

Notas para la revisión de las especies de *Octoblepharum* del neotrópico

Noris Salazar Allen

Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, Apartado 2072, Balboa, República de Panamá. Departamento de Botánica, Universidad de Panamá

Abstract. Out of 21 species of *Octoblepharum* validly published for the Neotropics only 9 are recognized at the present time. These are: *O. albidum* Hedw., *O. ampullaceum* Mitt., *O. cocuiense* Mitt., *O. cylindricum* Schimp. ex Mont., *O. erectifolium* Mitt., *O. pulvinatum* (Doz. & Molk.) Mitt., *O. raphidostegium* C. Müll., *O. stramineum* Mitt. y *O. tatei* (Williams) Bartr. According to the number of peristome teeth, there are two evolutionary lines: one with 16 and the other with 8. Members of the first line are all dioicous whereas those in the latter are either autoicous or dioicous. Phenological studies in three species of *Octoblepharum* in Panamá suggest the occurrence of pseudodioecism in autoicous species and the development of a greater number of male gametoecia and antheridia than female ones. Two peristome types are found in populations of *O. albidum*; one is vertically striated while the other is smooth. All species occur in South America and this is considered the center of origin and speciation for the genus.

Resumen. De las 21 especies neotropicales de *Octoblepharum* válidamente publicadas, se reconocen, al presente, sólo nueve. Estas son: *O. albidum* Hedw., *O. ampullaceum* Mitt., *O. cocuiense* Mitt., *O. cylindricum* Schimp. ex Mont., *O. erectifolium* Mitt., *O. pulvinatum* (Doz. & Molk.) Mitt., *O. raphidostegium* C. Müll., *O. stramineum* Mitt. y *O. tatei* (Williams) Bartr. Se distinguen dos líneas evolutivas de acuerdo al número de dientes del peristoma. Los miembros de la línea con 16 dientes son dioicos mientras que aquellos de la de 8 pueden ser autoicos o dioicos. Los estudios fenológicos en poblaciones de 3 especies en Panamá sugieren un pseudodioicismo en las especies autoicas con el desarrollo de gametoceos masculinos y anteridios en mayor número que los femeninos. En las poblaciones de *O. albidum* se presentan dos tipos de peristoma, uno verticalmente estriado y otro liso. Todas las especies ocurren en América del Sur la que se considera como el centro de origen y especiación del género.

Los gametofitos acrocárpicos de *Octoblepharum* se caracterizan por su hábito epífita, erecto, poco ramificado, con un color verde blanquizco y un tono rosado a púrpura más o menos pronunciado en la base de las hojas. Hasta ahora se reconocen 21 especies y dos variedades que han sido válidamente publicadas para el Neotrópico (Wijk *et al.* 1964, 1969; Florschütz 1955). Para su revisión taxonómica se necesita el estudio crítico de:

1. Colecciones de herbario incluyendo los ejemplares tipo.
2. Material vivo (fresco) incluyendo notas sobre el hábito de crecimiento, diásporas de reproducción asexual y asociaciones de comunidades.
3. La fenología de tres especies, *O. albidum*, *O. pulvinatum* y *O. cocuiense*, que se presentan en Panamá.
4. La distribución geográfica de las especies estudiadas, incluyendo su distribución altitudinal.

5. Comparaciones con taxa hermanos ("sister groups"), particularmente con miembros de la Calymperaceae y Leucophanaceae para determinar las relaciones filogenéticas potenciales que permitan interpretar la evolución de este grupo.

Al estudiar los tipos y las colecciones disponibles se seleccionaron varios caracteres (atributos) y sus estados y se evaluó su polaridad comparándolos con sus similares en taxa afines como *Leucophanes*, *Calymperes*, *Syrrhopodon*, *Exodictyon*, *Exostratum* y *Arthrocormus* para determinar cómo han evolucionado estos caracteres en *Octoblepharum*. La selección de los caracteres se basó en su relativa estabilidad en el género, su complejidad y su utilidad para definir o circunscribir las especies siendo constantes y característicos de ellas. Los caracteres utilizados son tanto del gametofito como del esporofito.

