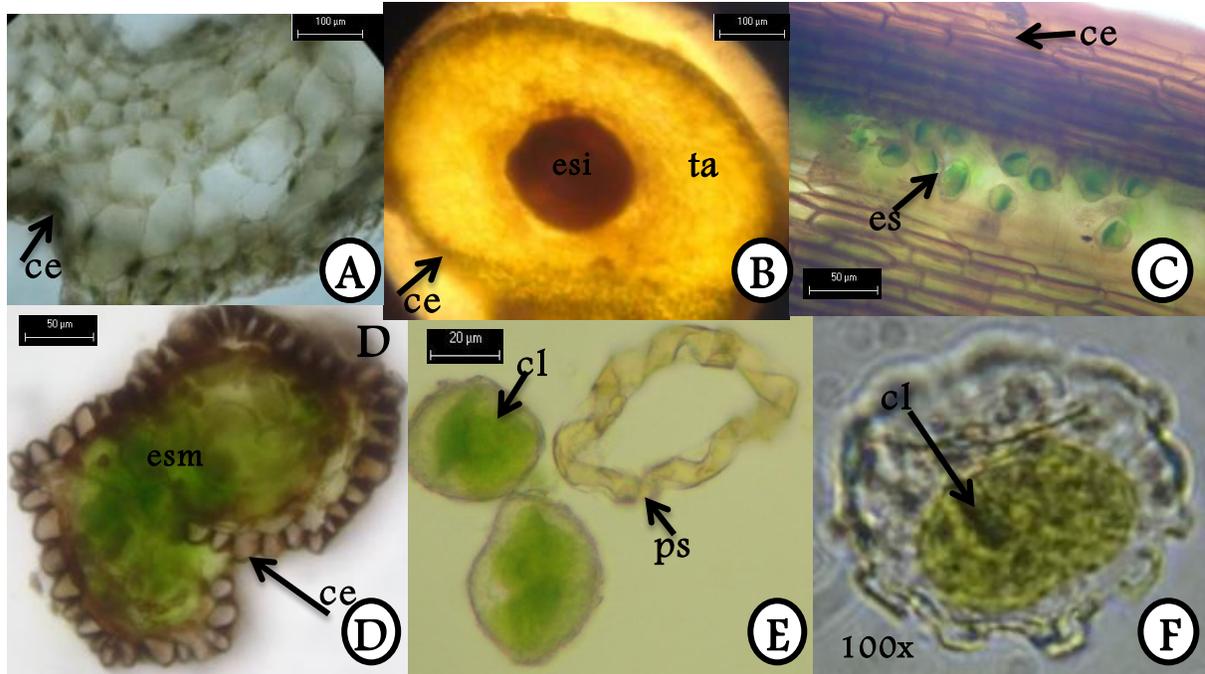


Figura 12. Anatomía y morfología del esporofito de *Nothoceros vincentianus* **A.** Corte transversal del involucre, se aprecian las células de la epidermis dorsal y parénquima de aproximadamente siete células de grosor. **B.** Corte transversal del esporofito, se observan las células de la epidermis (ce), el tejido asimilativo (ta) y, en el centro esporas inmaduras (esi). **C.** Cápsula del esporofito con células de la epidermis dorsal (ce) y esporas (es). **D.** Corte transversal de un esporofito maduro con células de la epidermis (ce) y en el centro esporas maduras (esm). **E y F.** Esporas con ornamentación mamilosa y un cloroplasto (cl) en el centro y pseudoeláteres (ps) con engrosamientos en espiral.

- Distribución y ecología

El género *Nothoceros* comprende siete especies, todas con variación morfológica amplia; con distribución en América Austral, en el este de Estados Unidos de América, en el Neotrópico y en Nueva Zelanda (Villarreal *et al.*, 2010a; 2010b). Ibarra (2011) recolectó ejemplares de *N. aenigmaticus* en las Lagunas de Zempoala, Morelos, México. En el presente trabajo *N. vincentianus* fue recolectado en los municipios de San Bartolo Tutotepec, Tenango de Doria, Tlanchinol y Zacualtipán de Ángeles (Cuadro 6).

Los ejemplares fueron de hábito terrestre, rupícola y lignícola, en sitios sin evidencia de perturbación, con humedad alta; cerca de cauces de algún riachuelo o en escurrimientos de agua. Se recolectaron en un intervalo altitudinal de entre 1,175 y 1,861 m.

- Afinidades y diferenciación

En 1987, Schuster reconoce dos subgéneros para *Megaceros*: *Megaceros* y *Nothoceros*; ambos taxones habían sido incluidos en *Dendroceros* por Proskauer (1953). La primera descripción del subgénero *Megaceros* se realizó con base en las características del talo, con amplios lóbulos bien definidos y la del subgénero *Nothoceros* por tener una nervadura central gruesa y alas laterales; posteriormente Hasegawa (1994) propuso que *Nothoceros* se elevara a la categoría taxonómica de género. Recientemente se estableció que ambos géneros pueden separarse de acuerdo con su distribución geográfica: *Megaceros* se restringe al Paleotrópico y *Nothoceros* es característico de América Austral y Nueva Zelanda (Villarreal *et al.*, 2010a). La diferenciación entre estos dos taxones se basó al principio en caracteres morfológicos, pero los datos moleculares recientes resuelven a los dos géneros como parafiléticos y no como grupos hermanos.

Las características anatómicas y morfológicas generales del gametofito y del esporofito de *Megaceros mexicanus* y *M. vincentianus* son semejantes, de acuerdo con la descripción de ambas especies realizada por Stephani (1916). Los 15 ejemplares examinados en el presente estudio, se pueden incluir en ambas descripciones. Burr (1970), menciona que las diferencias en el tamaño de los cloroplastos y la forma y tamaño de los **pirenoides** de *Megaceros vincentianus* (ahora *Nothoceros vincentianus*) y *Megaceros mexicanus* son demasiado sutiles como para ser significativas. Recientemente

Villarreal *et al.* (2012), proporcionan una clave provisional para las especies neotropicales de *Nothoceros*, en la que se incluye a *Nothoceros vincentianus*, pero no se hace referencia a *Megaceros mexicanus* (considerando la diferenciación genérica propuesta por Villarreal *et al.*, 2010a). De cualquier forma, Villarreal (*com. pers.*) ha observado que la ornamentación de las esporas en ambas especies es idéntica, por lo que *M. mexicanus* podría ser considerado como un sinónimo de *N. vincentianus*.

*Phaeoceros carolinianus* (Michx.) Prosk. Bull. Torrey Bot. Club. 78: 347. 1951. Tipo: EUA, Carolina inferiori, herb. Camus, herb. Richard (Holotipo en PC) (Tomado de Ibarra, 2011).

**Basónimo:** *Anthoceros carolinianus* Michx. (Cargill y Fuhrer, 2008).

**Sinónimos:** *Anthoceros laciniatus* Schwein, *Anthoceros donnellii* Aust., *Anthoceros planus* Steph., *Aspiromitus allionii* Steph., *Anthoceros kuntzeanus* Steph., *Anthoceros cubanus* Steph., *Anthoceros arsenii* Steph., *Anthoceros parvus* Steph., *Anthoceros kuhlmannii* Herz., *Anthoceros australiae* Beauv. (Schuster, 1992; Hässel de Menéndez, 1989; Stotler y Crandall-Stotler, 2005; Cargill y Fuhrer, 2008; Ibarra, 2011).

- Descripción general

**Gametofito** (Figura 13). **Plantas monoicas** de color verde oscuro, llegan a formar rosetas de 20 mm de diámetro, o adquirir forma de abanico, o de tapetes adheridos al sustrato, irregularmente ramificados. La parte dorsal del talo es casi plana; en algunas ocasiones en la parte ventral se observan ligeras hendiduras. Poseen células con un **cloroplasto** y un **pirenoide** central asociado; en corte transversal en el **talo** tiene entre 8 y 13 células de grosor, sin cavidades esquizogénicas. Las colonias de *Nostoc* se distinguen

como puntos negros en la parte ventral del talo. Los **anteridios** se encontraron dispersos en el talo, con hasta cinco anteridios (140  $\mu\text{m}$  x 100  $\mu\text{m}$ ) por cámara anteridial de coloración amarillo-anaranjado, no se observaron **arquegonios**, ni se encontraron tubérculos. Los **rizoides** se observaron simples hialinos o de color pardo claro.

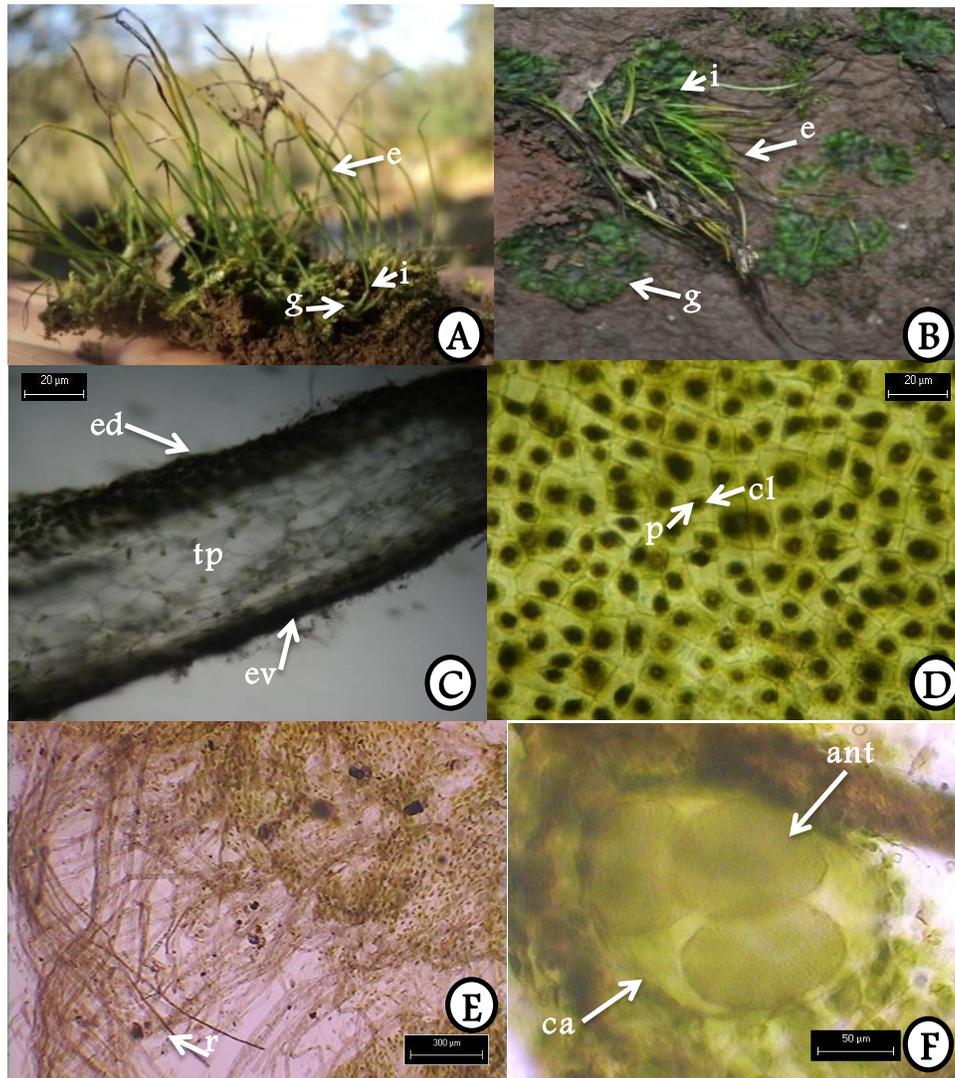


Figura 13. Anatomía y morfología del gametofito de *Phaeoceros carolinianus*. **A.** Hábito de la especie, recolectada en Calnali, Hidalgo; vista del gametofito (g) y el esporofito (e) con involucre (i). **B.** Hábito de la especie, recolectada en Tlanchinol; vista del gametofito (g) y el esporofito (e) con involucre (i). **C.** Corte transversal del talo con una capa de células de la epidermis dorsal (ce), aproximadamente siete células de grosor de tejido de

parénquima (tp) y una capa de células de la epidermis ventral. **D.** Epidermis dorsal del talo, con un cloroplasto (cl) por célula y un pirenoide (p) central asociado. **E.** Vista ventral del talo con rizoides (r). **F.** Vista dorsal del talo, una cámara anteridial (ca) con tres anteridios (ant).

**Esporofito** (Figura 14). **Involucro** cilíndrico, erecto de 3-5 mm de longitud y de 4-6 células de grosor en corte transversal. La **cápsula** del esporofito erecta de hasta 80 mm de largo, al madurar abre por dehiscencia longitudinal (dos valvas), la epidermis formada de una a dos capas de células rectangulares alargadas, con estomas abundantes. **Columela** bien diferenciada, conforme el ápice madura cambia de coloración de amarilla a marrón oscuro. **Esporas** pequeñas de forma tetraédrica redondeada, con marca trilete definida pero angosta, de color amarillo, de 32-42  $\mu\text{m}$  de diámetro; su superficie distal con espinas y la cara proximal con verrugas. **Pseudoeláteres** de color marrón claro con paredes celulares delgadas, formados por hasta 5 células, aproximadamente 110  $\mu\text{m}$  de longitud.