A continuación se enlistan algunos de los caracteres seleccionados y sus estados:

GAMETOFITICOS

	PLESIOTIPICOS	APOTIPICOS
1. Condición sexual	Dioica	Autoica.
2. Desarrollo de pigmentación.	Ninguno o poco	Marcado.
3. Pseudocosta	Ausente	Presente.
4. Hialocistos hinchados en el margen de la hoja.	Ausentes	Muchos y conspicuos.
5. Forma de las células de la lámina.	Alargadas romboidales	Cortas cuadradas.
6. Tipo de poros o punteaduras en células de la lámina.	Pequeños	Grandes y prominentes.
7. Capas de hialocistos alrededor de la capa central de clorocistos.	Una a cada lado	2 ó >2

ESPOROFITICOS

8. Forma de la cápsula.	Cilíndrica	Ovoide.
9. No. de dientes del peristoma.	16	8
10. Peristoma ornamentado o liso.	Ornamentado	Liso
11. Dehiscencia del peristoma	Xerocástico	Higrocástico.

A través del examen crítico de estos caracteres, de los ejemplares tipo y de más de 400 colecciones de herbario y material fresco se reconocen actualmente 9 especies de *Octoblepharum* de las 21 originalmente descritas para el Neotrópico. Esta son: *O. albidum* Hedw., *O. ampullaceum* Mitt., *O. cocuiense* Mitt., *O. cylindricum* Schimp. ex Mont., *O. erectifolium* Mitt., *O. pulvinatum* (Doz. & Molk.) Mitt., *O. raphidostegium* C. Müll., *O. stramineum* Mitt. y *O. tatei* (Williams) Bartr.

En la evaluación de las especies, el peristoma y la condición sexual del gametofito han sido de gran utilidad. De acuerdo al número de dientes, en *Octoblepharum* se presentan dos tipos de peristoma, uno con 16 dientes y otro con 8. En el primer tipo se incluyen *O. pulvinatum*, *O. cocuiense*, *O. stramineum* y *O. tatei*. En el segundo, *O. albidum*, *O. ampullaceum*, *O. cylindricum*, *O. erectifolium* y *O. raphidostegium*. Los grupos de especies así definidos también presentan diferencias en su condición sexual. Los miembros del primer grupo son todos dioicos, mientras que los del segundo comprenden especies autoicas y dioicas. Además, se ha observado una leve anisosporia en el análisis preliminar de 46 poblaciones de *O. albidum* de Panamá en el que se estudiaron 10 esporas por población (Fig. 1). A pesar de que se menciona la existencia de gametofitos enanos en *O. albidum* (Scott & Stone 1976), este hecho no se ha comprobado ni se han observado en las poblaciones estudiadas en Panamá o en material de herbario revisado hasta ahora. La leve anisosporia de las poblaciones de

Panamá no tiene relación con la distribución altitudinal de esas poblaciones ni con el sustrato sobre el cual crecen los gametofitos. Tampoco se ha encontrado una correlación con el tamaño de los gametofitos o sus hojas, incluyendo la relación largo/ancho de éstas (Salazar & Atencio, en preparación).

Actualmente se realiza el análisis de los gametofitos recogidos durante el estudio fenológico de las poblaciones de *O. albidum*, *O. pulvinatum* y *O. cocuiense* de Panamá. Los datos preliminares indican que, en las poblaciones autoicas, es frecuente encontrar gametofitos con un solo tipo de órgano sexual por lo que éstas son funcionalmente dioicas (pseudodioicas). Los gametofitos masculinos comparativamente producen más gametoceos (3-8) y órganos sexuales (10 o más por gametoceo) por individuo que los femeninos (1-2 gametoceos con 5(-10) órganos sexuales cada uno). Los gametoceos masculinos son los primeros en aparecer. Es posible que la leve anisosporia de *O. albidum* esté relacionada con la producción desigual de gametofitos funcionalmente masculinos (y quizás también funcionalmente femeninos); también es probable que tenga relación con el desarrollo de esporas abortivas (sobre todo las de diámetro más pequeño) como se ha reportado en otras especies de musgos (Mogensen 1978, Ramsay 1979) o con factores ambientales que inciden en el desarrollo normal de las esporas (Mogensen 1978).

Por su ornamentación existen dos tipos básicos de peristoma: el ornamentado (fig. 2-3, 5-6) y el

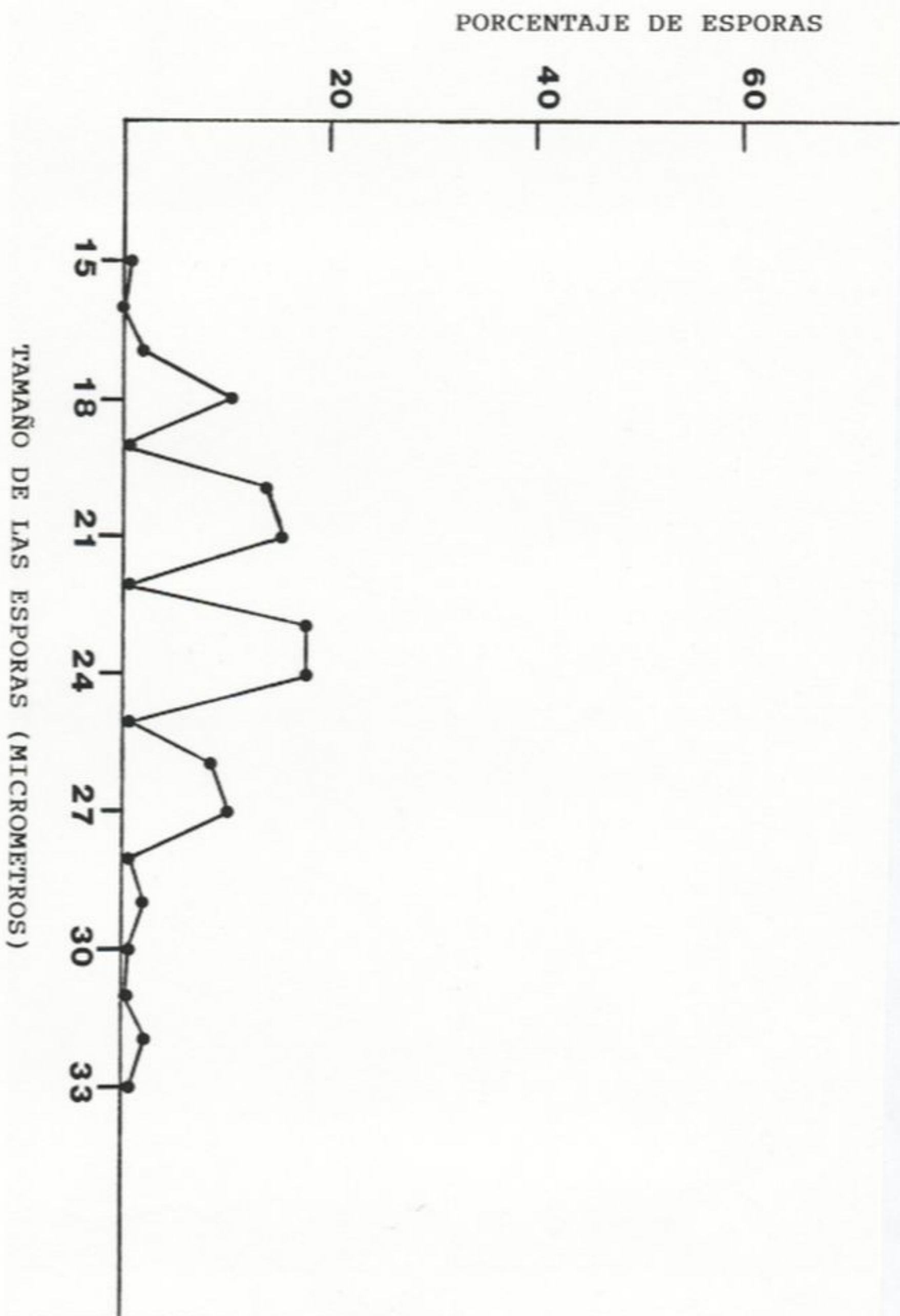


Fig. 1. Variación en el tamaño de las esporas en poblaciones de *Octoblepharum albidum* Hedw. en Panamá. La distribución es bimodal con subpicos en cada rango. Rango de tamaño: 15-33 μm (15-22.5 μm y 22.5-33 μm).