- Ejemplares examinados

**Hidalgo. Calnali**, localidad de **Chicuapa**: 20° 53' 34.2" N, 098° 53' 34.2" O, ACJ 40.

**Tenango de Doria**, camino a **El Gosco**: 20° 19' 28.181" N, 098° 15' 01.648" O, ACJ 19.

**Tlanchinol**, en el cerro **La Quebradora**: 21° 01' 17.7" N, 098° 36' 35.5" O, ACJ 29 (HGOM).

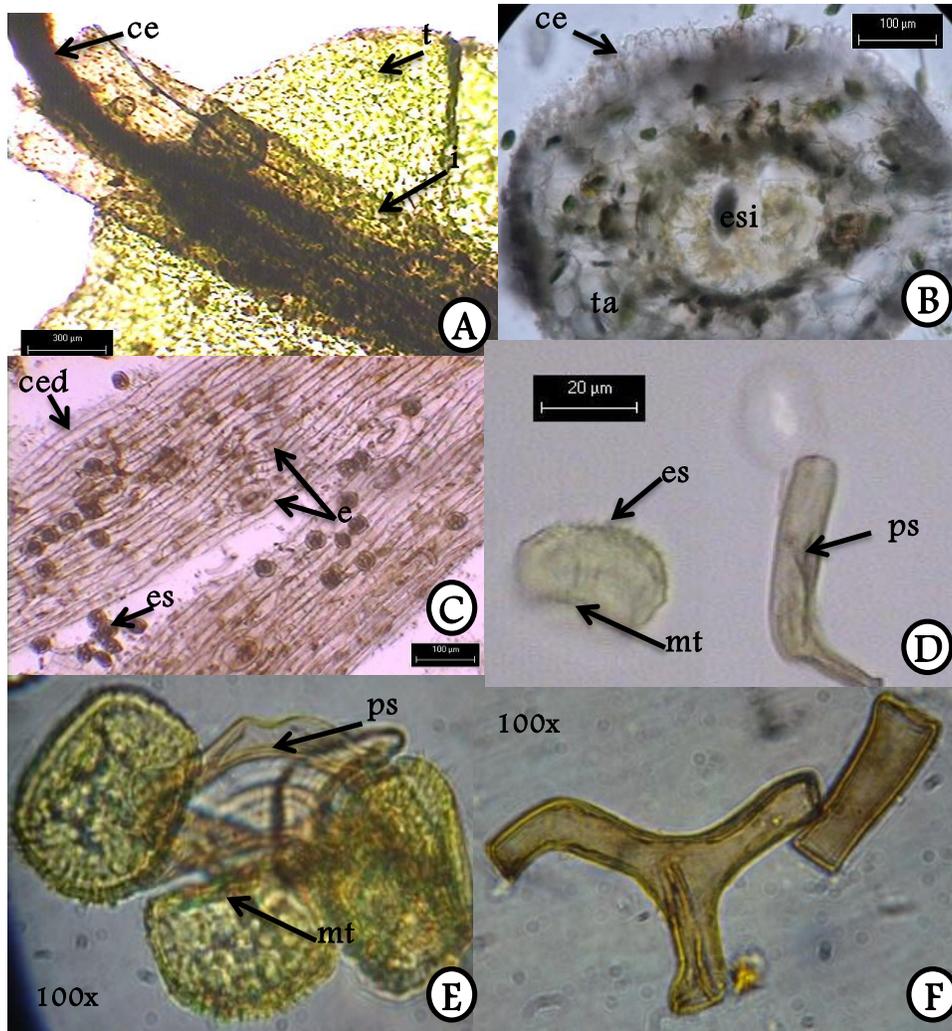


Figura 14. Anatomía y morfología del esporofito de *Phaeoceros carolinianus*. **A.** Vista dorsal del talo (t) con involucre (i) y la base de la cápsula del esporofito (ce). **B.** Corte transversal del esporofito, se observan células de la epidermis (ce), tejido asimilativo (ta) y esporas inmaduras (esi). **C.** Vista de las células de la epidermis dorsal (ced) de la cápsula del esporofito con estomas (e) y esporas (es). **D.** Pseudoeláter (ps) y vista de la cara proximal de una espora (es) con marca trilete definida (mt). **E.** Cara distal y proximal con marca trilete (mt) definida de esporas y pseudoeláteres (ps). **F.** Pseudoeláteres unicelulares.

- Distribución y ecología

Schuster (1992), menciona que la especie es cosmopolita y que se presenta en diferentes regiones del mundo como: Brasil, Chile, Islandia, Las Antillas, México, Norteamérica (de este a oeste), Panamá y hacia el sur de Perú (Dauphin *et al.*, 2006). En Europa se ha registrado en países como Dinamarca, España, Rumania y Suecia; en Asia en Assam, China, Corea, Filipinas, el norte de la India, Japón, Java y Sumatra; y en Australia y Fiji (Cargill y Fuhrer, 2008), Nueva Zelanda y Hawaii; en África en Camerún, Congo, Madagascar, Sudáfrica y Tanganica.

En México, Ibarra (2011) recolectó ejemplares de esta especie en el Distrito Federal y en el estado de Hidalgo (municipios de Huasca de Ocampo, Mineral del Chico, Tenango de Doria, Tlanchinol y Zacualtipán de Ángeles). En el presente estudio se encontraron algunas poblaciones de *Phaeoceros carolinianus* en los municipios de Calnali, Tlanchinol y Tenango de Doria (Cuadro 6).

Los ejemplares recolectados, todos de hábito terrestre, fueron encontrados en zonas perturbadas y en escurrimientos de agua, asociados con poblaciones de *A. lamellatus* y *P. tenuis*, crecen en altitudes de entre 985 y 1,833 m.

- Afinidades y diferenciación

Se encuentra estrechamente relacionado con *P. laevis*, sin embargo se diferencia en la condición sexual (*P. carolinianus* es monoico y *P. laevis* es dioico) y en los patrones de ornamentación de la cara proximal de las esporas (en *P. carolinianus* las verrugas se limitan a la sección central de cada tétrada y en *P. laevis* las verrugas cubren ambas caras) (Cargill y Fuhrer, 2008). *P. carolinianus* puede llegar a confundirse con *P. tenuis*, pero la ornamentación de las esporas también es clave para su diferenciación: en *P. tenuis*

la cara distal presenta verrugas y en *P. carolinianus* presenta espinas (Hässel de Menéndez, 1989; Schuster, 1992; Ibarra, 2011).

*Phaeoceros tenuis* (Spruce) Hässel, Veröff. Geobot. Inst. Rübel Zürich 91:303. 1986.  
Holotipo: Paraguay, L'Assomption sur les beges des ruisseaux Balansa 3703, 9.1878 (G)  
(Tomado de Ibarra, 2011).

**Basónimo:** *Anthoceros tenuis* Spruce (Ibarra, 2011).

**Sinónimos:** *Anthoceros pringlei* Steph., *Anthoceros costatus* Steph., *Aspiromitus pringlei* (Steph.) Steph. (Hässel de Menéndez, 1989; Ibarra, 2011).

~ Descripción general

**Gametofito** (Figura 15). **Plantas monoicas** de color verde-amarillento a verde claro, la parte dorsal del talo casi plana. Poseen un **cloroplasto** por célula con un **pirenoide** central asociado; en corte transversal el **talo** posee de 4-6 células de grosor sin cavidades esquizogénicas. Las colonias de *Nostoc* se aprecian en la parte ventral del talo. Los **anteridios** se encontraron inmersos en la parte dorsal del talo de 2-4 por cámara anteridial, color amarillo claro (de hasta 180 µm de largo), se observaron sólo cuatro arquegonios, ubicados en la parte dorsal del talo. **Rizoides** simples sin ramificación.

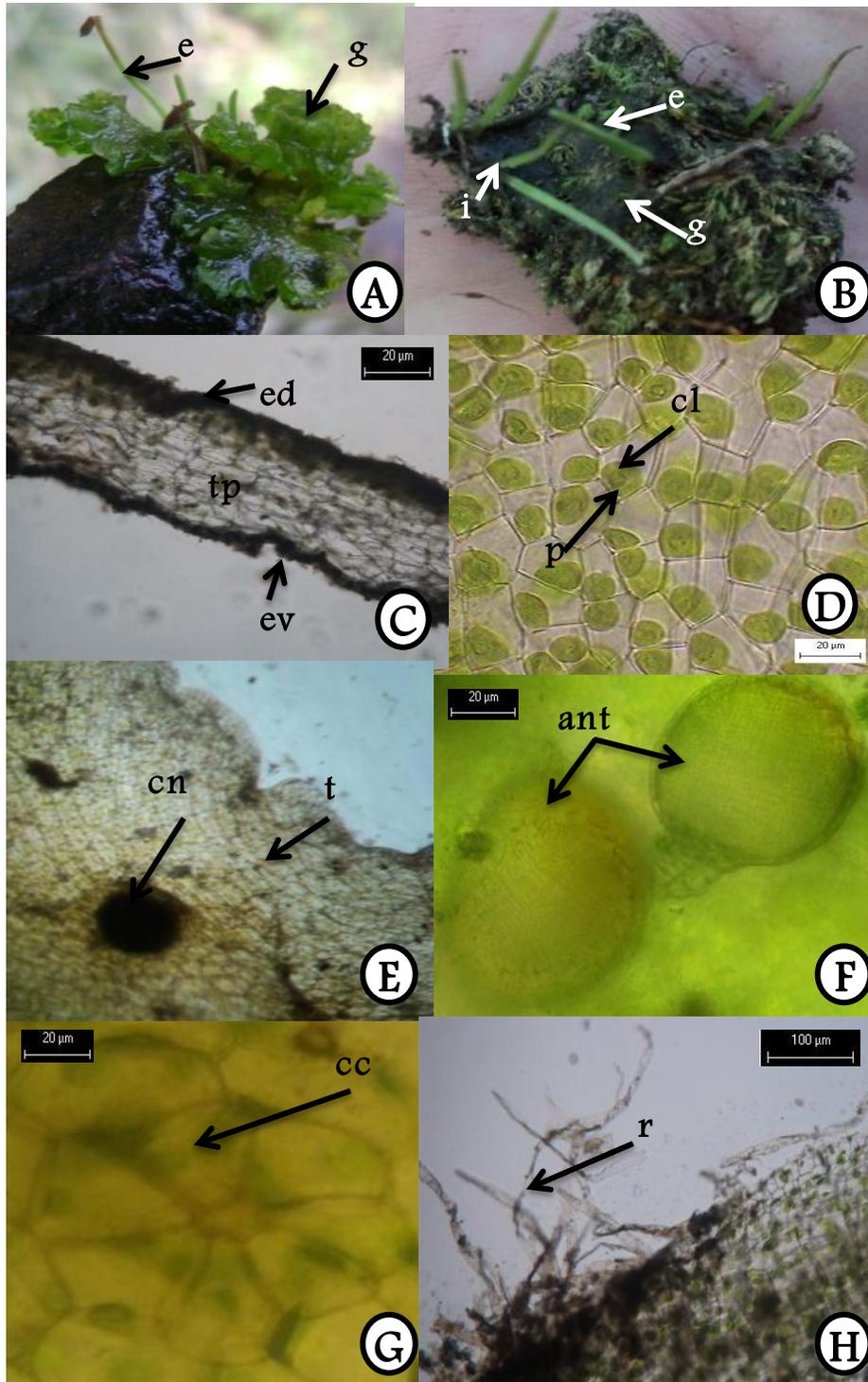


Figura 15. Anatomía y morfología del gametofito de *Phaeoceros tenuis*. A. Hábito de la especie, recolectada en Mineral del Chico, Hidalgo; vista del gametofito (g) y el esporofito (e). B. Hábito de la especie, recolectada en Tepeapulco-Tlanalapa; vista del gametofito (g) y el esporofito (e) con involucre (i). C. Corte transversal con una capa de

células de la epidermis dorsal (ce), talo con seis células de grosor de tejido de parénquima (tp) y una capa de células de la epidermis ventral (ev). **D.** Epidermis dorsal del talo con un cloroplasto (cl) en cada célula, con un pirenoide (p) central asociado. **E.** Vista ventral del talo (t), se observan una colonia de *Nostoc* (cn). **F.** Dos anteridios (ant) inmersos en el talo. **G.** Vista dorsal, se observa un arquegonio con siete hileras de células del cuello (cc). **H.** Vista ventral del talo con rizoides (r).

**Esporofito** (Figura 16). **Involucro** cilíndrico, erecto de hasta 4 mm de largo. La **cápsula** del esporofito erecta de hasta 60 mm de largo, al madurar abre por dehiscencia longitudinal, la epidermis formada por una capa de células alargadas con abundantes estomas. **Esporas** pequeñas de forma tetraédrica redondeada con marca trilete definida, coloración amarillenta, de 32-44  $\mu\text{m}$  de diámetro; tanto en la cara distal como la cara proximal se observaron verrugas. **Pseudoeláteres** de color pardo claro, de paredes engrosadas, hasta 71  $\mu\text{m}$  de longitud.

~ Ejemplares examinados

**Hidalgo. Tenango de Doria**, localidad **El Gosco**: 20° 19' 28.0" N, 098° 13' 49.3" O, ACJ 20. **Tlanchinol**, en **La Bomba**: 20° 59' 02.042" N, 98° 37' 38.253" O, ACJ 10. **Mineral del Chico**, camino a **Peña del Cuervo**: 20° 11' 14.3" N, 98° 42' 38.3" O, ACJ 02. Entre **Tepeapulco y Tlanalapa**, en el **Cerro del Xihuingo**: 19° 49' 56.4" N, 098° 32' 03.33" O, ACJ 46 (HGOM).

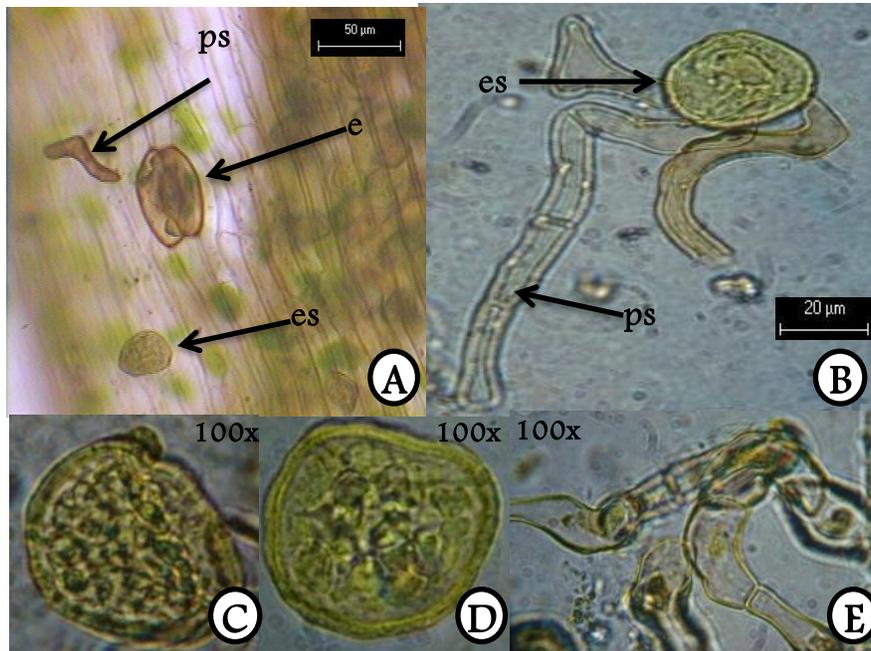


Figura 16. Anatomía y morfología del esporofito de *Phaeoceros tenuis*. A. Epidermis dorsal de la cápsula del esporofito con estoma (e), una espora (es) y un pseudoelátero (ps). B. Pseudoeláteres (ps) formados de varias células y espora (es) con vista de la cara distal. C. Vista de la cara proximal de una espora. D. Vista de la cara distal de una espora. E. Pseudoeláteres formados de varias células.