liso (fig. 4) con formas intermedias entre ellos. Las ornamentaciones del peristoma pueden aparecer como barras semicirculares a circulares que rodean depresiones poco profundas (morfológicamente similares a las que se presentan en miembros de la Leucophanaceae y Calymperaceae), foveolas pequeñas que forman una red (fenestrado) o como estrías o costillas verticales más o menos pronunciadas (figs. 2-3, 5-6).

En *O. albidum*, la especie más cosmopolita del género, se presentan dos formas que se pueden distinguir por el tipo de peristoma. Una forma se caracteriza por poseer un peristoma liso a manera de huececillos articulados con trabéculas ausentes o inconspicuas (fig. 4). La otra forma tiene el peristoma fuertemente estriado con barras o costillas verticales y trabéculas más o menos pronunciadas (figs. 5-6). Frecuentemente, las plantas de esta última tienen una coloración intensa rojo-violeta en la base de las hojas. En condición vegetativa los dos *morfos* son muy similares, en particular, cuando los gametofitos carecen de la coloración intensa en la base de las hojas. Se necesitan otros estudios para determinar si hay diferencias significativas entre las dos formas que sugieran la evolución de una nueva especie. Hasta el presente no se ha observado relación entre la leve anisosporia observada en poblaciones de *O. albidum* de Panamá y el tipo de peristoma. La mayoría de las poblaciones estudiadas (67-80%) poseen peristoma verticalmente estriado; una pequeña fracción (10-20%) tiene peristoma liso (Salazar & Atencio, en preparación).

La dehiscencia del peristoma es de dos tipos: xerocástica (cuando los dientes se abren al secarse) e higrocástica (cuando los dientes se abren cuando húmedos). El primer tipo se presenta en las dos líneas evolutivas de 8 y 16 dientes mientras que el segundo sólo se presenta en los miembros del grupo que posee 16 dientes (en *O. cocuiense*, *O. stramineum* y *O. tatei*). En *O. albidum* los dientes del peristoma no poseen movimientos higroscópicos de inflexión como los de peristomas de 16 dientes o los de 8 que poseen trabéculas pronunciadas y depresiones leves rodeadas por barras semicirculares o circulares. Los dientes del peristoma de *O. albidum* se

retraen al secarse y al recogerse la membrana basal que los une por debajo del borde superior de la urna. Es posible que la deshidratación de esta membrana, acompañada del recogimiento de la urna, esté relacionada con el mecanismo de dehiscencia y dispersión de esporas en *O. albidum*.

Un análisis de un grupo de colecciones tomadas al azar indica que todas las especies, con excepción de *O. tatei*, se presentan en las tierras bajas y pueden distribuirse hasta los 2000 m. *Octoblepharum ampullaceum* y *O. tatei* se distribuyen principalmente de los 600 m de altitud hasta regiones con alturas superiores a los 2000 m.

La especie de distribución más amplia y quizás una de las más derivadas es *O. albidum* que es un elemento característico de tierras bajas con una distribución pantropical. De las nueve especies que se reconocen actualmente, seis ocurren en América Central (Salazar Allen 1991). Estas son: *O. albidum*, *O. cocuiense*, *O. cylindricum*, *O. erectifolium*, *O. pulvinatum* y *O. stramineum*. Todas las especies están presentes en América del Sur por lo cual se considera a esta región como el centro de origen y especiación del género.