~ Distribución y ecología

Stephani (1916), registró a la especie para Amecameca, México (*Aspiromitus pringlei*) y Hässel de Menéndez (1989) menciona que *Anthoceros tenuis* se encuentra en Paraguay. Ibarra (2011) recolectó la especie en Zacualtipán de Ángeles, estado de Hidalgo, en una zona perturbada.

En el presente trabajo la especie se recolectó en los municipios de Acaxochitlán, Calnali, Ixmiquilpan, Mineral del Chico, San Bartolo Tutotepec, Tenango de Doria, Tepeapulco, Tlanalapa, Tlanchinol y Zimapán (Cuadro 6).

Los ejemplares, de hábito terrestre y rupícola, crecían en sitios con perturbación evidente, en un intervalo de altitud de entre 979 y 3,150 m. Las poblaciones se

desarrollaban en sitios con escurrimientos de agua, o con humedad abundante. Sin embargo, en el cerro del Xihuingo la especie se encontró en época de secas y asociada a poblaciones de *P. carolinianus*.

- Afinidades y diferenciación

*P. carolinianus* y *P. tenuis* se diferencian en la ornamentación de las esporas (Hässel de Menéndez, 1989; Ibarra, 2011).

#### Diámetro ecuatorial de las esporas de las especies de Anthocerotophyta identificadas en tres zonas ecológicas del estado de Hidalgo

En diversos estudios sobre la delimitación de las especies de Anthocerotophyta se consideran como caracteres importantes la ornamentación y el diámetro de las esporas (Hässel de Menéndez, 1989, 1990; Schuster, 1992; Villarreal *et al.*, 2007; 2010a; 2010b; 2012; Ibarra, 2011). Sin embargo, es conveniente e importante resaltar que en los estudios antes referidos, no se menciona el número total de esporas utilizadas para caracterizar a las especies (Cuadro 9).

Cuadro 9. Diámetro de las esporas de las cuatro especies de Anthocerotophyta recolectadas en el estado de Hidalgo, comparados con los registrados en otros estudios.

Autor	Diámetro de las esporas (micras)			
	<i>A. lamellatus</i>	<i>N. vincentianus</i>	<i>P. carolinianus</i>	<i>P. tenuis</i>
Stephani (1916)	45	<i>M. mexicanus</i> 27 <i>M. vincentianus</i> 27	45	36
Hässel de Menéndez (1989, 1990)	40 - 47	~	42 - 47	35 - 46
Schuster (1992)	45 - 55	~	42 - 47	35 - 46
Villarreal <i>et al.</i> (2007)	-	22 - 34	-	-
Ibarra (2011)	33 - 39	~	37 - 45	30 - 34
Presente estudio	39 - 47	24 - 35	31 - 42	32 - 44

Aunque el número de individuos utilizados para obtener las medidas de los diámetros de las esporas fue diferente en cada especie, las medidas de tendencia central y de dispersión son confiables, debido a la gran cantidad de datos procesados (48 o más diámetros por especie) (Figura 17).

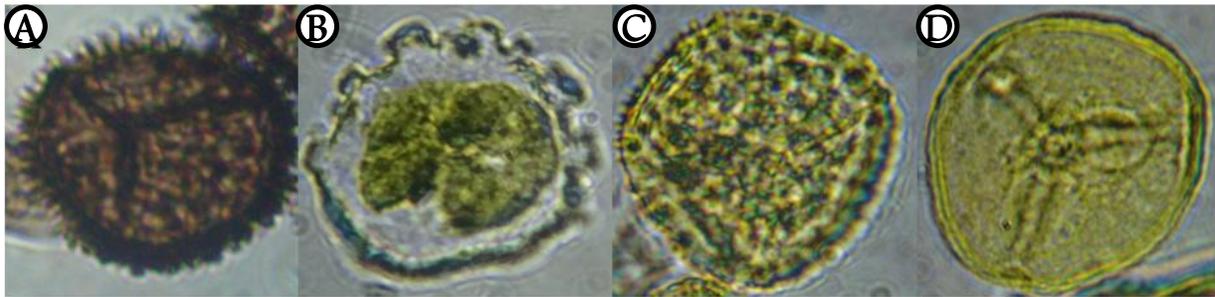


Figura 17. Vista proximal de las esporas de las cuatro especies de Anthocerotophyta: A) *Anthoceros lamellatus*, B) *Nothoceros vincentianus*, C) *Phaeoceros carolinianus* y D) *Phaeoceros tenuis*.

En *Anthoceros lamellatus* se midieron un total de 64 diámetros de la parte proximal de las esporas en ocho de los ejemplares recolectados; el valor mínimo fue de 39  $\mu\text{m}$  y el máximo de 47.95  $\mu\text{m}$ , el tamaño promedio de las esporas fue de 42.58  $\mu\text{m}$ , la varianza de 4.81 y la desviación estándar de 2.19 (cuadro 10). El diagrama de cajas (Figura 17) muestra la variación en el tamaño de las esporas, con respecto al promedio aritmético en cada uno de los individuos. La prueba de bondad de ajuste (índice de Shapiro-Wilk= 0.4147,  $p > 0.05$ ), indica que los valores de los diámetros de las esporas se ajustan a una distribución normal, con valores de curtosis de -0.890 y de asimetría de 0.1807 (Figura 18). El análisis de varianza de una vía y la prueba de Tukey de comparación múltiple de medias, indicaron que no hay diferencias significativas ( $p < 0.01$ ) en el tamaño promedio de los diámetros de las esporas entre los individuos de ésta especie.

En *Nothoceros vincentianus* se midieron 48 diámetros de la parte proximal de las esporas en seis de los ejemplares recolectados; el valor mínimo fue de 24.29  $\mu\text{m}$  y el máximo de 34.92  $\mu\text{m}$ ; el tamaño promedio de las esporas fue de 29.49  $\mu\text{m}$ , la varianza de 5.63 y la desviación estándar de 2.37 (Cuadro 10). El diagrama de cajas muestra la variación en el tamaño de las esporas, con respecto al promedio aritmético en cada uno de los individuos (Figura 18). La prueba de bondad de ajuste (índice de Shapiro-Wilk= 0.9793,  $p > 0.05$ ), indica que los valores de los diámetros de las esporas se aproximan a una distribución normal, con valores de curtosis de -0.157 y de asimetría de -0.019 (Figura 19). El análisis de varianza de una vía y la prueba de Tukey de comparación múltiple de medias indican que el promedio en el diámetro de las esporas difiere de manera significativa ( $p > 0.01$ ) sólo entre los individuos 1, 2 y 1, 3.

En *Phaeoceros carolinianus* se midieron un total de 48 diámetros de la parte proximal de las esporas en seis de los ejemplares recolectados; el valor mínimo fue de 31.72  $\mu\text{m}$  y el máximo de 42.45  $\mu\text{m}$ ; el tamaño promedio de las esporas fue de 36.28  $\mu\text{m}$ , la varianza de 6.37 y la desviación estándar de 2.52 (cuadro 10). El diagrama de cajas (Figura 18) representa la variación en el tamaño de las esporas, con respecto al promedio aritmético en cada uno de los individuos. La prueba de bondad de ajuste (índice de Shapiro-Wilk= 0.7162,  $p > 0.05$ ) indica que los valores de los diámetros de las esporas se ajustan a una distribución normal, con valores de curtosis de -0.254 y de asimetría de 0.110 (Figura 19). El análisis de varianza de una vía y la prueba de Tukey de comparación múltiple de medias indican que hay diferencias significativas ( $p > 0.01$ ) en el tamaño promedio de los diámetros de las esporas entre los individuos de *P. carolinianus*, en particular en el individuo 6 con respecto a los individuos 3, 4 y 5; y en el individuo 2 comparado con el 3.

En *Phaeoceros tenuis* se midieron 136 diámetros de la parte proximal de las esporas en 17 de los ejemplares recolectados; el valor mínimo fue de 32.05  $\mu\text{m}$  y el máximo de 44.65  $\mu\text{m}$ , el tamaño promedio de las esporas fue de 38.18  $\mu\text{m}$ , la varianza de 6.46 y la desviación estándar de 2.54 (Cuadro 10). El diagrama de cajas (Figura 18) representa la variación en el tamaño de las esporas, con respecto al promedio aritmético en cada uno de los individuos. La prueba de bondad de ajuste (índice de Shapiro-Wilk= 0.1608,  $p > 0.05$ ), indica que los valores de los diámetros de las esporas se ajustan a una distribución normal, con valores de curtosis de -0.143 y de asimetría de 0.313 (Figura 19). El análisis de varianza de una vía y la prueba de Tukey de comparación múltiple de medias indican que el promedio en el diámetro de las esporas difiere de manera significativa ( $p > 0.01$ ) sólo entre los individuos 9, 11 y 16.

Cuadro 10. Medidas de tendencia central y de dispersión de los diámetros de las esporas de cada una de las especies de Anthocerotophyta identificadas.

Especie	Valor mínimo ( $\mu\text{m}$ )	Valor máximo ( $\mu\text{m}$ )	Promedio ( $\mu\text{m}$ )	Varianza	Desviación estándar
<i>A. lamellatus</i>	39.00	47.95	42.58	4.81	2.19
<i>N. vincentianus</i>	24.28	34.922	29.49	5.63	2.37
<i>P. carolinianus</i>	31.71	42.453	36.27	6.37	2.52
<i>P. tenuis</i>	32.05	44.646	38.17	6.46	2.54

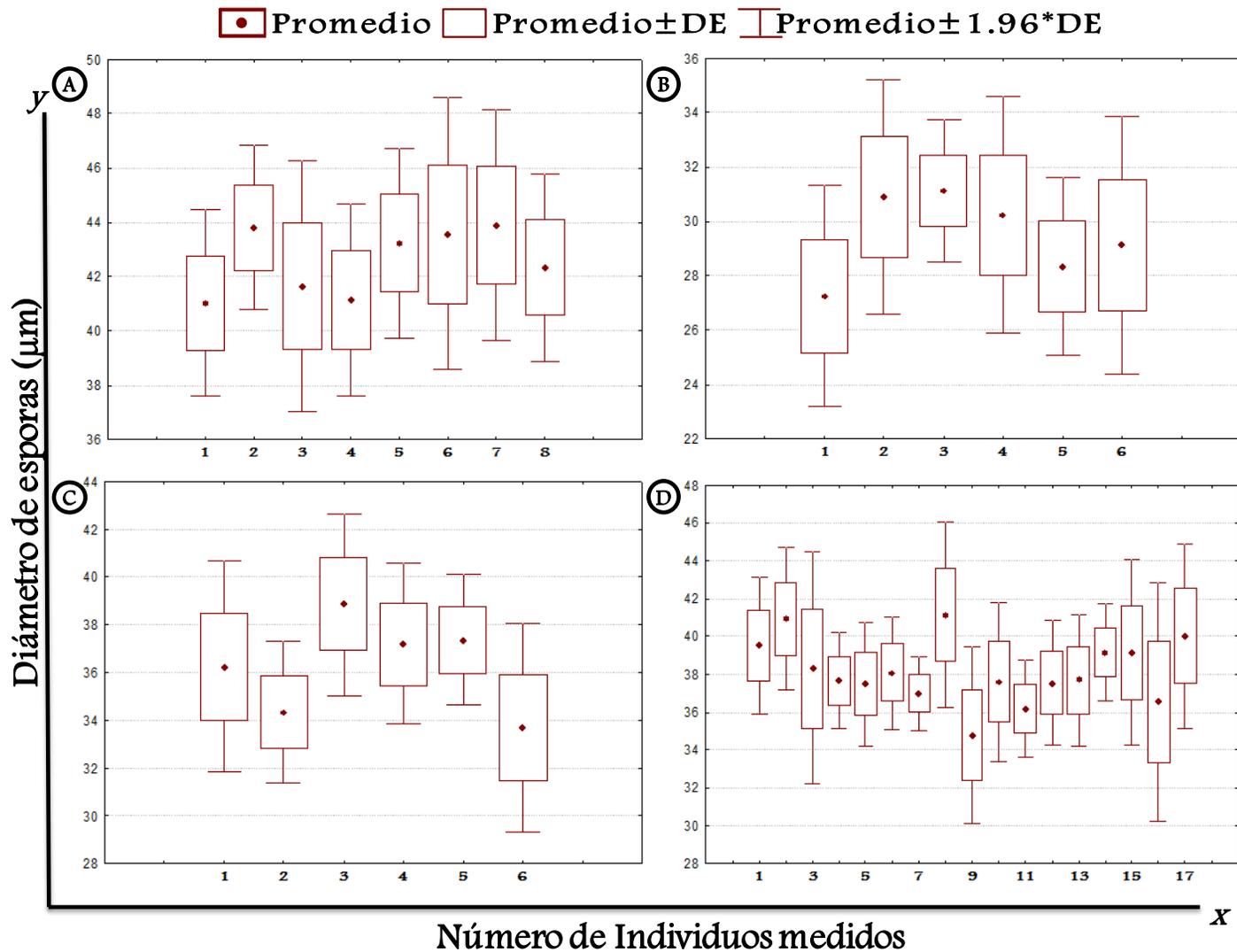


Figura 18. Diagramas de cajas que representan el promedio, el promedio  $\pm$  la desviación estándar (DE) y el promedio  $\pm$  1.96 (\*) DE, de los diámetros de las esporas de los individuos de cada una de las especies de Anthocerotophyta. A: *Anthoceros lamellatus*, B: *Nothoceros vincentianus*, C: *Phaeoceros carolinianus* y, D: *Phaeoceros tenuis*.