Conclusiones

1. Se reconocen nueve especies de *Octoblepharum* para el Neotrópico.
2. De acuerdo al número de dientes del peristoma se reconocen dos grandes grupos de especies (dos líneas evolutivas). El grupo con 16 dientes incluye *O. cocuiense*, *O. pulvinatum*, *O. stramineum* y *O. tatei*; el grupo con ocho está compuesto por *O. albidum*, *O. ampullaceum*, *O. cylindricum*, *O. erectifolium* y *O. raphidostegium*.
3. Los miembros de la línea evolutiva con 16 dientes son dioicos. En la línea con 8 dientes hay especies dioicas (*O. ampullaceum*, *O. erectifolium*) y autoicas (*O. albidum*, *O. cylindricum* y *O. raphidostegium*).
4. Los estudios fenológicos de tres especies en

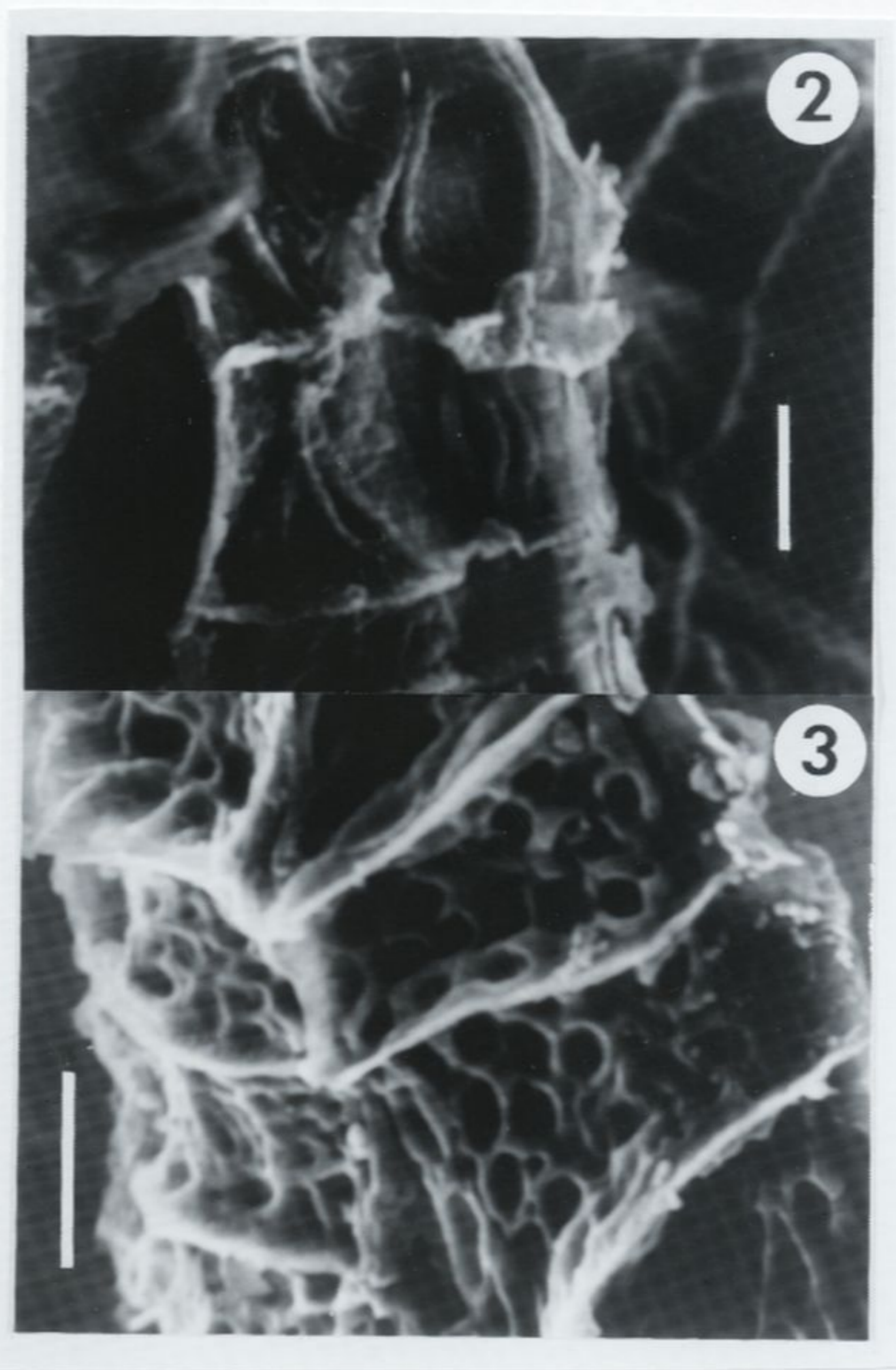


Fig. 2. *Octoblepharum stramineum* Mitt. Apice de un diente del peristoma, placa externa, Weberbauer 1250 (H). Escala = 10 μm .

Fig. 3. *Octoblepharum cylindricum* Schimp. ex Mont. Placa externa de un diente del peristoma, Ule 252 (S). Escala = 10 μm .



Fig. 4. *Octoblepharum albidum* Hedw. Diente del peristoma, superficie externa, Salazar 5875 (PMA). Aumento 812X.