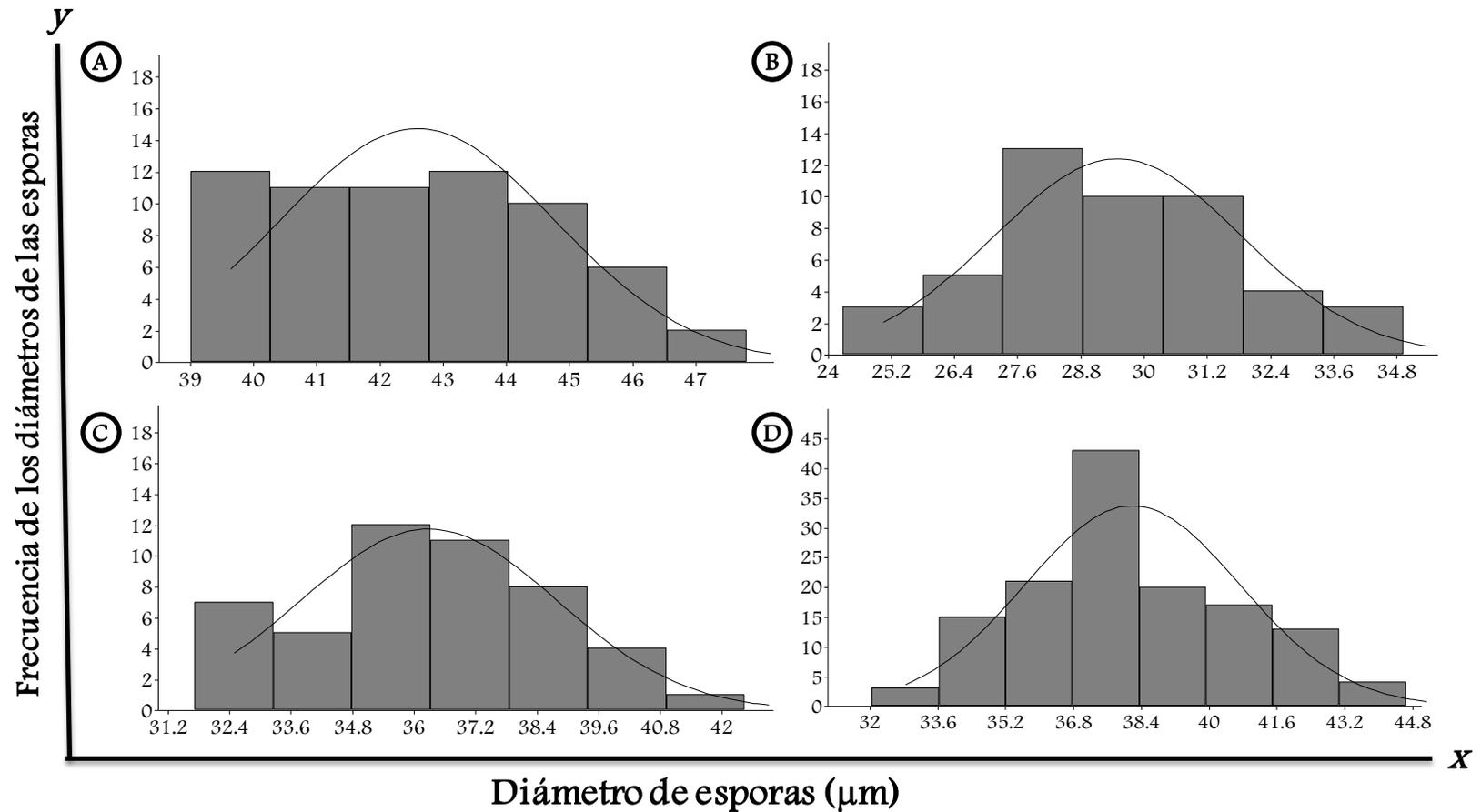


Figura 19. Histogramas donde se muestra la curva de ajuste a una distribución normal en cada una de las especies de Anthocerotophyta. A: *Anthoceros lamellatus*, B: *Nothoceros vincentianus*, C: *Phaeoceros carolinianus* y, D: *P. tenuis*.

Tipos de vegetación y sustratos de crecimiento de las especies de  
Anthocerotophyta identificadas en tres zonas ecológicas del estado de

Hidalgo

**Tipos de vegetación**

La recolección de los ejemplares de antoceros se realizó en siete diferentes tipos de vegetación dentro de las tres zonas ecológicas consideradas: a) árida-semiárida (bosque de galería); b) templada húmeda (bosque mesófilo de montaña) y c) templada subhúmeda (bosque de *Abies*, bosque de *Abies-Quercus*, bosque de galería, bosque de *Pinus*, bosque de *Pinus-Quercus* y bosque de *Quercus-Abies*).

La especie *A. lamellatus* se recolectó en bosques de *Abies-Quercus*, *Quercus-Abies* y mesófilo de montaña; *N. vincentianus* y *P. carolinianus* se recolectaron únicamente en bosque mesófilo de montaña; y la especie *P. tenuis* es de una distribución amplia, pues se encontró en los siete tipos de vegetación (Cuadro 11; Figura 20).

**Sustratos de crecimiento**

Con respecto a los sustratos de crecimiento, las cuatro especies de antoceros (*A. lamellatus*, *N. vincentianus*, *P. carolinianus* y *P. tenuis*) se recolectaron sobre suelo (terrestres), dos de las especies (*P. tenuis* y *N. vincentianus*) crecen también sobre roca (rupícolas) y una especie (*N. vincentianus*) sobre madera en descomposición (lignícola). (Cuadro 11; Figura 21).

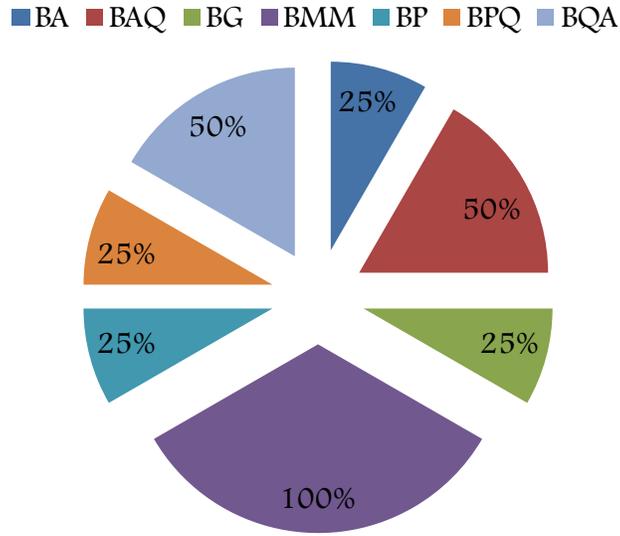


Figura 20. Porcentaje de especies de Anthocerotophyta recolectadas por tipo de vegetación en las tres zonas ecológicas exploradas: 1. Árida-semiárida (BG= bosque de galería), 2. Templada húmeda (BMM= bosque mesófilo de montaña), y 3. Templada subhúmeda (BA= bosque de *Abies*, BAQ= bosque de *Abies-Quercus*, BG= bosque de galería, BP= bosque de *Pinus*, BPQ= bosque de *Pinus-Quercus*, BQA= bosque de *Quercus-Abies*).

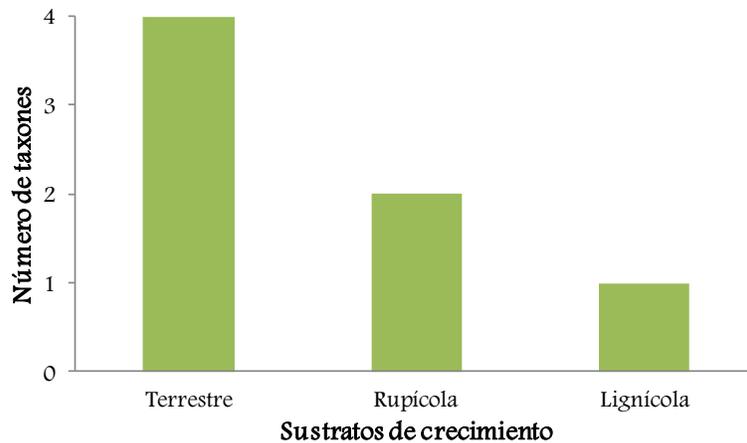


Figura 21. Número de especies de Anthocerotophyta recolectadas por tipo de sustrato de crecimiento, en las tres zonas ecológicas exploradas del estado de Hidalgo.

Cuadro 11. Distribución de las especies de Anthocerotophyta identificadas por zona ecológica, municipio, tipo de vegetación y sustrato de crecimiento, recolectadas en tres zonas del estado de Hidalgo.

Zona Ecológica	Municipio	Tipos de vegetación	Especie			
			<i>A. lamellatus</i>	<i>N. vincentianus</i>	<i>P. carolinianus</i>	<i>P. tenius</i>
Árida-semiárida	Ixmiquilpan	Bosque de galería				√
	Calnali	Bosque mesófilo de montaña	√		√	√
Templada Húmeda	San Bartolo Tutotepec	Bosque mesófilo de montaña		√		√
	Tenango de Doria	Bosque mesófilo de montaña (Bosque de <i>Fagus grandifolia</i> subsp. <i>mexicana</i> )	√	√	√	√
	Tlanchinol	Bosque mesófilo de montaña	√	√	√	√
	Zacualtipán de Ángeles	Bosque mesófilo de montaña (Bosque de <i>Fagus grandifolia</i> subsp. <i>mexicana</i> )		√		
Templada Subhúmeda	Acaxochitlán	Bosque de <i>Pinus-Quercus</i>				√
		Bosque de <i>Abies - Quercus</i>	√			√
	Mineral del Chico	Bosque de galería				√
		Bosque de <i>Pinus</i>				√
	Tepeapulco-Tlanalapa	Bosque de <i>Abies</i>				√
	Zimapán	Bosque de <i>Quercus-Abies</i>	√			√
<b>Sustrato de crecimiento</b>			Terrestre	Terrestre, rupícola y lignícola	Terrestre	Terrestre y rupícola

## Distribución actual y potencial de las especies de Anthocerotophyta en el estado de Hidalgo

### Distribución actual

Se encontraron diferencias en cuanto a la amplitud de distribución de cada una de las especies de antoceros dentro de las tres zonas ecológicas exploradas. La especie con una distribución más amplia fue *Phaeoceros tenuis*, ya que se recolectó en las tres zonas ecológicas, *Anthoceros lamellatus* se recolectó en dos zonas ecológicas (templada húmeda y templada subhúmeda), y *Nothoceros vincentianus* y *Phaeoceros carolinianus* se recolectaron únicamente en la zona ecológica templada húmeda (Figura 22).

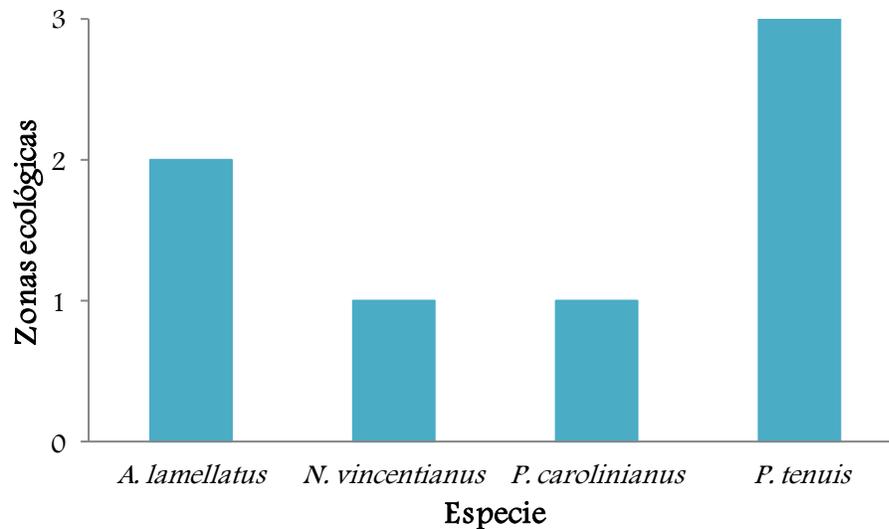


Figura 22. Distribución actual de las especies de Anthocerotophyta en las tres zonas ecológicas exploradas dentro del estado de Hidalgo. Las zonas ecológicas se representan con números. 1= templada húmeda, 2= templada subhúmeda y, 3= árida-semiárida.

## Distribución potencial

En las cuatro especies analizadas los valores de AUC obtenidos con Maxent, fluctuaron entre 0.685 y 0.924. De acuerdo con los valores propuestos por Siles *et al.* (2004) y Torres y Jayat (2010), para evaluar la capacidad de predicción de los modelos generados, se puede considerar que en *N. vincentianus* la capacidad de predicción fue excelente (AUC=0.924), en *P. tenuis* fue buena (AUC=0.82), en *P. carolinianus* satisfactoria (AUC=0.755) y en el caso de *A. lamellatus* se considera como pobre (AUC=0.685), es decir, la capacidad del modelo para predecir correctamente la presencia de la especie en un punto dado es baja (Phillips y Dudik, 2008).

- Variables bioclimáticas y topográficas relacionadas con la distribución de las especies

La cantidad de variables que intervinieron en el ajuste final de los modelos para las cuatro especies fluctuó entre 3 y 11. La precipitación del mes más frío (Bio 19) y el índice topográfico fueron seleccionadas en los modelos finales de las cuatro especies; y el rango anual de la temperatura (Bio 7) y la pendiente del terreno en tres de las especies. Por otra parte, las variables Bio 7, Bio 19, índice topográfico y la pendiente del terreno, presentaron los valores de contribución más altos para explicar la distribución potencial en al menos tres de las especies (Cuadro 12).

Cuadro 12. Valores del promedio de AUC (área bajo la curva), de la desviación estándar (DE) y de las variables seleccionadas con base en su contribución al modelo, para cada una de las especies de Anthocerotophyta.

	<i>A. lamellatus</i>	<i>N. vincentianus</i>	<i>P. carolinianus</i>	<i>P. tenuis</i>
AUC promedio	0.685	0.924	0.755	0.820
DE	0.196	0.069	0.330	0.110
<b>Porcentaje de contribución de las variables seleccionadas</b>				
Bio7	58.7	34.2	-	80.2
Bio16	-	20.8	-	-
Bio19	13.6	24.5	84.1	9.2
Pendiente	13.6	-	6.9	5.7
Índice Topográfico	21.1	11.6	9	4.7
Orientación	-	5.1	-	-

#### Distribución potencial de *Anthoceros lamellatus*

Se utilizaron siete registros de presencia para realizar los modelos en esta especie. El valor promedio de AUC de los ocho modelos considerados fue de 0.680. El mapa de presencia-ausencia se generó con un umbral de corte con valor de 0.390 y se obtuvo a partir del modelo de predicción promedio de la distribución de la especie (Figura 23).

De las 23 variables consideradas inicialmente, sólo Bio7, Bio19, el índice topográfico y la pendiente fueron relevantes (por su contribución al modelo) para explicar la distribución potencial de *A. lamellatus*, de acuerdo con la prueba de Jackknife y el análisis de autocorrelación (Cuadro 11).

Aunque el programa Maxent seleccionó únicamente cuatro variables, esto no necesariamente implica que dichas variables sean más importantes que las otras 19 que no fueron incluidas en el modelo para explicar la distribución de la especie, pues se debe considerar la elevada autocorrelación que presentaron entre sí. En este caso, la variable

Bio7 presentó correlación altamente significativa ( $p < 0.01$ ,  $r \geq 0.8$ ) con Bio2; y la variable Bio19 con respecto a Bio12, Bio13, Bio14, Bio16, Bio17, Bio18 y la pendiente del terreno.

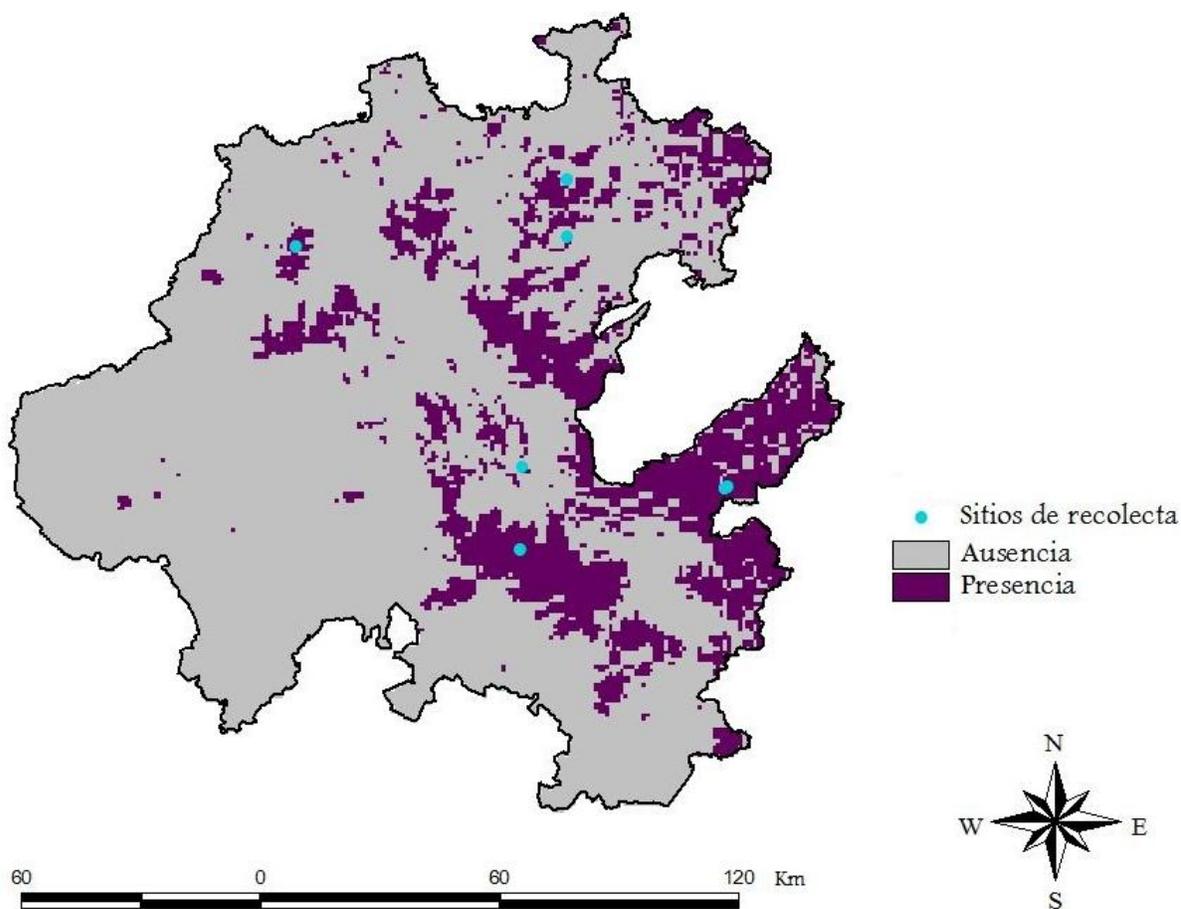


Figura 23. Mapa donde se muestra la distribución actual (sitios de recolecta) y potencial (presencia) de la especie *Anthoceros lamellatus* en el estado de Hidalgo.

El mapa de distribución potencial de *A. lamellatus* comprende principalmente tres de las cinco zonas ecológicas del estado de Hidalgo (Figura 6) propuestas por Toledo y Ordoñez (2009): templada húmeda, templada subhúmeda y tropical húmeda.

### **Distribución potencial de *Nothoceros vincentianus***

En esta especie se utilizaron seis registros de presencia para la modelación. El promedio de AUC de los cinco modelos considerados fue elevado (0.924). Sin embargo, el mapa de presencia-ausencia con un valor de umbral de corte de 0.566 se obtuvo a partir del modelo de predicción de la distribución máxima de la especie, debido a que en el modelo de predicción promedio la distribución fue altamente restringida (Figura 24).

De las 23 variables consideradas, 11 resultaron relevantes para la explicación de la distribución de *N. vincentianus*, con base en la prueba de Jackknife (incluida en el programa Maxent) y el análisis de autocorrelación (Cuadro 11).

Entre las variables seleccionadas como relevantes, Bio 7 presentó correlación altamente significativa ( $p < 0.01$ ,  $r \geq 0.8$ ) con Bio2; Bio16 con Bio12 y Bio14; y la orientación con respecto a las variables Bio16 y Bio17.

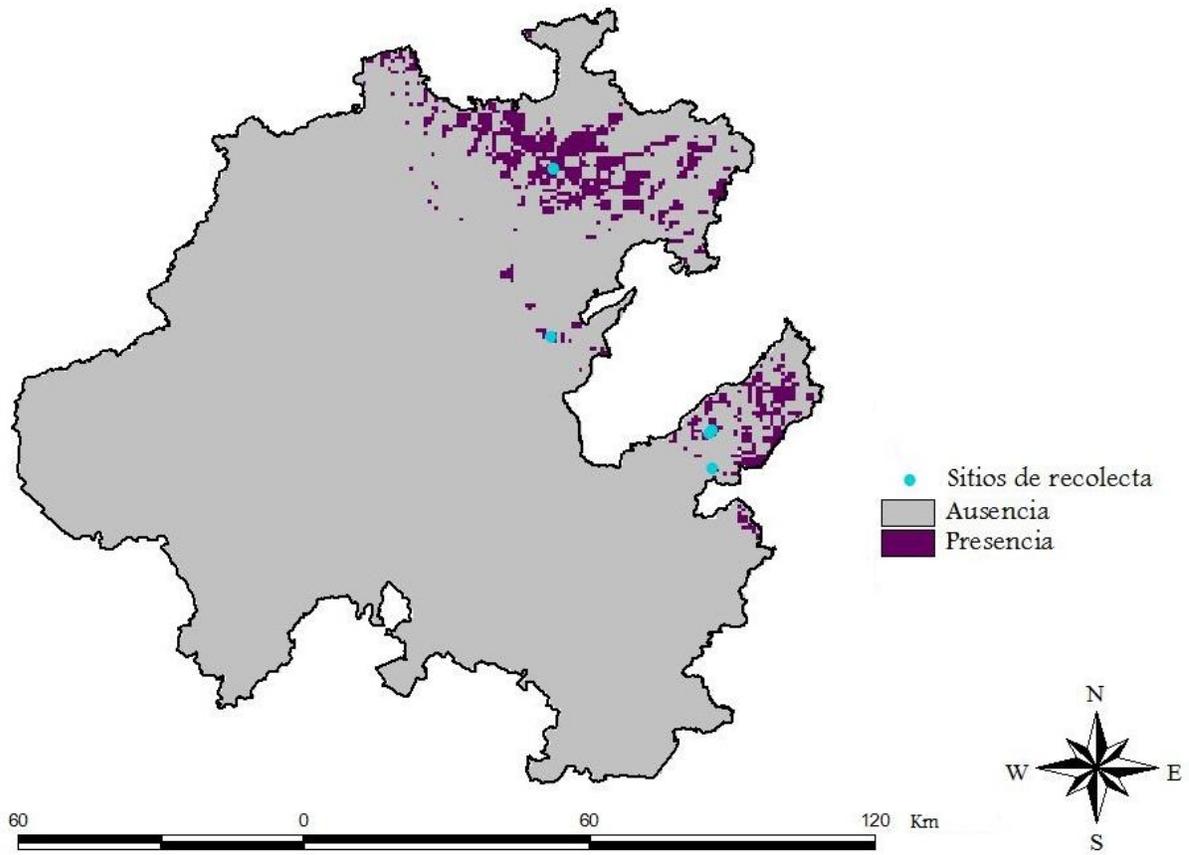


Figura 24. Mapa donde se muestra la distribución actual (sitios de recolecta) y potencial (presencia) de la especie *Nothoceros vincentianus* en el estado de Hidalgo.

El mapa de distribución potencial de *N. vincentianus* comprende dos de las cinco zonas ecológicas del estado de Hidalgo (Figura 6) propuestas por Toledo y Ordoñez (2009): templada húmeda y tropical húmeda.

### Distribución potencial de *Phaeoceros carolinianus*

En esta especie se contó con cinco registros de presencia para realizar los modelos. El valor promedio de AUC de los cinco modelos considerados fue de 0.755. El mapa de presencia-ausencia se obtuvo considerando como valor de umbral de corte 0.516, y se generó a partir del mapa de predicción de la distribución promedio de la especie (Figura 25).

Sólo tres de las 23 variables utilizadas fueron consideradas relevantes en el modelo (Bio19, índice topográfico y pendiente del terreno), con base en la prueba de Jackknife y el análisis de autocorrelación (Cuadro 11).

La variable Bio19 presentó una correlación altamente significativa ( $p < 0.01$ ,  $r \geq 0.8$ ) con Bio2 y Bio18; el índice topográfico con las variables Bio12, Bio13, Bio16, Bio17 y la pendiente del terreno; la pendiente del terreno a su vez, se correlacionó con Bio2, Bio12, Bio13, Bio14, Bio16, Bio17, Bio18 y con el modelo digital de elevación.

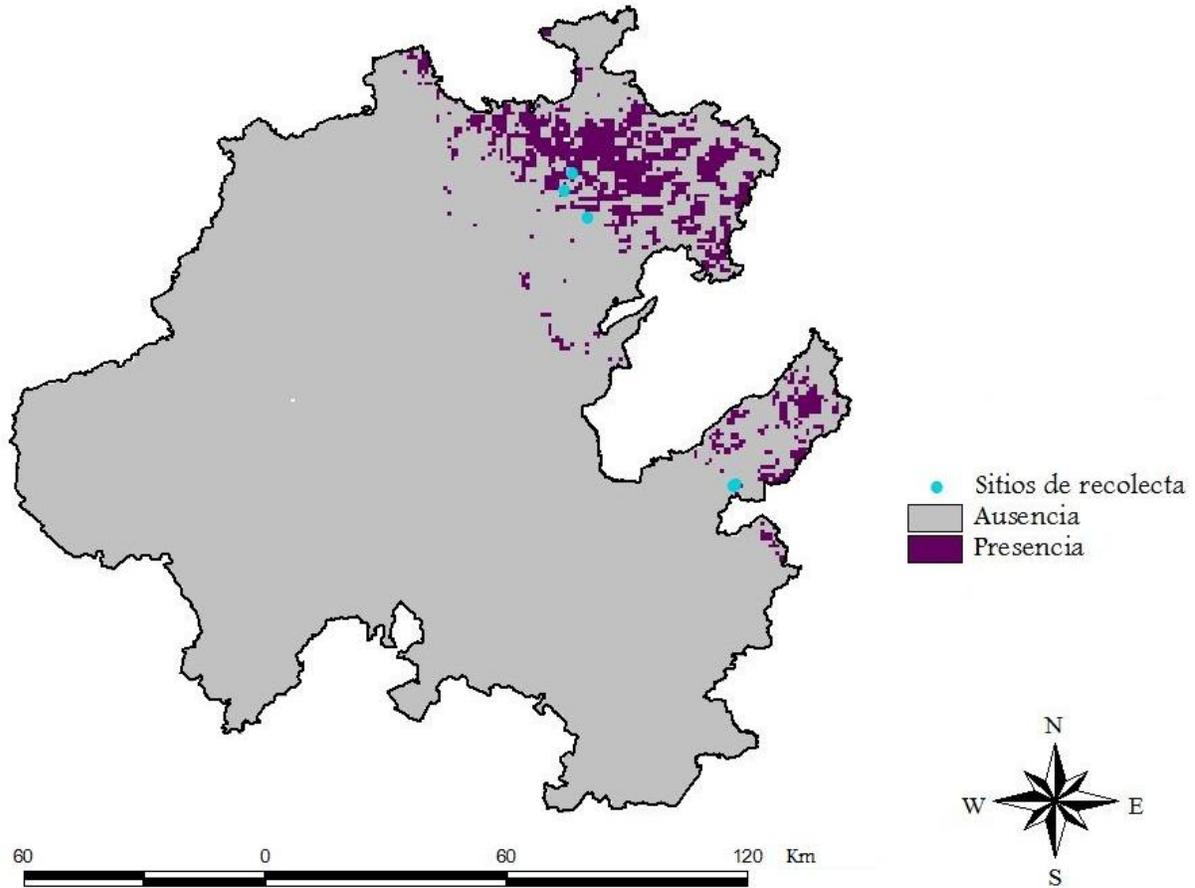


Figura 25. Mapa donde se muestra la distribución actual (sitios de recolecta) y potencial (presencia) de la especie *Phaeoceros carolinianus* en el estado de Hidalgo.

El mapa de distribución potencial de *P. carolinianus* comprende dos de las cinco zonas ecológicas del estado de Hidalgo (Figura 6) propuestas por Toledo y Ordoñez (2009): templada húmeda y tropical húmeda.

### **Distribución potencial del *Phaeoceros tenuis***

Se utilizaron 16 registros de presencia para esta especie. El valor promedio de AUC de los diez modelos considerados fue de 0.82. El mapa de presencia-ausencia se generó con un valor de umbral de corte de 0.255 y se obtuvo a partir del modelo promedio de predicción de la distribución de la especie (Figura 26).