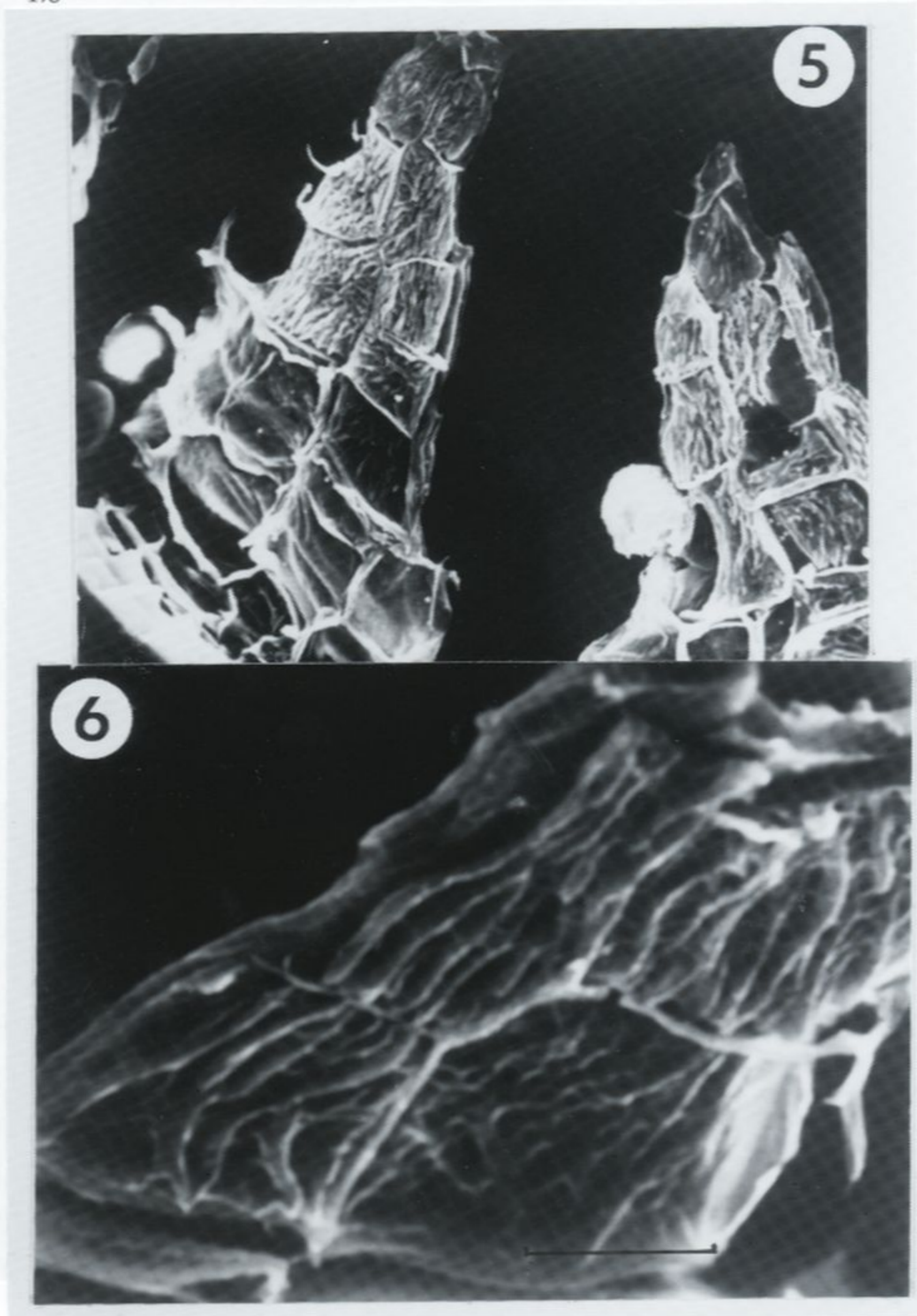


Fig. 5, 6. *Octoblepharum albidum* Hedw., Salazar 6588 (PMA). 5. Peristoma, superficie externa, 6. Vista aumentada de las ornamentaciones. Fig. 5, aumento 567X; Fig. 6, escala = 10 μ m.

Panamá sugieren que las especies autoicas parecen ser funcionalmente dioicas (pseudodioicas), produciendo gametofitos con un solo tipo de órgano sexual. Los gametocitos masculinos son los primeros en aparecer durante la estación reproductora seguidos por los femeninos.

5. Los estudios preliminares sugieren el desarrollo de una leve anisosporia en poblaciones de *O. albidum* de Panamá. No se observaron gametofitos masculinos enanos en ninguna de las poblaciones estudiadas ni en el material de herbario hasta ahora revisado. Se sugiere que la leve anisosporia observada en esta especie podría deberse a una relación desigual en la producción de gametofitos funcionalmente dioicos en comparación con los autoicos. Podría ser también otro caso de producción de esporas abortivas o la respuesta a factores ambientales que inciden sobre el desarrollo de las esporas.

6. La mayoría de las especies tiene una distribución altitudinal amplia aunque parecen concentrarse en las tierras bajas (0-600 m) y en sitios de mediana altitud (600-1000 m). *O. tatei* y *O. ampullaceum* parecen ser elementos de bosques o áreas de medianas hasta grandes alturas (>2000 m).