De las 22 variables consideradas inicialmente, siete fueron relevantes por su contribución al modelo para explicar la distribución de *P. tenuis*, de acuerdo con la prueba de Jackknife y el análisis de autocorrelación (Cuadro 11).

En esta especie, la variable Bio7 presentó correlación altamente significativa ( $p < 0.01$ ,  $r \geq 0.8$ ) con Bio2 y Bio5; la variable Bio19 con Bio12, Bio13, Bio14, Bio16 y Bio17; la variable Bio11 con Bio1, Bio5, Bio8, Bio10; la variable Bio1 con respecto a Bio5, Bio8, Bio10 y Bio11; y la variable Bio 5 con Bio7, Bio8, Bio10 y Bio11.

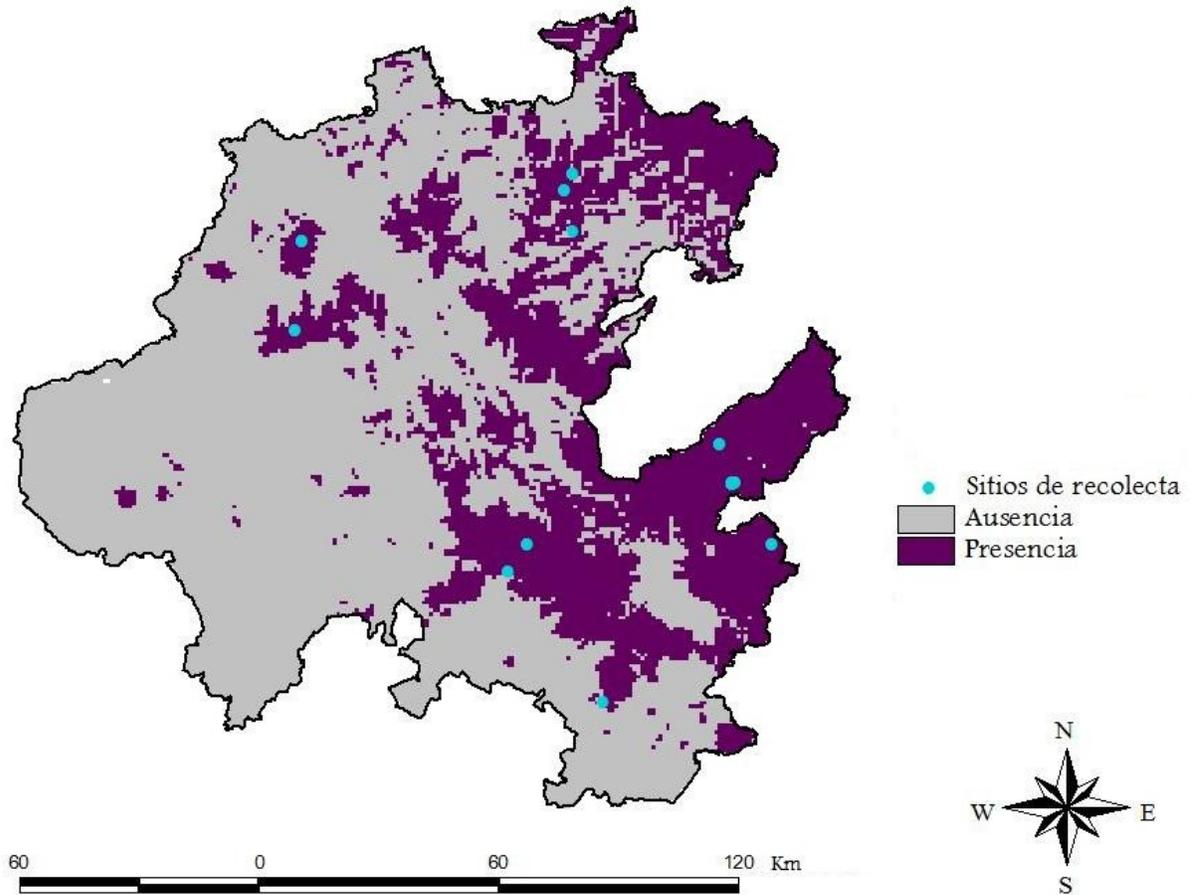


Figura 26. Mapa donde se muestra la distribución actual (sitios de recolecta) y potencial (presencia) de *Phaeoceros tenuis* en el estado de Hidalgo.

El mapa de distribución potencial de *P. tenuis* comprende cuatro de las cinco zonas ecológicas del estado de Hidalgo (Figura 6) propuestas por Toledo y Ordoñez (2009): árida-semiárida, templada húmeda, templada subhúmeda y tropical húmeda.

## DISCUSIÓN

### Riqueza taxonómica de Anthocerotophyta en tres zonas ecológicas del estado de Hidalgo

Dado el número reducido de especies de antoceros documentadas (200-250), es sorprendente que su diversidad a escala global y local sea tan pobremente conocida. Los estudios más completos sobre este grupo de plantas se han realizado en regiones como Norteamérica, Europa y recientemente en Nueva Zelanda, donde se ubican las naciones más desarrolladas del planeta (Villareal *et al.*, 2010a; 2010b).

Tres de los siete géneros de antoceros registrados para el Continente Americano por Austin (1875), Hässel de Menéndez (1989 y 1990), Schuster (1992) y Stotler y Crandall-Stotler (2005), se presentan en el estado de Hidalgo (*Antoceros*, *Phaeoceros* y *Nothoceros*), lo que indica que este grupo de plantas está bien representado en México y particularmente en el estado de Hidalgo.

Los estudios taxonómicos con antoceros en México son realmente escasos, el único antecedente es el trabajo realizado por Ibarra (2011) en la región central del país, enfocado al conocimiento de la riqueza de especies y a la descripción detallada de la anatomía y morfología de las mismas. En el estudio citado, se identificaron cuatro géneros y siete especies para el centro de México, y dos géneros y tres especies para el estado de Hidalgo. Los resultados de la presente investigación corroboran la presencia de las tres especies (*A. lamellatus*, *P. carolinianus* y *P. tenuis*) mencionadas por Ibarra (2011) y adicionan como nuevo registro para la entidad a *Nothoceros vincentianus*.

## Descripción de las especies de Anthocerotophyta identificadas en tres zonas ecológicas del estado de Hidalgo y diámetros ecuatoriales de las esporas

Hasta hace pocos lustros, la información sobre Anthocerotophyta era escasa y de difícil acceso; pero actualmente se ha incrementado. De cualquier forma, la identificación taxonómica de los antoceros a nivel de especie continua siendo compleja, ya que no existen claves que incluyan a toda la división (Ibarra, 2011).

En el presente estudio la identificación de los individuos recolectados se complicó al principio, porque las claves disponibles utilizaban exclusivamente la morfología y ornamentación de las esporas para la identificación de las especies americanas de *Phaeoceros* (Hässel de Menéndez, 1989) y de *Anthoceros* (Hässel de Menéndez, 1990). Sin embargo, recientemente se publicaron dos claves taxonómicas para algunas especies de antoceros, con base en el conocimiento de su anatomía, morfología y apoyadas en filogenias moleculares (Ibarra, 2011; Villarreal *et al.*, 2012) que facilitaron la identificación hasta nivel de especie.

Con la clave taxonómica propuesta por Ibarra (2011) para las especies de Anthocerotophyta del centro de México, fue esencial para la identificación de las especies de *Anthoceros* y *Phaeoceros*, ya que se basa en caracteres en los que no es necesario el uso del microscopio electrónico de barrido (v. gr. número de cloroplastos por célula, presencia de pirenoides, presencia o ausencia de cavidades esquizogénicas en el talo, condición sexual de las plantas y morfología y ornamentación de las esporas). Lo mismo ocurrió con *Nothoceros vincentianus*, pues se identificó con base en la clave taxonómica de las especies de *Nothoceros* del Neotrópico elaborada por Villarreal *et al.* (2012), que incluye un número reducido de taxones y considera caracteres morfológicos, anatómicos y ecológicos (v. gr. sustrato de crecimiento).

## Diámetro ecuatorial de las esporas de las especies identificadas en tres zonas ecológicas del estado de Hidalgo

En el presente estudio se corroboró que el diámetro de las esporas de *A. lamellatus*, *N. vincentianus* y *P. tenuis* son relativamente uniformes y coinciden con los intervalos de valores mencionados en los trabajos de Hässel de Menéndez (1989; 1990), Villarreal *et al.* (2007) y Schuster (1992). En el caso de *P. carolinianus*, las esporas presentaron diámetros inferiores a los registrados por otros autores (Hässel de Menéndez, 1989; Schuster, 1992).

## Tipos de vegetación y sustratos de crecimiento de las especies de Anthocerotophyta identificadas en tres zonas ecológicas del estado de Hidalgo

### Tipos de vegetación

La información sobre los hábitats o tipos de vegetación en donde se desarrollan las especies de antoceros es escasa y dispersa. En el caso de *Anthoceros lamellatus* la información es local, se menciona su presencia en bosques de *Abies* y de *Quercus* (Ibarra, 2011). En el presente estudio la especie se recolectó en un bosque mixto de *Abies-Quercus* y en bosque mesófilo de montaña. Lo que indica que sus preferencias de hábitat son amplias.

Con respecto a *N. vincentianus*, se recolectó sólo en bosque mesófilo de montaña, lo que concuerda con los resultados de otras investigaciones realizadas en varias regiones del Continente Americano, en donde se menciona que este taxón se desarrolla en bosques

templados: bosques de niebla (Grandstein *et al.*, 2001), bosques premontanos y montanos altos (Villarreal y Sallazar-Allen, 2002) y bosques de *Quercus* de alta montaña (Holz *et al.*, 2002).

La gama de condiciones ambientales donde se desarrolla *Phaeoceros carolinianus* es muy amplia: a nivel mundial se ha recolectado cerca de campos de cultivo (Bisang, 2003; Kresanova *et al.*, 2005), en bosques montanos y lluviosos (Dauphin *et al.*, 2006) y en microambientes dentro de regiones de clima semiárido (Sagar y Wilson, 2009). En México se le ha encontrado en los bosques templados subhúmedos de *Abies*, *Pinus-Quercus* y *Quercus* (Ibarra, 2011). Sin embargo, en el presente estudio la especie se recolectó sólo en el bosque mesófilo de montaña.

En el caso de *Phaeoceros tenuis*, la única referencia que se encontró es a nivel local, e indica que sus poblaciones crecen en bosques de *Pinus-Quercus* (Ibarra, 2011), en contraste, en la presente investigación la especie se desarrolla en todos los tipos de vegetación identificados: bosque de *Abies*, bosque de *Abies-Quercus*, bosque de galería, bosque mesófilo de montaña, bosque de *Pinus*, bosque de *Pinus-Quercus* y bosque de *Quercus-Abies*.

### **Sustratos de crecimiento**

En cuanto a los sustratos de crecimiento, varios autores (Dauphin *et al.*, 2006; Cargill y Fuhrer, 2008; Bates, 2009; McAvoy *et al.*, 2011) coinciden en que el hábito de crecimiento terrestre es el más común en las especies de Anthocerotophyta. Acorde con este patrón, en el presente estudio se encontró que *Anthoceros lamellatus* y *Phaeoceros carolinianus* se desarrollan sobre suelo.

La especie *Phaeoceros tenuis* se recolectó tanto en sustrato terrestre como rupícola, pero no hay referencias bibliográficas suficientes para sustentar este resultado. En el caso *Nothoceros vincentianus*, Stotler *et al.* (1998) indican que es lignícola, y Holz *et al.* (2002) mencionan que su hábito es terrestre y rupícola. Los resultados del presente estudio y los datos proporcionados por Villarreal *et al.* (2012) confirman que esta especie puede crecer sobre los tres tipos de sustrato.

## Distribución actual y potencial de las especies de Anthocerotophyta en el estado de Hidalgo

### **Distribución actual**

De forma típica, los antoceros adoptan una estrategia poiquilohídrica, que implica que la planta carece de mecanismos eficaces de regulación de los niveles internos de agua, por lo que dependen de la disponibilidad hídrica exterior (Estébanez-Pérez *et al.*, 2011). Por ello, es comprensible que la mayor riqueza de especies de Anthocerotophyta se concentrara dentro de la zona ecológica templada húmeda, representada por el bosque mesófilo de montaña (BMM), en donde se recolectaron las cuatro especies de antoceros. El BMM se caracteriza por ser el ecosistema más rico en especies vegetales por unidad de superficie en México, debido a las condiciones ambientales estables que prevalecen, principalmente de humedad elevada y temperatura moderada (Rzedowski, 2006; Villaseñor, 2010; Zuñiga, 2009; Pérez-Paredes *et al.*, 2012), idóneas para el desarrollo de las briofitas (Rydin, 2009) y de la mayoría de los grupos de plantas vasculares.

La zona ecológica templada subhúmeda, en el estado de Hidalgo está representada principalmente por bosques de coníferas y de *Quercus*, posee condiciones ambientales

menos benignas para las briofitas que la zona ecológica templada húmeda; pues se caracteriza por poseer menor riqueza de especies de plantas por unidad de área y las condiciones ambientales son más variables, con una estación de lluvia y sequía bien marcadas (Challenger, 1998; Rzedowski, 2006), por lo que sólo se recolectaron dos especies: *A. lamellatus* y *P. tenuis*.

Con respecto a la zona árida-semiárida, las condiciones climáticas que prevalecen son estresantes para la mayoría de los grupos de plantas y seres vivos en general (Camarillo, 1993; Challenger, 1998) y en especial para las briofitas, ya que por su tamaño pequeño, carencia de hojas, raíces y tipo de reproducción sexual, entre otras características, tienen requerimientos micro-ambientales particulares, en especial de humedad (Mishler, 2003; Rydin, 2009; Delgadillo *et al.*, 2011). La presencia de antoceros dentro de la zona árida-semiárida del estado de Hidalgo, se puede explicar por la existencia de “oasis”, formados por corrientes de agua y ríos en el Valle del Mezquital, a lo largo de los cuales se encuentran los bosques de galería, en donde fue recolectada la especie *P. tenuis*. Dado que los procesos metabólicos requieren hidratación, y la disponibilidad de agua está inversamente relacionada con la irradiación en medios terrestres, las briofitas se comportan generalmente como plantas de sombra y sus puntos de compensación y de saturación lumínica son normalmente más bajos que los de las plantas vasculares (Estébanez-Pérez *et al.*, 2011). Por lo tanto, la riqueza de especies de briofitas en general y de antoceros en particular, debe ser realmente escasa o nula en los matorrales xerófilos.

### **Distribución potencial**

De acuerdo con los datos de riqueza y distribución de los géneros de Anthocerotophyta propuesta por Villarreal *et al.* (2010b), *Anthoceros* y *Phaeoceros*

tienen una distribución amplia en el planeta y poseen una riqueza de especies elevada (83 y 41 especies respectivamente); en cambio *Nothoceros* tiene una distribución y un número de especies más limitado (siete especies). Esta información sirve de referencia para entender y explicar la distribución potencial de la especie a nivel estatal.

Por ejemplo, estudios previos sobre la distribución de *P. carolinianus* indican que tiene una distribución amplia en el planeta (Bisang, 2003; Kresanova *et al.*, 2005; Sagar y Wilson, 2009; Ibarra 2011); sin embargo, el modelo de distribución potencial obtenido para la especie indica que sólo se puede encontrar en dos de las cinco zonas ecológicas del estado de Hidalgo (Toledo y Ordoñez, 2009), por lo que es probable que su distribución a nivel mundial, aunque amplia, esté circunscrita a regiones templadas y tropicales húmedas. Es importante considerar que la precisión de los modelos de distribución potencial dependen en gran medida del número de registros de presencia de la especie y del área considerada (Wisiz *et al.*, 2008; Pliscoff y Fuentes-Castillo, 2011). En el caso de *P. carolinianus* sólo se emplearon cinco registros de presencia, por lo que los resultados deben tomarse con reserva, a pesar de que la capacidad de predicción del modelo fue satisfactoria.

En contraste, *Phaeoceros tenuis*, considerada como una especie de distribución restringida (Hässel de Menéndez, 1989; Ibarra, 2011), presentó una distribución potencial amplia, al quedar incluida en cuatro de las cinco zonas ecológicas del estado de Hidalgo propuestas por Toledo y Ordoñez (2009).

El modelo de distribución potencial generado para *Anthoceros lamellatus* indica que tiene una distribución amplia en el estado de Hidalgo, aunque la capacidad de predicción del modelo fue pobre (Siles *et al.*, 2004; Torres y Jayat, 2010). La información disponible sobre sus preferencias de hábitat y distribución a nivel mundial, corroboran

que es una especie que puede desarrollarse en una amplia gama de condiciones ambientales (Dauphin *et al.*, 2006; Ibarra, 2011).

La distribución potencial de *Nothoceros vincentianus* en el estado de Hidalgo es restringida, lo que sugiere que tiene preferencias de hábitat específicas, con afinidad hacia las zonas ecológicas templada húmeda y tropical húmeda presentes en la entidad. En otras regiones de América, se ha recolectado en condiciones ecológicas similares a las del presente estudio (Grandstein *et al.*, 2000; Holz *et al.*, 2002; Villarreal y Sallazar-Allen, 2002).

- Variables bioclimáticas y topográficas que influyen en la distribución potencial de las especies de antoceros

Las variables bioclimáticas consideradas en el modelo de Maxent, tienen un efecto a nivel de meso-escala, es decir, en la regulación de los principales recursos en un paisaje: agua y energía (Mackey y Lindenmayer, 2001). Considerando que los antoceros carecen de mecanismos eficaces de regulación de sus niveles internos de agua y que un medio acuoso es indispensable para que se reproduzcan sexualmente (Mishler, 2003; Frey y Kürschnerb, 2011), es comprensible que la precipitación del trimestre más frío (disponibilidad de agua), sea una de las variables más relacionada con la presencia de las cuatro especies en los modelos seleccionados. La otra variable que resultó significativa en la explicación de la distribución en al menos tres de las especies, fue el rango máximo anual de temperatura (Bio 7), que se relaciona estrechamente con la temperatura ambiental y con la desecación (Minami *et al.*, 2005; Proctor, 2009; Frey y Kürschnerb, 2011).

Downing *et al.* (2002) mencionan que la distribución de las especies de antoceros está regulada principalmente por las características climáticas y la topografía. En

coincidencia con este supuesto; en la presente investigación las variables topográficas también resultaron de gran relevancia en todos los modelos. El índice topográfico por ejemplo, fue significativo en las cuatro especies y la pendiente en tres de ellas. Las variables topográficas pueden afectar la distribución de las especies a nivel de meso y topo-escala. En el nivel de topo-escala regulan la precipitación, la temperatura, la radiación, el potencial de evaporación, la cantidad de nutrientes y delimitan procesos hidrológicos que determinan la acumulación de los nutrientes en un paisaje (Phillips *et al.*, 2006). Las poblaciones de antoceros se recolectaron en una amplia gama de condiciones que incluyen arroyos, zanjas y zonas expuestas a sequía de verano, con filtraciones en los bordes; lugares sombreados, protegidos del sol por árboles o arbustos, en terrenos con pendientes abruptas y prolongadas, con escurrimientos en paredes de rocas a orillas de las carreteras y rocas a orilla de ríos. En todos estos microambientes la presencia de agua y sombra son esenciales para la existencia de las poblaciones de antoceros por lo que están relacionadas con la topografía y las condiciones climáticas.

## CONCLUSIONES

- Se identificaron tres familias, tres géneros y cuatro especies de antoceros en las tres zonas ecológicas exploradas en el estado de Hidalgo; una de las especies: *Nothoceros vincentianus*, representa un nuevo registro para el estado de Hidalgo.
- En la caracterización anatómica y morfológica de las especies resultó relevante examinar la presencia de cavidades esquizogénicas en el talo; el número de cloroplastos por célula, la presencia o ausencia de pirenoides, el tipo y número de anteridios por cámara, la presencia o ausencia de estomas en la cápsula, así como el tamaño, color y ornamentación de las esporas. En contraste, el diámetro de las esporas fue poco útil desde el punto de vista taxonómico.
- El bosque mesófilo de montaña fue el tipo de vegetación con mayor riqueza de Anthocerotophyta, con cuatro especies. El sustrato de crecimiento más frecuente en las cuatro especies fue el terrestre.
- La especie *P. tenuis* presentó una distribución amplia puesto que se recolectó en las tres zonas ecológicas exploradas; seguida de *A. lamellatus* que se presentó en dos de las zonas ecológicas. En cambio, *N. vincentianus* y *P. carolinianus* están restringidas a una zona ecológica. El mismo patrón se observó en la distribución potencial de las especies en el estado de Hidalgo, *P. tenuis* podría estar presente en cuatro de las cinco zonas ecológicas, *A. lamellatus* en tres; y *N. vincentianus* y *P. carolinianus* en dos de las zonas ecológicas. Las variables que mostraron mayor contribución al modelo de distribución potencial de cada una de las especies fueron el rango máximo anual de temperatura, la precipitación del trimestre más frío, la pendiente y el índice topográfico.

## LITERATURA CITADA

- Alcántara A. O. y Luna-Vega I. 1997. Florística y análisis biogeográfico del bosque Mesófilo de Montaña de Tenango de Doria, Hidalgo, México. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Autónoma de México. Serie Botánica*, 68: 57-106.
- Austin C. F. 1875. Notes on the Anthocerotaceae of North America, with descriptions of several new species. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 6: 25-29.
- Baldwin R. A. 2009. Use of Maximum Entropy Modeling in Wildlife Research. *Entropy*, 11: 854-866.
- Bates J. W. 2009. Mineral nutrition and substratum ecology. 299-356 pp. En: Shaw A. J. y Goffinet B. (Eds.). *Bryophyte Biology*. Second edition. Cambridge University Press, United States of America.
- Bisang I. 2003. Population development, demographic structure, and life cycle aspects of two hornworts in Switzerland. *Lindbergia*, 28: 105-112.
- Burr F. A. 1970. Phylogenetic transitions in the chloroplasts of the Anthocerotales. I. The number and ultrastructure of the mature plastids. *American Journal of Botany*, 57: 97-110.
- Cabrero-Sañudo F. J., Dellacasa M., Marínez I. M. y Dellacasa G. 2010. Distribución potencial de las especies de Aphodiinae (Coléoptera, Scarabaeoidea, Aphodiidae) en México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, 26: 323-399.
- Calderón de Rzedowski G. y Rzedowski J. 2001. Flora fanerogámica del Valle de México. Instituto de Ecología, A. C., Centro Regional del Bajío. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, 1406 p.

- Camarillo J. L. 1993. Algunos aspectos biogeográficos de los anfibios y reptiles de la zona xerófila de Hidalgo. 415-432 pp. En: Villavicencio M. A., Marmolejo Y. y Pérez B. E. (Eds.). Investigaciones recientes sobre flora y fauna de Hidalgo, México. Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.
- Cargill D. C., Renzaglia K. S., Villarreal J. C. y Duff R. J. 2005. Generic Concepts within hornworts: historical review, contemporary insights and future directions. *Australian Systematic Botany*, 18: 7-16.
- Cargill D. C. y Fuhrer B. A. 2008. Chapter twenty: Taxonomic studies of the Australian Anthocerotophyta II: The genus *Phaeoceros*. *Fieldiana Botany*, 47: 239-253.
- Challenger A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México: Pasado, presente y futuro. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología, México, 847 p.
- CONANP [Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas]. 2005. Programa de conservación y manejo del Parque Nacional el Chico. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. México, 236 p.
- Contreras-Medina R., Luna-Vega I. y Ríos-Muñoz C. 2010. Distribución de *Taxus globosa* (Taxaceae) en México: Modelos ecológicos de nicho, efectos del cambio del uso de suelo y conservación. *Revista Chilena de Historia Natural*, 83: 421-433.
- Crandall-Stotler B., Stotler R. E. y Long D. G. 2009. Morphology and classification of the Marchantiophyta. 2-47 pp. En: Shaw A. J. y Goffinet B. (Eds.). *Bryophyte Biology*. Second Edition. Cambridge University Press. United States of America.
- Dauphin G. L., Pocs T., Villarreal J. C. y Salazar-Allen. N. 2006. Nuevos registros de Hepáticas y Antocerotófitas para Panamá. *Tropical Bryology*, 27: 73-85.

- Delgadillo M. C. y Cárdenas S. M. A. 1990. Manual de Briofitas. Cuadernos 8. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México, 135 p.
- Delgadillo M. C., Cárdenas S. M. A., Gálvez A. V. M. y Sánchez-González A. 2011. Musgos del Parque Nacional Los Mármoles, Hidalgo, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 89: 26-29.
- Downing A., Oldfield R. y Fairbairn-Wilson E. 2002. Mosses, Liverworts and Hornworts of Mount Canobolas, New South Wales. *Cunninghamia*, 7: 527-537.
- Duff R. J., Villarreal J. C., Cargill D. C. y Renzaglia K. S. 2007. Progress and challenges toward developing a phylogeny and classification of the hornworts. *The Bryologist*, 110: 214-243.
- Elith J., Phillips J. S., Hastie T., Dudík M., Ene-Chee Y. y Yates J. C. 2011. A statistical explanation of Maxent for ecologists. *Diversity and Distributions*, 17: 43-57.
- ESRI. 2002. ArcView 3.3. ESRI (Environmental Scientific Research Institute). Redlands, California, USA.
- Estébanez-Pérez E., Draper y Díaz de Atauri I. y Medina-Bujalance R. 2011. Briófitos: una aproximación a las plantas terrestres más sencillas. *Memorias de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 2: 19-73.
- Frahm J. P., O'shea B., Pocs T., Koponen T., Pippo S., Enroth J., Rao P. y Fang Y. M. 2003. Manual of Tropical Bryology. *Tropical Bryologist*, 23: 196.
- Frey W. y Kürschnerb H. 2011. Asexual reproduction, habitat colonization and habitat maintenance in bryophytes. *Flora*, 206: 173-184.
- Glime J. M. 2006. Bryophyte Ecology. Volumen 1. Disponible en: <http://www.bryoecol.mtu.edu/>

- Goffinet B., Buck W. R. y Shaw A. J. 2009. Morphology, anatomy, and classification of the Bryophyta. 139-167 pp. En: Shaw A. J. y Goffinet B. (Eds.). *Bryophyte Biology*. Second edition. Cambridge University Press, United States of America.
- Grandstein R. S., Griffin III D., Morales M. I. y Nadkarni N. M. 2000. Diversity and hábitat differentiation of mosses and liverworts in the cloud forest of Monte Verde, Costa Rica. *Caldasia*, 23: 203-212.
- Gradstein S. R., Churchill S. P. y Sallazar-Allen N. 2001. Guide to the Bryophytes of Tropical America. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 86. I-VIII, 577 p.
- Graham J., Jarnevich C., Young N., Newman G. y Stohlgren T. 2011. How will climate change affect the potential distribution of Eurasian tree sparrows *Passer montanus* in North America? *Current Zoology*, 57: 648-654.
- Guisan A. y Zimmermann N. E. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135: 147-186.
- Hallingbäck T. y Hodgetts. N. (Comps.). 2000. Status Survey and Conservation Action Plan for Bryophytes Mosses, Liverworts, and Hornworts. The World Conservation Union, 103 p.
- Hammer O., Happer D. A. T. y Ryan P. D. 2001. PAST: Palaeontological Statistic Software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4: 9.
- Hasegawa J. 1994. New classification of Anthocerotae. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory*, 76: 21-34.
- Hassel de Menéndez, G. G. 1989. Las especies de *Phaeoceros* (Anthocerotophyta) de América del Norte, Sud y Central; la ornamentación de sus esporas y taxonomía. *Candollea*, 44: 715-739.

- Hässel de Menéndez G. G. 1990. Las especies de *Anthoceros* y *Folioceros* (Anthocerotophyta) de América del Norte, Sud y Central; la ornamentación de sus esporas y taxonomía. *Candollea*, 45: 201-220.
- Hijmans R. J., Guarino L. y Mathur P. 2012. Diva Gis (Versión 7.5) Free mapping Program. Disponible en <http://www.diva-gis.org>.
- Hidro1k. Disponible en: [http://eros.usgs.gov/#/Find\\_Data/Products\\_and\\_Data\\_Available/gtopo30](http://eros.usgs.gov/#/Find_Data/Products_and_Data_Available/gtopo30); consulta 15 de febrero de 2012.
- Holz I., Gradstein S. R. y Heinrichs J. 2002. Bryophyte diversity, microhabitat differentiation, and distribution of life forms in Costa Rican upper montane *Quercus* forest. *The Bryologist*, 105: 334-348.
- Ibarra A. 2011. Revisión anatómica y morfológica de Anthocerotophyta del centro de México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F., 59 p.
- Ibarra-Montoya J. L., Rangel-Peraza G., González-Farías F. A., De Anda J., Zamudio-Reséndiz M. E., Martínez-Meyer E. y Macías-Cuellar H. 2010. Modelo de nicho ecológico para predecir la distribución potencial de fitoplancton en la Presa Hidroeléctrica Aguamilpa. Nayarit, México. *Ambiente & Agua - An Interdisciplinary Journal of Applied Science*, 5: 60-75.
- INAFED. Instituto Nacional para el Federalismo y el Desarrollo Municipal. Gobierno del Estado de Hidalgo. 2005. Disponible en: <http://www.inafed.gob.mx/>; consulta 20 de febrero de 2011.