7. América del Sur se considera como el centro de origen y especiación pues allí están representadas todas las especies del Neotrópico. Seis de estas especies se presentan en América Central.

Agradecimientos. Al Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, por una beca de postdoctorado para realizar parte de este estudio; al Departamento de Botánica por una licencia por estudios; a C. Chung y D. Santamaría, por su valiosa ayuda en el campo; y a L. Atencio, por su colaboración en el proyecto de *O. albidum* de Panamá.

Literatura Citada

Florschütz, P.A. 1955. A short survey of the American species of the genus *Octoblepharum*. Mitteilungen Thüring. Bot. Gesellschaft 1(2-3): 51-58.

Mogensen, G.S. 1978. Spore development and germination in *Cinclidium* (Mniaceae, Bryophyta) with special

reference to mortality and false anisospory. Canadian Jour. Bot. 56: 1032-1056.

Ramsay, H.P. 1979. Anisospory and sexual dimorphism in the Musci. Pp. 281-316. In Clarke, G.C.S. & J.G. Duckett (eds.), Bryophyte Systematics. Academic Press. London.

Salazar Allen, N. 1991. A preliminary treatment of the Central American species of *Octoblepharum* (Musci: Calymperaceae). Trop. Bryol. 4: 85-97.

Scott, G.A.M. & I.G. Stone. 1976. The Mosses of Southern Australia. Academic Press. London.

Wijk, R. van der, W.D. Margadant & P.A. Florschütz. 1964. Index Muscorum. Regnum Vegetabile Vol. III (H-O). Utrecht.

Wijk, R. van der, W.D. Margadant & P.A. Florschütz. 1969. Index Muscorum. Regnum Vegetabile Vol. V (Ad-denda). Utrecht.