- Kresanova K., Misikova-Janovicova K. y Kubinska A. 2005. Diversity of bryophytes in agro-coenoses of Slovakia. *Bratislava*, 60: 9-15.
- Kumar S. y Stohlgren T. J. 2009. modeling for predicting suitable hábitat for threatened and endangered tree *Canacomyrica monticola* in New Caledonia. *Journal of Ecology and Natural Environment*, 1: 094-098.
- López-Mata L., Villaseñor J. L., Cruz-Cárdenas G., Ortiz E. y Ortiz-Solorio C. 2012. Predictores ambientales de la riqueza de especies de plantas del bosque húmedo de montaña de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 90: 1-10.
- Mackey B. G. y Lindenmayer D. B., 2001. Towards a hierarchical framework for modelling the spatial distribution of animals. *Journal of Biogeography*, 28: 1147-1166.
- McAvoy W. A., Knapp W. M. y Biechele L. T. 2011. An annotated checklist of the liverworts and hornworts of the Delmarva Peninsula. *Journal of the Torrey Botanical Society*, 138: 239-251.
- Martínez-Morales M. A., Ortiz-Pulido R., De la Barrera B., Zuria I. L., Bravo-Cadena J., y Valencia-Herverth J. 2007. HIDALGO. 49-95 pp. En: Ortiz-Pulido R., Navarro-Sigüenza A., Gómez de Silva H., Rojas-Soto O. y Peterson T. A. (Eds.). Avifaunas Estatales de México. CIPAMEX. Pachuca, Hidalgo, México.
- Minami A., Nagao M., Ikegami K., Koshiha T., Arakawa K., Fujikawa S. y Takezawa D. 2005. Cold acclimation in bryophytes: low-temperature induced freezing tolerance in *Physcomitrella patens* is associated with increases in expression levels of stress-related genes but not with increase in level of endogenous abscisic acid. *Planta*, 220: 414-423.

- Mishler B.D. 2003. The biology of bryophytes, with special reference to water. *Fremontia*, 31: 34-38.
- Pearson R. G., Raxworthy J. C., Nikamura M. y Peterson T. A. 2007. Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography*, 34: 102-117.
- Peterson A. T. y Nyári A. S. 2008. Ecological niche conservatism and Pleistocene refugia in the Thrushlike Mourner, *Schiffornis* sp., in the Neotropics. *Evolution*, 62: 173-183.
- Pérez-Paredes M. G., Sánchez-González A. y Tejero-Díez J. D. 2012. Listado de licopodios y helechos del municipio de Zacualtipán de Ángeles, Hidalgo, México. *Polibotánica*, 33: 57-73.
- Phillips J. S., Dudik M. y Schapire R. E. 2004. A Maximum Entropy Approach to Species Distribution Modeling. Proceedings of the 21st International Conference on Machine Learning. Banff, Canada, 8 p.
- Phillips J. S., Anderson R. P. y Schapire E. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190: 231-259.
- Phillips J. S. y Dudik M. 2008. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, 31: 161-175.
- Pliscoff P. y Fuentes-Castillo T. 2011. Modelación de la distribución de especies y ecosistemas en el tiempo y en el espacio: una revisión de las nuevas herramientas y enfoques disponibles. *Revista de Geografía Norte Grande*, 48: 61-79.

- Pradhan N. y Devi-Joshi S. 2007. Species Diversity of Hornworts (Anthocerotae: Bryophyta) in Lowland Nepal with an account of *Foliocerus assamicus* D.C. Bhardwaj, a new report to the country. *Our Nature*, 5: 31-36.
- Proctor M. C. F. 2009. Physiological ecology. 237-268 pp. En: Shaw J. A. y Goffinet B. (Eds.). *Bryophyte Biology*. Second edition. Cambridge University Press. United States of America.
- Proskauer J. 1953. Studies on Anthocerotales IV. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 80: 65-75.
- Pulido S. T. y Vargas M. Z. 2011. Estrategias de adaptación ante el cambio climático para el estado de Hidalgo. Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales del Estado de Hidalgo, 111 p.
- Qiu Y., Li L., Wang B., Chen Z., Knoop V., Groth-Malonek M., Dombrowska O., Lee J., Kent L., Rest J., Estabrook G. F., Hendry T. A., Taylor D. W., Testa C. M., Ambros M., Crandall-Stotler B., Duff R. J., Stech M., Frey W., Quandt D. y Davis C. C. 2006. The deepest divergences in land plants inferred from phylogenomic evidence. *Proceedings of the Natural Academy of Sciences*, 103: 15511-15516.
- Randell B. J. 2008. Ordenamiento ecológico territorial regional en los municipios donde se ubica el Parque Nacional Los Mármoles. Consejo Estatal de Ecología. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. DQ006. México, D. F.
- Rangel T. F., Diniz-Filho J. A. F. y Bini L. M. 2010. SAM: A comprehensive application for Spatial Analysis in Macroecology. *Ecography*, 33: 1-5.
- Renzaglia K. S. 1978. A comparative morphology and developmental anatomy of the Anthocerotophyta. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory*, 44: 31-90.

- Renzaglia K. S., Schuette S., Duff J. R., Ligrone R., Shaw J. A., Mishler B. D. y Duckett J. G. 2007. Bryophyte phylogeny: Advancing the molecular and morphological frontiers. *The Bryologist*, 110: 179-213.
- Renzaglia K. S., Villarreal J. C. y Duff J. R. 2009. New insights into morphology, anatomy, and systematic of hornworts. 55-172 pp. En: Shaw A. J. y Goffinet B. (Eds.). *Bryophyte Biology*. Second edition. Cambridge University Press. United States of America.
- Rydin H. 2009. Population and community ecology of bryophytes. 393-444 pp. En: Shaw A. J. y Goffinet B. (Eds.). *Bryophyte Biology*. Second edition. Cambridge University Press. United States of America.
- Rzedowski J. 2006. La Vegetación de México. 1ra. Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. Disponible en: [http://www.biodiversidad.gob.mx/publicaciones/librosDig/pdf/VegetacionMx\\_Content.pdf](http://www.biodiversidad.gob.mx/publicaciones/librosDig/pdf/VegetacionMx_Content.pdf).
- Sagar T. y Wilson P. 2009. Niches of common bryophytes in a semi-arid landscape. *The Bryologist*, 112: 30-41.
- Schuster R. M. 1987. Preliminary studies on Anthocerotae. *Phytologia*, 63: 193-200.
- Schuster R. M. 1992. The Hepaticae and Anthocerotae of North America, Vol. VI. Field Museum of Natural History. Chicago, 710-858 pp.
- Shaw J. y Renzaglia K. 2004. Phylogeny and diversification of bryophytes. *American Journal of Botany*, 91: 1557-1581.
- Siles G., Bastida J., Rey J. P. y Alcántara J. 2004. Modelos predictivos de distribución de especies de vegetación potencial en el incendio del puerto de “Las Palomas”, Sierra

- de Cazorla, Jaén. *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales*, 20: 167-172.
- StatSoft Inc. 2004. STATISTICA (data analysis software system). Version 7. Disponible en: [www.statsoft.com](http://www.statsoft.com).
- Stephani F. 1916. *Species Hepaticarum* Vol. 5. Genève, 1060 p.
- Stotler R. E., Salazar-Allen N., Gradstein R., McGuinness W., Whittemore A. y Chung C. 1998. A checklist of the hepatics and Anthocerotales of Panamá. *Tropical Bryology*, 15: 167-195.
- Stotler R. E. y Crandall-Stotler B. 2005. A revised classification of the Anthocerotophyta and a checklist of the hornworts of North America, North of Mexico. *The Bryologist*, 108: 16-26.
- Toledo V. M. y Ordóñez M. J. 1998. El panorama de la biodiversidad de México: Una revisión de los hábitats terrestres. 739-757 pp. En: Ramamoorthy T. P., Bye R., Lot A. y Fa. J. (Eds.). *Diversidad Biológica de México: orígenes y distribución*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- Toledo V. M. y Ordóñez M. J. 2009. Zonas ecológicas de México. Extraído de los proyectos A006 y E021: “Diagnóstico de los escenarios de la biodiversidad en México”, fases 1 y 2. Escala 1:1 000 000. Centro de Ecología, UNAM. El proyecto fue financiado por la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Torres R. y Jayat J. P. 2010. Modelos predictivos de distribución para cuatro especies de mamíferos (Cingulata, Artiodactyla y Rodentia) típicas de Chaco en Argentina. Mendoza. *Mastozoología Neotropical*, 17: 335-352.

- Tuanmu M.-N., Viña A., Bearer S., Xu W., Ouyang Z., Zhang H. y Liu J. 2010. Mapping understory vegetation using phenological characteristics derived from remotely sensed data. *Remote Sensing of Environment*, 114: 1833-1844.
- Villarreal J. C. y Sallazar-Allen N. 2002. Estudio preliminar de la morfología y distribución geográfica del género *Megaceros* en Panamá. En: Rangel Ch. J. O., Aguirre J. C. y Andrade M. G. (Eds.). Libro de resúmenes 8vo. Congreso Latinoamericano y Segundo Colombiano de Botánica. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Villarreal J. C., Hässel de Menéndez G. y Sallazar-Allen N. 2007. *Nothoceros superbus* (Dendrocerotaceae), a new hornwort from Costa Rica. *The Bryologist*, 110: 279-285.
- Villarreal J. C., Goffinet B., Duff R. J. y Cargill D. C. 2010a. Phylogenetic delineation of *Nothoceros* and *Megaceros* (Dendrocerotaceae). *The Bryologist*, 113: 106-113.
- Villarreal J. C., Cargill C. D., Hagnorg A., Söderström L. y Renzaglia K. S. 2010b. A synthesis of hornwort diversity: Patterns, causes and future work. *Phytotaxa*, 9: 150-166.
- Villarreal J. C., Campos S. L. V., Uribe-M. J. y Goffinet B. 2012. Parallel Evolution of Endospory within Hornworts: *Nothoceros renzagliensis* (Dendrocerotaceae), *sp. nov.* *Systematic Botany*, 37: 31-37.
- Villaseñor J. L. 2010. El bosque húmedo de montaña en México y sus plantas vasculares: catálogo florístico-taxonómico. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F., 40 p.

- Warren D. L. y Seifert S. N. 2011. Ecological niche modeling in Maxent: the importance of model complexity and the performance of model selection criteria. *Ecological Applications*, 21: 335-342.
- Wisz M. S., Hijmans R. J., Li J., Peterson A. T., Graham C. H., Guisan A. 2008. NCEAS Predicting Species Distributions Working Group. Effects of sample size on the performance of species distribution models. *Diversity and Distribution*, 14: 763-773.
- WorldClim. Disponible en: <http://www.worldclim.org/bioclim>; consulta 15 de febrero de 2012.
- Zúñiga S. R. J. 2009. Helechos y licopodios del municipio de Tenango de Doria, Hidalgo, México. Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Hidalgo, 89 p.

## GLOSARIO

Elaborado con base en Delgadillo y Cárdenas (1990) y Gradstein *et al.* (2001).

**Anteridio:** órgano sexual masculino, globoso, pedicelado; su tejido germinal produce anterozoides.

**Anterozoide:** célula sexual masculina, biflagelada en briofitas.

**Arquegonio:** órgano sexual femenino, en forma de botella; en la base ensanchada se encuentra la célula sexual femenina (oosfera).

**Caliptra:** cubierta membranosa de la cápsula del esporofito derivada de la pared del arquegonio.

**Cápsula:** Parte del esporofito que produce las esporas por meiosis.

**Cigoto:** célula resultante de la fusión de la ovocélula y el anterozoide.

**Columela:** eje central estéril de una cápsula, rodeada por tejido esporógeno o sus derivados.

**Cloroplasto:** orgánulo intracelular en el que se lleva a cabo el proceso de fotosíntesis.

**Crispado:** rizado, torcido

**Dehiscente:** mecanismo de apertura de las cápsulas.

**Erecto:** cápsula recta

**Espinoso:** termina en punta, como espinas

**Espora:** Estructura pequeña, generalmente esférica unicelular, representa un mecanismo de diseminación, resistencia y reproducción de las briofitas.

**Esporofito:** planta portadora de esporas, producida por el desarrollo de un embrión; permanece unida al gametofito y depende parcialmente de él.

**Gametofito:** generación sexual dominante en las briofitas, haploide, verde, folioso, taloso o taloide.

**Hábitat:** ambiente local de la planta.

**Hexagonal:** con seis ángulos.

**Higroscópico:** movimiento o apertura de una estructura, dependiente de la humedad ambiental.

**Involucro:** estructura tubular, se localiza alrededor del esporofito.

**Mamilosa:** prominente protuberancia convexa

**Nervadura:** vena media del talo, más de una célula de grosor.

**Longitudinal:** a lo largo del eje.

**Opérculo:** tapa que cubre la boca de la cápsula de los musgos.

**Papiloso:** estructura redondeada, como papila.

**Parafisos:** filamentos hialinos o amarillentos, septados, numerosos, entremezclados con los anteridios y arquegonios.

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

**Pirenoide:** estructura proteínica, localizada dentro del cloroplasto.

**Pseudoeláter:** estructuras estériles, uni o multicelulares, filiformes, localizadas en el interior de la cápsula de los antoceros, participan en la liberación de las esporas.

**Rizoide:** estructuras filamentosas del gametofito, simples o ramificados, uni o pluricelulares, de fijación y conducción (externa).

**Roseta:** área redondeada, proveniente de un punto central.

**Seta:** pedicelo de la cápsula.

**Talo:** cuerpo aplanado de la planta.

**Tetraedro:** de cuatro lados.

**Trilete:** cicatriz tri-radiada en la superficie proximal de las esporas.

**Valva:** cada una de las divisiones en que se fragmenta la cápsula de hepáticas y de antoceros al madurar.